

**BIOLOGÍA REPRODUCTIVA DEL CHINCHERO ENANO O CHINCHERO EXCAVADOR
*XIPHORHYNCHUS FUSCUS***

Alejandro Bodrati¹ · Carlos A. Ferreyra¹ · Milka R. Gómez¹ · Facundo G. Di Sallo^{1,2} · Luis G. Pagano³ · Kristina L. Cockle^{1,2,4*}

¹ Proyecto Selva de Pino Paraná, San Pedro, Misiones, Argentina.

² Instituto de Biología Subtropical (IBS) – CONICET – UnaM, Puerto Iguazú, Misiones, Argentina.

³ Taller de Taxidermia, División Zoología Vertebrados, Museo de la Plata, Facultad de Ciencias Naturales y Museo, UNLP.

⁴ Department of Forest and Conservation Sciences, University of British Columbia, Vancouver, British Columbia, Canadá.

E-mail: Kristina Louise Cockle · kristinacockle@gmail.com

Resumen · A pesar de recientes avances, la escasez de conocimiento sobre la reproducción de especies selváticas de Furnariidae sigue sesgando ideas y limitando el entendimiento global de la historia de vida de las aves. Estudiamos la biología reproductiva del chinchero enano (*Xiphorhynchus fuscus*; Dendrocolaptinae), que anida en cavidades de árboles, para aportar desde las observaciones de campo a ideas sobre la evolución y la ecología. En la selva atlántica de Argentina (entre el 2007 al 2022), revisamos 26 nidos con linternas o pequeñas cámaras de video (total: 333 visitas); marcamos nueve adultos con anillos de color; realizamos 180 h de observaciones focales en 11 nidos; y analizamos patrones de supervivencia de nidos y cuidado parental usando modelos lineales en R. Hembras de *Xiphorhynchus fuscus* colocaron dos o tres huevos blancos (promedio \pm SE = 2.8 ± 0.1 ; N = 16) sobre lechos de trozos de corteza (N = 26). En cada nido, un solo adulto (posiblemente la hembra) se encargó de la construcción, incubación, alimentación e higiene de los pichones. Sin embargo, frecuentemente observamos a un segundo adulto (posiblemente el macho) cantando desde perchas 'preferidas', a veces acercándose al árbol nido en respuesta a vocalizaciones de alarma del individuo que atendía el nido. El adulto que atendía trajo trozos de corteza a su nido durante toda la incubación (19 días) y ocasionalmente durante el periodo de pichones (21 días; rango: 20–23). En la ausencia de adultos, los huevos y pichones pequeños quedaron tapados por trozos de corteza. La atención en los nidos (porcentaje del tiempo diurno que un adulto estuvo adentro) fue de $63 \pm 3\%$ durante la incubación; cayó a $38 \pm 9\%$ en los primeros cuatro días después de la eclosión y alrededor de 0% cuando los pichones tuvieron 10 días y canutos abiertos. Los pichones fueron alimentados casi exclusivamente de artrópodos y la tasa de alimentación aumentó a medida que se redujo el tiempo de empollado. La supervivencia diaria de los nidos fue 0.984 (95% IC: 0.970–0.992), dando una supervivencia de 0.50 (0.26–0.70) para el periodo entero de nidificación. En cuatro de seis nidadas cuando los volantones salieron de las cavidades, un segundo adulto (posiblemente el macho) participó mínimamente. Nuestras observaciones generan intriga respecto a los sistemas de apareamiento en Furnariidae, las ventajas de tapar los huevos y pichones, y la posibilidad de que machos de algunas especies aumenten su contribución en la etapa vulnerable de volantones.

Abstract · Reproductive biology of the Lesser Woodcreeper *Xiphorhynchus fuscus*

Despite recent advances, the scarcity of knowledge on the reproduction of forest species of Furnariidae continues to bias ideas and limit the global understanding of avian life history. We studied the reproductive biology of the Lesser Woodcreeper (*Xiphorhynchus fuscus*; Dendrocolaptinae), which nests in tree cavities, to contribute field observations toward ideas about evolution and ecology. In the Atlantic Forest of Argentina (2007–2022), we inspected 26 nests with flashlights or small video cameras (total: 333 visits); we color-banded nine adults; we conducted 180 h of focal observations at 11 nests; and we analyzed patterns of nest survival and parental care using linear models in R. Lesser Woodcreepers laid two or three white eggs (mean \pm SE = 2.8 ± 0.1 ; N = 16) on a bed of bark flakes. One adult (possibly female) carried out all construction, incubation, feeding, and nest hygiene, but we frequently observed a second adult (possibly male) singing from 'preferred' perches, sometimes approaching the nest tree in response to alarm calls from the adult that attended the nest. Attending adults brought bark flakes to their nests throughout the incubation period (19 days) and occasionally during the nestling period (21 days; range: 20–23). In the absence of adults, the eggs and young nestlings were left covered with bark flakes. Nest attention (percentage of daytime that an adult was inside the cavity) was $63 \pm 3\%$ during incubation; it fell to $38 \pm 9\%$ in the first 4 days after hatching and approximately 0% when the nestlings were 10 days old and had open pin feathers. Nestlings were fed almost exclusively on arthropods, and the feeding rate increased as brooding declined. Nest survival was 0.984 (95% CI: 0.970–0.992) daily or 0.50 (0.26–0.70) for the nesting period. For four of the six broods, when nestlings fledged, a second adult (possibly a male) participated minimally. Our observations raise intrigue regarding the mating system and division of parental care in Furnariidae, the advantages of covering eggs and nestlings, and the possibility that males increase parental care during the vulnerable fledgling stage.

Key words: Atlantic Forest · Dendrocolaptinae · fledging · nest survival · uniparental care

Submitted 16 Jul 2023 · First decision 19 Jul 2023 · Acceptance 09 Jan 2024 · Online publication 17 Mar 2024

Communicated by Adrián Azpiroz

Copyright © 2024 by the author(s)



INTRODUCCIÓN

El género *Xiphorhynchus* (Furnariidae: Dendrocolaptinae) incluye a 13 especies de aves insectívoras distribuidas en los bosques de gran parte del Neotrópico. Sin embargo, su biología reproductiva es conocida principalmente en base a dos especies, ambas de Mesoamérica (Majewska & Oteyza 2013), limitando su inclusión en estudios comparativos sobre historia de vida y evolución de estrategias reproductivas (e.g., Cockburn 2006, Wang et al. 2022). Como todos los trepadores, los *Xiphorhynchus* recorren troncos y ramas en busca de alimento, anidan en cavidades de árboles y exhiben pocas diferencias morfológicas entre los sexos (generalmente indistinguibles a la vista humana). Las dos especies mejor estudiadas (el trepatroncos cacao *X. susurrans* y el trepatroncos bigotudo *X. flavigaster*) exhiben cuidado uniparental, lo que difiere de la mayoría de los integrantes de Dendrocolaptinae, Furnariidae, y Passeriformes (Skutch 1996, Vega Rivera et al. 2003, Cockburn 2006, Cockle & Bodrati 2017, Bodrati et al. 2018). Las descripciones de estos estudios no incluyen detalles morfológicos o genéticos que confirman el sexo de los adultos que atendieron los nidos. Sin embargo, como no existe evidencia de cuidado uniparental por machos en Passeriformes (Cockburn 2006), concordamos con Skutch (1996) y Vega Rivera et al. (2003) en suponer que estos adultos probablemente fueron hembras. Es escasa la información sobre parámetros reproductivos de las otras especies del género *Xiphorhynchus*, y cuáles de estos parámetros reproductivos se mantienen a nivel del género.

Se conocen pocos aspectos de la biología reproductiva del más pequeño de los integrantes del género *Xiphorhynchus*, el chincherito enano (*X. fuscus*). *Xiphorhynchus fuscus* es endémico de la selva Atlántica del sudeste de Brasil, este de Paraguay y la provincia de Misiones, Argentina (Cabanne et al. 2007). Su periodo de nidificación comprende septiembre a diciembre en Brasil y Argentina (Belton 1984, Marini et al. 2002, Cockle et al. 2024). Nidifica a baja o mediana altura (Euler 1900, Marini et al. 2002, Cockle et al. 2024). Es la única especie de Dendrocolaptinae para la cual se ha comprobado la excavación facultativa de sus cavidades-nido. Cuando no aprovecha una grieta existente, arranca pedazos elongados de madera esponjosa y fibrosa para crear una cavidad tipo "bolsillo" en la albura podrida de un árbol grande en estado avanzado de degradación (Cockle et al. 2024). Euler (1900) reportó nidos con dos huevos en un lecho de pocas hojas secas. Marini et al. (2002) encontraron un nido con dos pichones sobre un espeso lecho de fragmentos de corteza; en sus estómagos los pichones tenían Aranea (7), Orthoptera (4) y Coleoptera (1 larva). No se ha observado parches de incubación en los machos (Marantz et al. 2020). Así, se destaca que es necesaria mayor evidencia para confirmar el tipo de cuidado parental de la especie, y estudiar el periodo de incubación y desarrollo de los pichones en el nido.

En esta nota, aportamos al conocimiento de la biología reproductiva de *X. fuscus* en base a 26 nidos que estudiamos en la provincia de Misiones, Argentina. Brindamos información sobre el tamaño de puesta, la duración del periodo de incubación y pichones, el desarrollo y dieta de los pichones, la salida de los pichones de sus nidos, la supervivencia diaria de los nidos, y la reutilización de cavidades, árboles y sectores del bosque por parte de individuos marcados. Para poner a prueba la hipótesis de cuidado uniparental en *X. fuscus*, evaluamos el aporte de diferentes adultos a los nidos desde la con-

strucción hasta que la crías abandonan el nido. Para la etapa de los pichones en el nido, predijimos que a medida que se desarrollan los pichones, 1) disminuiría la atención al nido (tiempo que un adulto permanece en el nido), y 2) aumentaría la tasa de alimentación (número de visitas por hora al nido; e.g., Royama 1966, Heagy & Best 1983, Batisteli et al. 2019, Hadad et al. 2023). También aportamos información sobre dormideros para comparar con los nidos.

MÉTODOS

Encontramos un nido de *X. fuscus* en 2007 en la seccional Apepú del Parque Nacional Iguazú (Departamento Iguazú, Misiones, Argentina; 25°38'S 54°21'W; 250 m s.n.m.) y 25 nidos entre 2015 y 2022 en el Parque Provincial Cruce Caballero (PPCC, departamento San Pedro, Misiones, Argentina; 26°31'S 54°00'W; 550–600 m s.n.m.). El nido en Apepú se encontró durante un estudio sobre las aves asociadas a la floración de la takuarusu (*Guadua chacoensis*) y no se llevó a cabo un seguimiento de ese nido. La seccional Apepú se encuentra sobre la barranca del río Iguazú, en el distrito de selvas mixtas de laurel (Lauraceae), guatambú (*Balfourodendron riedelianum*, Rutaceae) y palo rosa (*Aspidosperma polyneuron*, Apocynaceae; Cabrera 1976). En el lugar en el que el nido estaba ubicado predomina una selva hidrófila con grandes parches de takuarusu, y difiere del resto del Parque Nacional Iguazú por tener muy pocos sectores con palmito (*Euterpe edulis*) o palo rosa, albergando una comunidad de aves diferente (Saibene et al. 1996). Los nidos en el PPCC fueron buscados intencionalmente, como parte de un estudio de largo plazo sobre las interacciones entre las aves que anidan en cavidades de árboles (Cockle et al. 2019). El PPCC está en la alta cuenca del arroyo Alegría, dentro del distrito de selvas mixtas de laurel, guatambú y pino paraná (*Araucaria angustifolia*, Araucariaceae; Cabrera 1976), o también considerado entre las selvas de Serranía con Araucaria con helechos arborescentes (*Alsophila* y *Dicksonia*) (Martínez Crovetto 1963, Giraudo & Povedano 2004). Este parque incluye 400 ha en excelente estado de conservación. Estas 400 ha están rodeadas por selvas degradadas por la explotación maderera, y por un mosaico de potreros y cultivos de pequeños y medianos productores. En el PPCC, *X. fuscus* fue categorizada como "frecuente" en la primera década del siglo XXI (Bodrati et al. 2010), aunque parece haber incrementado su densidad poblacional en los últimos años, estando presente en sectores donde antes no estaba (observ. pers.).

Buscamos nidos mediante observaciones comportamentales de aves adultas en el PPCC entre septiembre y diciembre (principal temporada de reproducción de aves en Misiones) desde 2006 hasta 2022 (Cockle et al. 2015). Para confirmar el contenido de los nidos, los revisamos con linternas, escalera o equipo de escalar, y pequeñas cámaras de video (5–20 mm de diámetro) cada 1–10 días. Intentamos revisar diariamente cerca de la fecha de eclosión y la fecha en que los pichones saldrían (total: 332 visitas para inspeccionar el contenido de los 25 nidos en el PPCC). Cuando los huevos o pichones estaban tapados por cortezas, usamos un palito fino o un pequeño pincel para destaparlos cuidadosamente, mientras observábamos la imagen de video en tiempo real.

Atrapamos (con redes de neblina) y marcamos (con anillos de aluminio y de plástico de color) nueve adultos de *X. fuscus* en el PPCC, en los alrededores de los nidos o en sectores donde observamos mucha actividad de la especie. Realizamos observaciones del comportamiento de estos adultos y otros

individuos no anillados, incluyendo 180 h 10 min de observaciones focales en 11 nidos (59 h 39 min en etapa de puesta o incubación; 122 h 31 min en etapa de pichones). Cubrimos una variedad de horarios desde antes de la primera luz del día, hasta la oscuridad de la noche. Hicimos las observaciones de los nidos 1) con binoculares desde lugares semi-ocultos o 2) grabando videos del nido con un teléfono celular (iPhone) que acomodamos a un telescopio (Celestron Ultima 80) y una batería externa. Realizamos grabaciones espontaneas de vocalizaciones de adultos y pichones con una grabadora digital H4N (Zoom Corporation) y un micrófono direccional Sennheiser ME-66 para documentar las vocalizaciones de la especie. Marcamos cada nido con GPS (Garmin eTrex 10) y medimos la distancia entre nidos usando QGIS 3.10.

Analizamos los datos con R versión 4.2.0 (R Core Team 2022). Para examinar la inversión de tiempo y esfuerzo en el cuidado parental en relación a la edad de la nidada, usamos el paquete glmmTMB (Brooks et al. 2017) para evaluar (1) la proporción de tiempo que un adulto estuvo en el nido (familia binomial, enlace logit) y (2) el número de visitas al nido por hora, en ambos casos restringido a la etapa de pichones (familia gaussian, enlace identity). Elegimos glmmTMB porque es un paquete flexible para modelos mixtos que nos permitió implementar ambas familias (binomial, gaussian). Como el tamaño de la nidada puede influir en el comportamiento parental, especialmente la tasa de visitas por hora (aunque no siempre; Skutch 1949, Royama 1966, Stoehr et al. 2001, Haddad et al. 2023), en ambos casos colocamos como variables explicativas la edad de los pichones (días) y el número de pichones. Incluimos como efecto aleatorio la identidad del nido porque teníamos observaciones repetidas en los mismos nidos. Para algunos nidos, excluimos nuestra primera observación en persona del cálculo de tasas de alimentación o atención en los nidos, porque los adultos estuvieron ariscos y exhibieron comportamientos inusuales en reacción a nuestra presencia. Como nos interesó la tasa de alimentación pero no

siempre pudimos observar el pico del adulto antes de que entrara al nido, calculamos la tasa de visitas eliminando solamente las observaciones en que el adulto claramente trajo material para el nido.

Para calcular la tasa de supervivencia diaria de los nidos (TSD), implementamos un modelo de regresión logística (Shaffer 2004) utilizando el comando glm en el paquete stats de R. Inicialmente incluimos la etapa del nido (huevo vs pichón) como una variable explicativa, pero no tuvo una influencia significativa en la variable dependiente, por lo que la descartamos en el modelo final. También probamos modelos mixtos incluyendo la identidad de nido como efecto aleatorio (implementados en lme4 con el comando glmer y optimizers "bobyqa" y "Nelder-Mead"), pero los efectos aleatorios resultaron nulos, dando a estos modelos un fit singular. La tasa de éxito de los nidos se calculó como la probabilidad acumulada de supervivencia durante todo el periodo de anidación (TSD^L), donde L es la duración media del periodo de anidación desde la puesta hasta el vuelo de los pichones. Para comparar, también calculamos TSD por el método de Mayfield (1961). Reportamos promedios \pm error estándar, excepto donde se indica.

RESULTADOS

Encontramos 26 nidos en 24 cavidades en 21 árboles, todos en el sotobosque o estrato medio de selva madura (Tabla 1). De las 24 cavidades, 21 fueron excavadas por individuos de *X. fuscus* y tres eran grietas naturales donde no pudimos comprobar si realizaron alguna adaptación del interior (Cockle et al. 2024). El nido 1 estuvo en un árbol dentro de un parche de takuarusu en la seccional Apepú del Parque Nacional Iguazú. Los restantes 25 nidos estuvieron en el Parque Provincial Cruce Caballero, en el interior (24 nidos) o en el borde (1 nido) de bosque en buen estado de conservación (Figura 1). De los nueve individuos anillados, pudimos localizar a cinco atendiendo 12 nidos en 10 cavidades en nueve árboles (Tabla 1, Figura

Figura 1. Imagen satelital superpuesta con un mapa de árboles nido (círculos), árboles dormidero (rombos) y sitios puntuales de captura o reavistaje de chinchero enano *Xiphorhynchus fuscus* en el Parque Provincial Cruce Caballero, Misiones, Argentina. Las letras mayúsculas y correspondientes colores indican nidos atendidos por los mismos individuos anillados (Tabla 1). El círculo azul de la derecha es una cavidad excavada por el individuo E, pero no utilizada para nidificar. Símbolos grises indican individuos no marcados. Los triángulos indican adultos anillados (colores) o no (gris), que no fueron observados nidificando, aunque algunos de ellos participaron en la atención a los volantones en el momento que abandonaron el nido.

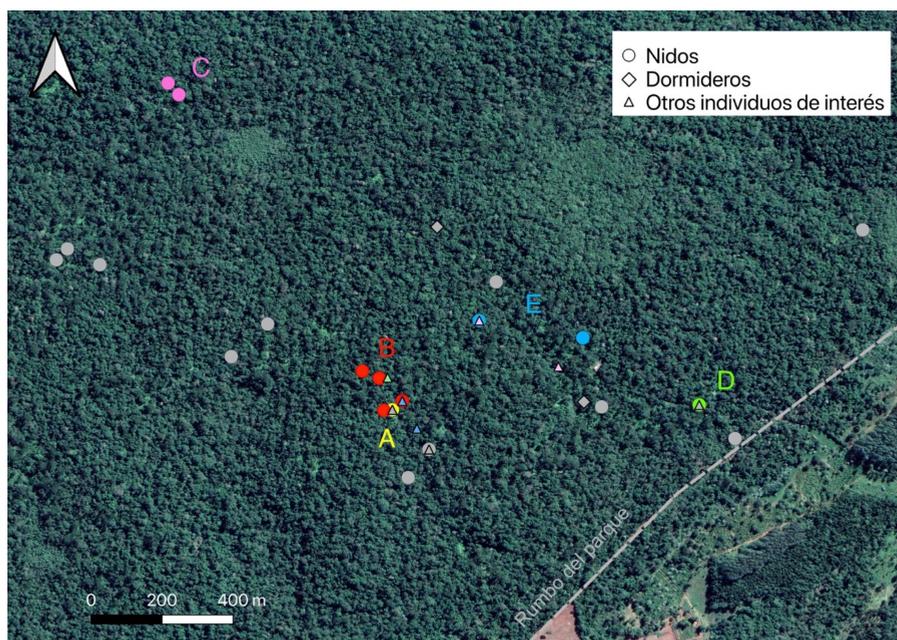


Tabla 1. Características de 26 nidos de *Xiphorhynchus fuscus* en Misiones, Argentina. Las características de las cavidades y árboles fueron reportadas en el material suplementario de Cockle et al. (2024), pero las incluimos de nuevo para permitir al lector asociarlas con la fecha, tamaño de puesta, resultado de la nidificación y la identidad del adulto. La tabla está ordenada primero por el tipo de cavidad (excavada/no-excavada), luego por el árbol, por la cavidad, y finalmente por el nido (evento de nidificación). DAP: diámetro del árbol a la altura del pecho; Altura: altura de la cavidad sobre el suelo; Medidas de entrada: V=vertical × H=horizontal; Prof. vert.: profundidad vertical; Nido: corresponde a la identidad numérica que se le dio al nido (enumerados en orden de la fecha en que se encontró); Resultado: se indica lo que ocurrió con la nidada luego del seguimiento. Celdas en blanco indican medidas iguales al renglón anterior (por tratarse de la misma cavidad o árbol) o que se desconoce el dato. ID adulto indica la identidad de los adultos anillados; si el adulto no fue anillado dejamos la celda en blanco.

Árbol	DAP (cm)	Especie de Árbol	Altura (m)	Medidas entrada (VxH; cm)	Prof. vert. (cm)	Medidas fondo (cm)	Nido	Fecha encuentro	Etapas encuentro	Puesta completa	Resultado de la nidada	ID adulto
Cavidades excavadas												
a	35	Desconocida	4.6	8.7 x 2.9	13	13 x 15	2	27-Nov-15	3 pichones		3 volaron	
b	51	<i>Cedrela fissilis</i>	3.3	5.6 x 2.6	11	10 x 20	3	29-Sep-16	construcción	3	3 volaron	
b			1.4	4.0 x 2.2	21	6 x 22	5	12-Sep-17	construcción	3	predado	
c	22	Desconocida	2.2	6.9 x 2.6	12	11 x 12	4	16-Oct-16	1 pichón		1 voló	
d	82	<i>Luehea divaricata</i>	8.4	6.3 x 3.1	7	10 x 10	6	27-Sep-17	incubación	3	murieron	A
d			7.6	6.0 x 2.4	14	11 x 20	17	12-Oct-19	incubación		2 volaron	A
e	61	<i>Nectandra lanceolata</i>	2.6	9 x 4	19	9 x 23	7	07-Oct-17	incubación	2	2 volaron	B
e			2.5	4.3 x 3	21	11 x 15	12	17-Nov-18	incubación	3	predado	B
f	47	<i>Apuleia leiocarpa</i>	2.9	4.5 x 2.4	15	12 x 18	8	04-Dec-17	3 pichones		2 volaron, 1 murió	
g	56	<i>Prunus myrtifolia</i>	3.8	5.8 x 2.9	11	5 x 8	9	11-Sep-18	construcción	3	predado	
h	70	Desconocida	2.4	6.5 x 2.7	14	7 x 24	10	25-Oct-18	construcción	2	predado	C
i	53	<i>Apuleia leiocarpa</i>	2.3	8.0 x 3.8	24	12 x 17	13	26-Nov-18	incubación		predado	
j	81	<i>Enterolobium contortisiliquum</i>	6.1	4 x 3	30	5 x 23	14	09-Oct-19	construcción	3	3 volaron	C
k	47	<i>Prunus myrtifolia</i>	5.9	7 x 3	15	10 x 15	15	10-Oct-19	huevos		predado	
l	45	Desconocida	2.2	4.5 x 3.5	14	8 x 15	18	26-Sep-2020	huevos	3	predado	
m	39	<i>Prunus myrtifolia</i>	2.3	6.5 x 3	18	7 x 22	19	11-Oct-2020	huevos	3	al menos 2 volaron	
n	27	Desconocida	3.6	15 x 14	15	11 x 16	20	24-Oct-2020	3 pichones		3 volaron	B
o	90	<i>Nectandra lanceolata</i>	2.5	4 x 3	14	8 x 15	22	17-Sep-2021	huevos	3	abandonado	
p	121	<i>Nectandra lanceolata</i>	2.7	5 x 4	18	8 x 12	23	18-Sep-2021	huevos	2	1 voló	
p							24	02-Dec-2021	1 pichón		1 voló	
q	51	<i>Cedrela fissilis</i>	2.7	3.6 x 3.0	20	6 x 16	25	29-Sep-2021	huevos	3	3 volaron	B
r	64	Desconocida	2.9	4.5 x 3.0	6	9 x 14	26	17-Sep-2022	huevos	2	2 volaron	B
Grietas no-excavadas												
s	19	Desconocida	0.6	67 x 2	5		1	29-Nov-07	3 pichones		desconocido	
t	91	<i>Cedrela fissilis</i>	5.9	43 x 2	18	12 x 12	11	10-Nov-18	incubación	3	3 volaron	D
t							16	11-Oct-19	construcción	3	3 volaron	D
u	35	<i>Machaerium paraguayense</i>	3.4	16 x 2	12	9 x 10	21	11-Nov-2020	1 pichón		al menos 1 voló	E

1). La distancia entre dos árboles usados consecutivamente para anidar por un mismo individuo anillado fue en promedio 61 m (rango: 42–90, N = 4 casos). También el individuo E se observó en 2022 excavando una nueva cavidad a 296 m del nido que había usado en 2020 (árbol u), pero no pudimos confirmar una puesta (Figura 1).

En cada nido, un solo individuo se encargó de la construcción, la incubación, y el cuidado de los pichones hasta que salieron del nido. Aunque no pudimos sexar directamente a estos individuos, seguimos a Skutch (1996) y Vega Rivera et al. (2003) en sugerir que probablemente hayan sido hembras, porque 1) no hallamos hasta la fecha ninguna evidencia de cuidado uniparental por machos en Passeriformes, y 2) los machos de *X. fuscus* colectados en condición reproductiva no tuvieron parche de incubación (Marantz et al. 2020). Vocalizaba con un llamado, "chip-CHIP" (Fig. 2B-C). Aunque también escuchamos este llamado esporádicamente en otras circunstancias e incluso fuera de época reproductiva, fue tan característico de la nidificación que, al reconocerlo, a partir de 2015, lo utilizamos para encontrar casi todos los nidos entre 2016 y 2022. El individuo que atendía el nido raramente emitía el canto largo regular de la especie (Figura 2A) o solo lo emitía en momentos puntuales del día.

En alrededores de los nidos muchas veces detectamos un segundo individuo que realizaba el canto largo (Figura 2A) casi sin interrupción durante muchos minutos mientras la presunta hembra estaba dentro del nido o cerca del mismo. Interpretamos que este segundo individuo sería el macho padre. Los presuntos machos recorrían zonas bien determinadas: utilizaron los mismos posaderos donde cantaron durante horas

en la mañana temprano y al atardecer. A estos presuntos machos los pudimos seguir por la selva, incluso pudimos predecir donde irían, al conocer los árboles desde donde solían cantar. A veces, aparentemente en estado de alerta, la presunta hembra intensificaba el llamado y realizaba movimientos agitados en vez de ir al nido. En algunas de estas ocasiones el presunto macho se acercó cantando ininterrumpidamente; en otras no observamos ni escuchamos a otro individuo. En los nidos con individuos anillados nunca vimos que un segundo adulto aportara a la construcción del nido, incubación o cuidado de los pichones, pero sí vimos su intervención en el momento en que los pichones salieron del nido (ver abajo). Los nidos 6 y 7 (atendidos por individuos anillados A y B) estuvieron activos simultáneamente en 2017, separados por 130 m de distancia; mientras estos nidos estuvieron activos detectamos en el espacio entre ellos a un total de cinco adultos diferentes (cuatro anillados y un adulto sin anillo; Figura 1, Tabla 1).

Lecho del nido, puesta y etapa de incubación. En el lecho de todas las cavidades con nidos había un grueso y alto colchón (varios centímetros) de cientos de cortezas finas, con algunos fragmentos de hojas, que el adulto empezaba a traer antes de comenzar la puesta (<https://vimeo.com/913577942>). Las puestas completas fueron de dos o tres huevos blancos (promedio \pm SE = 2.8 ± 0.1 huevos; N = 16; Tabla 1; Figura 3). Los huevos fueron puestos en días alternos (nidos 5, 10, 14). Cuando revisamos los nidos durante la puesta y todo el periodo de incubación, los huevos estuvieron generalmente parcial o totalmente cubiertos por cortezas; solo quedaron a la vista cuando logramos sorprender al adulto en el nido, obligándolo a escapar repentinamente. El nido 14 contenía dos huevos el

14 de octubre y tres huevos el 15 de octubre, y los dos primeros pichones nacieron entre las 9:53 y las 17:00 h del 3 de noviembre. El 11 de octubre, el nido 16 contenía dos huevos y el adulto no durmió en el nido esa noche; el 12 de octubre contenía tres huevos y un adulto durmió en el nido; los tres huevos eclosionaron entre las 15:57 h del 30 de octubre y las 16:30 h del 31 de octubre. En base a esta evidencia calculamos un periodo de incubación de 19 días, contando que el adulto inició la incubación con la puesta del último huevo.

En la etapa de incubación, la tasa de atención en el nido (proporción del tiempo que un adulto estuvo en el nido de día) fue de $63 \pm 3\%$ ($N = 28$ observaciones de $1\text{ h } 43\text{ min} \pm 8\text{ min}$ de duración). Los turnos en el nido fueron de $29 \pm 3\text{ min}$ ($N = 55$, excluyendo 8 visitas rápidas para dejar material). Los turnos fuera del nido fueron de $16 \pm 1\text{ min}$ ($N = 54$). Adultos llevaron material a sus nidos en 47 de 87 (54%) de los viajes que observamos durante la incubación.

Desarrollo de los pichones. La fecha de eclosión de los pichones fue observada directamente en los nidos 3, 6, 7, 9, 11, 14, 16 y 18. Los pichones estuvieron en el nido 20 días (nido 11), 21 días (nidos 3, 7, 16 y 25), o 22 y 23 días (nido 14) a partir de la eclosión. Al nacer (día 0), los pichones tuvieron piel rosada, plumón negro ralo pero largo en cabezas, espaldas, alas y rabadillas; y ojos cerrados (Figura 3). Algunos levantaban la cabeza pidiendo alimento, mostrando el paladar amarillo con notables comisuras amarillas. Algunos se movían mucho, enterrándose en el material del nido o destapándose (<https://vimeo.com/913579008>). Otros permanecían quietos. Los canutos estaban emergiendo de la piel en las alas y espalda el día 5 de vida, y abriéndose en las alas el día 7. Entre el

día 12 y 13 abrieron los ojos y empezaron a abrirse los canutos de las plumas de la cola. En el resto del cuerpo tenían plumas marrones y negras, garganta y pecho estriados, pequeño barado detrás de la nuca. El día 15 de edad parecían emplumados, pero mantenían la cola corta con canutos en la base o sin abrir aún, y se observó por primera vez un pichón trepado a la pared de la cavidad. El día 18 se vio por primera vez un pichón asomado a la entrada para recibir alimento. El día 19 empezaron a competir para asomarse por la entrada. Empezamos a escuchar a los pichones vocalizar dentro de la cavidad entre los días 17 y 20 de edad. Observamos larvas de moscas parásitas “uras” (*Philornis* spp., Fam. Muscidae) en pichones de cuatro nidos.

Cuidado parental y dieta de los pichones En el nido 3 el adulto durmió en la cavidad hasta que los pichones tenían 16 días de edad, y dejó de hacerlo a partir de los 17 días. La edad de los pichones, pero no el número de pichones en el nido, influyó en la tasa de atención en el nido (proporción del tiempo que un adulto estuvo en el nido de día) (Tabla 2). El adulto disminuyó su tiempo en el nido a medida que avanzaba la edad de los pichones, de $38 \pm 9\%$ del tiempo en los primeros 4 días, a $12 \pm 4\%$ en los días 5–9, y dejó de empollar alrededor del día 10 (Figura 4A). La tasa de visitas al nido para alimentar (excluyendo visitas para traer material) varió de 2.1 a 10.0 visitas/hora. Aumentó con la edad de los pichones (4.1 ± 0.6 en los días 0–4, 4.8 ± 0.5 en los días 5–9, 6.4 ± 0.3 en los días 10–23) pero no estuvo influenciado por el número de pichones en el nido (Tabla 2, Figura 4B).

Observamos al adulto trayendo material (cortezas y hojas) al nido en 23 ocasiones mientras los pichones estaban en el nido, incluso ocasionalmente cuando los pichones estaban

Figura 2. A. Canto de un presunto macho de *Xiphorhynchus fuscus* cerca del nido 3, 7:30 h, 30 de octubre de 2016. B. Canto del presunto macho (M) y “chip-CHIP” de la presunta hembra (H) cerca del nido 3 a las 7:11 h del 30 de octubre de 2016 (<https://xeno-canto.org/790035>). C. Llamado de la presunta hembra “chip-CHIP” y vocalizaciones de pichones en el nido 2 a las 5:43 el 30 de noviembre de 2015 (<https://xeno-canto.org/790305>).

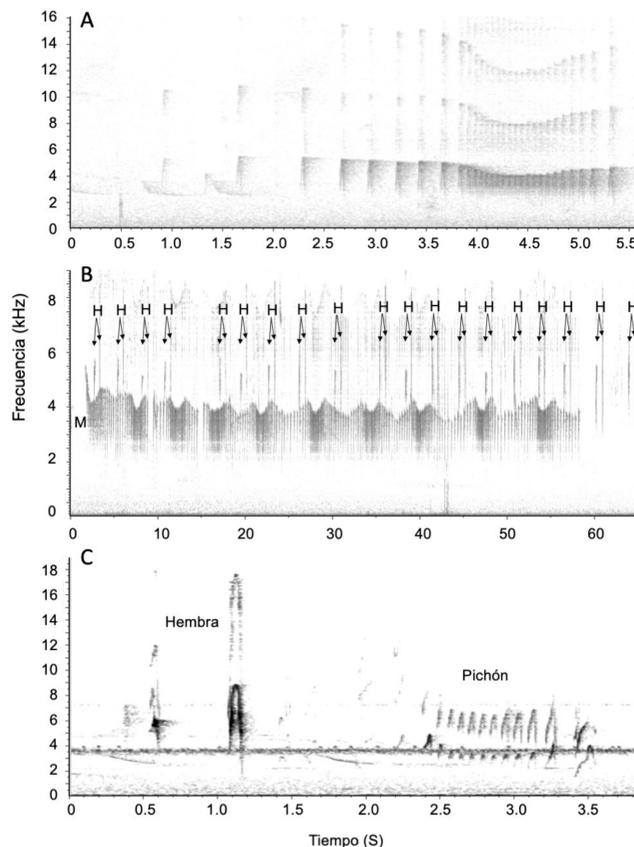


Figura 3. Desarrollo de nidos del chichero enano *Xiphorhynchus fuscus*. A. Nidada de 2 huevos, puesta reciente (nido 10); en raras ocasiones los huevos no estaban cubiertos por hojas o trozos de corteza. B. Tres pichones recién eclosionados (nido 6). C. Tres pichones de seis días, parcialmente cubiertos por trozos de corteza (nido 11). D. Tres pichones de ocho días (nido 11). E. Volantón con el adulto que atendía el nido (presunta hembra), momentos después de abandonar la cavidad (nido 17; Foto: A. Tello). F. Escarabajo alimentándose de un pichón bien desarrollado dentro de un huevo en el nido 10 (después de retirar las escamas de corteza).



emplumados. En el nido 3, cuando los pichones tenían 17 días y se veían sus picos y cabezas a través de la entrada, el adulto, que venía trayendo alimento regularmente, repentinamente arribó 8 veces con manojos de cortezas y hojas en el espacio de 12 minutos. En el mismo nido cuando tenían 19 días llegó dos veces con manojos de corteza al final del día, pero los pichones estaban destapados 10 min después cuando revisamos el interior. El día 20 también llegó tres veces con manojos de corteza en un espacio de 9 min. En todos los casos los pedazos de material fueron tan grandes (3 veces el tamaño de la cabeza del adulto) que le costó pasarlos por la entrada de la cavidad (5.6 × 2.6 cm).

La dieta de los pichones estuvo constituida casi totalmente por artrópodos. Entre los que logramos identificar, los elementos más comunes fueron las larvas de Lepidoptera (21% de las presas identificadas), adultos de Orthoptera (21%) y adultos de Lepidoptera (15%; Tabla 3). Observamos al adulto removiendo sacos fecales en 190 ocasiones a partir del día 4 y hasta que volaron los pichones. También se removieron élitros y otros restos (N = 24), y material (hojas y cortezas; N = 8) a partir del día 2.

Supervivencia de nidos y vuelo de los pichones. La tasa de supervivencia diaria de los nidos fue de 0.984 (95% IC: 0.970–0.992), calculado con el modelo de regresión logística, lo que se traduce a una probabilidad de 0.50 (95% IC: 0.26–0.70) de

sobrevivir el periodo entero de nidificación (asumiendo 4 días de puesta + 19 días de incubación + 21 días de pichones). Calculado por el método de Mayfield (1961) el valor de la supervivencia diaria fue 0.985. En los nidos exitosos, observamos entre 1 y 3 volantones (2.3 ± 0.2; N = 14).

En los días previos a la salida de los pichones del nido, el adulto ocasionalmente permaneció cerca de la entrada vocalizando con una presa, o entraba y salía con la misma presa, aparentemente intentando conseguir que salgan los pichones. También a veces alimentó desde afuera de la entrada. Observamos la salida de los pichones en seis nidos. Al menos en cuatro de ellos, un segundo adulto (presunto padre) se involucró de alguna manera cuando los pichones salieron (Tabla 4, <https://vimeo.com/845557527>). En un caso observamos que este segundo adulto alimentó un pichón (Tabla 4).

Los fracasos de nidos fueron causados por depredación (N = 7), mortandad de todos los pichones (N = 1), o abandono (N = 1; Tabla 1). El nido 18 fue predado cuando los pichones tuvieron entre 4 y 8 días de edad, y 3 días después observamos una marmosa (*Marmosa* sp.) en el hueco. El nido 10 contenía dos huevos intactos hasta el día 17 de la incubación; en el día 19 escarbando en el material del fondo pudimos encontrar un solo huevo; más tarde ese mismo día vimos un cascarudo (Coleoptera: Scarabaeidae; tribu *Phileurini*; Figura 3F) abriendo el huevo y depredando al pichón (desarrollado) adentro. El

Tabla 2. Parámetros de dos modelos lineales mixtos que predicen la inversión de cuidado parental (A. proporción de tiempo que pasaba un adulto en el nido, familia binomial; B. tasa de visitas del adulto para alimentar a los pichones, familia gaussian). En ambos casos la identidad del nido fue incluida como un efecto aleatorio pero su efecto fue ínfimo. La varianza asociada con el efecto aleatorio de la identidad de nido fue 7.7×10^{-10} para el modelo que predice proporción de tiempo en el nido, y 2.6×10^{-9} para el modelo que predice la tasa de visitas. Los parámetros significativos en $\alpha = 0.05$ están resaltados en negrita. N = 49 observaciones en 9 nidos.

Variables predictoras	A. Tiempo en el nido		B. Tasa de visitas	
	<i>b</i> ± SE	<i>p</i>	<i>b</i> ± SE	<i>p</i>
Intercepto	-1.27 ± 3.69	0.73	2.06 ± 1.12	0.06
Edad de pichones (días)	-0.23 ± 0.11	0.03	0.16 ± 0.03	<0.001
Número de pichones	0.42 ± 1.22	0.73	0.57 ± 0.36	0.11

Tabla 3. Alimentos entregados en 13 nidos de *Xiphorhynchus fuscus* en el Parque Provincial Cruce Caballero, Misiones, Argentina, 2015–2022, organizados por filo, subfilo, clase y orden. Además de estas presas registramos 12 artrópodos desconocidos, 8 larvas desconocidas, 6 insectos desconocidos, 3 Arachnida desconocidas y 3 crustáceos desconocidos.

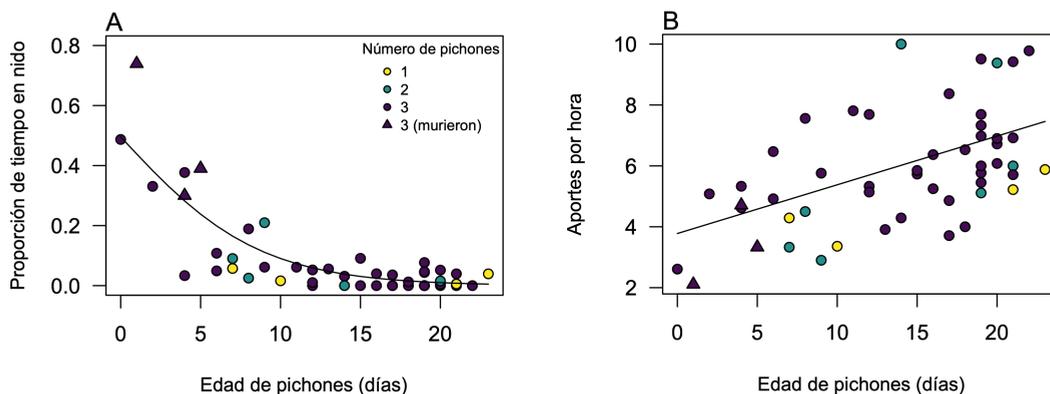
	Estadio	N	Detalles
Arthropoda			
Hexapoda			
Insecta			
Blattodea	Adulto	20	
Coleoptera	Larva	1	
	Pupa	6	
	Adulto	24	
Diptera	Adulto	4	
Hemiptera	Adulto	24	
Hymenoptera	Adulto	23	
Lepidoptera	Larva	91	4 Geometridae
	Pupa	25	
	Adulto	65	4 SpHINGIDAE, 1 HESPERIDAE, 2 GEOMETRIDAE
Mantodea	Adulto	2	
Odonata	Adulto	2	1 ZYGOPTERA
Orthoptera	Adulto	88	
Phasmatodea	Adulto	2	
Chelicerata			
Arachnida			
Araneae	Adulto	36	
Opiliones	Adulto	5	
Myriapoda			
Chilopoda	Adulto	3	
Diplopoda	Adulto	4	
Chordata			
Reptilia			
Squamata	Cría	1	Colubridae

cascarudo tenía sus patas traseras contra la pared de la cavidad, y sus partes de la boca dentro del huevo. Al mover unas cortezas el cascarudo se enterró y desapareció en el material del nido, junto al huevo, que no pudimos encontrar más. En dos nidos predados la entrada se había agrandado, y en uno de estos (nido 9) observamos más de 9 plumas de vuelo del adulto adentro y afuera del nido. En el nido 6, el día 11 desapareció uno de los tres pichones; el día 14 uno de los pichones estaba muerto y el otro temblaba, con los ojos cerrados. El día 16 los dos pichones estaban muertos, aunque el adulto seguía trayendo alimento. El nido posiblemente estaba mojado por dentro, después de varios días de lluvias; pocos días después, el techo colapsó y la cavidad se llenó de madera podrida. Uno de los pichones también se encontró muerto el día 17 en el nido 8, después de haber estado trepado a la pared el día anterior. Al otro día no pudimos ver más su cuerpo. En el nido 25, entre la salida del primer y segundo volantón, un Tucán

Pico Verde (*Ramphastos dicolorus*; importante predador de nidos en nuestra área de estudio; Cockle et al. 2016) posó en el borde del hueco e intentó mirar el interior, pero resbaló, voló y se alejó.

Pernocte y uso de dormideros. Encontramos dos dormideros de *X. fuscus*. El primer dormidero se encontró el 27 de agosto de 2018 a las 18:30 h cuando un adulto llegó vocalizando "chip-CHIP", con vuelos entre árboles cercanos y luego trepó por el tronco de un árbol muerto de 52 cm de DAP y se metió debajo de una corteza desprendida y separada del tronco (a aproximadamente 10 m de altura). Repitió el mismo comportamiento el 12 de septiembre de 2018 a las 18:34 h. El segundo dormidero se encontró el 13 de noviembre de 2020 a las 19:17 h cuando un adulto realizando la vocalización "chip-CHIP" entró en una grieta a 2.2 m de altura en un tocón muerto de 15 cm de DAP, y permaneció durante la noche. La grieta

Figura 4. Cuidado parental de *Xiphorhynchus fuscus* según la edad de los pichones y el número de pichones en el nido en el momento de la observación (amarillo = 1, turquesa = 2, violeta = 3). Cada punto representa una observación (N = 51; promedio: 2 h 9 min; rango: 41 min a 4 h 18 min). Los triángulos indican las observaciones en el nido 6, donde los pichones murieron; los círculos indican las observaciones en todos los otros nidos. A. Proporción del tiempo de la observación en el que había un adulto en el nido. B. Tasa de visitas al nido (descontando las visitas cuando traía material). Estimamos que el adulto trajo alimento en todas o casi todas las visitas reportadas aquí, aunque no siempre pudimos observar o distinguir lo que tenía en su pico. Las líneas negras representan los valores predichos por modelos mixtos, con la identidad del nido como efecto aleatorio (tomando como ejemplo el nido 17, que era típico), permitiendo variar el día y manteniendo el número de pichones en su modo (3).



parecía ser producto del forrajeo de algún animal. La cavidad no tenía profundidad hacia abajo y no contenía material, pero continuaba hacia arriba. La entrada medía 22.5 x 3 cm y el fondo 7.5 x 11 cm. El 14 de noviembre el adulto no apareció, pero el 25 y 26 de noviembre volvió, nuevamente realizando la vocalización "chip-CHIP", y entró a las 19:24 y 19:10 h, respectivamente. Luego no hicimos observaciones en esta grieta, pero sí escuchamos en reiteradas ocasiones al adulto

vocalizando "chip-CHIP" al oscurecer desde ese sector y desde puntos algo alejados al amanecer.

DISCUSIÓN

X. fuscus exhibe fidelidad a los árboles y sectores de nidificación, pero cierta flexibilidad en las cavidades usadas para nidificar y pernoctar. Forra la base del interior del nido con pedazos de corteza, alimenta sus pichones principalmente con

Tabla 4. Observaciones de la salida de los volantones en cinco nidos de *Xiphorhynchus fuscus* en el Parque Provincial Cruce Caballero, Misiones, Argentina. ID Adulto: letras A–F corresponden con adultos anillados (Tabla 1, Figura 1). NA indica adultos no anillados, presentes cuando salieron los pichones. Los nombres en paréntesis indican los observadores; el nido 25 fue grabado por un iPhone con telescopio, sin presencia de observadores.

Nido	ID Adulto	Volantón	Fecha	Hora	Observación
2	2 NA	1	01-Dec-15	5:47	Llegó un adulto y alimentó al volantón 1 en la entrada; estaba junto a la entrada cuando el volantón salió del nido, intentó volar pero cayó al piso. El adulto aterrizó junto al volantón y emitieron muchas vocalizaciones. Luego este volantón trepó un árbol. (CF)
		2	01-Dec-15	5:48	Mientras el adulto vocalizaba junto al volantón 1 en el piso, el volantón 2 voló y posó en un árbol a unos 5 m. Entre las 5:58 y las 6:37 los dos volantones volaron entre diferentes árboles próximos y un adulto llegó cinco veces para interactuar con ellos o con el pichón que permanecía en el nido. A las 6:45 y 6:58 dos adultos se pelearon. Uno de ellos pareció atacar a uno de los volantones. (CF)
		3	01-Dec-15		Salió entre 7:38 y 16:35; no se observó.
3	NA	1	08-Nov-16	6:45	Adulto llegó a la entrada, el volantón 1 salió y junto al adulto realizó un vuelo de unos 8 m para posarse en un árbol pequeño. Los dos treparon, el adulto con el alimento en el pico. El volantón voló a otro árbol; el adulto lo alimentó y vocalizó muchas veces. (CF y MG)
		2	08-Nov-16	7:15	Volantón voló 3 m para posarse en un chachí (helecho arborescente <i>Alsophila setosa</i>) y vocalizó, sin que viniera el adulto. A las 7:30 h el volantón 2 empezó a trepar por el chachí unos 2,5 m, y voló 3 m a otra percha. A las 07:40 h vocalizó este volantón y el volantón 3 le contestó (desde el nido) y también un adulto se contactó. (CF y MG)
		3	08-Nov-16	7:45	Adulto se acercó al hueco, salió volando el volantón 3 y el adulto lo siguió. El volantón 3 se posó en un chachí a unos 6 m del nido, el volantón 2 voló siguiéndolo, y ambos siguieron al adulto fuera de nuestra vista. (CF y MG)
14	C	1	25-Nov-19		Salió entre 8:42 y 16:02 h; no se observó.
		2	26-Nov-19		Salió entre 16:06 h el 25 nov y 5:31 h el 26 nov; no se observó.
		3	26-Nov-19	6:28	Un adulto vocalizaba (<i>chip-CHIP</i>) y el volantón intentaba salir. Adulto C llegó con una langosta verde, el pichón intentaba salir pero no lo conseguía. Adulto entró al nido y el pichón (que tenía una ura en la cabeza) se asomó, luego voló. (https://vimeo.com/881902996) (El adulto debe haber salido después pero terminó el video y no se vio). 6:40 h un adulto lo alimentó. (MG, A. Tello, E. Stein).
16	D + NA	1	21-Nov-19	6:04	Adulto D vocalizó y se posó en el tronco, trepó con insecto en el pico. Se puso a un costado de la entrada y se asomó el volantón 1. El adulto voló y el volantón 1 lo siguió y se posó en un árbol. Anteriormente (5:53 h) un adulto no anillado trepó el tronco acercándose dos veces al nido, pero no interactuó con los volantones durante nuestra observación. (CF y MG)
		2	21-Nov-19	8:47	Adulto D se posó al lado del nido con una presa en el pico, entró; el volantón 2 salió y trepó por el tronco; el adulto salió; el pichón saltó hacia un costado del tronco y el adulto voló hacia abajo (https://vimeo.com/881904570). (CF y MG)
		3	21-Nov-19	9:19	Adulto D llegó con una presa; se asomó un poco y el volantón 3 salió dando pequeños saltos (https://vimeo.com/881907053). El adulto lo siguió hacia arriba. El pichón voló hacia abajo y trepó un chachí. El adulto voló hacia el volantón y este realizó otro vuelo corto, hacia otro chachí. 9:25 h el volantón 3 voló hacia otro chachí, se tomó y fue subiendo. Adulto D quedó cerca y lo fue acompañando. (CF y MG)
17	A + NA	1	17-Nov-19		Ya había salido cuando llegamos a las 6:11 h. Adulto A y un adulto no anillado estuvieron juntos, cerca del volantón 1; lo vimos más con el adulto A, que lo alimentó a las 7:40 h (chicharra) y 8:29 h (grillo). (CF y A. Tello)
		2	17-Nov-19	6:21	Salió del hueco solo y subió por el tronco del árbol del nido, picoteando líquenes. A las 6:53 h el adulto no anillado trepó atrás del volantón 2 hasta que el volantón voló; el adulto no anillado lo acompañó y permaneció cerca (https://vimeo.com/845557527). A las 6:55 h el adulto no anillado alimentó a este pichón. (CF y A. Tello)
25	B + F	1	26-Oct-21	8:39	Adulto B llegó con un insecto; el pichón asomado pidió la presa, pero el adulto no se lo entregó y a los 38 segundos se fue. Volvió a los 12 segundos con la misma presa; el pichón salió volando y el adulto B lo siguió (https://vimeo.com/881915105). Luego de 1 minuto el adulto volvió al nido con la misma presa, observó adentro pero se llevó de nuevo la presa.
		2	26-Oct-21		De 8:40 h a 11:42 h el Adulto B seguía alimentando y removiendo sacos fecales (https://vimeo.com/882292642). A las 10:09 h el Adulto F (nunca antes observado en este árbol nido en 11 h de videos) subió el tronco hasta la cavidad. Durante 3 segundos inclinó la cabeza para observar o escuchar por la entrada; luego voló (https://vimeo.com/882294599). El pichón 2 salió del nido entre las 11:42 h cuando se terminó el video, y las 16:03 h cuando encontramos un solo pichón en el nido.
		3			Salió en algún momento entre las 16:03 h del 26 de octubre y las 18:22 h del 27 de octubre; no se observó.

artrópodos y remueve sus sacos fecales, similar a muchas otras especies de Dendrocolaptinae. A diferencia de la mayoría de los Dendrocolaptinae (pero consistente con otros *Xiphorhynchus*, *Dendrocincla* y *Sittasomus*), *X. fuscus* exhibe cuidado uniparental del nido durante las etapas de construcción, incubación y pichones. A diferencia de lo observado en *Dendrocincla* (e.g., Willis & Oniki 1995, Bodrati et al. 2018), en *X. fuscus* un segundo adulto recorre la zona de los nidos, responde a los llamados de alarma del adulto que atiende el nido, y a veces participa en el momento de salida de los pichones. También a diferencia de la mayoría de los Dendrocolaptinae, pero en línea con otras especies que exhiben cuidado uniparental, *X. fuscus* tapa los huevos y a veces los pichones, con material del nido.

Desarrollo y supervivencia del nido. La incubación en *X. fuscus* demandó 19 días. Skutch (1996) reportó un periodo de incubación de 18 días en un nido de *X. susurrans* (donde no pudo ver los huevos o los polluelos y debe haber confiado en pistas dadas por el comportamiento del adulto) y al menos 18 días en otro nido. Vega Rivera et al. (2003) estimaron un periodo de incubación de alrededor de 15 días en un nido accesible de *X. flavigaster*, pero esto podría ser una subestimación si el adulto cubriera los huevos con material del nido, impidiendo que los investigadores confirmaran las fechas exactas de la puesta. El adulto de *X. fuscus* dejó de empollar sus pichones de día cuando tenían 9 o 10 días de edad, y de noche cuando tenían 17 días; en cambio, Skutch (1996) reportó que un adulto de *X. susurrans* dejó de empollar sus pichones a los 9 o 10 días incluso de noche. Los pichones de *X. fuscus* que observamos se desarrollaron a un ritmo similar y volaron a una edad similar (20–23 días) a los pichones de *X. susurrans* estudiados por Skutch (1996; 19 o 20 días) y los pichones de *X. flavigaster* estudiado por Vega Rivera et al. (2003; 18–21 días).

Xiphorhynchus fuscus parece depender principalmente del ocultamiento para evitar la depredación del nido. Nidificó a una altura promedio de solo 3.5 m, siendo que en la misma área de estudio la altura media de las cavidades-nidos de otras aves similares en tamaño (12 a 128 g) es de 9.2 m, y nidificar a alturas bajas está asociado a mayores tasas de fracaso (Cockle et al. 2015). Aun así, *X. fuscus* tuvo tasas de supervivencia diaria y de éxito reproductivo relativamente altas, similares a *Trogon surrucura*, *Pionus maximiliani* y *Pyrrhura frontalis*, aunque no tan altas como *Ramphastos dicolorus* (Cockle et al. 2015). Las cavidades excavadas estaban en madera tan blanda que, de ser encontradas por un depredador, podían abrirse con suma facilidad. Skutch (1996, p. 239) menciona un comportamiento similar de *X. susurrans*, en el que parece “depender totalmente del ocultamiento, el secretismo y las visitas poco frecuentes para la seguridad de sus nidos en rincones extraños difíciles de encontrar”. De cinco nidos estudiados por Skutch (1996) desde la eclosión de los huevos, todos sobrevivieron hasta que volaron los pichones, lo que consideró excepcionalmente alto como tasa de éxito en su zona de estudio.

Observamos que *X. fuscus* cubre sus huevos y pichones con material vegetal, los pichones se entierran solos en el material, y el adulto sigue trayendo trozos de corteza incluso cuando los pichones están totalmente emplumados y a punto de volar. Un nido de *X. susurrans* también contenía 18 cm de cientos (sino miles) de cortezas (Skutch 1996). Del mismo modo como *X. fuscus*, *X. susurrans* también deja sus huevos a veces parcial o totalmente tapados en el material suelto del

nido; trae pedazos de corteza durante el periodo de incubación y a veces cuando hay pichones (Skutch 1996). En nuestra área de estudio, hemos observado que otras dos especies de Dendrocolaptinae con cuidado uniparental (*Dendrocincla turdina* y *Sittasomus griseicapillus*) también suelen tapar los huevos con material, aunque nunca al extremo de *X. fuscus* (Bodrati et al. 2012, 2018). Tapar los huevos y pichones sería una estrategia para esconderlos de depredadores (dando la impresión de que la cavidad está vacía, como fue señalado para aves del género *Tityra*; Skutch 1946, Di Giacomo 2005) y también ayudaría con la termorregulación durante las ausencias del adulto.

Roles de los sexos e implicaciones en el sistema de apareamiento. Toda la evidencia sugiere que en *X. fuscus* y en el resto de las especies del género *Xiphorhynchus*, un solo adulto construye el nido, incuba los huevos, mantiene la higiene y atiende a los pichones hasta que salen del nido. Aunque Majewska & Oteyza (2013) y Marantz et al. (2020) indican que ambos padres contribuyen al cuidado durante la etapa de pichones en *X. pardalotus*, no pudimos encontrar la fuente original y consideramos que probablemente se trate de un error. En Passeriformes, el cuidado uniparental se conoce solamente de parte de la hembra y se asocia generalmente a la dieta frugívora, al dimorfismo sexual, y a sistemas de apareamiento promiscuos o de tipo lek (Snow 1976, Cockburn 2006, Remeš et al. 2015). Las primeras dos condiciones (frugivoría y dimorfismo sexual evidente) no ocurren en *Xiphorhynchus* u otros furnáridos con cuidado uniparental (Bodrati et al. 2012, Cockle & Bodrati 2017, Bodrati et al. 2018), y la tercera (sistema de apareamiento) es desconocido.

Con respecto al clado Furnariida (Conopophagidae, Thamnophilidae, Grallariidae, Formicariidae, Rhinocryptidae y Furnariidae), Cockburn (2006) solo reportó cuidado uniparental "conocido" en cuatro especies de *Dendrocincla* y dos de *Xiphorhynchus*. Siguió a las fuentes originales en indicar que el cuidado se hace por parte de la hembra (Willis & Oniki 1995, Marantz et al. 2003, Vega Rivera et al. 2003; en algunos casos no cita la fuente). *Pseudocolaptes lawrencii*, *Anabac-erthia lichtensteini* y *Heliobletus contaminatus* también exhiben cuidado uniparental (Skutch 1969, Cockle & Bodrati 2017) aunque fueron erróneamente asignadas a cuidado biparental por Cockburn (2006). Ninguna de estas fuentes incluye evidencia concreta del sexo de los individuos estudiados. Considerando la rareza del cuidado uniparental en passeriformes insectívoros y la dificultad de sexar a los furnáridos por plumaje, sería muy valioso realizar sexado molecular de los individuos que atienden los nidos en géneros con cuidado uniparental (*Xiphorhynchus*, *Dendrocincla*, *Sittasomus*, *Anabac-erthia*, *Heliobletus*, *Pseudocolaptes*; Cockle & Bodrati 2017). También serían importantes estudios que pueden detectar o descartar dimorfismos sutiles (e.g., Moreno et al. 2007, Cardoni et al. 2009) o dicromatismos invisibles para el ojo humano, ya indicados para *Sittasomus griseicapillus* y *Dendrocincla homochroa* (Eaton 2005).

A pesar de mantener cuidado exclusivamente uniparental durante toda la construcción, incubación, y cuidado de los pichones en el nido, un segundo adulto (presunto macho) de *X. fuscus* se involucró en el cuidado de los pichones una vez que salieron del nido, alimentando a un volantón en al menos un caso. Rowley (1966) menciona “woodcreepers” (plural) alimentando a volantones de *Xiphorhynchus flavigaster*, sugiriendo que más de un adulto puede brindar cuidado

parental a los volantones; sin embargo, esta idea continua sin confirmarse. En nuestra área de estudio, otros *Dendrocolaptes* con cuidado uniparental, *Sittasomus griseicapillus* y *Dendrocincla turdina*, ponen hasta dos huevos y (hasta donde conocemos) no cuentan con ninguna ayuda de otro adulto al momento de salir los pichones (Bodrati et al. 2012, 2018; datos inéditos). Es posible que la ayuda de otro adulto en la etapa de los volantones, permita a *X. fuscus* mantener una puesta de tres huevos, relativamente alta para una especie con cuidado uniparental durante la nidificación. Una explicación alternativa de nuestras observaciones, es que el segundo individuo sea un ayudante, o aún un adulto no emparentado, atraído por la conmoción del momento, que no tenga un rol importante en el cuidado de los volantones.

En especies con cuidado biparental durante la etapa del nido, existe variación en la inversión de los sexos según la etapa reproductiva (Wang et al. 2022). En la etapa de los volantones, las aves son muy vulnerables a los predadores, y pueden demandar mayor esfuerzo parental que durante la etapa del nido (Smith 1978, Gow & Wiebe 2014). En especies con cría cooperativa, la etapa de volantones puede ser el momento en el que es más importante la participación de diferentes adultos (Russell 2000). En un caso inusual, hembras de *Dendrocopos minor* que abandonaron el nido durante la etapa de pichones, volvieron a participar en el cuidado de los volantones (Wiktander et al. 2000). Con mayor frecuencia, se observa que uno de los adultos puede ayudar mientras los pichones están en el nido, pero abandona durante la etapa de volantones (e.g., hembras de *Colaptes auratus*, Gow & Wiebe 2014; hembras de *Aegolius funereus*, Eldegard & Sonnerud 2012; hembras de *Wilsonia citrina*; Evans Ogden & Stutchbury 1997; cualquiera de los sexos en *Turdus leucomelas*, Haddad 2020). Lamentablemente, son escasos los estudios sobre el cuidado parental en aves altriciales después de que los pichones abandonan el nido (e.g., Evans Ogden & Stutchbury 1997, Wang et al. 2022). Si bien parece lógico que empiece a contribuir el (presunto) macho en una etapa demandante y de alto riesgo para los volantones, desconocemos si existen otras especies con cuidado uniparental durante la etapa del nido, en las cuales un segundo adulto empieza a colaborar en la etapa de los volantones.

Nuestras observaciones de (1) cuidado uniparental en el nido, (2) fidelidad al árbol nido y área de nidificación, (3) otros individuos en alrededores de los nidos y vocalizando desde perchas aparentemente predeterminadas y (4) la participación de un segundo adulto en el momento de salir los volantones del nido, generan mucha intriga con respecto al sistema de apareamiento en *Xiphorhynchus*. Usando radiotransmisores en ocho individuos de trepatroncos bigotudo (*Xiphorhynchus flavigaster*) se demostró alta fidelidad a los sitios, con radios de acción de 15 ha en promedio. Estos radios de acción se solaparon entre individuos, pero no se sabía si eran machos o hembras en la mayoría de los casos (Vega Rivera et al. 2003). Nuestra observación de dos presuntas hembras de *X. fuscus* (con nido) y otros tres individuos adultos en un espacio de 130 m entre dos nidos, junto con la observación de individuos cantando desde perchas establecidas, podría indicar un sistema del tipo 'exploded lek' (lek explosivo), como ha sido descrito para *Dendrocincla tyrannina* (Willis & Oniki 1995). Alternativamente, podría explicarse por parejas socialmente monógamas con presencia de 'floaters' (flotadores). Como la mayoría de los passeriformes

con cuidado parental de la hembra sola, los *Dendrocincla* no parecen formar lazos de pareja (Skutch 1969, Willis 1972, Willis & Oniki 1995, Bodrati et al. 2018). En cambio, en *He-liobletus contaminatus*, *Sittasomus griseicapillus*, y ahora *X. fuscus*, las observaciones sugieren que puede haber un segundo individuo que participa de alguna manera, pero sin ir al nido (Bodrati et al. 2012, Cockle & Bodrati 2017, este estudio). Aunque Winkler et al. (2020) indican que los furnáridos son monógamos, esto no refleja el conocimiento actual (e.g., sobre *Dendrocincla*) y la idea merece cuestionarse, idealmente con datos genéticos. Creemos que es posible que el sistema de apareamiento en *X. fuscus* sea monogámico, poligínico o promiscuo. Los sistemas sociales en Furnariidae son extremadamente diversos, incluyendo la monogamia social de largo plazo (e.g., *Geositta poeciloptera*, de Souza Silva Machado et al. 2017; *Aphrastura spinicauda*, Botero-Delgadillo et al. 2023), sistemas de lek con machos emancipados (*Dendrocincla tyrannina*, Willis & Oniki 1995), y sistemas cooperativos de cría (e.g., *Acrobatornis fonsecai*, Whitney et al. 1996; *Coryphistera alaudina*, Areta & Bodrati 2007). Entender los sistemas sociales de especies con cuidado uniparental, como las limitaciones impuestas por la etapa riesgosa de los volantones, son avenidas muy importantes para estudios a futuro en furnáridos.

Conclusión. Los conocimientos y las preguntas que surgen de este trabajo con *X. fuscus* demuestran la importancia de estudios intensivos de campo a largo plazo en selvas neotropicales, para aportar ideas nuevas y poco exploradas sobre la historia de vida y la evolución de las aves. Su cuidado es uniparental durante la nidificación, pero hay indicios de que un segundo adulto participa cuando los pichones salen del nido, lo que ofrece una mirada interesante para entender la variación temporal en la contribución relativa de diferentes adultos (desde la construcción del nido hasta la emancipación de los volantones), que no se ha tratado en las principales revisiones sobre el tema (Cockburn 2006, Remeš et al. 2015, Wang et al. 2022). Russell (2000) destacó que la etapa de cuidado de volantones es mucho más larga en los passeriformes del hemisferio sur, comparado con las especies del norte templado, lo que podría aumentar la demanda de cuidado parental en esa etapa. En su análisis 'global' sobre el rol de los sexos en el cuidado de los nidos, Wang et al. (2022) incluyeron solamente dos de las 307 especies existentes de Furnariidae. Como remarco Russell (2000), la dificultad en discriminar entre diferentes hipótesis que explicarían la evolución de diferentes patrones en la historia de vida de las aves del hemisferio norte y sur, sigue radicándose en la falta de información sobre la biología reproductiva de las especies que habitan el hemisferio sur. Alentamos a todos los investigadores e instituciones a financiar, publicar, y citar los trabajos intensivos de historia natural en el Neotrópico, para poder interrogar con datos de campo, lo que creemos saber sobre las aves.

AGRADECIMIENTOS

Agradecemos a Bianca Bonaparte, Carlos Alderete, Max Ciaglo, Alex Fouillet, Viviane Zulian, Cecilia Orozco, Eliza Stein, Agustina Tello, Nestor Fariña, Ethan Cutler y José Segovia por su ayuda en el campo y por la discusión de ideas. El trabajo de campo fue financiado por un Rufford Small Grant for Nature Conservation (18013-D), Agencia Nacional de Promoción Científica y Tecnológica (PICT 2016-0144), Columbus Zoo and

Aquarium, Riverbanks Conservation Support Fund, Fresno Chaffee Zoo Wildlife Conservation Fund, Minnesota Zoo Foundation, y un Maxwell-Hanrahan Award in Field Biology. El Ministerio de Ecología y RNR y IMIBio autorizaron el trabajo de campo en el Parque Provincial Cruce Caballero y la Administración de Parques Nacionales de Argentina en el Parque Nacional Iguazú. Gustavo Zurita y Esteban Abadie ayudaron con la identificación del cascarudo que se enterró con el huevo en el nido 10. A.B., C.A.F., M.R.G. and K.L.C. contribuyeron en igual proporción a este manuscrito.

REFERENCIAS

- Areta, JI & A Bodrati (2007) Historia natural y comportamiento social del Crestudo (*Coryphistera alaudina*). *Ornitología Neotropical* 18: 209–222.
- Batisteli AF, EN da Silva Neto, TP Soares, MA Pizo & H Sarmento (2019) Breeding biology of the Sayaca Tanager (*Thraupis sayaca*) in south-east Brazil. *Journal of Natural History* 53: 2397–2412. <https://doi.org/10.1080/00222933.2019.1704462>
- Belton, W (1984) Birds of Rio Grande do Sul, Brazil. Part 1. Rheidae through Furnariidae. *Bulletin of the American Museum of Natural History* 178: 369–636.
- Bodrati, A, K Cockle, JM Segovia, I Roesler, JI Areta & E Jordan (2010) La avifauna del Parque Provincial Cruce Caballero, Provincia de Misiones, Argentina. *Cotinga* 32: 41–64.
- Bodrati, A, Cockle KL, Salvador SA & J Klavins (2012) Nesting of the Oliveaceous Woodcreeper (*Sittasomus griseicapillus*). *Ornitología Neotropical* 23: 325–334.
- Bodrati, A, KL Cockle & FG Di Sallo (2018) Nesting and natural history of the Plain-winged Woodcreeper (*Dendrocincla turdina*). *Wilson Journal of Ornithology* 130: 696–707. <https://doi.org/10.1676/17-076.1>
- Botero-Delgado, E, RA Vásquez & B Kempenaers (2023) Assessing the reproductive consequences of mate retention and pair bond duration in Thorn-tailed Rayadito (*Aphrastura spinicauda*), a short-lived, socially monogamous neotropical bird. *Ibis* <https://doi.org/10.1111/ibi.13183>
- Brooks M, K Kristensen, KJ van Benthem, A Magnusson, CW Berg, A Nielsen, HJ Skaug, M Maechler & BM Bolker (2017) glmmTMB balances speed and flexibility among packages for zero-inflated Generalized Linear Mixed Modeling. *The R Journal* 9: 378–400. <https://doi.org/10.32614/RJ-2017-066>
- Cabanne, GS, FR Santos & CY Miyaki (2007) Phylogeography of *Xiphorhynchus fuscus* (Passeriformes, Dendrocolaptidae): vicariance and recent demographic expansion in southern Atlantic Forest. *Biological Journal of the Linnean Society* 91: 73–84. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8312.2007.00775.x>
- Cabrera, AL (1976) *Enciclopedia argentina de agricultura y jardinería*. 2nd edition. Tomo II. Fascículo I. Regiones fitogeográficas argentinas. Editorial Acme S.A.C.I. Buenos Aires, Argentina.
- Cardoni, DA, JE Maldonado, JP Isacch & R Greenberg (2009) Subtle sexual dimorphism in the Bay-capped Wren-Spintail (*Spartanoica maluroides*; Furnariidae) uncovered through molecular sex determination. *Ornitología Neotropical* 20: 347–355.
- Cockburn, A (2006) Prevalence of different modes of parental care in birds. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 273: 1375–1383. <https://doi.org/10.1098/rspb.2005.3458>
- Cockle, KL & A Bodrati (2017) Divergence in nest placement and parental care of Neotropical foliage-gleaners and treehunters (Furnariidae: Philydorini). *Journal of Field Ornithology* 88: 336–348. <https://doi.org/10.1111/jof.12227>
- Cockle, KL, A Bodrati, M Lammertink & K Martin (2015) Cavity characteristics, but not habitat, influence nest survival of cavity-nesting birds along a gradient of human impact in the subtropical Atlantic Forest. *Biological Conservation* 184: 193–200. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2015.01.026>
- Cockle, KL, A Bodrati, M Lammertink, EB Bonaparte, C Ferreyra & FG Di Sallo (2016) Predators of bird nests in the Atlantic forest of Argentina and Paraguay. *Wilson Journal of Ornithology* 128: 120–131. <https://doi.org/10.1676/wils-128-01-120-131.1>
- Cockle KL, JT Ibarra, TA Altamirano & K Martin (2019) Interspecific networks of cavity-nesting vertebrates reveal a critical role of broadleaf trees in endangered *Araucaria* mixed forests of South America. *Biodiversity and Conservation* 28: 3371–3386. <https://doi.org/10.1007/s10531-019-01826-4>
- Cockle, KL, MR Gomez, CA Ferreyra, FG Di Sallo & A Bodrati (2024) Lesser Woodcreepers (*Xiphorhynchus fuscus*) excavate nest cavities in trees. *Ornithology* 141: ukad060. <https://doi.org/10.1093/ornithology/ukad060>.
- de Souza Silva Machado, TL, V Torga Lombardi, R Camargos de Meireles, JP Gusmão Teixeira, RR de C Solar & L Esteves Lopes (2017) Breeding biology of the threatened Campo Miner *Geositta poeciloptera* (Aves: Scleruridae), a Neotropical grassland specialist. *Journal of Natural History* 51: 2551–2563. <https://doi.org/10.1080/00222933.2017.1381771>
- Di Giacomo, AG (2005) Aves de la Reserva El Bagual. Pp. 201–465 in Di Giacomo AG & S Krapovickas (eds.). *Historia natural y paisaje de la Reserva El Bagual, Provincia de Formosa, Argentina*. Temas de Naturaleza y Conservación, Monografía de Aves Argentinas 4, Buenos Aires, Argentina.
- Eaton, MD (2005) Human vision fails to distinguish widespread sexual dichromatism among sexually "monochromatic" birds. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 102: 10942–10946. <https://doi.org/10.1073/pnas.0501891102>
- Eldegard, K & GA Sonerud (2012) Sex roles during post-fledging care in birds: female Tengmalm's Owls contribute little to food provisioning. *Journal of Ornithology* 153: 385–398. <https://doi.org/10.1007/s10336-011-0753-7>
- Euler, C (1900) Descrição de ninhos e ovos das aves do Brasil. *Revista do Museu Paulista* 3: 9–148.
- Evans Ogden, LJE & BJM Stutchbury (1997) Fledgling care and male parental effort in the Hooded Warbler (*Wilsonia citrina*). *Canadian Journal of Zoology* 75: 576–581. <https://doi.org/10.1139/z97-071>
- Giraud, AR & H Povedano (2004) Avifauna de la región biogeográfica Paranaense o Atlántica interior de Argentina: Biodiversidad, estado del conocimiento y conservación. *INSUGEO, miscelánea* 12: 331–348.
- Gow, EA & KL Wiebe (2014) Determinants of parental care and offspring survival during the post-fledging period: males care more in a species with reversed sex roles. *Oecologia* 175: 95–104. <https://doi.org/10.1007/s00442-014-2890-1>
- Haddad, RNM (2020) Divisão parental do cuidado à prole no sabiá-baranco (*Turdus leucomelas*). Dissertação de Mestrado, Instituto de Biociências da Universidade Estadual Paulista "Julio de Mesquita Filho", Rio Claro, São Paulo, Brasil.
- Haddad, RNM, AF Batisteli, JD Ibáñez-Álamo & MA Pizo (2023) Sexual division of nestling parental care in the Pale-breasted Thrush (*Turdus leucomelas*). *Journal of Ornithology* <https://doi.org/10.1007/s10336-023-02100-9>
- Heagy PA & LB Best (1983) Factors affecting feeding and brooding of Brown Thrasher nestlings. *Wilson Bulletin* 95: 297–303.
- Majewska, AA & JC Oteyza (2013) Breeding biology of the Straight-billed Woodcreeper. *Wilson Journal of Ornithology* 125: 150–158. <https://doi.org/10.1676/10-149.1>
- Marantz, CA, A Aleixo, LR Bevier & MA Patten (2003) Family Dendrocolaptidae (Woodcreepers). Pp 358–447 en del Hoyo J, A Elliott & DA Christie (eds.). *Handbook of the birds of the world. Volume 8. Broadbills to tapaculos*. Lynx Edicions, Barcelona, España.
- Marantz, CA, A Aleixo, LR Bevier, MA Patten & GM Kirwan (2020) Lesser Woodcreeper (*Xiphorhynchus fuscus*). In del Hoyo, J, A Elliott, J Sargatal, DA Christie & E de Juana (eds). *Birds of the World*, version 1.0. Cornell Lab of Ornithology, Ithaca, NY, EEUU. <https://doi.org/10.2173/bow.leswoo2.01>
- Marini, MA, LE Lopes, AM Fernandes & F Sebaio (2002) Descrição de um ninho de *Lepidocolaptes fuscus* (Dendrocolaptidae) do nordeste de Minas Gerais, com dados sobre sua dieta e pterilose dos ninhos. *Ararajuba* 10: 95–98.
- Martínez Crovetto, R (1963) Esquema fitogeográfico de la provincia de Misiones (República Argentina). *Bomplandia* 1: 171–215. <https://doi.org/10.30972/bon.133941>
- Mayfield, H (1961) Nesting success calculated from exposure. *Wilson Bulletin* 73: 255–261.
- Moreno, J, S Merino, E Lobato, MA Rodríguez-Gironés & RA Vásquez (2007) Sexual dimorphism and parental roles in the Thorn-tailed Rayadito (Furnariidae). *Condor* 109: 312–320. <https://doi.org/10.1093/condor/109.2.312>
- R Core Team (2022) R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. Available

- able at <https://www.R-project.org/>.
- Remeš, V, RP Freckleton, J Tökölyi, A Liker & T Székely (2015) The evolution of parental cooperation in birds. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 112: 13603–13608. <https://doi.org/10.1073/pnas.1512599112>
- Rowley, JS (1966) Breeding records of birds of the Sierra Madre del Sur, Oaxaca, Mexico. *Proceedings of the Western Foundation of Vertebrate Zoology* 1: 107–204.
- Royama, T (1966) Factors governing feeding rate, food requirement and brood size of nestling Great Tits *Parus major*. *Ibis* 108: 313–347. <https://doi.org/10.1111/j.1474-919X.1966.tb07348.x>
- Russell, EM (2000) Avian life histories: is extended parental care the southern secret? *Emu-Austral Ornithology* 100: 377–399. <https://doi.org/10.1071/MU0005S>
- Saibene, CA, MA Castelino, NR Rey, J Herrera & J Calo (1996) *Inventario de las aves del Parque Nacional Iguazú, Misiones, Argentina*. L.O.L.A., Buenos Aires, Argentina.
- Shaffer, T (2004) A unifying approach to analyzing nest success. *Auk* 121: 526–540. [https://doi.org/10.1642/0004-8038\(2004\)121\[0526:AU-ATAN\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1642/0004-8038(2004)121[0526:AU-ATAN]2.0.CO;2)
- Skutch, AF (1946) Life History of the Costa Rican Tityra. *Auk* 63: 327–362. <https://doi.org/10.2307/4080118>
- Skutch, AF (1949) Do tropical birds rear as many young as they can nourish? *Ibis* 91: 430–455. <https://doi.org/10.1111/j.1474-919X.1949.tb02293.x>
- Skutch, AF (1969) *Life histories of Central American birds*. III. Families Cotingidae, Pipridae, Formicariidae, Furnariidae, Dendrocolaptidae, and Picidae. *Pacific Coast Avifauna* 35.
- Skutch, AF (1996) Nesting of the Buff-throated Woodcreeper (*Xiphorhynchus guttatus*). *Auk* 113: 236–239. <https://doi.org/10.2307/4088954>
- Smith, JNM (1978) Division of labour by song sparrows feeding fledged young. *Canadian Journal of Zoology* 56: 187–191. <https://doi.org/10.1139/z78-028>
- Snow, DW (1976) *The web of adaptation: bird studies in the American tropics*. Cornell University Press, Ithaca, NY, EEUU.
- Stoehr, AM, KJ McGraw, PM Nolan & GE Hill (2001) Parental care in relation to brood size in the House Finch. *Journal of Field Ornithology* 72: 412–418. <https://doi.org/10.1648/0273-8570-72.3.412>
- Vega Rivera, JH, D Ayala & CA Haas (2003) Home-range size, habitat use, and reproduction of the Ivory-billed Woodcreeper (*Xiphorhynchus flavigaster*) in dry forest of western Mexico. *Journal of Field Ornithology* 74: 141–151. <https://doi.org/10.1648/0273-8570-74.2.141>
- Wang, D, W Zhang & XYL Richter (2022) Who takes care of the kids at when? Sex differences in avian parental care. bioRxiv preprint. <https://doi.org/10.1101/2021.10.20.465177>.
- Whitney, BM, JF Pacheco, PS Moreira da Fonseca & RH Barth, Jr (1996) The nest and nesting ecology of *Acrobatornis fonsecai* (Furnariidae), with implications for intrafamilial relationships. *Wilson Bulletin* 108: 434–448.
- Wiktander, U, O Olsson & SG Nilsson (2000) Parental care and social mating system in the Lesser Spotted Woodpecker *Dendrocopos minor*. *Journal of Avian Biology* 31: 447–456. <https://doi.org/10.1034/j.1600-048X.2000.310003.x>
- Willis EO (1972) The behavior of Plain-brown Woodcreepers, *Dendrocincla fuliginosa*. *Wilson Bulletin* 84: 377–420.
- Willis EO & Y Oniki (1995) On *Dendrocincla tyrannina*: morphology, behavior and conservation of a shy lek-type insectivore. *Caldasia* 18: 131–140.
- Winkler, DW, SM Billerman & IJ Lovette (2020) Ovenbirds and woodcreepers (Furnariidae), version 1.0. In Billerman, SM, BK Keeney, PG Rodewald & TS Schulenberg (eds). *Birds of the World*, version 1.0. Cornell Lab of Ornithology, Ithaca, New York, EEUU. <https://doi.org/10.2173/bow.furnar2.01>