



<https://doi.org/10.15517/rev.biol.trop..v73iS2.64521>

## Éxito reproductivo, cuidado parental y morfología del nido de *Manacus candei* (Passeriformes, Pipridae)

Sara Riera Dinarés<sup>1</sup>

Emmanuel Rojas<sup>2</sup>

Melanie Mata-Núñez<sup>3</sup>;  <https://orcid.org/0000-0003-4755-5137>

Luis Sandoval<sup>3, 4\*</sup>;  <https://orcid.org/0000-0002-0793-6747>

1. Departamento de Zoología y Antropología Biológica, Universidad de Barcelona, Barcelona, España; s.rieradinares@gmail.com
2. Reserva Biológica Tirimbina, La Virgen, Sarapiquí, Heredia, Costa Rica; emmanuelrv80@gmail.com
3. Colección de Ornitología, Museo de Zoología, CIBET, Universidad de Costa Rica, San José, Costa Rica; melanie.mn1401@gmail.com
4. Laboratorio de Ecología Urbana y Comunicación Animal, Escuela de Biología, Universidad de Costa Rica, San José, Costa Rica; biosandoval@hotmail.com (\*Correspondencia)

Recibido 17-VIII-2024. Corregido 08-I-2025. Aceptado 04-III-2025.

### ABSTRACT

#### Reproductive success, parental care, and nest morphology of *Manacus candei* (Passeriformes, Pipridae)

**Introduction:** With the destruction of natural habitats due to human activities (i.e., agriculture and urbanization), species face new challenges to survive and reproduce. Some of the new challenges include predation rate and food resources, a lack of nesting substrates and the type of nesting materials (i.e., natural and artificial). Since predation is reported as the primary cause of nest loss in the tropics, studying its impact, along with nest morphology, in modified environments is essential to understanding its effects on species inhabiting these habitats.

**Objective:** This study evaluates nesting success and predation for the white-necked manakin (*Manacus candei*) in a fragmented area near the Tirimbina Biological Reserve (Costa Rica).

**Methods:** Between 2015 and 2019, 66 nests were monitored, 59 of which were used to calculate the daily survival rates (DSR) of the nests using the MARK program. The other seven nests were only monitored by camera traps to identify predators and observe the mother's behavior. We measured 20 nests and compared the variation on morphology.

**Results:** The results suggest that DSR nests did not vary between months or years, and the constant survival model was the most suitable with an average of 95% and a real survival of 11.6%. This species suffered a 64% nest failure, mostly due to predation. In total, four nest predators were identified, three avian and a domestic cat. Additionally, two species of birds were observed stealing nesting material. Nests were very similar in morphology with a coefficient of variation below 38% in their measurements.

**Conclusion:** These results suggest that the non-natural garden zone could provide a safe nesting place for *M. candei*, since it could be acting on the predator community.

**Keywords:** cup nest; gardens; nesting success; rain-forest fragments; white-collared manakin.



## RESUMEN

**Introducción:** La destrucción de hábitats naturales debido a actividades humanas como la agricultura y la urbanización plantea importantes desafíos para que las especies sobrevivan y se reproduzcan. Estos desafíos incluyen cambios en las tasas de depredación, los recursos alimentarios y la disponibilidad de sustratos y materiales para la anidación, tanto naturales como artificiales. Dado que se informa que la depredación es la principal causa de pérdida de nidos en los trópicos, estudiar su impacto, junto con la morfología de los nidos, en ambientes modificados es esencial para comprender sus efectos sobre las especies que habitan estos hábitats.

**Objetivo:** Este estudio evalúa el éxito de anidación, la depredación de nidos y la variación en los nidos de *Manacus candei* en un área fragmentada cercana a la Reserva Biológica Tirimbina (Costa Rica).

**Métodos:** Entre 2015 y 2019, se monitorearon 66 nidos, 59 de los cuales se utilizaron para calcular las tasas de supervivencia diaria (DSR) de los nidos utilizando el programa MARK. Los otros siete nidos solo fueron monitoreados por cámaras trampa para identificar depredadores y observar el comportamiento de la madre. Medimos y comparamos la variación de la morfología de 20 nidos.

**Resultados:** Los resultados sugieren que la DSR de los nidos no varió entre meses o años y el modelo de supervivencia constante fue el más adecuado, con un promedio de 95% y una supervivencia real de 11.6%. Esta especie sufrió un 64% de fracaso de nidos, principalmente debido a la depredación. En total, identificamos cuatro depredadores de nidos, tres aves y un gato doméstico. También identificamos dos especies de aves que robaron material de los nidos. Los nidos fueron muy similares en morfología, con un coeficiente de variación inferior al 38% en sus medidas.

**Conclusión:** Estos resultados sugieren que la zona del jardín no natural podría proporcionar un lugar de anidación seguro para *M. candei*, ya que podría estar actuando sobre la comunidad de depredadores.

**Palabras clave:** nido de copa; jardines; éxito de anidación; fragmentos de selva tropical; saltarín cuelliblanco.

## INTRODUCCIÓN

La dinámica poblacional de los animales está determinada por la supervivencia y la reproducción de los individuos (Beckerman et al., 2002). En aves, ambos factores se ven limitados por el acceso a los alimentos, el tamaño de la nidada, el cuidado parental, la depredación de los nidos y la selección de hábitats (Brawn et al., 2011; Ricklefs, 1969). Sin embargo, la depredación de los nidos es el factor más importante para la dinámica poblacional de las aves, ya que determina la cantidad de individuos nuevos que entrarán a la población cada año (Beckerman et al., 2002; Martin, 1995; Reidy, 2009). Por tanto, el éxito reproductivo está relacionado a la vulnerabilidad de los nidos y las crías hacia los depredadores (Skutch, 1985).

A menudo, la probabilidad de supervivencia del nido se ve influenciada por los atributos específicos del lugar en el que se encuentra (Ryder et al., 2008; Segura & Berkunsky, 2012) y su ubicación debería reflejar la selección de sitios con bajas posibilidades de riesgo (Cancellieri & Murphy, 2014). Por lo tanto, muchas

aves seleccionan hábitats con una mayor complejidad y cobertura vegetal, que reduzca la visibilidad del nido o de los adultos cuando alimentan a los pichones (Cancellieri & Murphy, 2014), por ende, la probabilidad de depredación. No obstante, la cobertura vegetal densa no es la única defensa de los nidos contra depredadores (Latif et al., 2012). Por ejemplo, la altura y ubicación en la pecha también influyen en la supervivencia. Nidos colocados a mayor altura y al final de las ramas o entre perchas con espinas, podrían ofrecer una mayor protección frente a mamíferos y reptiles que se alimentan cerca del suelo y depredadores que no pueden llegar al final de las ramas (Latif et al., 2012; Peluc et al., 2008), a pesar de que los nidos estén visualmente más expuestos.

Muchos hábitats naturales han sido fragmentados y modificados a causa de la urbanización y la actividad humana, afectando la estructura y composición de las comunidades de especies (Biamonte et al., 2012; Rodríguez-Aguilar et al., 2017; Sandoval 2019). Esto podría tener diferentes efectos sobre el éxito reproductivo de las aves que los utilizan para

reproducirse, ya que puede haber un aumento en el número y tipo de depredadores (Segura & Berkunsky, 2012) o en la disponibilidad de sitios adecuados para anidar (Visco & Sherry, 2015). Lo anterior puede aumentar la depredación de nidos en fragmentos de vegetación nativa. Sin embargo, en fragmentos de selva Atlántica en el sureste de Brasil, se encontró que el éxito de los nidos en fragmentos estaba por encima de la mayoría de los valores reportados para otros sitios neotropicales (Marini, 2017). Así mismo, en los fragmentos de bosque lluvioso de tierras bajas de Costa Rica, se observó como la depredación de los nidos disminuyó con el aumento de la fragmentación (Visco & Sherry, 2015). En ambos casos, la disminución en la depredación se atribuyó a una menor abundancia de depredadores.

Sin embargo, los estudios sobre el éxito reproductivo y la supervivencia de los nidos de aves tropicales, así como la información sobre las causas de mortalidad son escasos (Reidy, 2009). Además, pese a que la investigación sobre el efecto de la fragmentación de los hábitats y la urbanización esté aumentando (Rodríguez-Aguilar et al., 2017) aún es necesaria información más detallada para comprender el impacto que pueden tener sobre el éxito reproductivo de las aves. Dentro de los grupos de especies del Neotrópico donde más se ha estudiado la depredación de nidos encontramos los saltarines (Pipridae; Fusani et al., 2014; Gaiotti et al., 2020; Höglund & Shorey, 2004; Prum, 1990; Prum, 1997; Prum & Lanyon, 1989), en los cuales también se ha reportado una gran tasa de depredación de sus nidos (Skutch, 1985). Por ejemplo, en *Manacus manacus* se reportó un éxito reproductivo del 19% en la isla de Trinidad y para *Manacus aurantiacus* se reportó un éxito reproductivo del 25% en el Pacífico sur de Costa Rica (Skutch, 1985). Por su parte, para *Ceratopipra mentalis* se reportó un éxito reproductivo del 23.1-29.4 % en Isla Barro Colorado, Panamá (Robinson et al., 2000). Sin embargo, el éxito reproductivo para dos especies de saltarines en Tiputini, Ecuador fue muy alto; para *Pipra filicauda* fue

del 86-93 % y para *Lepidothrix coronata* fue del 83-85 % (Ryder et al., 2008).

Otro de los factores poco estudiados en la biología reproductiva de los saltarines es la variación en la estructura de sus nidos. Esto podría estar asociado a que los nidos parecen ser muy similares dentro y entre las especies, debido a que todas las especies construyen tasas pequeñas suspendidas de una horquilla horizontal y utilizan fibras vegetales delgadas, raicillas, o rizomorfos (Kirwan & Green, 2012). Sin embargo, al ser los nidos construidos únicamente por las hembras, existe una gran oportunidad para analizar la variación en las dimensiones, colocación y materiales utilizados en los nidos entre y dentro de hembras de la misma especie. De esta forma se puede relacionar con la experiencia de las hembras, la disponibilidad de recursos, o el tipo de hábitat donde los construyen.

En esta investigación cuantificamos el éxito reproductivo y la variación en la estructura de los nidos del saltarín cuelliblanco (*Manacus candei*), una especie común en los bosques lluviosos de tierras bajas del Caribe (Fusani et al., 2014; Slud, 1964; Snow, 2020) y que habita ambientes modificados por el ser humano como jardines, matorrales y parches de bosque secundarios. Por lo tanto, nuestros objetivos fueron 1) cuantificar el éxito reproductivo del saltarín cuelliblanco (*Manacus candei*), mediante el análisis de las tasas de supervivencia diaria de los nidos (TSD), 2) cuantificar el cuidado maternal mediante el análisis de vídeos de los nidos y 3) describir la variación en las dimensiones de los nidos entre hembras de la misma población.

## MATERIALES Y MÉTODOS

Área de estudio: Realizamos el estudio en la Reserva Biológica Tirimbina, ubicada en La Virgen de Sarapiquí, provincia de Heredia, Costa Rica (10°25'02.27"N & 84°07'31.99"W). Según la clasificación de zonas de vida de Holdridge, la reserva está constituida por bosque tropical premontano muy húmedo con transición a bosque tropical basal muy húmedo y cuenta con una cobertura del 85% de bosque,



zonas de regeneración y plantaciones viejas (Finegan & Camacho, 1999). Se encuentra a una altitud entre los 180 y 220 msnm, con una temperatura media de 25.3°C y una humedad relativa y precipitación de 92 % y 3 777mm, respectivamente. Con este estudio abarcamos un área de aproximadamente 4 ha que incluyen el área de hospedaje, educación, y alimentación (~0.6 ha), una zona de parqueos (~0.2 ha), las zonas de jardín mayoritariamente con plantas nativas (~1.9 ha) que conectan todas las anteriores y un bosque secundario joven (~1.3 ha), que colinda con el río Sarapiquí.

**Monitoreo de nidos:** Localizamos los nidos buscando activamente en la vegetación del jardín y del bosque secundario una vez por semana, de marzo a julio de 2015 a 2019, con excepción de 2016 que encontramos nidos de marzo hasta octubre. Durante los cinco años del estudio, también encontramos nidos al observar hembras con materiales para la construcción del nido, las seguimos con binoculares a una distancia de 5 m aproximadamente, y así logramos ubicar el lugar de construcción. Monitoreamos todos los nidos encontrados cada dos días desde su encuentro, hasta que los polluelos se marcharon (nido exitoso), o bien, hasta que fue encontrado depredado, destruido o abandonado (nido fallido) por Emmanuel Rojas (ER). En cada monitoreo, ER anotó si el nido estaba en construcción o terminado, cantidad de huevos, duración de la incubación, fecha de eclosión, número de polluelos que eclosionaron y fecha del abandono del nido o depredación.

Para poder identificar a los depredadores y también observar el comportamiento de la madre durante el proceso de incubación y alimentación de los pichones, utilizamos cámaras trampa (Bushnell Trophy Cam Trail HD Essential E3). Programamos cada cámara para que se activara con el movimiento y grabara 60 segundos de video en cada activación. Las cámaras grabaron en color y en blanco y negro cuando la luz no era suficiente o de noche. Colocamos cada cámara a 1 m del nido, sujetándolas a árboles o arbustos cercanos. Monitoreamos un

total de 11 nidos con las cámaras trampa de 2016 a 2019.

**Éxito reproductivo y análisis de datos:** Para analizar el éxito reproductivo, utilizamos el modelo de supervivencia de nidos en el programa MARK 9.0 (White & Burnham, 1999) que permite estimar la tasa de supervivencia diaria (TSD). Este programa evalúa la variación de la supervivencia de los nidos, en función de factores biológicamente relevantes y elimina la suposición de que las tasas de supervivencia diarias permanecen constantes dentro de la etapa de anidación, lo que permite evaluar la variación temporal de las TSD (Dinsmore et al., 2002) y las probabilidades generales de depredación de los nidos (Dinsmore & Dinsmore, 2007). Incluimos los meses y los años como variables predictoras, para tomar en cuenta la estacionalidad en el éxito reproductivo, ya que esta puede ser afectada por la disponibilidad de alimento (Sandoval & Barrantes, 2019), o entre años debido a que las hembras pueden variar los sitios o mantenerlos en función del éxito del año previo (Cancellieri & Murphy, 2014). Probamos tres modelos de supervivencia agrupando los datos según (1) mes, (2) año o (3) mes y año, y no se diferenció la supervivencia entre huevos y pichones. Para evaluar el apoyo a los diferentes modelos utilizamos el Criterio de Información de Akaike (AIC), que permite explicar qué conjunto de variables predictoras contribuye más a la supervivencia del nido (Dinsmore et al., 2002). La fuerza de apoyo para cada modelo se determinó usando razones de evidencia de los pesos AIC ( $w_i$ ) y se consideró que los modelos con  $\Delta AIC_c < 2$  tenían el mismo apoyo y eran igualmente parsimoniosos (Burnham y Anderson, 2004). Definimos el éxito del nido o el valor de supervivencia de un periodo de anidamiento como TSD elevado a 42 (el periodo de anidamiento observado para esta especie incluyendo el periodo de incubación y alimentación de los pichones), para obtener la tasa de supervivencia total del nido.

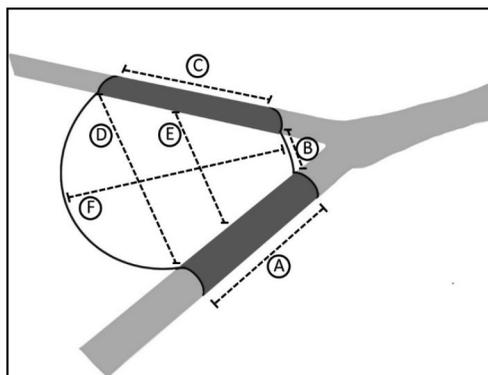
**Análisis de cuido parental y depredación:** Analizamos un total de 79 h de video recolectadas por las cámaras trampa (en periodos de 60

segundos) de 11 nidos: dos nidos de 2016, dos nidos de 2017 y siete nidos de 2019. Anotamos las horas a las que la hembra salió del nido y las horas a las que volvió, para calcular el tiempo medio que la hembra pasaba dentro y fuera del nido y el número de veces que salió por día, según la etapa de anidación.

Realizamos dos regresiones lineales utilizando los días como variable independiente y el porcentaje de tiempo dentro del nido como variable dependiente. Utilizamos el porcentaje de tiempo y no el tiempo como variable dependiente, porque cada nido fue monitoreado durante un número diferente de días y en diferentes etapas del periodo de anidación. Por lo tanto, usar el porcentaje respecto al tiempo total monitoreado nos permite hacer una estimación que no se ve tan afectada por las diferencias en el tiempo de monitoreo. La primera regresión la calculamos para el monitoreo entre los días 1 y 19 desde que se encontró el nido y que correspondían a la etapa de incubación de los huevos, mientras que la segunda regresión la realizamos para el monitoreo entre los días 20 y 35, que correspondían a la etapa de alimentación de los pichones. Para analizar el número de salidas que la madre hizo para cada etapa de anidación (incubación y cría), realizamos otras dos regresiones que relacionaron el número de salidas según el día para cada etapa. Usamos los días como variables independientes y el promedio del número de salidas por día como variable dependiente.

Finalmente, para comprender quiénes son los depredadores de los nidos en esta especie, reportamos la lista de depredadores que fueron detectados en las cámaras trampa. También, incluimos los depredadores observados por ER durante los monitoreos de los nidos que no contaban con cámaras trampa para su monitoreo.

**Variación del tamaño de nido:** Medimos un total de 20 nidos posterior a que los pichones abandonaran el nido o que estos fueran abandonados por la hembra. En cada nido tomamos ocho medidas (Fig. 1). 1) El ángulo de la horqueta donde se construyó el nido utilizando un transportador. 2) La longitud de la superficie de



**Fig. 1.** Diagrama de las medidas del nido de *Manacus candei*. A) Longitud de la superficie de la rama derecha de la horqueta cubierta por las ataduras del nido. B) La longitud de la copa del nido cerca de la horqueta (longitud proximal). C) La longitud de la superficie de la rama izquierda de la horqueta cubierta por las ataduras del nido. D) La longitud del nido en la parte más externa de la horqueta (longitud distal). E) Ancho de la cámara del nido a la mitad del nido y paralelo a la horqueta. F) Largo de la cámara del nido y perpendicular al ancho de la cámara. La profundidad del nido en el punto donde de intersecan el ancho (línea E) y largo de la cámara (línea F). / **Fig. 1.** Diagram of the *Manacus candei* nest measurements. A) Length of the surface of the right branch of the fork covered by the ties of the nest. B) The length of the nest cup near the fork (proximal length). C) The length of the surface of the left branch of the fork covered by the ties of the nest. D) The length of the nest in the outermost part of the fork (distal length). E) Width of the nest chamber in the middle of the nest and parallel to the fork. F) Length of the nest chamber and perpendicular to the width of the chamber. The depth of the nest at the point where the width (line E) and length of the chamber (line F) intersect.

la rama derecha de la horqueta cubierta por las ataduras del nido. 3) La longitud de la superficie de la rama izquierda de la horqueta cubierta por las ataduras del nido. 4) La longitud de la copa del nido cerca de la horqueta (longitud proximal). 5) La longitud del nido en la parte más externa de la horqueta (longitud distal). 6) Ancho de la cámara del nido a la mitad del nido y paralelo a la horqueta. 7) Largo de la cámara del nido y perpendicular al ancho de la cámara. 8) Profundidad del nido en el punto donde se intersecan el ancho y largo de la cámara. Todas las medidas de longitud y profundidad fueron obtenidas en mm utilizando una regla de metal.

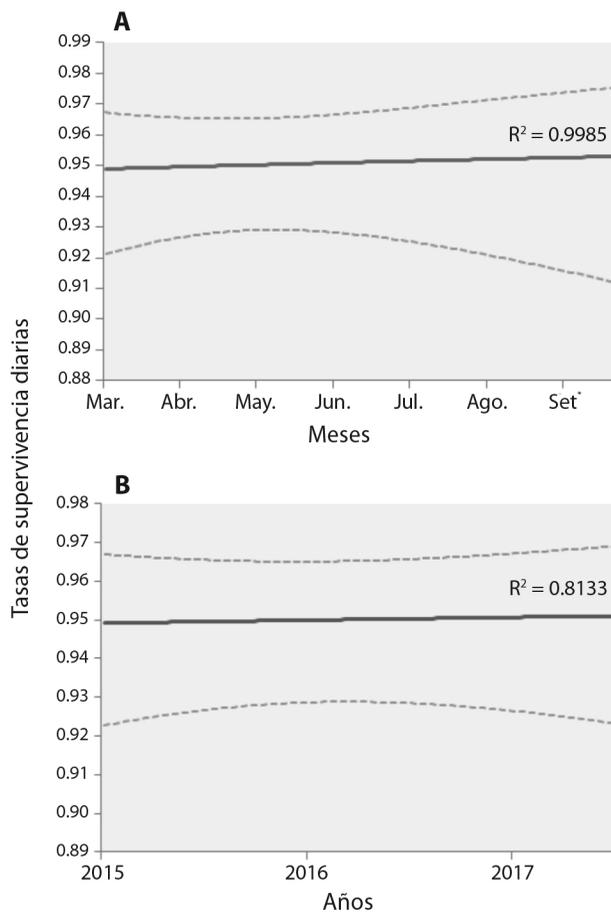
Utilizamos el coeficiente de variación para analizar qué tan variables fueron las medidas lineales de los nidos y una Rayleigh's R para medir si hubo preferencia por el rango de los ángulos seleccionados para construir el nido.

## RESULTADOS

Monitoreamos 66 nidos de 2015 a 2019 (2015: n = 19 nidos, 2016: n = 11, 2017: n = 17, 2018: n = 12, 2019: n = 7). Encontramos que el éxito reproductivo para *M. candei* fue del 36% (n = 24 nidos). Del 64% de los nidos

fallidos, 31 fueron depredados, 6 abandonados por las madres y 5 fallaron porque presentaron roturas o cortes de ramas y robos del material de construcción por otras aves. De los 31 nidos depredados, el 65% (n = 20) fueron depredados durante la incubación (depredadores de huevos) y el 35% (n = 11) durante la fase de cría (depredadores de pichones).

Las tasas de supervivencia diarias (TSD) de los nidos de *M. candei* variaron entre 94-95% (Fig. 2). Al comparar los modelos que incluyen meses y años por separado, encontramos una tasa de supervivencia similar a la del modelo



**Fig. 2.** Tasas de supervivencia diarias (TSD) de los nidos de *Manacus candei* en la RBT representadas según a) los diferentes meses de anidación y b) según los diferentes años de muestreo. La línea continua representa la TSD estimada utilizando parámetros beta del modelo de mejor ajuste que incorpora los meses. Las líneas discontinuas representan los intervalos de confianza superior e inferior para las TSD estimadas. / **Fig. 2.** Daily survival rates (DSR) of *Manacus candei* nests in the RBT plotted against a) different nesting months and b) different sampling years. The solid line represents the DSR estimated using the beta parameters of the best-fit model that incorporates nesting months, while the dashed lines indicate the upper and lower confidence intervals for the estimated DSR.

**Tabla 1**

Resultados de la selección del modelo para la supervivencia de nidos (TSD) de *Manacus candei* en la RBT, Costa Rica (N = 59 nidos monitoreados entre 2015 y 2018). Los modelos se clasifican en orden creciente según los valores  $\Delta\text{AICc}$ . La supervivencia del nido se modeló con la incorporación de covariables; S (mes), S (año) y S (mes + año), y se comparó con el modelo nulo de supervivencia constante S (.). Las TSD estimadas para cada modelo se representan como media de TDS  $\pm$  1 SE. / **Table 1.** Model selection results for nest survival (TSD) of the *Manacus candei* in the RBT, Costa Rica (N = 59 nests monitored between 2015 and 2018). Models are ranked in ascending order by  $\Delta\text{AICc}$  values. Nest survival was modeled incorporating covariates; S (month), S (year), and S (month + year), and compared to the null model of constant survival S (.). The estimated NSS for each model are represented as mean TSD  $\pm$  1 SE.

Modelo	TSD	K <sup>a</sup>	Devianza <sup>b</sup>	$\Delta\text{AICc}^c$	$w_i^d$
S (.)	0.950 $\pm$ 0.009	1	163.17	0.00	0.52
S (mes)	0.940 $\pm$ 0.027	2	162.99	1.84	0.21
S (año)	0.947 $\pm$ 0.014	2	163.08	1.92	0.20
S (mes + año)	0.949 $\pm$ 0.009	3	162.95	3.82	0.08

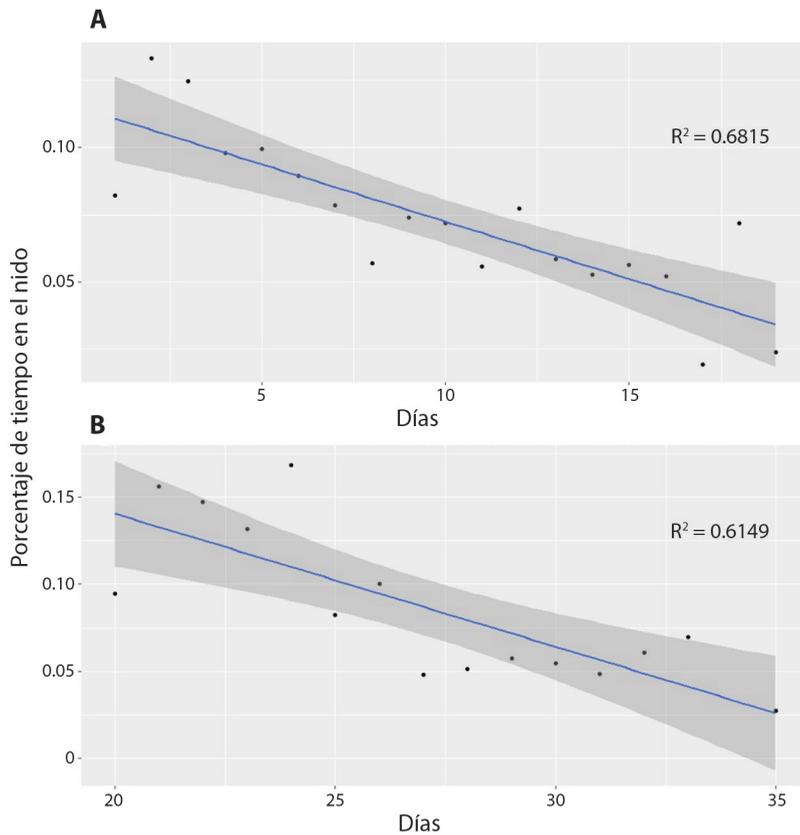
<sup>a</sup> k = número de parámetros en el modelo. <sup>b</sup> Devianza = diferencia entre cada modelo y el modelo saturado en -2 log verosimilitud. <sup>c</sup>  $\Delta\text{AICc}$  = diferencia entre cada modelo y el mejor modelo utilizando el Criterio de Información de Akaike corregido por tamaño de muestra ( $\text{AIC}_c$ ). <sup>d</sup>  $w_i$  = Peso de Akaike, una medida de apoyo relativo para cada modelo dentro del conjunto de modelos candidatos. / <sup>a</sup>k = number of parameters in the model. <sup>b</sup>Deviance = difference between each model and the saturated model at -2 log likelihood. <sup>c</sup> $\Delta\text{AICc}$  = difference between each model and the best model using the Akaike Information Criterion corrected for sample size ( $\text{AIC}_c$ ). <sup>d</sup> $w_i$  = Akaike weight, a measure of relative support for each model within the set of candidate models.

de supervivencia constante y los tres modelos fueron igualmente probables, mientras que el modelo que tomó en cuenta la interacción de meses con años fue el que obtuvo menor apoyo (Tabla 1). Al comparar los modelos de TSD para cada año, encontramos un TSD mínimo del 91 % para 2016 y máximo del 95 % para todos los años. El valor de éxito reproductivo de los nidos estimado usando las TSD y una duración máxima de 42 días, fue de 11.6 %.

Encontramos que el tiempo que pasó la hembra incubando los huevos disminuyó desde la fecha en que los puso hasta que nacieron los pichones ( $F_{1,17} = 36.37$ ,  $P < 0.001$ ; Fig. 3A). El mismo patrón fue observado durante el período desde que nacieron los pichones hasta que abandonaron el nido o fueron depredados ( $F_{1,13} = 20.75$ ,  $P < 0.001$ ; Fig. 3B). El número de salidas que hizo la hembra desde la fecha en la que puso los huevos hasta que nacieron los pichones, disminuyó con el tiempo ( $F_{1,18} = 25.89$ ,  $P < 0.001$ ; Fig. 4A). En cambio, el número de salidas que hizo la hembra desde la eclosión de los huevos hasta que los pichones abandonaron el nido o fueron depredados, aumentó con el tiempo ( $F_{1,11} = 9.88$ ,  $P = 0.009$ ; Fig. 4B).

De los 31 nidos depredados, solo observamos depredadores en cuatro ocasiones. Uno de los nidos fue depredado durante la etapa de incubación por un macho de batará lineado (*Cymbilaimus lineatus*) y otro por un macho de sargento (*Ramphocelus passerinii*) que depredó los dos huevos. Los otros dos nidos fueron depredados cuando contenían pichones, uno fue depredado por un tucán pico arcoíris (*Ramphastos sulfuratus*) y el otro por un gato doméstico (*Felis silvestris catus*). Dentro de las especies que no depredaron huevos o pichones, pero que se robaron material del nido y afectaron su éxito observamos un benteveo mediano (*Myiozetetes similis*) y una hembra de batará lineado.

Medimos 20 nidos. El ángulo promedio de las ramas utilizadas para construir los nidos fue de  $62.3^\circ$  ( $57.3$ - $67.3^\circ$  límites de confianza al 95 %), demostrando una preferencia marcada en el ángulo de la horqueta para anidar (Rayleigh's  $R = 0.98$ ,  $P < 0.001$ ). Las medidas lineales presentaron baja variación entre individuos, estando todas por debajo del 38 %. La longitud de la superficie de la rama derecha de la horqueta fue de  $61.6 \pm 11.5$  mm (promedio  $\pm$  DE), con un CV = 18.7 %. La longitud de la superficie

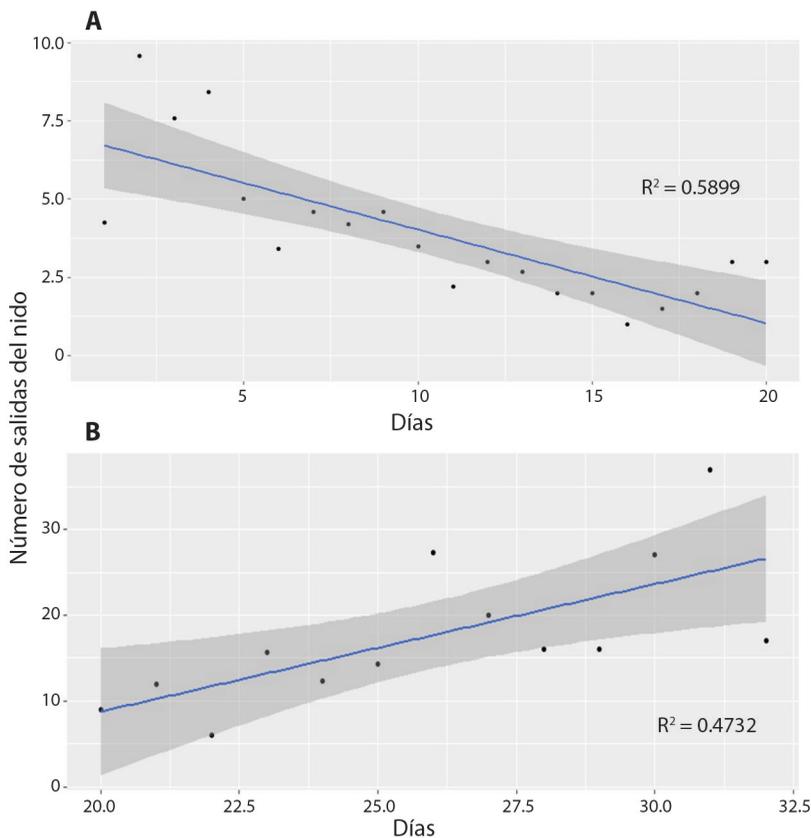


**Fig. 3** Porcentaje de tiempo dentro del nido por parte de la hembra de *Manacus candei* durante a) la etapa de incubación y b) la etapa de cría. Los puntos representan el porcentaje de tiempo que la hembra pasó dentro del nido según el día, desde que se encontró el huevo (día 1) hasta 20 días después que es cuando aparecen los pichones para el gráfico a), y desde que nació el pichón (a partir del día 20) hasta que el pichón emplumó o murió para el gráfico b). La línea discontinua representa la tendencia lineal de los valores, a la que se asocia el valor de R2 para cada gráfico. / **Fig. 3.** Percentage of time spent inside the nest by the female *Manacus candei* during a) the incubation stage and b) the nestling stage. In graph a), the points represent the percentage of time the female spent inside the nest each day, starting from the day the egg was discovered (day 1) until 20 days later, when the chicks appeared. In graph b), the points represent the percentage of time spent inside the nest from the day the chick hatched (day 20) until the chick fledged or died. The dashed line indicates the linear trend of the values, with the associated R2 value shown for each graph.

de la rama izquierda de la horqueta fue de  $62.0 \pm 14.4$  mm, con un CV = 23.2 %. La longitud proximal de la copa del nido fue de  $28.9 \pm 10.7$  mm, con un CV = 37.0 %. La longitud distal de la copa del nido fue de  $81.3 \pm 11.8$  mm, con un CV = 14.6 %. El ancho de la cámara del nido fue de  $50.7 \pm 5.3$  mm, con un CV = 10.5 %. El largo de la cámara del nido fue de  $56.8 \pm 4.6$  mm, con un CV = 8.1 %. La profundidad del nido fue de  $31.6 \pm 5.2$  mm, con un CV = 16.4 %.

## DISCUSIÓN

Estimar el éxito reproductivo es esencial para poder comprender las estrategias de la historia de vida de cada especie (Ryder et al., 2008) y calcular las tasas de supervivencia diaria de los nidos, nos permite relacionar el éxito reproductivo en función de diferentes covariables temporales y espaciales (Dinsmore et al., 2002). Por ejemplo, se ha observado que



**Fig. 4.** Número de salidas del nido por parte de la hembra de *Manacus candei* durante a) la etapa de incubación y b) la etapa de cría. Los puntos representan la media de salidas que la hembra pasó dentro del nido según el día, desde que se encontró el huevo (día 1) hasta 20 días después que es cuando aparecen los pichones para el gráfico a), y desde que nació el pichón (a partir del día 20) hasta que el pichón emplumó o murió para el gráfico b). La línea discontinua representa la tendencia lineal de los valores, a la que se asocia el valor de  $R^2$  para cada gráfico. / **Fig. 4.** Number of nest departures by the female *Manacus candei* during a) the incubation stage and b) the nestling stage. In graph a), the points represent the average number of exits made by the female each day, starting from the day the egg was discovered (day 1) until 20 days later, when the chicks hatched. In graph b), the points represent the average number of exits from the day the chick hatched (day 20) until the chick fledged or died. The dashed line indicates the linear trend of the values, with the associated  $R^2$  value shown for each graph.

la cantidad de nidos exitosos de copa abierta varía de 33-55.9% en el Neotrópico (Skutch, 1985; Marini, 2017). En nuestro estudio, el porcentaje de nidos exitosos de *M. candei* fue del 36% y se ubica dentro de lo reportado anteriormente. Sin embargo, este valor fue mayor al reportado para otras dos especies de *Manacus* en Centroamérica, donde el porcentaje de nidos exitosos para *M. manacus* y para *M. aurantiacus* fue del 19% y el 25%, respectivamente (Skutch, 1985) y también fue mayor al de dos especies

de saltarines Suramericanos *P. ficaudata* y *L. coronata*, que fue del 7.5% (Ryder et al., 2008).

Por otro lado, la tasa de supervivencia total de los nidos fue del 11.6% y fue similar a la reportada para *C. mentalis* que fue del 12.3% en 1997, pero mucho menor que la reportada en 1996, que fue del 21.2% en Panamá (Robinson et al., 2000). Estos resultados sugieren que las tasas de supervivencia de los nidos de los saltarines son muy variables. La TSD encontrada en nuestro estudio, en un área



de jardines conformado mayoritariamente por plantas nativas y bosque secundario fue de un 95 %. Esta fue mayor a las TSD reportadas para bosques maduros en Ecuador, donde se reportaron valores de TSD del 85 % para *P. ficaudata* y *L. coronata* (Ryder et al., 2008), mientras que fueron similares a lo reportado para los bosques de Panamá, que fue de un 94 % para *Manacus vitellinus* y *C. mentalis* (Brawn et al., 2011).

La TSD para *M. candei* en nuestra zona de estudio no presentó variación entre meses o años, al contrario de lo reportado para otras especies de saltarines donde varían anualmente (Brawn et al., 2011; Robinson et al., 2000). Esta diferencia entre años se ha asociado a la variación climática interanual, ya que esta puede afectar la producción de alimento y la abundancia de recursos frutales (Codesido & Bilenca, 2004; Styrsky & Brawn, 2011; Wolfe et al., 2015). Sin embargo, en nuestro caso al realizar el estudio en una zona de jardines donde artificialmente se provee agua a las plantas durante los períodos de sequía, los efectos interanuales asociados a variaciones en precipitación pueden tener efectos menores, ya que la disponibilidad de alimento se mantiene más o menos constante entre años. También puede deberse a que la supervivencia de adultos de *M. candei* en sitios cercanos al área de estudio, como La Selva, parecen no estar asociados a los efectos de fenómenos como El Niño y La Niña (Barrantes & Sandoval, 2019).

En ambas etapas del período de anidación (huevos y pichones) se reportó una disminución del tiempo que la hembra pasó dentro del nido a medida que pasaban los días, lo cual puede ser resultado de los patrones asociados a los requerimientos de los huevos o pichones. La menor cantidad de salidas durante la incubación sugiere que cuando se acerca el período de eclosión, la hembra pasa más tiempo fuera del nido buscando alimento y auto-manteniéndose, ya que la incubación es energéticamente exigente (Matysioková & Remes, 2010) y necesitará recursos energéticos para poder dedicarse a alimentar a los pichones cuando nazcan (Ryder et al., 2008). Además, Skutch (1985) documentó que reducir la frecuencia con la que los padres

se acercan y abandonan el nido también puede influir positivamente en la supervivencia del nido, ya que también reduce la probabilidad de revelar su posición ante depredadores. Durante la cría, la hembra pasa más tiempo dentro del nido al principio, cuando los huevos acaban de eclosionar, ya que al ser polluelos altriciales necesitan más calor por parte de la madre para mantener su temperatura y desarrollarse mejor (Blom & Lilja, 2005). No obstante, la madre aumenta el número de salidas cuando las crías crecen, ya que estas necesitan mayor cantidad de alimento o presas más grandes y difíciles de conseguir cerca del nido (Ghalambor & Martin, 2001, Skutch, 1985). Distintos estudios mencionan que la supervivencia de los nidos durante la etapa de cría debería ser menor a la de incubación, debido a la actividad de la madre para alimentar a los polluelos (Skutch, 1985) y a la vocalización de éstos (Brawn et al., 2011; Libsch et al., 2008; Ryder et al., 2008). Sin embargo, el comportamiento silencioso de los polluelos podría compensar el mayor número de viajes de alimentación, reduciendo el riesgo de revelar la posición del nido (Ghalambor & Martin, 2001).

Dentro de los depredadores más comunes de nidos en el Neotrópico están las serpientes, aves y pequeños mamíferos (Marini, 2017). Además, en un hábitat de bosque seco tropical adyacente a una zona de pastoreo en Panamá, se reportó que las aves fueron los principales depredadores de nidos de diferentes especies de *Manacus* (DuVal, 2005; Reidy, 2009). Lo anterior concuerda con los tipos de depredadores reportados en nuestro estudio, donde tres depredadores fueron aves y otro un mamífero pequeño. Adicionalmente, los fragmentos de vegetación creados por los seres humanos (como nuestra área de estudio), pueden reducir la riqueza de depredadores de nidos, debido a que algunos de ellos son removidos o eliminados (Cancellieri & Murphy, 2014; Martin 1993; Martin, 1995; Visco & Sherry, 2015) para mantener la seguridad de las personas (ej.: serpientes). Por otro lado, la falta de depredadores silvestres abre espacio para que depredadores introducidos por los humanos, como

el gato observado, puedan empezar a cazar en esos parches de vegetación (Baker et al., 2008; Lavery et al., 2020).

Encontramos una muy baja variación en las medidas de los nidos, algo esperable debido a que dentro de la familia de los saltarines se reporta gran similitud en la forma de los nidos entre especies (Kirwan & Green, 2012), lo cual muy posiblemente esté asociado a la similitud en los tamaños de las hembras, en el tamaño de nidada (dos huevos por nido) y de los materiales que utilizan (Slud, 1964; Snow, 2020). El ángulo de la horqueta donde se construyeron los nidos varió muy poco entre hembras. Esto se puede deber a que hay una alta escogencia de este tipo de ángulo en la percha, o a que este tipo de ángulo en las plantas del sotobosque del área de estudio fue muy común. Ambas ideas pueden ser probadas en el futuro, mediante un estudio de abundancia de horquetas para construir nidos y los ángulos presentes en estas.

En conclusión, las hembras de *M. candei* que utilizaron la zona de jardín y el bosque secundario aledaño, presentaron valores altos de TSD y de éxito reproductivo. Posiblemente, por estar en un área con un menor número de depredadores de huevos y polluelos y segundo, por disponer de una cantidad de alimento más constante entre años. Estas zonas artificiales de jardín, por lo tanto, parecen ofrecer un buen hábitat para la reproducción de las aves, y podrían funcionar como compensación y amortiguamiento ante la destrucción de los hábitats naturales, debido al desarrollo urbano y la agricultura extensiva. Los tamaños de los nidos y los ángulos de las perchas para anidar variaron muy poco entre hembras.

**Declaración de ética:** los autores declaran que todos están de acuerdo con esta publicación y que han hecho aportes que justifican su autoría; que no hay conflicto de interés de ningún tipo; y que han cumplido con todos los requisitos y procedimientos éticos y legales pertinentes. Todas las fuentes de financiamiento se detallan plena y claramente en la sección de agradecimientos. El respectivo documento

legal firmado se encuentra en los archivos de la revista.

## AGRADECIMIENTOS

A la Reserva Biológica Tirimbina, por la beca de apoyo a la investigación de las aves que anidan en los jardines. A Vicerrectoría de Investigación de la Universidad de Costa Rica, por financiar el estudio mediante los proyectos B9123 y C2706.

## REFERENCIAS

- Baker, P. J., Molony, S. E., Stone, E., Cuthill, I. C., & Harris, S. (2008). Cats about town: is predation by free-ranging pet cats *Felis catus* likely to affect urban bird populations? *Ibis*, *150*, 86–99.
- Barrantes, G., & Sandoval, L. (2019). El efecto de El Niño y La Niña sobre la abundancia de aves frugívoras y nectarívoras terrestres en tres bosques tropicales. *Revista de Biología Tropical*, *67*, S282–S298.
- Beckerman, A., Benton, T. G., Ranta, E., Kaitala, V., & Lundberg, P. (2002). Population dynamic consequences of delayed life-history effects. *Trends in Ecology & Evolution*, *17*, 263–269.
- Biamonte, E., Sandoval, L., Chacón, E., & Barrantes, G. (2011). Effect of urbanization on the avifauna in a tropical metropolitan area. *Landscape Ecology*, *26*, 183–194.
- Blom, J., & Lilja, C. (2005). A comparative study of embryonic development of some bird species with different patterns of postnatal growth. *Zoology*, *108*, 81–95.
- 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. *Journal of Avian Biology*, *42*, 61–68.
- Burnham, K. P., & Anderson, D. R. (2004). Multimodel inference: understanding AIC and BIC in model selection. *Sociological Methods & Research*, *33*, 261–304.
- Cancellieri, S., & Murphy, M. T. (2014). Experimental analysis of nest-site choice and its relationship to nest success in an open-cup-nesting passerine. *Auk*, *131*, 539–548.
- Codesido, M., & Bilenca, D. (2004). Variación estacional de un ensamble de aves en un bosque subtropical semiárido del Chaco Argentino. *Biotropica*, *36*, 544–554.
- Dinsmore, S. J., & Dinsmore, J. J. (2007). Modeling avian nest survival in program MARK. *Studies in Avian Biology*, *34*, 73–83.



- Dinsmore, S. J., White, G. C., & Knopf, F. L. (2002). Advanced techniques for modeling avian nest survival. *Ecology*, *83*, 3476–3488.
- DuVal, E. H. (2005). Adaptive advantages of cooperative-courtship in the Lance-tailed Manakin (*Chiroxiphia lanceolata*). [Ph.D. dissertation, University of California], Berkeley, CA.
- Finegan, B., & Camacho, M. (1999). Stand dynamics in a logged and silviculturally treated Costa Rican rain forest, 1988–1996. *Forest Ecology and Management*, *121*, 177–189.
- Fusani, L., Barske, J., Day, L. D., Fuxjager, M. J., & Schlinger, B. A. (2014). Physiological control of elaborate male courtship: female choice for neuromuscular systems. *Neuroscience & Biobehavioral Reviews*, *46*, 534–546.
- Gaiotti, M. G., Webster, M. S., & Macedo, R. H. (2020). An atypical mating system in a neotropical manakin. *Royal Society Open Science*, *7*, 191548.
- Ghalambor, C. K., & Martin, T. E. (2001). Fecundity-survival trade-offs and parental risk taking in birds. *Science*, *292*, 494–497.
- Höglund, J., & Shorey, L. (2004). Genetic divergence in the superspecies *Manacus*. *Biological Journal of the Linnean Society*, *81*, 439–447.
- Kirwan, G. M., & G. Green. (2012). *Cotingas and manakins*. Princeton University Press.
- Latif, Q. S., Heath, S. K., & Rotenberry, J. T. (2012). How avian nest site selection responds to predation risk: testing an 'adaptive peak hypothesis'. *Journal of Animal Ecology*, *81*, 127–138.
- Lavery, T. H., Alabai, M., Holland P., Qaqara, C., & Vatohi, N. (2020) Feral cat abundance, density and activity in tropical island rainforests. *Wildlife Research*, *47*, 660–668.
- Libsch, M. M., Batista, C., Buehler, D., Ochoa, I., Brawn, J., & Ricklefs, R. E. (2008). Nest predation in a Neotropical forest occurs during daytime. *Condor*, *110*, 166–170.
- Marini, M. Â. (2017). Nesting success of birds from Brazilian Atlantic Forest fragments. *Ornithology Research*, *25*, 77–83.
- Martin, T. E. (1993). Nest predation and nest sites. *BioScience*, *43*(8), 523–532.
- Martin, T. E. (1995). Avian life history evolution in relation to nest sites, nest predation, and food. *Ecological Monographs*, *65*, 101–127
- Matysioková, B., & Remes, V. (2010). Incubation feeding and nest attentiveness in a socially monogamous songbird: Role of feather colouration, territory quality and ambient environment. *Ethology*, *166*, 596–607.
- Peluc, S. I., Sillett, T. S., Rotenberry, J. T., & Ghalambor, C. K. (2008). Adaptive phenotypic plasticity in an island songbird exposed to a novel predation risk. *Behavioral Ecology*, *19*, 830–835.
- Prum, R. O. (1990). Phylogenetic analysis of the evolution of display behavior in the Neotropical manakins (Aves: Pipridae). *Ethology*, *84*, 202–231.
- Prum, R. O. (1997). Phylogenetic tests of alternative intersexual selection mechanisms: trait macroevolution in a polygynous clade (Aves: Pipridae). *American Naturalist*, *149*, 668–692.
- Prum, R. O., & Lanyon, W. E. (1989). Monophyly and phylogeny of the *Schiffornis* group (Tyrannoidea). *Condor*, *91*, 444–461.
- Reidy, J. L. (2009). Nest predators of Lance-tailed Manakins on Isla Boca Brava, Panamá. *Journal of Field Ornithology*, *80*, 115–118.
- Ricklefs, R. E. (1969). An analysis of nesting mortality in birds. *Smithsonian Contributions to Zoology*, *9*, 1–48.
- Robinson, W. D., Robinson, T. R., Robinson, S. K., & Brawn, J. D. (2000). Nesting success of understory forest birds in central Panama. *Journal of Avian Biology*, *31*, 151–164.
- Rodríguez-Aguilar, G., Orozco-Lugo, C. L., Vleut, I., & Vazquez, L. B. (2017). Influence of urbanization on the occurrence and activity of aerial insectivorous bats. *Urban Ecosystems*, *20*, 477–488.
- Ryder, T. B., Durães, R., Tori, W. P., Hidalgo, J. R., Loiselle, B. A., & Blake, J. G. (2008). Nest survival for two species of manakins (Pipridae) in lowland Ecuador. *Journal of Avian Biology*, *39*, 355–358.
- Sandoval, L. (2019). Variación mensual y anual de la riqueza y abundancia de aves en un mosaico agrícola periurbano tropical. *Revista de Biología Tropical*, *67*, S298-S314.
- Segura, L. N., & Berkunsky, I. (2012). Supervivencia de nidos del Cardenal Común (*Paroaria coronata*) en un hábitat modificado en Argentina. *Ornitología Neotropical*, *23*, 489–498.
- Skutch, A. F. (1985). Clutch size, nesting success, and predation on nests of Neotropical birds, reviewed. *Ornithological Monographs*, *36*, 575–594.
- Slud, P. (1964). The birds of Costa Rica: distribution and ecology. Las aves de Costa Rica: distribución y ecología. *Bulletin of the American Museum of Natural History*, *128*, 1–430.
- Snow, D. (2020). White-collared Manakin (*Manacus candei*), version 1.0. In *Birds of the World* (J. del Hoyo, A. Elliott, J. Sargatal, D. A. Christie, and E. de Juana (Eds.), *Cornell Lab of Ornithology*, Ithaca, NY, USA.



- Styrsky, J. N., & Brawn, J. D. (2011). Annual fecundity of a Neotropical bird during years of high and low rainfall. *Condor*, 113, 194–199.
- Visco, D. M., & Sherry, T. W. (2015). Increased abundance, but reduced nest predation in the chestnut-backed antbird in Costa Rican rainforest fragments: surprising impacts of a pervasive snake species. *Biological Conservation*, 188, 22–31.
- White, G. C., & Burnham, K. P. (1999). Program MARK: survival estimations from populations of marked animals. *Bird Study*, 49, S120–S139.
- Wolfe, J. D., Ralph, C. J., & Elizondo, P. (2015). Changes in the apparent survival of a tropical bird in response to the El Niño Southern Oscillation in mature and young forest in Costa Rica. *Oecologia*, 178, 715–721.