

## EL NIDO, LOS HUEVOS Y EL COMPORTAMIENTO DE INCUBACIÓN DEL MOSQUERO PECHIOCRE (*NEPHELOMYIAS OCHRACEIVENTRIS*; TYRANNIDAE)

Néstor A. Peralta<sup>1</sup>, Gustavo Adolfo Londoño<sup>2,3</sup>, & Carlos Daniel Cadena<sup>1</sup>

<sup>1</sup>Laboratorio de Biología Evolutiva de Vertebrados, Departamento de Ciencias Biológicas, Universidad de Los Andes, Bogotá, Colombia. *E-mail*: nestorpera@gmail.com

<sup>2</sup>Department of Zoology, 223 Bartram Hall, University of Florida, P.O. Box 118525, Gainesville, FL 32611, USA. *E-mail*: galondo@ufl.edu

<sup>3</sup>Florida Museum of Natural History, Dickinson Hall, Gainesville, FL 32611, USA.

**Abstract.** – The nest, eggs, and incubation behavior of the Ochraceous-breasted Flycatcher (*Nephelemetryias ochraceiventris*; Tyrannidae). – We document the first description of the nest, eggs, and incubation behavior for the tyrannid genus *Nephelemetryias*. A nest of *N. ochraceiventris* was a mossy globular-shaped structure, and the two eggs were white with several brown speckles principally on the larger end. We discuss the ecological and taxonomic implications of the nesting and incubation biology of *N. ochraceiventris* with reference to data available for closely related species.

**Resumen.** – Documentamos la primera descripción del nido, los huevos y el comportamiento de incubación del género de Tyrannidae *Nephelemetryias*. Un nido de *N. ochraceiventris* era una estructura de forma globular construida principalmente con musgos y los dos huevos que contenía eran blancos con manchas cafés concentradas en el extremo ancho. Discutimos las implicaciones ecológicas y taxonómicas de la biología de anidación e incubación de *N. ochraceiventris* con referencia a datos disponibles para especies relacionadas. *Aceptado el 2 de febrero de 2011.*

**Key words:** Ochraceous-breasted Flycatcher, *Nephelemetryias ochraceiventris*, nesting biology, nest attentiveness, incubation behavior.

### INTRODUCCIÓN

El género *Nephelemetryias* agrupa a tres especies de Tyrannidae (*N. pulcher*, *N. ochraceiventris*, *N. lintoni*) que anteriormente habían sido incluidas en el género *Myiophobus* (Remsen *et al.* 2011). Esta separación taxonómica se debió a que análisis de secuencias de ADN indicaron que el género *Myiophobus* como se había definido tradicionalmente no es monofilético (Ohlson *et al.* 2008, 2009), pero no existen datos ecológicos o de comportamiento que respalden este hallazgo. Las especies ahora

incluidas en *Nephelemetryias* se encuentran en regiones andinas desde Colombia hasta Bolivia, exclusivamente en bosques húmedos de montaña entre los 1500 y 3500 m s.n.m. (Fitzpatrick 2004, Schulenberg *et al.* 2007). Debido a las temperaturas ambientales bajas que presenta este tipo de hábitat (< 26°C), las estrategias de incubación de las aves que se encuentran allí deben satisfacer los altos costos energéticos de incubar y permitir el desarrollo de los embriones, mediante adaptaciones fisiológicas, de comportamiento parental, de arquitectura o de ubicación de los

nidos (Vleck 1981, Conway & Martin 2000, Olson *et al.* 2006). Sin embargo, la información sobre la biología reproductiva de este género e incluso la de sus géneros más emparentados (*Myiobrycon*, *Pyrrhomyias* y *Hirundinea*; Ohlson *et al.* 2008, 2009) es escasa (Hilty & Brown 1986, Collins & Ryan 1995, Narosky & Salvador 1998, Fitzpatrick 2004, Greeney *et al.* 2010).

El Mosquero Pechiocre (*Nephelomyias ochraceiventris*) es una especie restringida a la parte oriental de la cordillera de los Andes que se distribuye desde el norte del Perú hasta el suroccidente de Bolivia, a elevaciones entre los 2200 y los 3700 m s.n.m. (Fitzpatrick 2004). La especie habita principalmente los bosques de montaña nublados, aunque también se puede encontrar en bosques chaparreros y matorrales húmedos (Fitzpatrick 2004). En este estudio presentamos las primeras descripciones de su nido, huevos y patrones de incubación. Con esta información, comparamos la biología de anidación de *N. ochraceiventris* con la de *P. cinnamomeus*, *H. ferruginea* y *M. ornatus* (sus parientes más cercanos para los cuales existe información similar) y con las de otras especies de la familia Tyrannidae para las que existen datos disponibles en el área de estudio.

## MÉTODOS

Encontramos un nido de *N. ochraceiventris* en bosque nublado a 3070 m s.n.m. en el Centro de Investigación Wayqecha (13°10'30.1"S; 71°35'14"W). Este bosque se encuentra entre los 2000 y 3100 m s.n.m. en el valle de Kcosñipata, zona de amortiguación del Parque Nacional del Manu, departamento del Cusco, Perú. En esta localidad, el promedio anual de temperatura es 12,1 °C (con una máxima de 21,9 °C y una mínima de 5,2 °C).

El 9 de octubre de 2008 NAP observó una pareja de *N. ochraceiventris* transportando material a un nido en construcción. Monito-

reamos el nido durante dos días mientras los padres construían; hicimos observaciones durante una hora cada día tratando de identificar los materiales que eran llevados al nido y registrando el tiempo invertido durante la construcción en cada visita. Realizamos las observaciones entre las 11:21 h y las 12:21 h el primer día y entre las 09:49 h y 10:49 h el segundo día. Tras estas observaciones, monitoreamos el nido cada dos días hasta registrar la postura de los huevos. Pesamos los huevos frescos con una balanza de 0,05 g de precisión (FlipScale F2) y los medimos con un calibrador (precisión de 0,1 mm). También tomamos medidas del nido usando el calibrador.

Cuantificamos los comportamientos de incubación usando un medidor automático de temperatura (Hobo U12 Onset Computer Corporation, <http://www.onsetcomp.com>), el cual conectamos a tres sensores térmicos. El primer sensor lo pusimos en el interior de un huevo, abriendo un pequeño agujero en su extremo ancho, introduciéndolo hasta la mitad y luego cerrando el agujero con pegamento. El segundo sensor lo ubicamos en la parte interna del nido (debajo de los huevos) y el último en la parte externa del nido. Así, obtuvimos información sobre la temperatura del huevo, la temperatura interna del nido y la temperatura ambiental del lugar donde se ubicaba el nido, sin producirles disturbios a las aves mientras incubaban.

Los datos recolectados por los sensores nos permitieron documentar los ritmos de incubación con base en las fluctuaciones de temperatura siguiendo el protocolo de Cooper & Miles (2005). Con estos datos calculamos la duración de cada evento de permanencia y de salida del nido, el número de eventos de salida durante el día y la tasa de cambios térmicos del huevo, el nido y el ambiente en cada evento de salida. Definimos el comienzo de un viaje fuera del nido cuando la temperatura del nido disminuyó constante-

mente por lo menos un grado centígrado por minuto y el inicio de cada intervalo de incubación cuando la temperatura del nido incrementó constantemente por lo menos un grado centígrado por minuto. Los datos de incubación fueron tomados sólo por tres días debido a que el nido fue depredado al tercer día.

Calculamos la tasa de pérdida de calor con base en la diferencia entre la última temperatura medida antes de que el ave abandonara el nido y la última temperatura medida antes de que regresara a incubar, dividida por la duración del período de ausencia del nido. La atención al nido fue medida como el porcentaje del tiempo total durante el cual la madre estuvo en el nido.

## RESULTADOS

*Construcción del nido y morfometría de los huevos y el nido.* El nido fue encontrado durante la última etapa de construcción ya que la taza estaba completamente formada y sólo le faltaba parte del revestimiento interno. La construcción del nido la realizó principalmente un individuo, que suponemos era la hembra con base en lo que se conoce para otras especies de Tyrannidae y en el comportamiento del macho, que estuvo cantando esporádicamente en los alrededores desde un árbol alto (Fitzpatrick 2004).

En el primer día, la supuesta hembra visitó el nido llevando material 18 veces durante la hora de observación, invirtiendo en total 31 s organizando los distintos materiales en el nido. En cambio, el supuesto macho sólo realizó tres visitas al nido llevando materiales de construcción. Todas las visitas del primer día se concentraron en los primeros 38 min del período de observación. El principal material llevado por la madre que pudimos identificar (en 17 de las 18 visitas) fueron los rizoides que fijaban un briofito a un árbol, el cual estaba ubicado a c. 10 m del nido. Al día siguiente,

observamos 45 visitas en la hora de observación y el tiempo invertido organizando los distintos materiales en el nido fue de 5,75 min. En este día, los rizoides de briofitos fueron llevados al nido 25 veces, en una ocasión observamos a las aves llevando ramas secas y en 19 visitas no se pudo determinar el material transportado.

El nido estaba ubicado sobre las raíces adventicias de un árbol con c. 19,1 cm de diámetro a la altura del pecho. El nido era cerrado, de forma globular (Simon & Pacheco 2005) y estaba apoyado en la bifurcación de las raíces, a 60 cm de altura del suelo e inmerso en un cúmulo de musgos y helechos (Fig. 1a). Aunque la estructura parecía ser de forma globular, es probable que el techo no hubiera sido construido por las aves sino que fuera parte de los musgos que ya estaban en el sitio previamente (i.e. el nido propiamente podría describirse como una taza). La entrada del nido medía 53 x 39 mm y las dimensiones exteriores eran de 91 x 139 x 162 mm. La profundidad horizontal desde la entrada hasta la pared del nido era de 36 mm y la profundidad desde la entrada hasta la base de la taza de 45 mm. El grosor de las paredes del nido era de c. 60 mm y el peso seco era de 88,6 g. El nido estaba conformado por dos capas; la capa externa pesaba 54,1 g y estaba formada por 80% de musgo café seco, 17% de musgo verde fresco, 2% de hojas frescas y 1% de pedazos de corteza de un árbol (Fig. 1a). La capa interna pesaba 34,5 g y estaba formada por 88% de musgo verde fresco, 5% de musgo café seco, 5% de raíces de musgo fresco, 1 % de palos delgados y en menos de un 1% de plumas pequeñas (Fig. 1b).

El primer huevo fue puesto el 21 de octubre y los sensores fueron colocados al día siguiente, pero sólo se detectaron cambios de temperatura dentro del huevo y del nido desde el 24 de octubre. Esto nos indicó que ese día fue puesto el segundo huevo e inició la



FIG. 1. Fotografías del nido y el huevo de *Nepbelomyias ochraceiventris* encontrados en la estación biológica Wayqecha. a. Parte exterior del nido; b. base del nido; c. huevo. Fotos por Néstor A. Peralta.

incubación. Los dos huevos eran de color blanco, con varios puntos cafés en el extremo más ancho y unos pocos en el resto de su superficie (Fig. 1c). El primer huevo medía 18,2 x 13,9 mm, con un peso fresco de 1,80 g, mientras el segundo medía 18,1 x 14,6 mm,

con un peso fresco al segundo día de incubación de 2,05 g.

*Ritmos de incubación y características térmicas.* Desde el primer día, los huevos fueron incubados constantemente gran parte de la tarde y toda la noche, pero durante poco tiempo en la

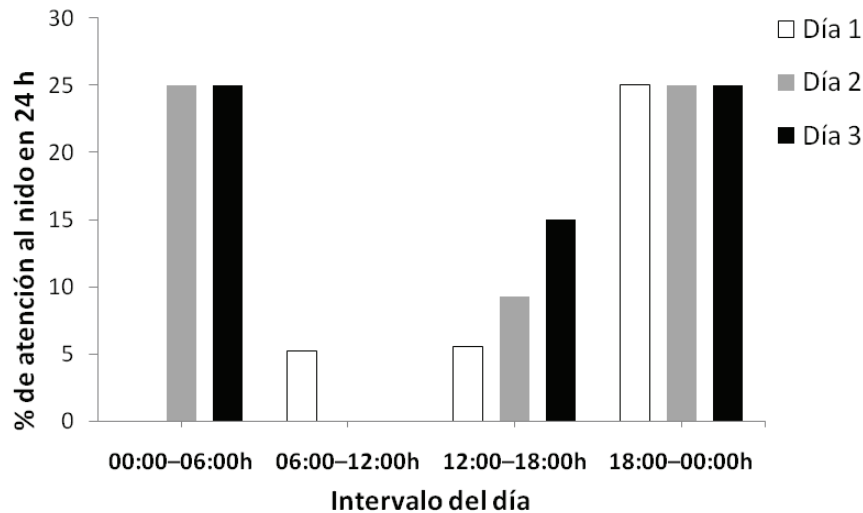


FIG. 2. Ritmos de incubación de *Nepholomyias ochraceiventris* mostrando el bajo porcentaje de atención parental durante las horas del día (06:00–18:00 h) de los tres días muestreados.

mañana. Este comportamiento se tradujo en un porcentaje bajo de atención diurna (06:00–1800 h) al nido durante los días muestreados ( $9,8\% \pm 4,9$  DE), pero éste fue aumentando día a día (Fig. 2). En los dos últimos días, los huevos no fueron incubados durante un período de larga duración, iniciando en ambos días cerca de las 06:00 h y prolongándose hasta las 16:00 h y 14:25 h en los días 2 y 3, respectivamente.

La temperatura promedio de los huevos cuando el ave estaba dentro del nido fue de  $28,7\text{ }^{\circ}\text{C} (\pm 5,0$  DE) para el primer día,  $32,2\text{ }^{\circ}\text{C} (\pm 2,1)$  para el segundo día y de  $34,1\text{ }^{\circ}\text{C} (\pm 2,1)$  para el tercer día. La temperatura promedio de los huevos durante los recesos de la incubación fue de  $13,0\text{ }^{\circ}\text{C} (\pm 2,5)$  para el primer día,  $12,6\text{ }^{\circ}\text{C} (\pm 2,8)$  para el segundo y de  $13,9\text{ }^{\circ}\text{C} (\pm 3,0)$  para el tercer día. La tasa media de pérdida de calor de los huevos durante los recesos de la incubación fue de  $0,04\text{ }^{\circ}\text{C min}^{-1} (\pm 0,01)$ .

La temperatura ambiental junto al nido fue en promedio de  $10,0\text{ }^{\circ}\text{C} (\pm 1,3;$  rango  $7\text{--}16^{\circ}\text{C})$ , siendo un poco menor en las

noches ( $9,0 \pm 0,7^{\circ}\text{C}$ ) que en el día ( $11,0 \pm 1,1^{\circ}\text{C}$ ) (Fig. 3). La temperatura interna del nido varió de acuerdo a la temperatura ambiental cuando el ave no estaba incubando, pero se mantuvo en promedio  $0,8^{\circ}\text{C} (\pm 1,0)$  por encima de la temperatura ambiental. Cuando el ave estaba incubando, la temperatura interna del nido fue, en promedio,  $9,3^{\circ}\text{C} (\pm 1,1)$  mayor que la temperatura ambiental.

## DISCUSIÓN

La puesta de los distintos huevos de una nidada frecuentemente ocurre cada 24 horas en los Passeriformes (Skutch 1952, Wiebe & Martin 1995, Cooper *et al.* 2005). En contraste, en el nido de *N. ochraceiventris* que estudiamos, hubo un intervalo de tres días entre la postura del primer y el segundo huevo durante el cual no existió incubación. Esto podría reflejar que limitaciones energéticas de la hembra habrían impedido que pusiera los huevos en días consecutivos (Winkler & Walters 1983, Wiebe & Martin 1995). Sería intere-

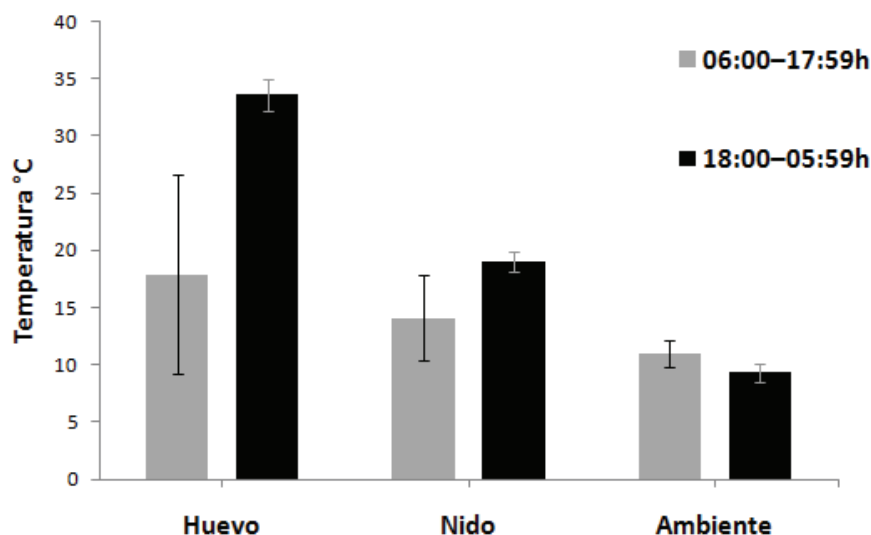


FIG. 3. Temperatura promedio ( $\pm$  DE) ambiental, del huevo y el nido de *Nepholomyias ochraceiventris* a diferentes horas del día. Nótese que las temperaturas del huevo y nido fueron más bajas durante el día que durante la noche.

sante estudiar una mayor cantidad de nidos para conocer la frecuencia con la que ocurren estos intervalos en las puestas de huevos en *N. ochraceiventris*.

Los ritmos de incubación de *N. ochraceiventris* que observamos difieren de los de varios paserinos que habitan en los Andes tropicales (Martin *et al.* 2007, Greeney 2009). Por ejemplo, en *Pyrrhomyias cinnamomeus*, *Octoeca rufipectoralis* y *Elaenia pallatangae*, tres especies de Tyrannidae para las cuales tenemos información sobre anidación en Wayqecha, los padres realizan varios viajes fuera del nido durante las primeras horas de la mañana (GAL no publ.), un comportamiento que podría satisfacer las necesidades metabólicas de los adultos sin descuidar las necesidades térmicas de los embriones (Conway & Martin 2000). En cambio, observamos que la supuesta hembra de *N. ochraceiventris* realizó un solo viaje de larga duración ( $9 \text{ h} \pm 1$ ) empezando en la mañana de cada uno de los días. Este comportamiento podría disminuir la probabilidad de que el

nido sea encontrado por depredadores que se guían visualmente (Martin *et al.* 2000, Ghalambor & Martin 2002, Greeney 2009) y además podría ser una estrategia para satisfacer, restablecer y reducir los gastos energéticos de la hembra debido a los largos periodos de incubación que ésta realiza (Vleck 1981, Dren 1973).

Las ausencias prolongadas de la hembra en el nido se traducen en un porcentaje del tiempo dedicado a la incubación diurna notoriamente bajo ( $9,8 \pm 4,9\%$ ; Fig. 2). Esto conduce a que los huevos se expongan a bajas temperaturas que podrían causar un efecto negativo sobre el desarrollo de los embriones (Fig. 3; White & Kinney 1974, Drent 1975, Webb 1987, Conway & Martin 2000, Ardía *et al.* 2010). Sin embargo, debido a que en las primeras etapas del desarrollo embrionario es frecuente una atención parental baja a los nidos (Deeming 2002, Martin *et al.* 2007, Londoño 2009), no podemos asegurar que *N. ochraceiventris* tenga un porcentaje de atención

al nido tan bajo durante todo el periodo de incubación. Asimismo, el poco tiempo que *N. ocraceiventris* dedica a la incubación nos hace suponer que sólo uno de los padres, probablemente la hembra (como en otros Tyrannidae), incuba a los huevos (Fitzpatrick 2004).

Varias características de la biología reproductiva de *N. ocraceiventris* confirman la distancia evolutiva que existe entre esta especie y las especies consideradas como verdaderos representantes del género *Myiophobus* (*M. fasciatus* y *M. cryptoxanthus*). Por ejemplo, *M. fasciatus* y *M. cryptoxanthus* construyen nidos en forma de taza alta que están soportados por bifurcaciones de ramas y ubicados en áreas perturbadas (Greeney *et al.* 2005, Simon & Pacheco 2005), mientras que *N. ocraceiventris* anidó en el interior del bosque y su nido lo construyó inmerso en un cúmulo de musgos, lo que le dio una apariencia globular. Además, los huevos de *M. fasciatus* y *M. cryptoxanthus* presentan manchas café que forman un círculo en el extremo ancho (Greeney *et al.* 2005), mientras que los de *N. ocraceiventris* tienen manchas en toda la superficie y la acumulación de manchas en la parte más ancha no presenta ningún patrón (Fig. 1c).

Con respecto a especies filogenéticamente más emparentadas con *N. ocraceiventris*, como *Pyrrhomyias cinnamomeus*, *Hirundinea ferruginea* y *Myiotriccus ornatus* (Ohlson *et al.* 2008, 2009), también existen diferencias en biología reproductiva. Por ejemplo, *Pyrrhomyias*, *Hirundinea* y *Myiotriccus* construyen nidos en forma de taza abierta y los ubican en zonas despejadas como muros de piedra o de tierra (Hilty & Brown 1986, Collins & Ryan 1995, Fitzpatrick 2004, Greeney *et al.* 2010). No obstante, también existen algunas similitudes entre estas especies, como el uso de raíces para construir el nido en *M. ornatus*, *P. cinnamomeus* y *N. ocraceiventris* (Collins & Ryan 1995, Fitzpatrick 2004), y la coloración de los huevos de *P. cinnamomeus* y *N. ocraceiventris*, que presentan manchas en toda la superficie del huevo con

una acumulación en la parte más ancha. Sin embargo, el patrón de los huevos difiere, ya que en los de *P. cinnamomeus* las manchas son grandes, abundantes y de un color marrón rojizo (Collins & Ryan 1995), mientras que en *N. ocraceiventris* las manchas son más escasas, más pequeñas y de color café (Fig. 1c).

Las diferencias en la biología reproductiva observadas dentro del clado de *N. ocraceiventris* podrían deberse a los distintos retos ecológicos que han afrontado estas especies a través de sus historias evolutivas (Sheldon & Winkler 1999). Por ejemplo, Ohlson *et al.* (2008) sugirieron que el ancestro común de las especies del género *Nephelomyias* colonizó un hábitat diferente (dosel del bosque húmedo) comparado con el que habitaba el ancestro común de *Myiotriccus*, *Pyrrhomyias* y *Hirundinea* (interior del bosque húmedo). Este cambio de hábitat ancestral pudo influenciar la ubicación y la estructura de los nidos de *N. ocraceiventris* y de las otras especies del género *Nephelomyias*. Sin embargo, es necesario realizar más estudios para conocer si los comportamientos de anidación y la morfología de los huevos y nidos de las especies del género *Nephelomyias* representan adaptaciones de su ancestro común a los nuevos ambientes.

## AGRADECIMIENTOS

Agradecemos especialmente a los trabajadores y operarios del Centro de Investigación Wayqecha (Francisco LLacma, Daniel Hermoza, Lucio, Claudio y Eusebio) quienes nos permitieron realizar nuestra investigación. También agradecemos a Cinthia Zurita, Sinead Borchert, Will Minehart y Josh Brown por su valiosa ayuda en el trabajo en campo. Este estudio no hubiera sido posible sin la financiación y apoyo logístico de la Asociación para la Conservación de la Cuenca Amazónica. El manuscrito fue mejorado gracias a los comentarios de V. R. Avalos, J. W. Fitzpatrick y K. Zyskowski. Finalmente, agradece-

mos a INRENA por permitirnos trabajar en la zona de amortiguación del parque nacional del Manú.

## REFERENCIAS

- Ardia, D. R., J. H. Pérez, & D. E. Clotfelter. 2010. Experimental cooling during incubation leads to reduced innate immunity and body condition in nestling tree swallows. *Proc. R. Soc. B.* 277: 1881–1888.
- Collins, C. T., & T. P. Ryan. 1995. The biology of the Cinnamon Flycatcher *Pyrrhomyias cinnamomea* in Venezuela. *Ornitol. Neotrop.* 6: 19–25.
- Conway, C. J., & T. E. Martin. 2000. Effects of ambient temperature on avian incubation behavior. *Behav. Ecol.* 11: 178–188.
- Cooper, C. B., W. M. Hochachka, G. Butcher, & A. A. Dhondt. 2005. Seasonal and latitudinal trends in clutch size: Thermal constraints during laying and incubation. *Ecology* 86: 2018–2031.
- Cooper, C. B., & H. Miles. 2005. New software for quantifying incubation behavior from time-series recordings. *J. Field Ornithol.* 76: 352–356.
- Deeming, D.C. (ed.). 2002. Avian incubation: behaviour, environment, and evolution. Oxford Univ. Press, Oxford, UK.
- Drent, R. H. 1973. The natural history of incubation. Pp. 262–311 *en* Farner, D. S. (ed.). *Breeding biology of birds*. National Academy of Sciences, Washington, D.C., USA.
- Drent, R. H. 1975. Incubation. Pp. 333–420 *en* Farner, D.S., & J. R. King (eds). *Avian biology*. Volume 5. Academic Press, New York, New York, USA.
- Fitzpatrick, J. W. 2004. Family Tyrannidae (Tyrant-Flycatchers). Pp. 170–462 *en* del Hoyo, J., A. Elliott, & D. A. Christie (eds). *Handbook of the birds of the world*. Volume 9: Cotingas to pipits and wagtails. Lynx Edicions, Barcelona, España.
- Greeney, H. F. 2009. Unusual incubation rhythms the Spotted Barbtail, *Premnoplex brunnescens*. *J. Ornithol.* 150: 529–535.
- Greeney, H.F., M. E. Juiña J., J. B. C. Harris, M. T. Wickens, B. Winger, R. Gelis, & E. T. Miller. 2010. Observations on the breeding biology of birds in south-east Ecuador. *Bull. Br. Ornithol. Club* 130: 61–68.
- Greeney H. F., R.C. Dobbs, M. Juiña, & M. Lysinger. 2005. Nests and eggs of olive-chested flycatcher (*Myiophobus cryptoxanthus*) in eastern Ecuador, with comments on breeding of bran-colored Flycatcher (*M. fasciatus*) in western Ecuador. *Bol. SAO* 15: 89–99
- Ghalambor, C. K., & T. E. Martin. 2002. Comparative manipulation of predation in incubating birds reveals variability in the plasticity of responses. *Behav. Ecol.* 13: 101–108.
- Hilty, S. L., & W. L. Brown. 1986. A guide to the birds of Colombia. Princeton Univ. Press, Princeton, New Jersey, USA.
- Londoño, G. A. 2009. Eggs, nests, and incubation behavior of the Moustached Wren (*Thryothorus enobarbis*) in Manu National Park, Perú. *Wilson J. Ornithol.* 121: 623–627.
- Martin, T. E., J. Scott, & C. Menge. 2000. Nest predation increase with parental activity: separating nest site & parental activity effects. *Proc. R. Soc. B.* 267: 2287–2293.
- Martin, T. E., S. K. Auer, R. D. Bassar, A. M. Niklison, & P. Lloyd. 2007. Geographic variation in avian incubation periods and parental influences on embryonic temperature. *Evolution* 61: 2558–2569.
- Narosky, T., & S. A. Salvador. 1998. Nidificación de las aves argentinas (Tyrannidae). Asociación Ornitológica del Plata, Buenos Aires, Argentina.
- Nilsson, J. F., M. Stjernman, & J. A. Nilsson. 2008. Experimental reduction of incubation temperature affects both nestling and adult blue tits *Cyanistes caeruleus*. *J. Avian Biol.* 39: 553–559.
- Ohlson, J. I., J. Fjeldsa, & P. G. Ericson. 2008. Tyrant flycatchers coming out in the open: phylogeny and ecological radiation of Tyrannidae (Aves, Passeriformes). *Zool. Scr.* 37: 315–335.
- Ohlson, J. I., J. Fjeldsa, & P. G. Ericson. 2009. A new genus for three species of tyrant flycatchers (Passeriformes: Tyrannidae), formerly placed in *Myiophobus*. *Zootaxa* 2290: 36–40.
- Olson, C. R., C. M. Vleck, & D. Vleck. 2006. Periodic cooling of bird eggs reduces embryonic growth efficiency. *Physiol. Biochem. Zool.* 79: 927–936.
- Remsen, J. V., Jr., C. D. Cadena, A. Jaramillo, M.



- Nores, J. F. Pacheco, M. B. Robbins, T. S. Schulenberg, F. G. Stiles, D. F. Stotz, & K. J. Zimmer. 2011. A classification of the bird species of South America, version 21 January 2011. American Ornithologists' Union. Available from <http://www.museum.lsu.edu/~Remsen/SACCBaseline.html>.
- Schulenberg, T. S., D. F. Stotz, D. F. Lane, J. P. O'Neill, & T. A. Parker. 2007. *Birds of Peru*. Princeton Univ. Press, Princeton, New Jersey, USA.
- Sheldon, F. H., & D. W. Winkler. 1999. Nest architecture and avian systematics. *Auk* 116: 875–877.
- Simon, J. E., & S. Pacheco. 2005. On the standardization of nest descriptions of Neotropical birds. *Rev. Bras. Ornitol.* 13: 143–154.
- Vleck, C. M. 1981. Energetic cost of incubation in the Zebra Finch. *Condor* 83: 229–237.
- Webb, D. R. 1987. Thermal tolerance of avian embryos: a review. *Condor* 89: 874–898.
- White, F. N., & J. L. Kinney. 1974. Avian incubation. *Science* 186: 107–115.
- Wiebe, K. L., & K. Martin. 1995. Ecological and physiological effects on egg laying intervals in ptarmigan. *Condor* 97: 708–717.
- Winkler, D. W., & J. R. Walters. 1983. The determination of clutch size in precocial birds. Pp. 33–68 *en* Johnston, R. F. (ed.). *Current Ornithology*. Volume 1. Plenum Press, New York, New York, USA.

