

UNIVERSIDADE FEDERAL DE SÃO CARLOS
CENTRO DE CIÊNCIAS BIOLÓGICAS E DA SAÚDE
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM ECOLOGIA E RECURSOS NATURAIS

Mariellen Cristine Costa

**CONSTRUÇÃO DE MÚLTIPLOS NINHOS COMO ESTRATÉGIA
REPRODUTIVA PARA O GARIBALDI, *Chrysomus ruficapillus*
(AVES, ICTERIDAE)**

São Carlos

2019

UNIVERSIDADE FEDERAL DE SÃO CARLOS
CENTRO DE CIÊNCIAS BIOLÓGICAS E DA SAÚDE
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM ECOLOGIA E RECURSOS NATURAIS

Mariellen Cristine Costa

**CONSTRUÇÃO DE MÚLTIPLOS NINHOS COMO ESTRATÉGIA
REPRODUTIVA PARA O GARIBALDI, *Chrysomus ruficapillus*
(AVES, ICTERIDAE)**

Tese apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Ecologia e Recursos Naturais para obtenção do título de Doutora em Ciências.

Orientação: Prof. Dr. Mercival Roberto Francisco

São Carlos

2019



UNIVERSIDADE FEDERAL DE SÃO CARLOS

Centro de Ciências Biológicas e da Saúde
Programa de Pós-Graduação em Ecologia e Recursos Naturais

Folha de Aprovação

Assinaturas dos membros da comissão examinadora que avaliou e aprovou a Defesa de Tese de Doutorado da candidata Mariellen Cristine Costa, realizada em 04/06/2019:

Prof. Dr. Mercival Roberto Francisco
UFSCar

Prof. Dr. Augusto João Piratelli
UFSCar

Prof. Dr. Pedro Manoel Galetti Junior
UFSCar

Prof. Dr. Lilian Tonelli Manica
UFPR

Prof. Dr. Marco Aurélio Pizo Ferreira
UNESP

Certifico que a defesa realizou-se com a participação à distância do(s) membro(s) Lilian Tonelli Manica e, depois das arguições e deliberações realizadas, o(s) participante(s) à distância está(ão) de acordo com o conteúdo do parecer da banca examinadora redigido neste relatório de defesa.

Prof. Dr. Mercival Roberto Francisco

AGRADECIMENTOS

Ao fim de um trabalho, agradecer é sempre um processo de retrospectiva. Percebo o quanto foi desafiador e enriquecedor em minha trajetória acadêmica desenvolver esse estudo. Agradeço por ter encontrado em minha jornada grandes pessoas que puderam de alguma forma contribuir para que a ideia se tornasse pesquisa. Eu tive realmente muita sorte.

Ao meu orientador Prof. Dr. Mercival Roberto Francisco, pois não posso mensurar as significativas contribuições que proporcionou em minha trajetória acadêmica e mesmo depois de tantos anos sob sua orientação é impressionante como sempre tem algo a oferecer, seja contribuições teórico-científicas ou até mesmo auxílio em campo, ou simplesmente uma conversa informal sobre outros trabalhos que gostaria de realizar e futuras parcerias. Obrigada pela oportunidade, amizade e sobre tudo, confiança.

Ao Cesar A. Medolago, pela parceria estabelecida. Foi um companheiro em todo o desenvolvimento do trabalho, esteve presente em quase todas as coletas de dados, além dos longos dias dividindo a bancada no laboratório. Foi uma troca de conhecimento e experiências, gostaria apenas de ser tão organizada como você quando se trata de equipamento de campo.

Aos meus amigos, que seja em um momento de distração ou em conversas informais sobre suas pesquisas, pudemos compartilhar bons momentos. Em especial minha amiga Laís Petri, que até me acompanhou em trabalhos de campo e me salvou de imprevistos, além das nossas longas discussões sobre análise de dados. Hoje alça voos mais altos, mas nossa parceria foi muito produtiva, e te desejo sorte em sua nova jornada.

Aos meus pais, João e Rose, pelo apoio incondicional as minhas decisões, pelo amor e carinho, compreendo todo o sacrifício realizado para que meus sonhos fossem prioridade.

Por fim, agradeço as instituições que colaboraram com esse projeto. Ao Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico (CNPq) pela bolsa de pesquisa concedida (#141072/2015-6) e pelo apoio financeiro que subsidiou todas as coletas e análises. Ao ICMBio pelas licenças de coleta (SISBIO #60760, CEMAVE #4269/1). Em especial, agradecemos a Nova Amaralina Propriedades Agrícolas/RADAR/ COSAN, que nos permitiu realizar a captura em sua área. Todos os procedimentos estão de acordo com o Comitê de ética (CEUA) da Universidade Federal de São Carlos (#3798081117).

RESUMO

COSTA, Mariellen Cristine Costa. Construção de múltiplos ninhos como estratégia reprodutiva para o Garibaldi, *Chrysomus ruficapillus* (Aves, Icteridae). 2019. Tese (Doutorado em Ecologia e Recursos Naturais) – Universidade Federal de São Carlos, São Carlos, 2019.

Os ninhos das aves têm como principal função a proteção dos ovos e filhotes e sofrem forte influência de seleção natural devido ao alto risco de predação. O processo de construção de ninhos envolve um grande investimento de tempo e energia, o que limita o número de ninhos construídos durante uma estação reprodutiva e por isto, construções intensas e elaboradas podem sinalizar a qualidade para o parceiro, podendo influenciar na seleção sexual. No entanto, um pequeno número de espécies desenvolveu como estratégia reprodutiva a elaboração de múltiplos ninhos em um mesmo território reprodutivo ativo e algumas hipóteses foram propostas para explicar esta estratégia. Embora algumas destas hipóteses possam não necessariamente excluir umas às outras, a maioria dos trabalhos que abordam a evolução de múltiplos ninhos consideram apenas uma ou duas hipóteses. O Garibaldi, *Chrysomus ruficapillus*, pertence à família Icteridae e apresenta ampla distribuição pela América do Sul, sendo facilmente observados em áreas alagáveis. Alguns autores observaram a presença de ninhos que não foram utilizados na reprodução, porém esses ninhos foram tratados como abandonados e suas potenciais funções nunca foram testadas. Neste trabalho foi avaliada a função dos múltiplos ninhos observados nos territórios de *C. ruficapillus* testando-se as seguintes hipóteses: (1) hipótese de ninhos antigos; (2) hipótese de ocultação deficiente, que prevê que ninhos múltiplos podem resultar do abandono de ninhos construídos em locais com maior exposição; (3) hipótese de redução da predação, e (4) hipótese de atração de fêmeas. Para isso, foram realizadas visitas periódicas na área de estudo entre outubro de 2017 a abril de 2018 e machos marcados em seus territórios e seus respectivos ninhos foram monitorados. Para avaliar as hipóteses acima foram testadas correlações entre os números de múltiplos ninhos nos territórios e: número de ninhadas iniciadas; número de filhotes produzidos com sucesso; probabilidade de escolha dos machos pelas fêmeas e a taxa de predação dos ninhos ativos. Além disso, uma série de covariáveis ambientais que poderiam influenciar nesses fatores foram controladas. Ninhos de uma temporada nunca permaneceram intactos até a temporada reprodutiva seguinte, eliminando a hipótese de ninhos antigos. Ninhos utilizados e não utilizados pelas fêmeas não diferiram quanto às variáveis relacionadas com a densidade da vegetação, reduzindo o suporte à hipótese da ocultação deficiente. Os machos construíram até 14 ninhos e produziram até seis ninhadas em uma mesma estação reprodutiva. A hipótese de atração de fêmeas foi corroborada, uma vez que o número de ninhos construídos foi correlacionado com o número de ninhadas iniciadas e filhotes produzidos. No entanto, as fêmeas não buscaram ativamente por territórios com maiores números de ninhos e a probabilidade de sobrevivência dos ninhos também não foi explicada pelo número de ninhos múltiplos nos territórios. Portanto, estes resultados dão suporte à idéia de que os machos constroem múltiplos ninhos para aumentar o sucesso reprodutivo.

Palavras-chave: Comportamento reprodutivo. Ninhos extra. Predação. Seleção sexual. Sucesso reprodutivo.

ABSTRACT

The main function of bird's nests is to provide protection for eggs and young, and due to the high risks of predation, nests are under intense natural selection. Nest construction is time and energetically costly, which limits the number of nests constructed in a breeding season. For this reason, intense and elaborated constructions can provide cues about male fitness, influencing sexual selection. However, a small number of species has developed the construction of multiple nests in the same breeding territory as a reproductive strategy, and some hypotheses have been proposed to explain such behavior. Although some of these hypotheses are not mutually-exclusive, most works have addressed only one or two of these hypotheses. The Chestnut-capped Blackbird, *Chrysomus ruficapillus*, belongs to the family Icteridae and it is widely distributed in South America, being a common element in floodable areas. Previous works have reported the presence of non-breeding nests for this species and they were treated as abandoned nests, but the real functions of these extra-nests were never investigated. Here we addressed the function of the extra-nests in *C. ruficapillus* by testing the following hypotheses: (1) old nests hypothesis; (2) inefficient concealment hypothesis, which predicts that extra-nests are nests that were abandoned because they were constructed in highly exposed sites; (3) predation avoidance hypothesis, and the (4) female attraction hypothesis. To achieve this purpose we carried out periodical visits to the study area, between October 2017 to April 2018, and marked males within their territories and their nests were monitored. To evaluate the above hypotheses we tested for correlations between numbers of nests in the territories and: numbers of clutch initiations; numbers of fledglings; probability of males being chosen by females, and nest survival. Further, a number of environmental covariates that could influence in these parameters were controlled. Nests never lasted across breeding seasons, eliminating the old nest hypothesis. Used and non-used nests did not differ in relation to vegetation density parameters, providing low support to the inefficient concealment hypothesis. Males constructed up to 14 nests in a season, and had up to six clutch initiations. The female attraction hypothesis was corroborated, as the number of nests was correlated to the number of clutch initiations and number of fledglings. However, females have not actively selected for males with the higher numbers of nests in their territories, and nest survival was also non-correlated to the number of extra nests. Then, our results give support to the idea that males build multiple nests to increase their reproductive fitness.

Keywords: Breeding behavior. Extra-nests. Predation. Sexual selection. Reproductive success.

LISTA DE FIGURAS

- Figura 1– Macho (esquerda) e fêmea (direita) do Garibaldi, *Chrysomus ruficapillus*, em ambiente natural no município de Santa Bárbara d'Oeste, São Paulo. 19
- Figure 2 – Nesting site of the Chestnut-capped Blackbird (*Chrysomus ruficapillus*). Study area with high density of *Rhynchospora corymbosa* (L.), emergent plant preferentially used for nest building. 26
- Figure 3 – Nesting site of the Chestnut-capped Blackbird (*Chrysomus ruficapillus*).... 28
- Figure 4 – Nests, eggs and nestling of the Chestnut-capped Blackbird (*Chrysomus ruficapillus*). (a) Side view of a nest. (b) Details of the nest and egg. (c) Details of a nestling with one day and two eggs. (d) Details of two nestlings with 6-7 days. 29
- Figure 5 – BoxPlots depicting values of occupied (1) and unoccupied (0) nests for the variables the best explained female nest choice in the Chestnut-capped Blackbird: (A) *Total nest density at the moment of choice*, and (B) *nest height*. 43
- Figure 6 – BoxPlots depicting values obtained for depredated (1) and successful (0) nests of the main variables predicting nest survival in the Chestnut-capped Blackbird: (A) *perimeter of the tussock (cm)* and (B) *plant height (cm)*. 45

LISTA DE TABELAS

Table 1 – Correlated variables for the analysis of the choice of nests by the females of the Chestnut-capped Blackbird (<i>Chrysomus ruficapillus</i> , n = 112 nest) considering the Pearson correlation coefficient (r) and significance value (P).	42
Table 2– Average, standard deviation (SD) and range of all evaluated variables for occupied and unoccupied nests of the Chestnut-capped Blackbird (<i>Chrysomus ruficapillus</i> , n = 112 nest).....	43
Table 3– Correlated variables for the analysis of nest success of the Chestnut-capped Blackbird (<i>Chrysomus ruficapillus</i> , n = 37 nest) considering the Pearson correlation coefficient (r) and significance value (P).	44
Table 4 – Average, standard deviation (SD) and range of all evaluated variables for successful and depredated nest nests of the Chestnut-capped Blackbird (<i>Chrysomus ruficapillus</i> , n = 37 nest).....	45
Supplementary Table 1 – Results of the modeling females nest choice.	59
Supplementary Table 2 – Results of Daily Survival Rate model selection.....	62

SUMÁRIO

1. INTRODUÇÃO.....	11
1.1 Múltiplos ninhos como estratégia reprodutiva em aves.....	11
1.2 Estudo de caso: <i>Chrysomus ruficapillus</i>	18
2. CAPÍTULO 1 - Reproductive parameters of the Chestnut-capped Blackbird (<i>Chrysomus ruficapilus</i>) in southeastern Brazil, Aves, Icteridae.	24
2.1 INTRODUCTION.....	24
2.2 MATERIAL AND METHODS.....	25
2.2.1 Study area	25
2.2.2 Field procedures and statistical analyses	25
2.3 RESULTS.....	27
2.4 DISCUSSION.....	29
3. CAPÍTULO 2 - A bird with an uncommon reproductive behavior: evolution of extra-nests construction in the Chestnut-capped Blackbird, <i>Chrysomus ruficapillus</i>	31
3.1 INTRODUCTION.....	31
3.2 METHODS.....	34
3.2.1 Study species	34
3.2.2 Study area	34
3.2.3 Field procedures	35
3.2.4 Statistical analyses.....	36
3.3 RESULTS.....	40
3.3.1 Description of Multiple nesting construction	40
3.3.2 Male reproductive fitness	41
3.3.3 Females nest choice	42
3.3.4 Nest success.....	44
3.4 DISCUSSION.....	46
4. Considerações Finais	49
5. Referências bibliográficas	53
APENDICES	59

1. INTRODUÇÃO

1.1 Múltiplos ninhos como estratégia reprodutiva em aves

Os ninhos têm como principal função proteger os ovos e filhotes e estão sobre forte influência de seleção natural devido ao alto risco de predação (MARTIN, 1993; MARTIN, 1998; HANSELL, 2000; WINKLER 2016), porém construções intensas e elaboradas podem sinalizar a qualidade e condição para o parceiro (MORENO, 2012, MAINWARING et al., 2014). A construção de ninhos em aves é temporalmente e energeticamente custosa, por esse motivo, muitas espécies investem mais tempo em construir um único ninho maior ou mais ornamentado (MAINWARING et al., 2014). Assim, a presença de múltiplos ninhos em um território reprodutivo ativo não é uma estratégia comum entre as aves (DAVIES et al., 2012). Quando construído pelos machos, os ninhos podem estar relacionados à seleção sexual (MORENO, 2012; MAINWARING et al., 2014), ou seja, uma característica que evoluiu simplesmente por ser vantajosa na competição por parceiros (DAVIES et al., 2012). Como as fêmeas tendem a ser o sexo que investe mais em cuidado parental, enquanto os machos tendem a competir por acasalamentos, deve ocorrer uma competição entre machos pelo investimento feminino. Dessa forma, o comportamento de construção de múltiplos ninhos pode evoluir como uma característica sexualmente selecionada por tornar os machos mais atraentes para as fêmeas. Assim, se houver alguma base genética no comportamento de construção de múltiplos ninhos, a vantagem será herdada pelos filhos dessas fêmeas, que serão favorecidos em atrair parceiros em potencial (FISHER, 1930).

O sucesso reprodutivo em aves também pode ser influenciado pela predação de ninhos (MARTIN, 1995), sendo um dos principais mecanismos moduladores de estratégias reprodutivas (IBANEZ-ALAMO et al., 2015), pois o investimento na

reprodução pode ser maximizado na ausência ou redução da predação, sendo observado incremento no tamanho do ovo, número de filhotes e esforço de incubação e alimentação (FONTAINE; MARTIN, 2006; NIEMCZYNOWICZA et al., 2017). O formato e grau de camuflagem dos ninhos são fatores determinantes para evitar a perda de ovos e filhotes (WINKLER, 2016), além disso, o local de nidificação também pode ser selecionado a fim de reduzir o risco de predação (MARTIN, 1998). Assim, territórios com maior número de potenciais locais para nidificação diminuem a chance de predação, pois os locais desocupados reduzem a eficiência de busca do predador para encontrar esse tipo de presa sésil (MARTIN, 1993). Chalfoun e Martin (2009) observaram que para a espécie *Spizella breweri* a densidade de arbustos em um território que potencialmente pode ser selecionado para nidificação está positivamente correlacionada com o sucesso dos ninhos, sendo confirmado experimentalmente a importância dos potenciais locais de nidificação no entorno do ninho como uma característica que influencia o risco de predação. Noske et al. (2013) encontraram que ninhos de *Gerygone magnirostris* de outras temporadas reprodutivas, mas que se mantinham intactos, também diluíam o efeito da predação dos ninhos ativos, pois o predador pode desistir de procurar ovos ou ninhadas ao encontrar alta densidade de ninhos vazios.

Um dos casos mais bem estudados refere-se à *Cistothorus palustris*, em que os machos desta espécie constroem múltiplos ninhos fechados em seus territórios, de onde cantam e se exibem para as fêmeas (WELTER, 1935). As fêmeas escolhem um destes ninhos ou constroem o "ninho reprodutivo" com a ajuda do macho (KALE, 1965) e os machos continuam construindo mesmo após o início da ninhada, havendo mais ninhos do que o número de fêmeas reprodutivas (WELTER, 1935). Várias hipóteses foram testadas para explicar a função adaptativa da construção de múltiplos ninhos nesta

espécie. A "hipótese da seleção sexual" (ou hipótese da atração feminina, ver LLAMBIAS et al., 2019) propõe que os machos constroem múltiplos ninhos para atrair fêmeas, enquanto as fêmeas se beneficiariam da obtenção de informações sobre a aptidão masculina e/ou qualidade do território baseado no número de ninhos que o macho pode construir (METZ, 1991). Outra hipótese é que os ninhos extras servem como iscas para reduzir as chances de predação ("hipótese da redução da predação"). De acordo com essa ideia, as fêmeas selecionariam territórios com mais ninhos vagos, porque nesses locais há maior chance de um predador encontrar um ninho vazio, o que favoreceria que esse deixasse o território (SHUFELDT, 1926; ROBINSON, 1985). A ideia por trás dessa hipótese é semelhante à hipótese dos "locais de ninho vazios", no qual Noske et al. (2013) sugerem que ninhos de outras estações reprodutivas, mas que permaneceram intactos, também diluíram o efeito da predação em ninhos ativos na estação atual, pois o predador pode desistir de procurar ovos ou filhotes ao encontrar alta densidade de ninhos vazios. Verner e Engelsen (1970) estudaram experimentalmente a correlação entre o número de ninhos extra e a presença de machos solteiros, machos monogâmicos e bígamos, controlando a composição da vegetação territorial em uma população de Turnbull Refuge, Whashington. Os autores encontraram uma correlação positiva entre o número de ninhos e o sucesso reprodutivo, porém não houve nenhuma correlação significativa com os parâmetros da vegetação. Além disso, foi proposta a hipótese de que o número de ninhos poderia refletir a qualidade territorial para as fêmeas, pois em territórios com maior abundância alimentar, os machos gastariam menos tempo forrageando e poderiam investir mais na construção dos ninhos, uma hipótese que ainda precisa ser testada. Como territórios com mais ninhos podem ser escolhidos com mais frequência apenas ao acaso, Leonard e Picman (1987) abordaram se as fêmeas podiam escolher ninhos apenas por acaso,

classificando machos não pareados de um a quatro com base no número e densidades de ninhos em seus territórios e as frequências de fêmeas escolhendo machos de cada categoria foram comparados para testar a previsão de que o número de ninhos é um indicativo para a escolha das fêmeas. Além disso, adicionaram experimentalmente 10 ninhos a seis territórios antes do início da primeira ninhada e compararam com seis territórios controle escolhidos aleatoriamente, prevendo que se as fêmeas escolhessem territórios com base em números de ninho, territórios com ninhos adicionados artificialmente seriam escolhidos primeiro. Os autores revelam que as fêmeas não escolhem os machos com base no número de ninhos vagos e sugerem que o maior número de fêmeas nos territórios com mais ninhos foi ao acaso, o que foi corroborado experimentalmente, já que a ordem de escolha territorial é aleatória. Também não houve diferença no número de ninhos e densidade ao longo da temporada e no sucesso do acasalamento. O número de ninhos dentro de um raio de 15 m, no entanto, diferiu entre ninhos bem sucedidos e depredados e embora pareça fornecer suporte para a "hipótese de redução da predação", nenhuma variável ambiental foi considerada e erros associados a variações temporais na sobrevivência do ninho não foram incorporados na análise. O estudo de Metz (1991) também não forneceu qualquer apoio para hipóteses de seleção sexual ou da redução da predação. Nesta área de estudo, não foi observado mais do que uma fêmea ativa em cada território, além disso, não foram encontradas diferenças significativas no número de ninhos vagos entre territórios ativos e inativos e também no número de ninhos vagos em um raio de 15 entre ninhos depredados e bem sucedidos.

Para a espécie *Troglodytes troglodytes*, Garson (1980) encontrou fortes correlações positivas entre o número de ninhos construídos por machos e o número de tentativas de reprodução em seus territórios, sendo que resultados de pelo menos uma

estação reprodutiva indicaram que o número de tentativas de reprodução foi positivamente correlacionado com a produção de filhotes. Em uma das duas estações reprodutivas estudadas, os machos com maior número de ninhos em seus territórios atraíram duas vezes mais fêmeas do que o esperado ao acaso, sugerindo que a densidade dos ninhos pode ser um sinal de qualidade dos machos para as fêmeas. Além disso, o autor observou que a escolha do ninho não foi influenciada pela presença de outros ninhos ocupados nos territórios, porém devido a altos níveis de predação dos ninhos, a hipótese de redução da predação não pôde ser testada. Evans e Burns (1996) confirmaram que o número de ninhos em uma estação reprodutiva correlacionou-se positivamente com o número de tentativas de nidificação e com o sucesso reprodutivo (número de filhotes), o que também foi confirmado por quatro grupos experimentais que tiveram o número de ninhos manipulados. No entanto, as escolhas das fêmeas não diferiram do que se esperava de uma distribuição aleatória, colocando em dúvida se essa característica seria um sinal de qualidade do macho. O sucesso reprodutivo dos machos também foi correlacionado à densidade da vegetação, uma vez que nos territórios com maior densidade de vegetação a sobrevivência foi maior. Além disso, as características morfológicas dos machos, como massa corporal e comprimento da asa não foram correlacionadas com o sucesso reprodutivo, mas uma correlação positiva foi encontrada entre este e o comprimento da cauda, provavelmente indiretamente relacionada à competição masculina. No entanto, Evans (1997) evidenciou que machos providos de locais de nidificação adicionais construíram mais ninhos e construíram ninhos por períodos mais longos, sendo que o inverso ocorreu com machos que tiveram locais de nidificação removidos experimentalmente, o que leva o autor a concluir que o número de ninho está relacionado às características do habitat.

No caso da espécie *Cistothorus platensis*, os ninhos excedentes são construídos por macho e fêmea após a formação do casal e antes do início da nidificação, indicando que nesta espécie a construção de ninhos não reprodutores não foi uma estratégia para atrair fêmeas adicionais. A presença de ninhos vagos não se correlacionou com reduções na predação e parasitismo das ninhadas, tanto no conjunto de dados observacionais quanto nos experimentais. Outras hipóteses testadas foram: a hipótese de pós-pareamento que propõe que os machos construam ninhos após o pareamento para sinalizar sua qualidade à fêmea e assim, aumentar o investimento feminino no cuidado parental; a "hipótese de ocultação deficiente" que prevê que os adultos devem abandonar os ninhos que não foram devidamente escondidos antes do início da ninhada, para evitar a predação de ninhos (BECKMANN; MARTIN, 2016) e a construção de ninhos com função de abrigo para adultos juvenis (ROBINSON et al., 2000, AUMADA, 2000, GILL; STUTCHBURY, 2005). No entanto, a presença ou ausência de ninhos não reprodutivos não afetou o investimento feminino e o sucesso reprodutivo e as variáveis de vegetação não diferiram entre os ninhos reprodutores e não reprodutores. Além disso, as aves não utilizaram essas estruturas para se abrigar, de tal forma que nenhuma das hipóteses propostas recebeu apoio suficiente (LLAMBIAS et al., 2019).

Já na espécie *Acrocephalus australis*, os ninhos reprodutores diferem notavelmente dos ninhos não reprodutores, uma vez que estes são apenas estruturas rudimentares que se assemelham a um ninho em fase inicial de construção. Nessa espécie, apenas um ninho reprodutor é construído para cada tentativa de reprodução, sendo construído com as participações de machos e fêmeas, enquanto ninhos não reprodutores são construídos apenas por machos e nunca após a postura dos primeiros ovos. Apenas 26% dos ninhos são ninhos não reprodutores e machos que foram

suplementados com alimentos construíram mais ninhos não reprodutores, mas isso não resultou em aumento do sucesso reprodutivo desses machos. A adição experimental de ninhos não reprodutivos nos territórios também não aumentou o sucesso reprodutivo, sendo que não houve correlações entre o número de ninhos não reprodutores e a sobrevivência do ninho, permanecendo a função de múltiplos ninhos construídos nesta espécie ainda não esclarecida (BERG et al., 2006).

A espécie *Euplectes orix* também constrói vários ninhos durante a época de reprodução e não fornece cuidados parentais. Nesta espécie, vários trabalhos demonstraram que as fêmeas se estabelecem aleatoriamente nos territórios, de tal forma que os machos que constroem mais ninhos aumentaram o sucesso reprodutivo, tanto em termos de número de filhotes quanto em número de descendentes, confirmado por testes de paternidade (FRIEDL; KLUMP, 1999, 2000). As fêmeas se estabeleceram em territórios com outros ninhos ocupados com mais frequência do que o esperado ao acaso, mas a presença de filhotes em ninhos nas proximidades resultou em aumento dos riscos de predação (FRIEDL; KLUMP, 2000). As características comportamentais e morfológicas dos machos foram controladas em dois estudos e não explicam o sucesso reprodutivo masculino (FRIEDL; KLUMP, 1999; LAWES et al., 2002).

Já a espécie *Euplectes macrourus* é outra ave poligâmica que constrói múltiplos ninhos em territórios que podem abrigar até nove fêmeas ativas ao mesmo tempo (SAVALLI, 1994). O estudo de Savalli (1994) abordou o sucesso reprodutivo dos machos analisando o número de ninhos revestidos por fêmeas nos territórios, controlando a idade dos machos (adultos ou imaturos); quatro traços morfológicos; cinco categorias de *displays* masculinos; e três parâmetros de vegetação territorial. O autor encontrou que o número de ninhos foi o melhor preditor de escolha das fêmeas, além da altura da vegetação e uma das exibições reprodutivas dos machos.

Em pelo menos uma espécie, *Rhipidura albiscapa*, ninhos desocupados (até sete em um território dentro de uma estação reprodutiva) foram demonstrados como sendo resultante de abandono sequencial ("hipótese de abandono de ninho"). Essa hipótese se baseia nos fatos de que ninhos abandonados não foram completamente construídos, sendo menos ocultos que o ninho ativo, sendo muitas vezes desmontados e seu material utilizado para construir outros ninhos dentro de uma estação reprodutiva (BECKMANN; MARTIN, 2016).

Além das espécies de passeriformes, muitas espécies de aves de rapina constroem ninhos alternativos, mas para esses animais esse comportamento parece não estar envolvido na seleção sexual porque muitas espécies são socialmente monogâmicas e o casal constrói os ninhos e atende os filhotes juntos (ONTIVEROS et al., 2008, SUMASGUTNER et al., 2016). Dessa forma, as hipóteses mais frequentemente testadas são a hipótese de construção de múltiplos ninhos para evitar a predação e a hipótese de atração feminina, mas a maioria dos estudos testou apenas um número limitado de hipóteses em face das muitas possibilidades, indicando que ainda são necessários estudos adicionais sobre a evolução deste comportamento incomum.

1.2 Estudo de caso: *Chrysomus ruficapillus*

O *Chrysomus ruficapillus* (Vieillot, 1819), conhecido popularmente como "Garibaldi" pertence à família Icteridae Vigors, 1825 (Fig. 1) e apresenta ampla distribuição pela América do Sul, com duas subespécies atualmente conhecidas (1) *C. r. ruficapillus* (Vieillot, 1819) que estende-se desde o leste da Bolívia, sul e sudeste do Brasil até o nordeste da Argentina e Uruguai e (2) *C. r. frontalis* (Vieillot, 1819) que ocorre nas regiões central e nordeste do Brasil, chegando até ao Amapá e a Guiana Francesa (FRAGA, 2017). A espécie era classificada como *Agelaius ruficapillus*, porém

devido à polifilia do gênero *Agelaius* Vieillot, 1816 (LANYON, 1994; LANYON; OMLAND, 1999) a espécie foi reclassificada para o gênero *Chrysomus* Swainson, 1837 (LOWTHER, 2004; FRAGA, 2008; POWELL et al., 2014; REMSEN et al., 2016).

Figura 1– Macho (esquerda) e fêmea (direita) do Garibaldi, *Chrysomus ruficapillus*, em ambiente natural no município de Santa Bárbara d'Oeste, São Paulo.



Foto: MEDOLAGO, Cesar A. B. 2018.

As populações desta espécie são gregárias formando grandes bandos na maior parte do ano (FALLAVENA, 1988). A espécie é considerada paludícola e no período reprodutivo formam grupos menores que são facilmente observados em áreas de banhado naturais (permanentes ou temporários) ou em alagados artificiais, como pastagens úmidas e campos agrícolas (FRAGA, 2017). É especialmente comum em plantações de arroz, o que pode causar danos à produção, pois consomem sementes e plântulas, na fase inicial e sementes em formação, na fase reprodutiva da planta (BRUGGERS; ZACCAGNINI, 1994; SILVA, 2014). O período reprodutivo de *C.*

ruficapillus estende-se de novembro a março (FRAGA, 2017), porém em áreas de plantações tendem a sincronizar com a produção e um atraso na reprodução pode ocorrer de acordo com o período de semeadura (FALLAVENA, 1988; CIRNE; LOPEZ-IBORRA, 2005).

Os machos defendem territórios a cada 4 metros enquanto cortejam e seguem fêmeas que passam pela área (FALLAVENA, 1988). Os machos são os responsáveis pela construção do ninho em formato de taça/copo, sempre sobre a água (KLIMAITIS, 1973; FALLAVENA, 1988; LYON, 1997). A altura do ninho pode variar de 100 a 200 cm em banhados naturais e 20 a 60 cm em áreas de plantação de arroz (FALLAVENA, 1988). O ninho pode ser um fator atrativo para fêmeas, pois alguns casais são estabelecidos apenas após a finalização da estrutura do ninho, sendo sugerido que as fêmeas são responsáveis pela forração interna (FALLAVENA, 1988). Outra evidência de que a qualidade do ninho seja um fator atrativo para as fêmeas deve-se a correlação negativa do tamanho na ninhada com a altura do ninho em relação a lamina d'água e uma relação com a probabilidade de predação, sendo positiva com o diâmetro externo do ninho e negativa com o diâmetro interno (CIRNE; LOPEZ-IBORRA, 2005).

O número de ovos pode variar de 1 a 4, sendo 3 ovos o mais frequente (FALLAVENA, 1988; BLANCO, 1995; CIRNE; LOPEZ-IBORRA, 2005) com postura de um único ovo por dia (FALLAVENA, 1988). Klimaitis (1973) encontrou ninhos com até 5 ovos, porém o autor sugere que nesses ninhos pode ter ocorrido a postura de dois ovos no mesmo dia, realizado por fêmeas distintas, sendo uma evidência de parasitismo intraespecífico. As fêmeas realizam a incubação dos ovos (FALLAVENA, 1988) com duração média de 13 dias (FALLAVENA, 1988; CIRNE; LOPEZ-IBORRA, 2005) e o cuidado parental dura em média 14 dias (CIRNE; LOPEZ-IBORRA, 2005), porém Klimaitis (1973) observa que com 10 dias o filhote já apresenta as características

que o permite abandonar o ninho. A espécie também é frequentemente parasitada por *Molothrus bonariensis*, sendo encontrado um ou mais ovos no ninho do hospedeiro (LYON, 1997), porém a taxa de parasitismo depende da densidade populacional do parasita (BLANCO, 1995). O grau de parasitismo na espécie é bem variável, sendo muito baixa ou ausente em determinadas áreas (KLIMAITIS, 1973; CIRNE; LOPEZ-IBORRA, 2005), ou pode atingir até 50% dos ninhos em outras áreas (BLANCO, 1995; LYON, 1997), sendo evidenciado um maior grau de parasitismo no início do período reprodutivo (LYON, 1997). Em outras espécie de aves de mesmo porte, a eficiência reprodutiva do hospedeiro pode ser reduzida de 30 a 55% (BLANCO, 1995; REBOREDA et al., 2003). Dessa forma, essas áreas com maior ocorrência de parasitismo devem reduzir o sucesso reprodutivo dos *C. ruficapillus*. Já a redução na eficiência reprodutiva por predação pode variar de 7 a 33% (FALLAVENA, 1988; CIRNE; LOPEZ-IBORRA, 2005).

Os trabalhos descritivos sobre o comportamento reprodutivo de uma espécie devem ser realizados com periodicidade, a fim de maior precisão quanto à postura de ovos, período de incubação e permanência. Um dos primeiros trabalhos de biologia reprodutiva para a espécie foi realizado por Klimaitis (1973), porém o início da pesquisa foi tardio sendo encontrados na área de estudo ninhos vazios, com ovos e com ninhegos em diferentes estágios de desenvolvimento. Outros trabalhos realizados com a espécie referentes à reprodução apresentam o foco na influência do parasitismo de ninhos interespecíficos no sucesso reprodutivo (FALLAVEN, 1988; BLANCO, 1995) ou no padrão espacial dessa interação (LYON, 1997), mas nenhum dos estudos determinou a influencia do parasitismo intraespecífico. Os trabalhos também não evidenciam o esforço amostral e a periodicidade referentes a observações de campo, sendo que apenas Lyon (1997) descreve que realizou 3 visitas à área de estudo durante o mês de pesquisa.

O trabalho mais completo sobre a biologia reprodutiva da espécie foi realizado por Cirne e Lopez-Iborra (2005), em que os pesquisadores monitoraram os ninhos a cada dois dias. Apesar da periodicidade regular, os monitoramentos diários são importantes para evitar perda de informação referente á incubação dos ovos e desenvolvimento dos ninhegos que podem ser predados antes de serem quantificados (LYON, 1997). O único trabalho que realizou captura e marcação foi Fallavena (1988), porém dos 18 indivíduos que estavam sendo monitorados nos territórios, apenas quatro indivíduos foram marcados.

Alguns autores observaram a presença de ninhos que não foram utilizados na reprodução: Klimaitis (1973) realizou o acompanhamento de 32 ninhos, dos quais 10 estavam inativos e foram considerados como ninhos vazios em seu estudo; Fallavena (1988) observou que durante o período de incubação dos ovos realizados pelas fêmeas, dois machos construíram um segundo ninho em seu território, distantes a 1 e 2 metros do ninho principal, porém não foi observado uma segunda fêmea nesses territórios. Um desses casais preferiu abandonar o território a utilizar o ninho extra, após predação de seu ninho principal; Blanco (1995) também registra a presença de ninhos vazios em duas das suas três áreas de estudo, porém não discrimina o número de ninhos que foram observados inativos; Lyon (1997) descreve os ninhos inativos encontrados na área de estudo como sendo "ninhos de despejo", que são ninhos abandonados por machos que não conseguiram atrair uma fêmea até alguns dias após a finalização do ninho. Em vários desses ninhos inativos foi observado a postura de um único ovo de *M. bonariensis*, porém o autor relata que esses ninhos inativos são rapidamente deteriorados.

Portanto, a presença de ninhos vagos no território de machos pode estar relacionada com o comportamento de abandono de ninho ou pode ser uma estratégia

para maximizar o sucesso na reprodução. Nesse estudo, pretendemos testar as seguintes hipóteses:

- (1) *Hipótese de ninhos antigos*, já que os ninhos vagos observados nos territórios poderiam ser provenientes de estações reprodutivas anteriores que permaneceram na área de estudo.
- (2) *Hipótese de ocultação ineficiente*, pois os ninhos vagos podem ser provenientes de abandono antes da postura dos ovos por não estarem devidamente escondidos no ambiente.
- (3) *Hipótese da redução da predação*, uma vez que os ninhos vagos nos territórios podem reduzir a probabilidade de que o predador encontre o ninho ativo no território.
- (4) *Hipótese de atração de fêmeas*, pois os machos podem construir múltiplos ninhos a fim de atrair mais fêmeas e incrementar seu sucesso reprodutivo.

A seguir o trabalho será dividido em dois capítulos, CAPÍTULO 1 relacionado a novos parâmetros reprodutivos para a espécie *C. ruficapillus* em ambiente com vegetação natural e o CAPÍTULO 2 em que serão apresentados os testes de hipóteses.

2. CAPÍTULO 1 - Reproductive parameters of the Chestnut-capped Blackbird (*Chrysomus ruficapilus*) in southeastern Brazil, Aves, Icteridae.

2.1 INTRODUCTION

The Chestnut-capped Blackbird, *Chrysomus ruficapilus* (Vieillot, 1819), is widely distributed in South America, inhabiting humid areas from French Guiana southern to Paraguay, Uruguay and northern Argentina, including most of Brazil, except for parts of the Amazon (RIDGELY; TUDOR, 1994). This species is gregarious throughout the year (RIDGELY; TUDOR, 1994; FALLAVENA, 1988), and in the reproductive period they form smaller groups that are easily observed in natural marshes or in artificial floods, such as wet pasturelands and agricultural fields, being especially common in rice plantations (KLIMAITIS, 1973; FALLAVENA, 1988; CIRNE; LOPEZ-IBORRA, 2005). Nests are deep open-cups built on the aquatic vegetation, and the first descriptions of the nests, eggs, and nestlings were provided by Klimaitis (1973), who conducted a study in a natural marsh near a horticultural plantation area in Montevideo, Uruguay. Nests, eggs, and nestlings characterization; mode and amplitude of clutch sizes, and incubation periods for two nests were also reported by Fallavena (1988), who studied this species in marshes close to rice plantations in the state of Rio Grande do Sul, Brazil. The most complete study on the reproductive biology of the Chestnut-capped Blackbird was conducted by Cirne and Lopez-Iborra (2005), also in rice plantations from Rio Grande do Sul state, Brazil, providing detailed data on clutch sizes, incubation and nestling periods, and nesting success.

Here we add knowledge on the reproductive parameters of the Chestnut-capped Blackbird by presenting detailed information obtained in a well-preserved marsh from the state of São Paulo, southeastern Brazil. Specifically, we provide the first information on breeding phenology for a study site not influenced by the timing of agricultural

activities, and we considered for the first time the uncertainties caused by variations in incubation initiations by different females in incubation period estimation. Thus, we compared our data with those obtained in rice paddies from southern Brazil.

2.2 MATERIAL AND METHODS

2.2.1 Study area

This study was conducted in a perennial lake with approximately 45 ha of water surface, located in a private farm in the municipality of Santa Bárbara d'Oeste (25° 51' 13" S, 47° 26' 15" W; elevation 590-610 m), in the interior of the state of São Paulo, Brazil. This lake is about 0.3 to 1 m in water depth, which permits the growing of abundant emergent vegetation, especially representatives of the genera *Eleocharis* sp., *Cyperus* sp., and *Rhynchospora corymbosa* (L.), and in smaller amount agglomerates of *Typha angustifolia* L. The edges are surrounded by a 50 to 150 m stripe of open humid areas where the grass *Andropogon bicornis* L. and other herbaceous vegetation predominate (Fig. 2). Further, a reforestation with native trees in mid-successional stage form a buffer zone of about 150 m surrounding this humid area. Although the whole complex is imbedded in a matrix of sugar cane plantations, this marshland is protected by the isolation provided by the buffer zone. The region is characterized by mesothermal climate with annual precipitation around 1400 mm and average temperature of 23 °C, with amplitude of 18 to 28 °C (ALVARES et al., 2013).

2.2.2 Field procedures and statistical analyses

We conducted nest searches throughout the study area at least three times a week from November to April during the breeding season of 2017/2018. Nests were located

by following individuals that were carrying nest material in their territories, and all of the nests were checked every 1–2 days.

Figure 2 – Nesting site of the Chestnut-capped Blackbird (*Chrysomus ruficapillus*). Study area with high density of *Rhynchospora corymbosa* (L.), emergent plant preferentially used for nest building.



Photo: COSTA, Mariellen C. 2019.

The incubation period was measured from the first day of incubation until the day before hatching, and nestling period was from hatching day to a day before they left the nest. To determine the beginning of the incubation period, we performed daily 1-h observation sessions during the laying period (06:00-09:00) and we also checked handly the temperature of the eggs. We have assumed that laying order predicted hatching and fledging order (DAVANÇO et al., 2013). Clutch sizes and clutch initiation dates were obtained only from nests accompanied from construction stage, in which we could

observe the lying of the first and of the subsequent eggs. We assumed that nest predation occurred when eggs or nestlings younger than fledging age disappeared from the nest, and abandonment was considered when adults were not present in the territory for more than three days and eggs were cold or nestlings were dead. Nesting success (probability of survival) was estimated using the method of Mayfield (1961) for the whole nesting cycle and for incubation and nestling periods separately. It estimates the probability of success from the daily survival rate raised to the power of the length of the nesting cycle. Partial losses of broods were not considered as nest predation. Clutch sizes were compared with literature data from other populations using Mann-Whitney *U*-test in R (R CORE TEAM, 2018).

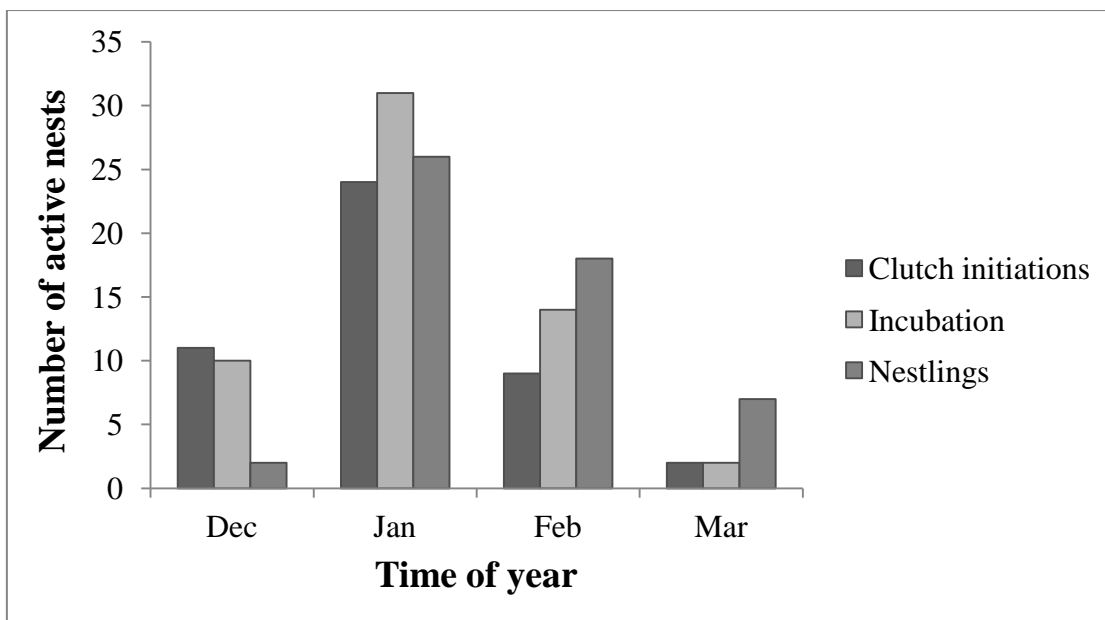
2.3 RESULTS

During the 2017/2018 breeding season, we monitored 45 active nests of the Chestnut-capped Blackbird. The first nesting activity was represented by a nest with eggs that was found on December 4, 2017, and the last activity was recorded on 2 April 2018 (the last nestlings in a nest). A peak of clutch initiations and of active nests was recorded in January (Fig. 3). Of the 45 active nests, 43 were built in *Rhynchospora corymbosa* (Fig. 4a), one was built in *Eleocharis* sp. and one in *Typha angustifolia*.

The mean clutch size was $2.8 \text{ eggs} \pm 0.44$ ($N = 45$ nests, Fig. 4b, c), being one nest with one egg, six nests with two eggs, and 38 nests containing three eggs. Eggs were invariably laid on consecutive days. During nest checking, only females were observed incubating the eggs and incubation could start in the day the female laid the first ($N = 2$ nests), second ($N = 6$ nests), or the third egg ($N = 1$ nest). Incubation periods were 11 ($N = 4$ eggs) or 12 days ($N = 19$ eggs), averaging 11.8 ± 0.39 days ($N =$

9 nests). Nestling stage lasted 11 to 13 days (12.3 ± 0.75 , $N = 13$ young from nine different nests, Fig. 4c, d).

Figure 3 – Active nests of the Chestnut-capped Blackbird (*Chrysomus ruficapillus*).



No interspecific parasitism was observed in our study population. During the incubation stage, of 45 nests, one was abandoned, and one fell down after a heavy rain. During the nestling stage, of 43 nests, eight were depredated (22%), and in two nests the nestlings were found dead for unknown reasons. Nest survival probability estimated was 95% for the incubation stage (474 nest days, $N = 43$ nests), and 65% during the nestling stage (382 nest days, $N = 39$ nests). Overall nesting success, from egg-laying to fledging, was 65% (832 nest days, $N = 41$ nests).

Clutch sizes of the Chestnut-capped Blackbird did not differ between our study population in a tropical natural wetland and that from rice paddies from subtropical southern Brazil (2.5 ± 0.85 , $N = 48$; Cirne and Lopez-Iborra 2005) ($U = 2652$, $P = 0.168$).

Figure 4 – Nests, eggs and nestling of the Chestnut-capped Blackbird (*Chrysomus ruficapillus*). (a) Side view of a nest. (b) Details of the nest and egg. (c) Details of a nestling with one day and two eggs. (d) Details of two nestlings with 6-7 days.



Photo: COSTA, Mariellen Cristine. 2018.

2.4 DISCUSSION

The breeding season of the Chestnut-capped Blackbird in our study population, from December to early April, was the longest recorded for the species. Previous works addressed the breeding seasons in areas that were close or within rice plantations, and they were commonly concentrated in only two months (KLIMAITIS, 1973; FALLAVENA, 1988; CIRNE; LOPEZ-IBORRA, 2005). The authors have noted a synchronism between rice crop and the Chestnut-capped Blackbird reproduction, and our data reinforces the idea that breeding season durations may have been underestimated in these previous works.

The observation that females of the Chestnut-capped Blackbird can start incubation after laying the first, second, or the third egg is important because if not taken into account, it can introduce errors mainly in incubation period estimates. In previous works, these parameters were measured by counting from the laying of the first egg to hatching of the first young for incubation, and from the first hatching to fledging for nestling period (CIRNE; LOPEZ-IBORRA, 2005). When we adjusted our data to their methodologies, our incubation period was 12.6 ± 0.73 days (range 12-14), which was similar to that obtained by Cirne and Lopez-Iborra (2005) in the state of Rio Grande do Sul ($12.9 \text{ days} \pm 1.14$), but both were one day longer than the real estimates.

In some localities (Argentina), interspecific nest parasitism by Shiny-Cowbirds (*Molothrus bonariensis*) reached rates of 50% (BLANCO, 1995; LYON, 1997), but as in Uruguay and Rio Grande do Sul, Brazil (KLIMAITIS, 1973, CIRNE; LOPEZ-IBORRA, 2005), it was not evident in our study site. Apparent nest predation rates, which is a direct estimate without the use of Mayfield's (1961) nest-days correction, were also highly variable, ranging from 7% (CIRNE; LOPEZ-IBORRA, 2005) to 33% (FALLAVENA, 1988), and in our study area we obtained an intermediate nest predation level.

Although clutch sizes did not differ between our study population and that from rice paddies from southern Brazil, nest survival was higher in the artificial habitat (CIRNE; LOPEZ-IBORRA, 2005), which was an unexpected finding. Not rarely, birds are attracted to artificial habitats for nesting, which often can result in reduced nesting success, a phenomenon known as "ecological traps" (for a review see SUVOROV; SVOBODOVÁ 2012). We are unaware, however, if reduced breeding season in this type of artificial habitat can counteract the increased nest survival by reducing the chances of re-nesting, which might be better investigated.

3. CAPÍTULO 2 - A bird with an uncommon reproductive behavior: evolution of extra-nests construction in the Chestnut-capped Blackbird, *Chrysomus ruficapillus*.

3.1 INTRODUCTION

Bird nests are among the most complex structures in nature, and nest construction behavior is driven predominantly by inherited components (COLLIAS; COLLIAS, 1984, MORENO, 2012). Traditionally reported nest functions are providing support to the eggs and nestlings, providing thermal benefits (MARTIN et al., 2017), and brood protection against predators, thus being under strong selective pressures (MARTIN, 1993; MARTIN, 1998; HANSELL, 2000; WINKLER, 2016). With rare exceptions, females are involved in nest construction, but the participation of males is highly variable among taxa (MAINWARING et al., 2014). Nest construction is also timing and energetically costing, which lead individuals to construct one nest per brood, and not rarely the same nest can be used for multiple nesting attempts (MORENO, 2012; MAINWARING et al., 2014). An outstanding behavior that contradicts this theoretical background is the construction of multiple nests, many of which never used for egg laying. It has been reported for only a limited number of species and extra nests have proved to evolve for different purposes in different species.

The most frequently tested hypotheses are the *female attraction hypothesis* and the *predation avoidance hypothesis*. The *female attraction hypothesis* proposes that males build multiple nests to attract females, while females would benefit from obtaining information on male fitness and/or territory quality based on the number of nests the male can build (GARSON, 1980; EVANS and BURN, 1996; EVANS, 1997). The other commonly tested hypothesis, *predation avoidance hypothesis*, proposes that empty nests might reduce the chance of predation because it decreases the probability of the predator to find the active nest. Another hypothesis that may explain the function of

multiple nests is *post-pairing display hypothesis* which proposes that males that build nests after pairing to signal their quality to females, which in turn increase female parental care (BERG et al., 2006; LLAMBIAS et al., 2019). The *deficient concealment hypothesis* consists of the abandonment of the nests in the construction phase due to concealment inefficiency, which may increase the risk of predation because the nest is not well hidden in the environment (BECKMANN and MARTIN, 2016; LLAMBIAS et al., 2019). There is still a hypothesis that the construction of surplus nests might serve as shelters to adults and juveniles. Finally, the *old nests hypothesis* suggests that nests from other breeding seasons may also dilute the effect of predation on active nests as long as they are intact in the current breeding season. Most studies have tested only a limited number of hypotheses in face of the many possibilities, indicating that further studies on the evolution of this uncommon behavior are still needed.

The Chestnut-capped Black-bird, *Chrysomus ruficapillus* (Icteridae), is a neotropical passerine that inhabits marshlands. At least two different works (KLIMAITIS, 1973; LYON, 1997) have reported the occurrence of empty nests in their reproductive territories, and they were suggested to be abandoned nests within a reproductive season or old nests from previous years, but thorough investigations were never carried out. Here we reveal for the first time that empty nests in breeding territories of the Chestnut-capped Blackbird are multiple nests constructed within a reproductive season, many of which are never occupied by a female. We provide details about its reproductive system and we test predictions of four hypotheses about the function and adaptive purposes of the construction of multiple nests in the Chestnut-capped Blackbird:

Hypothesis 1: *old nests hypothesis*. If multiple unoccupied nests within the territories are old nests from previous reproductive seasons we predict that these nests should be in the territories before the beginning of nest constructions in a breeding season.

Hypothesis 2: *inefficient concealment hypothesis*. If vacant nests found in the territories resulted from abandonments before egg laying due to inefficient nest concealment, we predict that i) unoccupied nests would be less concealed than active nests; ii) some nests could be dismantled throughout the breeding season, and iii) their materials could be used in the construction of other nests in more concealed sites.

Hypothesis 3: *predation avoidance hypothesis*. If multiple unoccupied nests serve as decoys to reduce the probability that a predator could discover the active nests, we predict the number of nests surrounding active nests would be a predictor of nest survival in nest survival modeling, controlled to other covariates that are often involved in nest survival, such as vegetation density and nest height above ground.

Hypothesis 4: *female attraction hypothesis*. If males build multiple nests to attract females while females would benefit from obtaining information about male fitness and/or territory quality based on the number of nests it can build we predict that i) males would construct non-breeding nests before pairing in the case of social monogamy; ii) males would construct non-breeding nests before and after the first pairing to attract multiple females in the case of a polygenic system, and iii) the total number of nests would be correlated to number of clutch initiations and fledglings production.

We discuss the potential benefits of the multiple nests for both males and females and we address whether females can use multiple nests as cues to discriminate among males under a sexual selection perspective.

3.2 METHODS

3.2.1 Study species

The Chestnut-capped Blackbird, *Chrysomus ruficapilus* (Vieillot, 1819), is widely distributed in South America, from French Guiana southern to Paraguay, Uruguay and northern Argentina, including most of Brazil, except for parts of the Amazon (RIDGELY; TUDOR, 1994). The populations of this species are gregarious and form large flocks during most of the year (FALLAVENA, 1988), and in the reproductive period they form smaller groups that are easily observed in natural marshes or in artificial floods, such as wet pasturelands and agricultural fields, being especially common in rice plantations (KLIMAITIS, 1973; FALLAVENA, 1988; CIRNE; LOPEZ-IBORRA, 2005). Males are responsible for building the deep cup-shaped nest in the vegetation over water (KLIMAITIS, 1973; FALLAVENA, 1988; LYON, 1997). The nest can be an attractive factor for females, since about 35% of the pairs were established only after nest finalization (n = 9 nests, FALLAVENA, 1988), thus, the selection of a mate for females may be related to the quality of the nest made by male (CIRNE; LOPEZ-IBORRA, 2005). The presence of empty nests in the territories were observed in other areas of study, however they were always considered as nests abandoned by males that could not attract a female until a few days after the nest finalization, and in no case were these nests used by a second female (KLIMAITIS, 1973; FALLAVENA, 1988; BLANCO, 1995; LYON, 1997).

3.2.2 Study area

We studied a colony of the Chestnut-capped Blackbird located in a private farm from the municipality of Santa Bárbara d'Oeste (25° 51' 13" S, 47° 26' 15" W; elevation 590-610 m), in the interior of the state of São Paulo, Brazil. The region is characterized

by mesothermal climate with annual precipitation around 1400 mm and average temperature of 23 °C, with amplitude of 18 to 28 ° C (ALVARES et al., 2013). The main lake has approximately 45 ha of water surface, with a depth variation of 0.3 to 1 m. The most abundant species in the flooded area are representatives of the genera *Eleocharis* sp., *Cyperus* sp., and *Rhynchospora corymbosa* (L.), besides *Typha angustifolia* L. In addition, the floodplain around the lake (50 to 150 m) is characterized by the abundant presence of *Andropogon bicornis* L. and other herbaceous vegetation. The flooded area is inserted in a matrix of sugar cane plantation. However, there is a buffer zone that would be a reforestation with native trees in medium-successional stage of about 150 m around this wetland. Despite the size of the marsh, the territories were concentrated in an agglomerate of *R. corymbosa* in an area of approximately 3 ha, and our study focused in this area. Only 12 nests in five territories were widespread and far from this area, representing nearly 11% of the nests and were not considered in our analyses.

3.2.3 Field procedures

We conduct nest searches throughout the study area at least three times a week from October to April during the breeding season 2017/2018. Nests were located by following adult males that were carrying nest material in their territories, and all of the nests were marked by GPS (Garmin eTrex30) and checked every 1–2 days throughout the breeding season. During the check, it was possible to follow the stage of construction of the nest, the process of lining the cup, egg laying, and the development of the nestlings. The nests were considered finalized by the males on the day it was possible to identify the lateral wall, characterizing the cup shape, and nests that did not have this lateral structure, were eliminated from the analysis. In as many territories as

possible, males were captured using mist nets of 12 X 2.5 m and playback trials of their songs were used to increase capture rate, and all captured birds were banded using a unique combination of color rings for individual identification. We identified resident males from each territory and conducted daily 1-h observation sessions (06:00–09:00 h) using 8 x 40 binoculars.

3.2.4 Statistical analyses

Male reproductive fitness

For the identified males, we counted the total number of nests constructed in their territories at the end of the breeding season. In order to evaluate the reproductive success of males and the behavior of construction of multiple nests in the same territory, we correlate the total number of nests to i) the number of broods, independently of nests success, and ii) the number of nests that fledged at least one young. To verify if the males that initiate early construction of nests in the breeding season increase the chance of success, we correlate the date of initiation of the construction of the first nest in the territories to i) the number of clutch initiations, and ii) the total number of nests constructed in their territories. The relations described were analyzed by Pearson's correlation using the software R (R CORE TEAM, 2018).

Females nest choice

To test if females of the Chestnut-capped Blackbird can select nesting sites based on the number of nests built by males in their territories, we compared the density of nests within a 10m radius around occupied and unoccupied nests. Occupied nest were coded as 1 and unoccupied nests were coded as 0, and the variable *Total nest density at the moment of choice* (TotalNest) was verified in the QGis 3.6 (QGIS

DEVELOPMENT TEAM, 2019) using a 10m buffer around each nest. For the nests that were occupied by the females, we determined the density of nests on the day the first egg laid. In the case of unoccupied nests, we determined the density of nests at the time the nest was considered finalized by the male and was available for the selection of females. To control to other covariates that could affect nest site choice, we also measured:

- (1) *Nest height* (NHeight); was measured from the soil to the base of the nest;
- (2) *Plant height* (PHeight) also was measured from the soil to the highest leaves;
- (3) *Plant species* (PSpecie), which were classified in 1 - *Rhynchospora corymbosa*, 2 - *Typha angustifolia*, 3 - *Eleocharis* sp.;
- (4) *Distance of the nest to the nearest edge of the supporting plant* (Nest-Edge);
- (5) *Vegetation density at 30 cm around the nest* (Dens30cm) estimated by the total numbers of vegetation touches in a 30 cm stick placed in the four cardinal directions, with the final value being the sum of the number of touches. (6) *Vegetation density above the nest* (DensAbove) estimated by the number of touches on a 30 cm stick from the top-center of the nest to the maximum height of the plant;
- (7) *Vegetation density in 3m radius* (Dens3m) measured with a metal rod of 3 meters divided in 30 blocks of 10 cm. The number of blocks that were touched by the vegetation was established in the four cardinal directions and the final value was measured by the sum of the number of blocks that were touched in each direction;
- (8) *Perimeter of the tussock* (Perim) was established by a tape measure around the broadest part of the tussock;
- (9) *Number of tussocks* (NTussock) quantified in a radius of 3 m;
- (10) *Percentage of water exposure* (WaterExp) was established in a 3m radius by a adopting the following categorization: 1 - the percentage of water exposure in 3 m

ranges from 0 to 25%, 2 - from 26 to 50%, 3 - from 51 to 75%, and 4 - from 76% to 100%;

(11) *Density of active nests* (ActiveNest) determined in a 10 m radius using the same criterion as *Total nest density at the moment of choice*, but quantifying only active nests at the time of female nest choice;

(12) *Density of nests in a 10 m radius cumulative across the whole breeding season* (EndNest).

All covariates were standardized using score-z, and the corrected variables were considered as autocorrelated when they presented high Pearson correlation coefficient ($r \geq 0.6$), or significant correlation using Pearson correlation test, under a significance level of 0.05. The model selection was conducted using Generalized Linear Models, with binary distribution and logit link-function. The autocorrelated variables that were less informative could be removed from the analyzes. All of the possible models and also de null model were exploited by using the dredge-function of the package MuMIn (BARTON, 2018).

We evaluated the candidate models using the Akaike's Information Criterion corrected to small samples (AICc) (BURNHAM; ANDERSON, 2002), as well as by the $\Delta AICc$, which is a measure of each model relative to the best model, and Akaike weights (w). Relevant models were those presenting $\Delta AICc \leq 2$ (BURNHAM; ANDERSON, 2002), and model parameter estimates, their standard errors (SE) and 95% confidence upper and lower limits are reported to indicate the importance of each variable to the selected models. Z-tests were carried out to test the importance of each variable within the selected models.

Discriminating whether nests with the higher numbers of decoy nests surrounding it are chosen more often by chance or because females are actively seeking

for males with higher nest construction capacity is not straightforward due to time variation in nests availability (GARSON, 1980; FRIEDL; KLUMP, 2000). Previous works have addressed this issue by ranking marked males according to numbers of nests in their territories at the time of each female nest choice. Then, the expected probability that a nest was chosen by chance is based on the frequencies of each male category at this moment, and the summation of the probabilities within each category throughout the breeding season generates the expected numbers of females choosing each male class, which are then compared with the observed data with contingency tables and Chi-square test (GARSON, 1980; EVANS; BURN, 1996). This method predicts that most males, if not all, in a population are marked, and as we did not reach this condition in our study population, here we used a different, nest-based approach, which is an adaptation of the method of Garson (1980). At the moment each nest was chosen, we counted the total number of empty nests in the study area and the numbers of empty nests in each territory of each marked male. Then, we generated the probability of each of these territories to be chosen always a nest was occupied in the study site. Then, the summed probabilities obtained for each territory throughout the breeding season resulted in the expected numbers of clutch initiations for each territory. Then, observed and expected numbers of clutch initiations were compared across territories using a paired t-test. This analysis is based on the assumption that successive choices of a female are independent, and that females change their mates in successive broods within a breeding season (GARSON, 1980). We believe this is was not a problem because re-nesting was rare in this population, and of 13 marked females observed throughout the season, only one had a second nesting attempt with the same male (COSTA et al., in prep.). Nests that were occupied were removed from this analysis because nest-reuse was also rare (one of 45 nesting attempts; COSTA et al., in prep.).

Nest survival modeling

We performed the modeling of the Daily Survival Rates (DSR) of the Chestnut-capped Blackbird nest using the binomial generalized linear model approach of Dinsmore et al. (2002) with maximum likelihood parameter estimates, as implemented in the package RMark (LAAKE, 2013), an interface of the software MARK (WHITE; BURNHAM, 1999). A nest was considered successful when it fledged at least one young, and predation was considered when eggs or young disappeared in early developmental stage, before fledging age. Nest fate was coded as 0 (successful) or 1 (depredated). As time dependent covariates we included "NestAge", to measure the effect of nest age in survival probability; and "Time" to address the temporal effect of across the breeding season. We controlled for the same covariates from the previous section, and they were corrected using the same procedure (*Females nest choice*). Nests that were lost due to accidental fall, or had the fate undetermined were not used in these analyses.

3.3 RESULTS

3.3.1 Description of Multiple nesting construction

During the breeding season we found 112 nests, of which 45 were used. No nests were found in the study area in the month before the beginning of nest constructions. We performed a total of three hours of focal observations in each of 10 marked males, totaling 30 hours of observations. Male Chestnut-capped Blackbirds started nest construction before any female were in their territories, and the number of nests constructed in the same territory throughout the breeding season ranged from three to 14 nests (8.9 ± 3.1 , $n = 12$ territories). Five males were observed for nest construction

behavior (totaling 8 hours), which revealed that they can carry material to up to four different nests during the same observation session.

During our observations, 12 times we observed unpaired females arriving in male's territories. In these occasions males immediately collected some nest construction material and started to indicate nest places to the female, with the nest material in its beak, while singing vigorously and performing a flattering wing display. In 10 times we observed unpaired females visiting two to three adjacent territories in a sequence, and they were always escorted by the male of each territory. After choosing a nest in a territory, females were always responsible for lining the incubatory chamber with finer nest material, as previously suggested by (FALLAVENA, 1988).

3.3.2 Male reproductive fitness

The marked males had one to six clutch initiations (3.75 ± 1.71) in the season, with one to six different females. They had up to four active nests at a time, which gives support to the hypothesis that the construction of multiple nests in the Chestnut-capped Blackbird is a strategy of polygyny, in which individual males can increase their reproductive fitness by attracting multiple females to their nests. Male nest constructions persisted until the end of the breeding season, in March, independently of the number of reproductive females in the territories. The total number of nests produced by males in a season was significantly correlated to the number of broods, independently of nest success ($n = 12$; $r = 0.74$, $P = 0.006$). Also, the total number of nests produced by males in a season was significantly correlated to the number of nests that fledged at least one young ($r = 0.67$, $P = 0.017$), indicating that male reproductive fitness have increased with the increasing number of nests that they produced. The number of nests constructed in the season ($r = 0.32$, $P = 0.310$) and the number of clutch

initiations ($r = 0.30$, $P = 0.34$) were not correlated with the date of initiation of the construction of the first nest in the territories, indicating that males that started to reproduce earlier did not increase their chances of success.

3.3.3 Females nest choice

Five of the variables analyzed to explain nest choice by females were autocorrelated (Table 1). Then, *vegetation density in 3m* was maintained, and *number of tussock* and *percentage of water exposure* were eliminated, as vegetation density is often correlated to nest exposure to visual predators. We also kept the variable *total nest density at the moment of choice*. Mean, standard deviation and amplitude of all variables are shown in Table 2.

We verified that the females chose nests that had the highest density of nests in a 10 m radius (supplementary Table 1), since modeling analyzes indicated that *nest height* (95% CI: -0.893 – -0.002) and the *total nest density at the moment of choice* (95% CI: 0.492 – 1.467) were the main parameters explaining females settlement, being only *total nest density at the moment of choice* consistent in the selected models of smaller weight (Fig. 5). However, we found no significant evidence that territories with more vacant nests are more chosen than expected by chance ($t = -1.09$, $P = 0.30$).

Table 1 – Correlated variables for the analysis of the choice of nests by the females of the Chestnut-capped Blackbird (*Chrysomus ruficapillus*, $n = 112$ nest) considering the Pearson correlation coefficient (r) and significance value (P).

Variable 1	Variable 2	R	P
TotalNest	EndNest	0.74	0.000
Dens3m	NTussock	0.68	0.000
Dens3m	WaterExp	-0.66	0.000
NTussock	WaterExp	-0.60	0.000

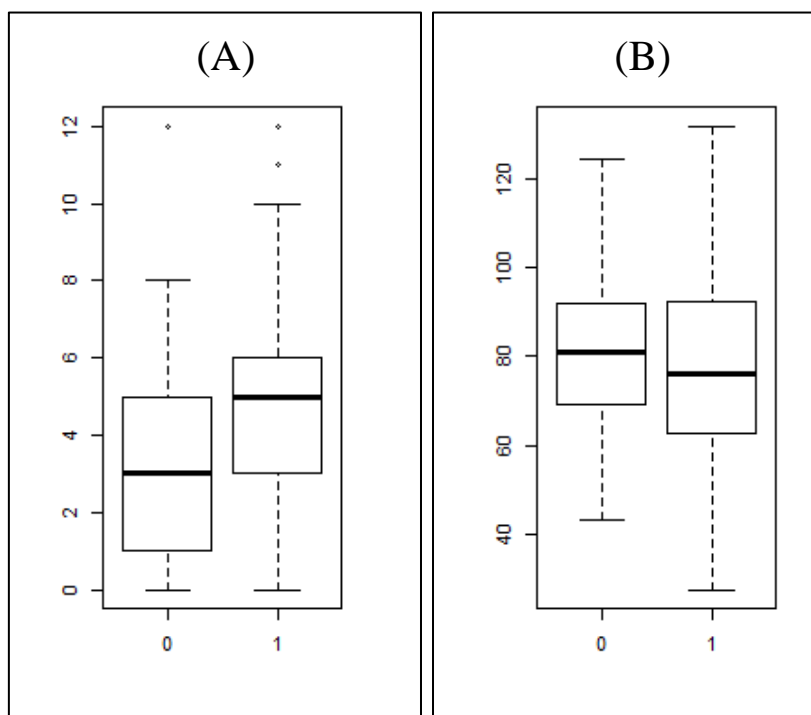
Correlated variables were *Total nest density at the moment of choice* (TotalNest), *Density of nests cumulative across the whole breeding season* (EndNest), *Vegetation density in 3m* (Dens3m), *Number of tussock* (NTussock), and *Percentage of water exposure* (WaterExp).

Table 2– Average, standard deviation (SD) and range of all evaluated variables for occupied and unoccupied nests of the Chestnut-capped Blackbird (*Chrysomus ruficapillus*, n = 112 nest).

Variable	Occupied (n =43)		Unoccupied (n = 69)	
	Average \pm SD	Range	Average \pm SD	Range
NHeight	78.42 \pm 23.22	27.4 – 132	82.57 \pm 17.76	43.0 – 124.5
PHeight	145.81 \pm 13.56	106.5 – 171	145.83 \pm 16.19	118.0 – 228.0
Nest-Edge	19.67 \pm 7.82	28.0 – 35.0	19.43 \pm 9.64	5.0 – 53.0
Dens30cm	18.77 \pm 5.89	7 – 38	17.87 \pm 4.91	6 – 28
DensAbove	5.33 \pm 3.17	0 – 15	5.09 \pm 3.03	1 – 13
Dens3m	40.05 \pm 18.16	8 – 71	46.39 \pm 20.34	12 – 102
Perim	374.14 \pm 95.36	210.0 – 674.0	384.81 \pm 94.60	175.0 – 638.0
NTussock	6.26 \pm 5.38	0 – 21	5.57 \pm 4.62	0 – 18
TotalNest	5.26 \pm 2.67	0 – 12	3.20 \pm 2.49	0 – 12
ActiveNest	0.74 \pm 0.79	0 – 3	0.46 \pm 0.65	0 – 2
EndNest	5.49 \pm 2.63	1 – 12	5.29 \pm 3.23	0 – 15

The variable using were *Nest height* (NHeight), *Plant height* (PHeight), *Distance of the nest to the nearest edge of the supporting plant* (Nest-Edge), *Vegetation density at 30 cm around the nest* (Dens30cm), *Vegetation density above the nest* (DensAbove), *Vegetation density in 3m* (Dens3m), *Perimeter of the tussock* (Perim), *Number of tussock* (NTussock), *Total nest density at the moment of choice* (TotalNest), *Density of active nests* (ActiveNest), *Density of nests cumulative across the whole breeding season* (EndNest).

Figure 5 – BoxPlots depicting values of occupied (1) and unoccupied (0) nests for the variables the best explained female nest choice in the Chestnut-capped Blackbird: (A) *Total nest density at the moment of choice*, and (B) *nest height*.



3.3.4 Nest success

In our study area, 45 nests were used for breeding, but eight were eliminated from the analyzes because they were lost due to other causes, and of the 37 nests analyzed, eight were considered depredated. For nest survival models, five of the variables analyzed were autocorrelated, and as well as in nest choice modeling, we maintained the variable *vegetation density in 3m*, beyond the variable *plant height* (Table 3).

Modeling analyzes indicated that *nest age* (95% CI: -0.341 – -0.042) and the *perimeter of the tussock* (95% CI: 0.766 – 3.960), in addition to *plant height* (95% CI: -3.148 – -0.347, supplementary Table 2). Again, these variables were consistent in the other models of lower weight. The mean, standard deviation and amplitude of all variables are described in the table 4, and the main variables in the figure 6.

Table 3– Correlated variables for the analysis of nest success of the Chestnut-capped Blackbird (*Chrysomus ruficapillus*, n = 37 nest) considering the Pearson correlation coefficient (r) and significance value (P).

Variable 1	Variable 2	R	P
Dens3m	NTussock	0.72	0.000
NHeight	NTussock	0.65	0.000
NTussock	WaterExp	-0.65	0.000
NHeight	PHeight	0.60	0.000
Dens3m	WaterExp	-0.60	0.000

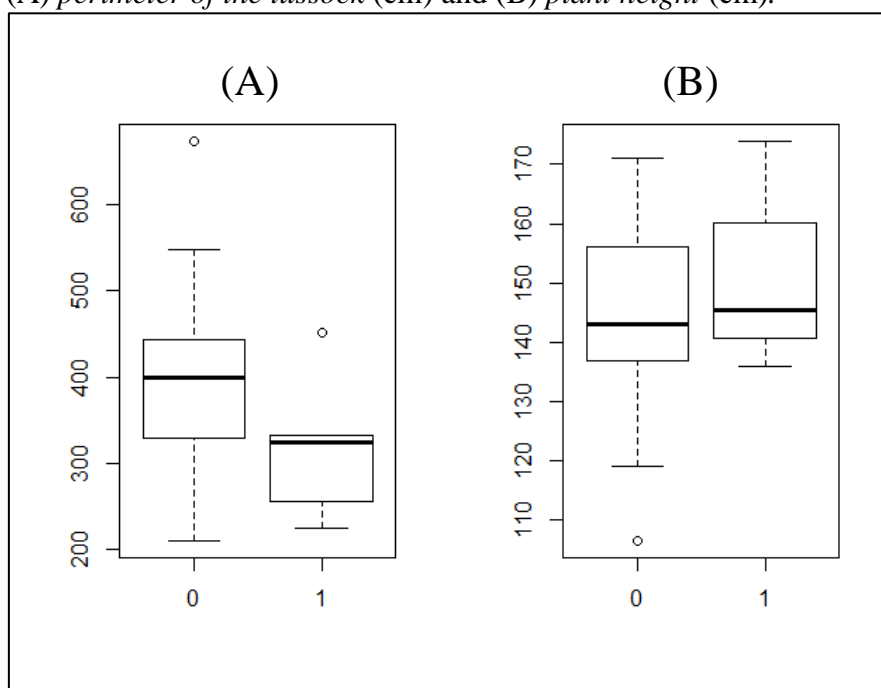
Correlated variables were *Nest height* (NHeight), *Plant height* (PHeight), *Vegetation density in 3m* (Dens3m), *Number of tussock* (NTussock), and *Percentage of water exposure* (WaterExp).

Table 4 – Average, standard deviation (SD) and range of all evaluated variables for successful and depredated nest nests of the Chestnut-capped Blackbird (*Chrysomus ruficapillus*, n = 37 nest).

Variable	Successful (n = 29)		Depredated (n = 8)	
	Average \pm SD	Range	Average \pm SD	Range
NHeight	78.09 \pm 28.55	27.4 – 132	79.80 \pm 10.23	63.4 – 99
PHeight	144.69 \pm 15.29	106.5 – 171.0	150.38 \pm 13.51	136.0 – 174.0
Nest-Edge	20.10 \pm 8.16	4.0 – 35.0	18.13 \pm 4.09	9.0 – 23.0
Dens30cm	19.10 \pm 5.42	7 – 32	18.38 \pm 9.05	8 – 38
DensAbove	5.14 \pm 3.37	0 – 15	5.88 \pm 3.31	2 – 13
Dens3m	44.28 \pm 17.91	13 – 71	34.63 \pm 19.55	8 – 68
Perim	394.79 \pm 101.04	210 – 674	312.88 \pm 71.75	225 – 452
NTussock	7.52 \pm 5.57	0 – 21	4.50 \pm 4.60	0 – 12
TotalNest	3.00 \pm 2.63	0 – 11	3.75 \pm 1.75	1 – 6
ActiveNest	1.45 \pm 1.06	0 – 4	1.88 \pm 1.46	0 – 4
EndNest	5.69 \pm 2.63	1 – 12	6.13 \pm 2.75	1 – 10

The variable using were *Nest height* (NHeight), *Plant height* (PHeight), *Distance of the nest to the nearest edge of the supporting plant* (Nest-Edge), *Vegetation density at 30 cm around the nest* (Dens30cm), *Vegetation density above the nest* (DensAbove), *Vegetation density in 3m* (Dens3m), *Perimeter of the tussock* (Perim), *Number of tussock* (NTussock), *Total nest density at the moment of choice* (TotalNest), *Density of active nests* (ActiveNest), *Density of nests cumulative across the whole breeding season* (EndNest).

Figure 6 – BoxPlots depicting values obtained for depredated (1) and successful (0) nests of the main variables predicting nest survival in the Chestnut-capped Blackbird: (A) *perimeter of the tussock* (cm) and (B) *plant height* (cm).



3.4 DISCUSSION

The simple fact that no nests were found in the study area days before the beginning of the first nest constructions of the season, together with the observation of marked males constructing up to 14 nests within a breeding season have evidenced that the males Chestnut-capped Blackbirds do indeed construct multiple nests as part of breeding strategy, contradicting the possibility that surplus nests could be old nests from previous reproductive seasons (NOSKE et al., 2013). The fact that vegetation variables that could be related to nest concealment were not predictive of female nest choices indicates low support for the *deficient concealment hypothesis* (BECKMANN; MARTIN, 2016) that unoccupied nests are nests that were abandoned because they were constructed in sites with higher exposure to visual predators. Contrary to the evidences obtained for the Grey Fantail (BECKMANN; MARTIN, 2016), these unused nests persisted across the whole reproductive season and their materials were not used in the construction of other nests, which also play against the *deficient concealment hypothesis* to explain multiple nests construction in the Chestnut-capped Blackbird.

Our evidences also rejected the idea that multiple nests could be constructed as decoy nests to confound potential predators (*predation avoidance hypothesis*), as our three covariates related to numbers of nests in a 10 m radius, i.e. total number of nests at the time of female nest choice; number of active nests at the time of female nest choice, and cumulative number of nests throughout the breeding season, were not among the main parameters explaining nest survival.

On the other hand, our data provide a set of evidences for extra-nests construction as a mechanism of sexual selection by which males can increase their reproductive output. This idea receives support from the facts that i) certain males can have up to four females reproducing in their territories concomitantly, and ii) the fact

that females have selected the nests with the higher numbers of other nests in a 10m radius at the moment of nest choice, independently of part of these being active or not. Two different scenarios could explain male's advantages of build as many nests as possible: In one scenario, females chose nests randomly, and then males that have constructed more nests would have increased chances to have some of their nests occupied. Alternatively, females might seek actively for males with higher nest construction capacity, being extra-nests construction a direct signalization of male quality. The analysis that compared expected and observed numbers of breeding attempts in the nests of the marked males revealed that females chose territories randomly, in such a way that males that construct more nests increase their reproductive output accordingly.

The idea of multiple nests serving as decoys also could be applied to nest parasitism avoidance (LLAMBIAS et al. 2019), especially because parasitism by the Shiny Cowbird, *Molothrus bonariensis*, was reported for some populations of the Chestnut-capped Blackbird. Lyon (1997), for instance, observed shiny cowbird postures in empty nests of the Chestnut-capped Blackbird in Argentina. In our study population, however, nest parasitism was never detected. Parasitism by shiny cowbird can be related to habitat disturbance, which may explain the lack of parasitism in our study site (BLANCO, 1995). It also suggests that parasitism may not have been present in the original habitat conditions in which the Chestnut-capped Blackbird have evolved. However, the hypothesis of anti-parasitism defense cannot be yet discarded.

A number of species can build additional nests to provide shelter for adults and fledglings, i.e. for roosting at night (ROBINSON et al., 2000, AHUMADA, 2000, GILL; STUTCHBURY, 2005). However, this hypothesis has been rejected for all of the species so far reported to build much more nests than used for reproduction

(LEONARD; PICMAN 1987, LLAMBIAS et al., 2019). Although we have not checked nests at night, we consider this hypothesis also improbable for the Chestnut-capped Blackbird for two main reasons: first, roosting within nests is a typical behavior of closed or cavity-nesting species, being improbable to occur in open-nest birds; second, females of the Chestnut-capped Blackbird have abandoned the nesting territories just after fledging, following the dependent young across the study area. Another hypothesis non-addressed in our study is the "post-pairing display hypothesis", which proposes that males construct nests after pairing to display its vigor to the female, which in turn could increase parental investment (see LLAMBIAS et al., 2019). This hypothesis and the female attraction hypothesis are not necessarily mutually exclusive, and if multiple nest construction can generate adjustments in female parental investments, it is still to be investigated.

Then, our findings are consistent with a model in which males are polygamous, and benefit from extra nests construction to increase their reproductive output. Under the females perspective, however, advantages are not so clear. Once the extra nests did not provide further protection, they could presumably signalize males vigor and females could benefit from mating with these superior males, or they could be indirect cues of territorial quality, i.e. food availability, as males of the Australian Reed Warblers provided with supplementary food constructed more non-breeding nests (BERG et al., 2006), but none of these explanations seem to applicable for our study population, as females choice of nests were random. Further, during focal and anecdotal observations on parental individuals, they consistently performed long flights to feed in an open grassland located about 400 m from the nesting places. These were the only moments in which males left their territories and during incubations and brooding recesses females flew directly to this area and then flew back straightly to nests to incubate or to nourish

the nestlings. These are evidences that much of the foraging was not conducted within the breeding territories.

In summary, studies on the reproductive system of the Chestnut capped Black bird proved to be another important system for the understanding of the evolution of multiple nest construction in birds. Our data provide support to the idea that males increase their reproductive output by constructing as many nests as possible. Although the females seemed not to be able to discriminate between males based on the numbers of nests they construct, the simple fact that they seek for nests randomly increase their chances to reproduce with the males that construct more nests, which supposedly are the most vigorous ones. Theoretically, it could relax the selective pressures for the development of cue recognition mechanisms by the females. We are unaware, however, if they can be selecting other variables that could have confounded our interpretation of female discrimination, such as the selection of males based on their morphology, song, and display behavior characteristics, which should be addressed in future works.

4. Considerações Finais

O *Chrysomus ruficapillus* é uma espécie considerada pouco vulnerável (IUCN, 2019), sendo abundante em áreas úmidas, e apesar de ser uma espécie comum em banhados, o comportamento de poligamia não havia sido quantificado. A falta de confirmação do comportamento descrito é devido à ausência de trabalhos com indivíduos marcados e monitorados durante a estação reprodutiva (FALLAVENA, 1988). Durante o monitoramento, pudemos confirmar que machos podem atrair mais de uma fêmea em seus territórios. Como essa área de estudo não sofre influência de plantações de arroz, o que pode diminuir a estação reprodutiva (COSTA et al., in prep.),

os machos podem ter maior disponibilidade de tempo de atrair mais de uma fêmea na mesma temporada.

A construção de múltiplos ninhos nos territórios dessa espécie já havia sido documentada (KLIMAITIS, 1973; FALLAVENA, 1988; BLANCO, 1995; LYON 1997), porém esse comportamento foi relacionado ao abandono de ninho devido a ineficiência em atrair fêmeas. Para a maior área de estudo descrita (2 ha) não foi documentado o comportamento de construção de ninho extra (CIRNE; LOPEZ-IBORRA, 2005) e em áreas com até 600 m², foi descrito a presença de até 10 ninhos que não foram utilizados. Já em nossa área de estudo com pelo menos 3ha de uso intenso pelos *C. ruficapillus* (área total de 45 ha) foram registrados 112 ninhos, dos quais 69 não foram utilizados, porém não classificamos os ninhos vagos como sendo “abandonado”, pois os machos foram frequentemente observados realizando a manutenção dos primeiros ninhos construídos na estação reprodutiva.

Nossos resultados mostram que os machos que constroem mais ninhos dentro de seus territórios têm maior sucesso reprodutivo, pois apresentam maior capacidade de atrair parceiros. Há evidências de que fêmeas selecionam ninhos que estão posicionados mais abaixo na vegetação e em maiores aglomerados de ninhos, independente se esses ninhos estão vazios ou são ativos. No entanto, a maior frequência de tentativas de reprodução em territórios com mais ninhos é devido simplesmente ao acaso, uma vez que machos que constroem mais ninhos apresentam maior chance de serem escolhidos aleatoriamente pelas fêmeas.

Em nossa população, a predação de ninhos foi responsável por 22% das falhas na reprodução. Embora os ninhos vagos sejam determinantes para atrair mais fêmeas nos territórios, isso não reflete na maior sobrevivência do ninho, ou seja, as características que influenciam no local de nidificação não estão relacionadas ao risco

de predação. Em todos os casos de predação os ninhos permaneceram intactos, o que sugere que os mamíferos não são os principais predadores de ninhos de *C. ruficapillus*. Na área de estudo, espécies de aves potencialmente predadoras de ninhos são abundantes, como *Ardea alba* e *Crotophaga ani*, sendo observado machos e fêmeas de *C. ruficapillus* realizando comportamento de defesa de território contra indivíduos invasores de *C. ani*.

Outra hipótese para a construção de múltiplos ninhos seria evitar o parasitismo do ninho por outras espécies. Esta hipótese não é muito testada e não pode ser aplicada devido à ausência de *Molothrus bonariensis* na área de estudo. Em outras populações, os níveis de parasitismo podem chegar a 48%, mas essa espécie de parasita é comumente encontrada em ambientes mais alterados (BLANCO, 1995). Como existem evidências de que o *Molothrus bonariensis* pode realizar postura de ovos em ninhos vazios (LYON, 1997), essa é uma hipótese interessante para ser testada em outras áreas de estudo.

Dessa forma, áreas maiores com ocorrência de espécies nativas pode permitir que os machos desenvolvessem todo seu potencial evolutivo para reprodução, o que garante um maior sucesso reprodutivo dos machos em áreas mais preservadas. No entanto, esse fato não reflete um maior sucesso para as fêmeas, visto que o tamanho das ninhadas não difere entre áreas com presença de espécie nativa e área de cultivo de arroz. Além disso, o comportamento de construção de múltiplos ninhos foi selecionado para aumentar a chance do macho em atrair aleatoriamente mais fêmeas, porém ainda não é claro a vantagem para as fêmeas em nidificar em aglomerados de ninhos, uma vez que essa característica não reflete em maior sobrevivência das ninhadas. Como em sistemas altamente poligâmicos espera-se que o cuidado parental dos machos seja limitado e não essencial para sobrevivência das ninhadas (FRIEDL; KLUMP, 2000),

esse motivo não parece ser determinante na escolha das fêmeas. Embora determinados machos foram observados auxiliando no cuidado com os filhotes, esse comportamento não foi quantificado, o que impossibilita determinar o grau influência na sobrevivência. A escolha do parceiro também pode ser devido a benefícios genéticos, proveniente indiretamente do vigor do macho em construir ninhos (FRIEDL; KLUMP, 2000). Dessa forma, acreditamos que as fêmeas devem prover de algum benefício genético dos machos, o que deve ser melhor avaliado em futuros trabalhos com a espécie.

5. Referências bibliográficas

- AHUMADA, J. A. Comparison of the reproductive biology of two Neotropical wrens in an unpredictable environment in Northeastern Colombia. **Auk**, v. 118, p. 191–210, 2000.
- ALVARES, C. A.; STAPE, J. L.; SENTELHAS, P. C.; GONÇALVES, J. L. M.; SPAROVEK, G. Köppen's climate classification map for Brazil. **Meteorologische Zeitschrift**, v. 22, p. 711–728, 2014.
- BARTON, K. **MuMIn**: Multi-Model Inference. R package version 1.42.1. Disponível em: <<https://CRAN.R-project.org/package=MuMIn>>. 2018.
- BECKMANN, C.; BIRO, P.; MARTIN, K. (2015). Hierarchical analysis of avian re-nesting behavior: mean, acrossindividual, and intra-individual responses. **Behavioral Ecology and Sociobiology**, v. 69, p. 1631–1638, 2015
- BECKMANN, C.; MARTIN, K. Testing hypotheses about the function of repeated nest abandonment as a life history strategy in a passerine bird. **Ibis**, v. 158, p. 335–342, 2016.
- BLANCO, D. E. Parasitismo de cría del tordo renegrado *Molothrus bonariensis* sobre *Agelaius ruficapillus*, en el este de la provincia de Buenos Aires. **Hornero**, v. 14, p. 44–45, 1995.
- BRUGGERS, R. L.; ZACCAGNINI, M. E. Vertebrate pest problems related to agricultural production and applied research in Argentina. **Vida Silvestre Neotropical**, v. 3, p. 71–83, 1994.
- BURNHAM, K. P.; ANDERSON, D. R. **Model Selection and Multimodel Inference: A Practical Information-Theoretic Approach**. 2. ed. Springer-Verlag, New York, NY, USA, 2002.
- CHALFOUN, A. D.; MARTIN, T. E. Habitat structure mediates predation risk for sedentary prey: experimental tests of alternative hypotheses. **Journal of Animal Ecology**, v. 78, p. 497–503, 2009.
- CIRNE, M. P.; LÓPEZ-IBORRA, G. M. Breeding biology of chestnut-capped Blackbirds in rice paddies in southern Brazil. **Journal of Field Ornithology**, v. 76, p. 411–416, 2005.
- COLLIAS, N. E.; COLLIAS E. C. **Nest building and bird behavior**. Princeton University Press. 1984.

- CURTIS, O. E.; HOCKEY, P. A. R.; KOESLAG, A. Competition with egyptian geese *Alopochen aegyptiaca* overrides environmental factors in determining productivity of black sparrowhawks *Accipiter melanoleucus*. **Ibis**, v. 149, p. 502–508, 2007.
- DAROLOVÁ, A.; KRISTOFIK, J.; HOI, H. Vegetation type variation in marsh habitats: does it affect nest site selection, reproductive success, and maternal investment in reed warblers? **Journal of Ornithology**, v. 155, p. 997–1008, 2014.
- DAVANÇO, P. V.; OLIVEIRA, L. S.; SOUSA, L. M. S.; FRANCISCO, M. R. Breeding Life-history traits of the Pale-breasted Thrush (*Turdus leucomelas*) in Southeastern Brazil. **Ornitologia Neotropical**, v. 24, p. 401–411, 2013.
- DAVIES, N. B.; KREBS, J. R.; WEST, S. A. Sexual Selection, Sperm Competition and Sexual Conflict. In: ____ (eds.). **Introduction to Behavioural Ecology**, 2012. p. 179–222.
- DINSMORE, S. J.; WHITE, G. C.; KNOPF, F. L. Advanced techniques for modeling avian nest survival. **Ecology**, v. 83, p. 3476–3488, 2002.
- EVANS, M. R.; BURN, J. L. An experimental analysis of mate choice in the wren: a monomorphic, polygynous passerine. **Behavioral Ecology**, v. 7, p. 101–108, 1996.
- FALLAVENA, A. M. B. Alguns dados sobre a reprodução do garibáldi, *Agelaius ruficapillus* (Icteridae, Aves) em lavouras de arroz no Rio Grande do Sul. **Revista brasileira de zoologia**, v. 4, p. 307–317, 1998.
- FISHER, R. A. **The Genetical Theory of Natural Selection**. Clarendon Press, Oxford, 1930.
- FONTAINE, J. J.; MARTIN, T. E. Parent birds assess nest predation risk and adjust their reproductive strategies. **Ecology Letters**, v. 9, p. 428–434, 2006.
- FRAGA, R. M. Chestnut-capped Blackbird (*Chrysomus ruficapillus*). In: del Hoyo J, Elliott A, Sargatal J, Christie DA, de Juana E (eds.) **Handbook of the Birds of the World Alive**. Lynx Edicions, Barcelona, 2017.
- FRAGA, R. M. Phylogeny and behavioral evolution in the family Icteridae. **Ornitologia Neotropical**, v. 19, p. 61–71, 2008.
- FRIEDL, T. W. P.; KLUMP, G. M. Determinants of male mating success in the red bishop (*Euplectes orix*). **Behavioral Ecology and Sociobiology**, v. 46, p. 387–399, 1999.

- FRIEDL, T. W. P.; KLUMP, G. M. Nest and mate choice in the red bishop (*Euplectes orix*): female settlement rules. **Behavioral Ecology**, v. 11, p. 378–386, 2000.
- GARSON, P. J. Male behaviour and female choice: mate selection in the wren? **Animal Behaviour**, v. 28, p. 491–502, 1980.
- GILL, S. A.; STUTCHBURY, B. J. M. Nest building is an indicator of parental quality in the monogamous Neotropical Buff-Breasted Wren (*Thryothorus leucotis*). **Auk**, v. 122, p. 1169–1181, 2005.
- HANSELL, M. H. **Bird nests and construction behaviour**. Cambridge Univ. Press, Cambridge, U.K. 2000.
- HOFFMAN, J. I.; MUNRO, K.; KILNER, R. M.; AMOS, W. High rates of infidelity in the grey fantail *Rhipidura albiscapa* suggest that testis size may be a better correlate of extra-pair paternity than sexual dimorphism. **Ibis**, v. 152, p. 378–385, 2010.
- IBANEZ-ALAMO, J. D.; MAGRATH, R. D.; OTEYZA, J. C.; CHALFOUN, A. D.; HAFF, T. M.; SCHMIDT, K. A.; THOMSON, R. L.; MARTIN, T. E. Nest predation research: recent findings and future perspectives. **Journal of Ornithology**, v. 156, p. 247–262, 2015.
- KALE, H. S. 1965. Ecology and bioenergetics of the longbilled marsh wren *Telmatodytes palustris griseus* (Brewster) in Georgia salt marshes. **Publ. Nuttall Ornithological Club**, v. 5, p. 1–142, 1965.
- KLIMAITIS, J. F. Estudio descriptivo de una colonia de tordos varilleros (*Agelaius ruficapillus*). **Hornero**, v. 11, p. 193–202, 1973.
- LAAKE, J. L. **RMark**: An R Interface for Analysis of Capture-Recapture Data with MARK. AFSC Processed Rep 2013-01, 25 p. Alaska Fish. Sci. Cent., NOAA, Natl. Mar. Fish. Serv., 7600 Sand Point Way NE, Seattle WA 98115, 2013.
- LANYON, S. M. Polyphyly of the blackbird genus *Agelaius* and the importance of assumptions of monophyly in comparative studies. **Evolution**, v. 48, p. 679–693, 1994.
- LANYON, S. M.; OMLAND, K. E. A molecular phylogeny of the blackbirds (Icteridae): five lineages revealed by cytochrome-b. **The Auk**, v. 116, p. 629–639, 1999.
- LAWES, M.; SLOTOW, R.; ANDERSON, S.; DEAN, W. R. J. Male nest building but not display behaviour directly influences mating success in the polygynous red bishop, *Euplectes orix*. **Ostrich**, v. 73, p. 87–91, 2002.

- LEONARD, M. L.; PICMAN, J. The adaptive significance of multiple nest building by male marsh wrens. **Animal Behaviour**, v. 35, p. 271–277, 1987.
- LLAMBIAS, P. E.; JEFFERIES, M. M.; APAZA, D. P. C.; GARRIDO, P. S.; ZARCO, A.; ARRIETA, R. S.; BENDER, J. B. Building multiple nests is associated with reduced breeding performance in a south temperate population of Grass Wrens *Cistothorus platensis platensis*. **IBIS**, doi: 10.1111/ibi.12722, 2019.
- LOWTHER, P. E.; FRAGA, R.; SCHULENBERG, T. S.; LANYON, S. M. Nomenclatural solution for a polyphyletic *Agelaius*. **Bulletin of the British Ornithologists' Club**, 124, 171–177, 2004.
- LYON, B. E. Spatial patterns of shiny cowbird brood parasitism on chestnut-capped blackbirds. **Animal Behaviour**, v. 54, p. 927–939, 1997.
- MACHADO, L. O. M. Poligâmia em *Sicalis flaveola brasiliensis* (Gmelin, 1789) (Passeriformes, Emberizidae). **Revista brasileira de Zoologia**, v. 1, p. 95–99, 1982.
- MAINWARING, M. C.; HARTLEY, I. R.; LAMBRECHTS, M. M.; DEEMING, D. C. The design and function of birds' nests. **Ecology and Evolution**, v. 20, p. 3909–3928, 2014.
- MARTIN, T. E. Are microhabitat preferences of coexisting species under selection and adaptive? **Ecology**, v. 79, p. 656–670, 1998.
- MARTIN, T. E. Avian history evolution in relation to nest sites, nest predation, and food. **Ecological Monographs**, v.65, p. 101–127, 1995.
- MARTIN, T. E. Nest predation and nest sites. **BioScience**, v. 43, p. 523–532, 1993.
- MARTIN, T. E.; BOYCE, A. J.; FIERRO-CALDERON, K.; MITCHELL, A. E.; ARMSTAD, C. E.; MOUTON, J. C.; BIN SOUDI, E. E. Enclosed nests may provide greater thermal than nest predation benefits compared with open nests across latitudes. **Functional Ecology**, v.31, p. 1231–1240, 2017.
- MAYFIELD, H. Nesting success calculated from exposure. **Wilson Bulletin**, v. 73, p. 255–261, 1961.
- METZ, K. J. The enigma of multiple nest building by Marsh wrens. **The Auk**, v. 108, p. 170–173, 1991.
- MORENO, J. Avian nests and nest-building as signals. **Avian Biology Research**, v. 5, p. 238–251, 2012.
- NIEMCZYNOWICZ, A.; SWIETOCHOWSKI, P.; BRZEZINSKI, M.; ZALEWSKI, A. Non-native predator control increases the nesting success of birds: American mink preying on wader nests. **Biological Conservation**, v. 212, p. 86–95, 2017.

- NOSKE, R. A.; MULYANI, Y. A.; LLOYD, P. Nesting beside old nests, but not over water, increases current nest survival in a tropical mangrove-dwelling warbler. **Journal of Ornithology**, n. 154, p. 517–523, 2013.
- ONTIVEROS, D.; CARO, J.; PLEGUEZUELOS, J. M. Possible functions of alternative nest in raptors: the case of bonelli's eagle. **Journal of Ornithology**, v. 149, p. 253–259, 2008.
- POWELL, A. F. L. A.; BARKER, F. K.; LANYON, S. M.; BURNS, K. J.; KLICKA, J.; LOVETTE, I. J. A comprehensive species-level molecular phylogeny of the new world blackbirds (Icteridae). **Molecular Phylogenetics and Evolution**, v. 71, p. 94–112, 2014.
- QGIS DEVELOPMENT TEAM. **QGIS Geographic Information System**. Open Source Geospatial Foundation, 2019.
- R CORE TEAM. **R: A Language and Environment for Statistical Computing**. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. 2018.
- REBOREDA, J. C.; MERMOZ, M. E.; MASSONI, V.; ASTIÉ, A. A.; RABUFFETTI, F. L. Impacto del parasitismo de cría del tordo renegrado (*Molothrus bonariensis*) sobre el éxito reproductivo de sus hospedadores. **Hornero**, v. 18, p. 77–88, 2003.
- REMSEN, J. V. J. R.; POWELL, A. F. L. A.; SCHODDE, R.; BARKER, F. K.; LANYON, S. M. A revised classification of the Icteridae (Aves) based on DNA sequence data. **Zootaxa**, v. 4093, p. 285–292, 2016.
- RIDGELY, R. S.; TUDOR, G. **The birds of South America: Volume I – the oscine passerines**. University of Texas Press, Austin, 1994. 516 p.
- ROBINSON, S. K. Cotoniality in the yellow-rumped cacique as a defense against nest predators. **Auk**, v. 102, p. 506–519, 1985.
- ROBINSON, T. R.; ROBINSON, W. D.; EDWARDS, E.C. Breeding ecology and nest-site selection of Song Wrens in Central Panama. **Auk**, v. 117, p. 345–354, 2000.
- ROTELLA, J. J.; DINSMORE, S. J.; SHAFFER, T. L. Modeling nest-survival data: a comparison of recently developed methods that can be implemented in MARK and SAS. **Animal Biodiversity and Conservation**, 27, 187–204, 2004.
- SAVALLI, U. M. Mate choice in the yellow-shouldered widowbird: correlates of male attractiveness. **Behavioral Ecology and Sociobiology**, v. 35, p. 227–234, 1994.
- SHUFELDT, R. W. Life history of the long-billed marsh wren. **Oologist**, v. 43, p. 154–156, 1926.

- SILVA, L. S. (ed.) Arroz irrigado: Recomendações Técnicas da Pesquisa para o Sul do Brasil. *XXX Reunião Técnica da Cultura do Arroz Irrigado*, 06–08 de agosto, Bento Gonçalves, RS, Brasil, 2014. 192 p.
- SMALL, D. M.; GIMPEL, M. E.; PARKS, J.; GUERARD, J. B.; GILL, D. E. First documented cases of polygyny in the grasshopper sparrow. **The Wilson Journal of Ornithology**, v. 121, p. 822–825, 2009.
- SUMASGUTNER, P.; MILLÁN, J.; CURTIS, O.; KOELSAG, A.; AMAR, A. Is multiple nest building an adequate strategy to cope with inter-species nest usurpation? **BMC Evolutionary Biology**, v. 16, p. 97, 2016.
- SUVOROV, P.; SVOBODOVÁ, J. The Occurrence of Ecological Traps in Bird Populations: Is our Knowledge Sufficient? A Review. **Journal of Landscape Ecology**, v. 5, p. 36–56, 2012.
- VERNER, J.; ENGELSEN, G. H. Territories, multiple nest building, and polygyny in the long-billed marsh wren. **The Auk**, v. 87, p. 557–567, 1970.
- WALKER, L. E.; MARZLUFF, J. M. Simultaneous polygyny by a male black-capped vireo (*Vireo atricapilla*) in central Texas. **The Wilson Journal of Ornithology**, v. 129, p. 212–215, 2017.
- WELTER, W. A. The natural history of the long-billed marsh wren. **The Wilson Bulletin**, v. 47, p.3–34, 1935.
- WHITE, G. C.; BURNHAM, K. P. **Program MARK**: Survival estimation from populations of marked animals. *Bird Study* 46 (Supplement):S120–S139, 1999.
- WINKLER, D. W. Breeding Biology of Birds. *In*: LOVETTE, I.; FITZPATRICK, (eds.) **The Cornell Lab of Ornithology's Handbook of bird biology**. Lynx Edicions, Barcelona, 2016. p. 407–450.

APENDICES

Supplementary Table 1 – Results of the modeling females nest choice.

Model	AICc	Δ AICc	K	w	β	NHeight	PHeight	Pspecie	Nest-Edge	Dens30cm	DensAbove	Dens3m	Perim	TotalNest	ActiveNest
1	135.874	0.0	3	0.024	-0.534	-0.430								0.949	
					SE = 0.214	SE = 0.225								SE = 0.247	
					(-0.965 – -0.122)	(-0.893 – -0.002)	-	-	-	-	-	-	(0.492 – 1.467)	-	
					P = 0.013	P = 0.056						P = 0.000			
2	136.176	0.3	4	0.020	-0.566	-0.480								0.878	0.297
					SE = 0.219	SE = 0.231								SE = 0.248	SE = 0.219
					(-1.009 – -0.146)	(-0.958 – -0.042)	-	-	-	-	-	-	(0.419 – 1.398)	(-0.132 – -0.735)	
					P = 0.010	P = 0.038						P = 0.000	P = 0.175		
3	136.491	0.6	4	0.017	-0.534	-0.505			0.283					1.003	
					SE = 0.216	SE = 0.238								SE = 0.253	
					(-0.979 – -0.127)	(-0.998 – -0.058)	-	-					(0.536 – 1.533)	-	
					P = 0.012	P = 0.033						P = 0.215	P = 0.000		
4	136.940	1.1	5	0.014	-0.575	-0.551			0.278					0.935	0.288
					SE = -0.221	SE = 0.243								SE = 0.254	SE = 0.219
					(-1.023 – -0.152)	(-1.056 – -0.094)	-	-					(0.465 – 1.467)	(-0.140 – -0.726)	
					P = 0.009	P = 0.023						P = 0.232	P = 0.000	P = 0.188	
5	137.022	1.1	4	0.013	-0.540	-0.555	0.244							0.977	
					SE = 0.215	SE = 0.261	SE = 0.244							SE = 0.252	
					(-0.974 – -0.125)	(-1.091 – -0.061)	(-0.239 – -0.754)	-	-	-	-	-	(0.513 – 1.507)	-	
					P = 0.012	P = 0.033	P = 0.319						P = 0.000		
6	137.132	1.3	5	0.013	-0.576	-0.626	0.278							0.905	0.319
					SE = 0.221	SE = 0.270	SE = 0.250							SE = 0.252	SE = 0.221
					(-1.024 – -0.153)	(-1.183 – -0.116)	(-0.218 – -0.797)	-	-	-	-	-	(0.440 – 1.435)	(-0.115 – -0.762)	
					P = 0.009	P = 0.020	P = 0.267						P = 0.000	P = 0.150	

Model	AICc	Δ AICc	K	w	β	NHeight	PHeight	Pspecie	Nest-Edge	Dens30cm	DensAbove	Dens3m	Perim	TotalNest	ActiveNest
7	137.226	1.3	4	0.012	-0.544	-0.353						-0.210		0.914	
					SE = 0.216	SE = 0.239					SE = 0.236	SE = 0.245			
					(-0.980 – -0.129)	(-0.844 – 0.104)					(-0.683 – 0.249)	(0.461 – 1.431)			
					P = 0.017	P = 0.140					P = 0.374		P = 0.000		
8	137.351	1.5	3	0.011	-0.542							-0.333		0.823	
					SE = 0.214						SE = 0.219	SE = 0.230			
					(-0.973 – -0.130)						(-0.778 – 0.086)	(0.395 – 1.305)			
					P = 0.011						P = 0.128		P = 0.000		
9	137.354	1.5	4	0.011	-0.538	-0.488							0.193	1.001	
					SE = 0.215	SE = 0.239						SE = 0.258			
					(-0.272 – 0.661)	(-0.984 – -0.036)						(-0.272 – -0.661)	(0.525 – 1.543)		
					P = 0.012	P = 0.041						P = 0.412	P = 0.000		
10	137.595	1.7	4	0.010	-0.534	-0.388				0.145				0.952	
					SE = 0.214	SE = 0.234					SE = 0.223	SE = 0.248			
					(-0.965 – -0.120)	(-0.867 – 0.059)					(-0.287 – 0.597)	(0.494 – 1.472)			
					P = 0.013	P = 0.097			P = 0.514				P = 0.000		
11	137.644	1.8	2	0.010	-0.525									0.839	
					SE = 0.210							SE = 0.234			
					(-0.947 – -0.119)							(0.406 – 1.329)			
					P = 0.012								P = 0.000		
12	137.657	1.8	4	0.010	-0.542	-0.414								0.968	
					SE = 0.215	SE = -0.227			-0.155			SE = 0.251			
					(-0.975 – -0.127)	(-0.880 – 0.019)			(-0.745 – 0.332)			(0.504 – 1.494)			
					P = 0.012	P = 0.069			P = 0.552				P = 0.000		
13	137.702	1.8	5	0.009	-0.574	-0.412								0.850	0.288
					SE = 0.220	SE = 0.245						SE = 0.245	SE = 0.220		
					(-1.020 – -0.151)	(-0.915 – 0.055)						(0.396 – 1.368)	(-0.143 – 0.730)		
					P = 0.009	P = 0.092					P = 0.417		P = 0.000	P = 0.192	

Model	AICc	Δ AICc	K	w	β	NHeight	PHeight	Pspecie	Nest-Edge	Dens30cm	DensAbove	Dens3m	Perim	TotalNest	ActiveNest
14	137.706	1.8	4	0.009	-0.536	-0.397					0.126			0.964	
					SE = 0.214	SE = 0.232				SE = 0.223			SE = 0.250		
					(-0.968 – -0.123)	(-0.873 – 0.045)				(-0.318 – -0.565)			(0.503 – 1.488)		
					P = 0.012	P = 0.087				P = 0.571			P = 0.000		
15	137.715	1.8	5	0.009	-0.552	-0.626	0.243		0.281					1.032	
					SE = 0.218	SE = 0.270	SE = 0.246		SE = 0.229			SE = 0.258			
					(-0.991 – -0.133)	(-1.184 – -0.116)	(-0.250 – 0.750)		(-0.170 – 0.737)			(0.558 – 1.573)			
					P = 0.011	P = 0.020	P = 0.323		P = 0.221				P = 0.000		
16	137.818	1.9	5	0.009	-0.571	-0.440					0.169			0.893	0.319
					SE = 0.220	SE = 0.237				SE = 0.227			SE = 0.249	SE = 0.222	
					(-1.016 – -0.149)	(-0.927 – 0.010)				(-0.283 – 0.619)			(0.432 – 1.417)	(-0.115 – 0.764)	
					P = 0.009	P = 0.063				P = 0.457			P = 0.000	P = 0.151	

Corrected Akaike's Information Criterion (AICc), delta corrected Akaike's Information Criterion (Δ AICc), number of estimated parameters in the model (k), akaike weights (w), intercept (β), For each variable was shown the parameter estimates, standard errors (SE), lower and upper 95% confidence interval (IC), and its significance (P) for the best candidate model. The variable using were *Nest height* (NHeight), *Plant height* (PHeight) *Plant species* (Pspecie), *Vegetation density above the nest* (DensAbove), *Vegetation density at 30 cm around the nest* (Dens30cm), *Vegetation density in 3m* (Dens3m), *Distance of the nest to the nearest edge of the supporting plant* (Nest-Edge), *Perimeter of the tussock* (Perim), *Density of nests cumulative across the whole breeding season* (ActiveNest).

Supplementary Table 1 – Results of Daily Survival Rate model selection.

Model	AICc	Δ AICc	K	w	β	Time	NestAge	PHeight	Pspecie	DensAbove	Dens30cm	Dens3m	Nest-Edge	Perim	TotalNest	ActiveNest	EndNest
1	66.821	0.0	5	0.026	8.765		-0.192	-1.747						2.363			0.877
					SE = 1.753	–	SE = 0.076	SE = 0.715	–	–	–	–	SE = 0.815	–	–	SE = 0.442	
					(5.330 – 12.200)		(-0.341 – -0.042)	(-3.148 – -0.347)						(0.766 – 3.960)			(0.012 – 1.743)
2	67.558	0.7	6	0.018	9.149		-0.197	-2.202			-0.532			2.838			1.010
					SE = 1.849	–	SE = 0.077	SE = 0.845	–	–	SE = 0.460	–	–	SE = 0.982	–	–	SE = 0.466
					(5.526 – 12.772)		(-0.349 – -0.046)	(-3.859 – -0.545)			(-1.433 – -0.369)			(0.913 – 4.764)			(0.096 – 1.924)
3	67.864	1.0	7	0.016	9.762		-0.207	-2.321			-0.809			3.499	-0.881		1.733
					SE = 2.030	–	SE = 0.079	SE = 0.849	–	–	SE = 0.500	–	–	SE = 1.262	SE = 0.713	–	SE = 0.849
					(5.784 – 13.741)		(-0.363 – -0.052)	(-3.984 – -0.657)			(-1.789 – -0.170)			(1.025 – 5.972)	(-2.279 – -0.516)		(0.069 – 3.397)
4	68.152	1.3	6	0.013	8.970		-0.194	-1.964		-0.346				2.504			0.825
					SE = 1.808	–	SE = 0.077	SE = 0.804	–	SE = 0.409	–	–	SE = 0.854	–	–	SE = 0.436	
					(5.426 – 12.515)		(-0.344 – -0.044)	(-3.540 – -0.389)		(-1.148 – -0.455)				(0.829 – 4.179)			(-0.029 – 1.679)
5	68.329	1.5	6	0.012	8.877		-0.194	-1.672						2.482	-0.390		1.138
					SE = 1.778	–	SE = 0.077	SE = 0.710	–	–	–	–	SE = 0.860	SE = 0.544	–	SE = 0.616	
					(5.392 – 12.361)		(-0.344 – -0.044)	(-3.064 – -0.280)						(0.795 – 4.168)	(-1.456 – -0.676)		(-0.069 – 2.344)
6	68.628	1.8	6	0.011	8.763		-0.192	-1.749						2.302		-1.188	0.869
					SE = 1.748	–	SE = 0.076	SE = 0.706	–	–	–	–	SE = 0.822	–	SE = 0.398	SE = 0.446	
					(5.338 – 12.189)		(-0.341 – -0.042)	(-3.133 – -0.364)						(0.692 – 3.913)	(-0.968 – -0.592)		(-0.005 – 1.743)

Corrected Akaike's Information Criterion (AICc), delta corrected Akaike's Information Criterion (Δ AICc), number of estimated parameters in the model (k), akaike weights (w), intercept (β), For each variable was shown the parameter estimates, standard errors (SE), and lower and upper 95% confidence interval (IC). The variable using were *Plant species* (Pspecie), *Vegetation density above the nest* (DensAbove), *Vegetation density at 30 cm around the nest* (Dens30cm), *Vegetation density in 3m around the nest* (Dens3m), *Distance of the nest to the nearest edge of the supporting plant* (Nest-Edge), *Perimeter of the tussock* (Perim), *Total nest density at the moment of choice* (TotalNest), *Density of active nests* (ActiveNest), *Density of nests cumulative across the whole breeding season* (EndNest).