



# Las telarañas, insospechadamente importantes en la construcción de nidos, al entorpecer el movimiento de los ectoparásitos

Daianna Moreno Ortiz<sup>1,2</sup> , Monserrat Suárez-Rodríguez<sup>3</sup> , Constantino Macías García<sup>1,\*</sup>

- (1) Instituto de Ecología, Universidad Nacional Autónoma de México, Circuito Exterior s/n, Ciudad Universitaria, Coyoacán, CP 04510, CdMx, México  
(2) Facultad de Estudios Superiores Zaragoza Campus II, Universidad Nacional Autónoma de México, Batalla 5 de mayo s/n, Ejército de Oriente, Zona Peñón, Iztapalapa, CP 09230 CdMx, México.  
(3) School of Life Sciences, Arizona State University, School of Life Sciences, Arizona State University, 427 East Tyler Mall, Tempe AZ 85287, USA.

\* Autor de correspondencia: C. Macías García [[maciasg@unam.mx](mailto:maciasg@unam.mx)]

> Recibido el 16 de febrero de 2021 - Aceptado el 11 de febrero de 2022

**Como citar:** Moreno Ortiz, D., Suárez-Rodríguez, M., Macías García, C. 2022. Las telarañas, insospechadamente importantes en la construcción de nidos, al entorpecer el movimiento de los ectoparásitos. *Ecosistemas* 31(1): 2180. <https://doi.org/10.7818/ECOS.2180>

## Las telarañas, insospechadamente importantes en la construcción de nidos, al entorpecer el movimiento de los ectoparásitos

**Resumen:** Debido a las consecuencias para la eficacia biológica de muchas especies de aves, el diseño, los materiales y métodos utilizados en la construcción de los nidos están condicionados a diferentes presiones selectivas. Los ectoparásitos que habitan en los nidos comprometen el desarrollo y la supervivencia de los pollos afectando la eficacia biológica de los padres. En respuesta, han evolucionado numerosas estrategias de defensa, incluyendo el uso de materiales repelentes. Un componente común de los nidos de aves son las telarañas y su uso se atribuye al hecho de que ayudan o brindan cohesión a los elementos que componen los nidos. Nosotros exploramos la hipótesis de que las telarañas cumplen una función antiparasitaria en los nidos de aves. Primero, caracterizamos la presencia de telarañas en nidos de varias especies de aves urbanas y corroboramos que es un componente ubicuo en todos los nidos de todas las especies. Posteriormente, evaluamos el efecto de las telarañas sobre la movilidad de ectoparásitos malófagos. Encontramos que las telarañas reducen significativamente la cantidad de ectoparásitos que logran atravesar nidos artificiales, y mostramos que ese efecto es proporcional a la cantidad de telarañas en el sustrato. Nuestros resultados sugieren que las telarañas desempeñan una función más generalizada que la de brindar apoyo estructural a los nidos: controlar las poblaciones de ectoparásitos. La disponibilidad de telarañas depende de diversas interacciones ecológicas, y puede impactar la eficacia biológica de las aves determinando el estado de sus poblaciones. Dado que la diversidad y abundancia de insectos y de arañas tejedoras se ven afectadas por la urbanización, proponemos que el estudio de estos efectos ayudará a entender la permanencia de aves en las ciudades.

**Palabras clave:** anidación; aves urbanas; ectoparásitos; Malophaga; seda de artrópodos

## Spider web, unexpectedly important for nest building as they hamper ectoparasites' movements

**Abstract:** Because of their fitness consequences for many bird species, the design, materials, and methods used in the construction of nests are shaped by different selective pressures. Nest ectoparasites compromise chick development and survival, hence affecting the fitness of their parents. Many defence strategies have evolved in response, including the use of repellent materials. Spider webs are a common component of avian nests, with their use having been attributed to the fact that they help keeping other materials in place. We explored the hypothesis that spider webs play an antiparasitic role in bird nests. First, we characterised the presence of spider webs in the nests of several urban bird species and confirmed that they are a ubiquitous nest material. Then, we evaluated the effect of spider webs on the mobility of Mallophaga ectoparasitic lice. We found that spider webs significantly reduce the amount of ectoparasites that manage to move across artificial nests and showed that this effect is proportional to the amount of spider web in the substrate. Our results suggest that spider webs play a more generalised function than to provide structural support in avian nests: to control the populations of ectoparasites. Spider web availability depends on a variety of ecological interactions, and it may affect the fitness of birds influencing the status of their populations. Given that the diversity and abundance of insects and of web-building spiders are affected by urbanisation, we propose that the study of such effects will promote our understanding of bird persistence in cities.

**Keywords:** arthropod silk; ectoparasites; Mallophaga; nesting; urban birds

## Introducción

Los nidos forman un componente vital en el éxito reproductivo de las aves ya que son una extensión de las conductas involucradas en la reproducción y el cuidado parental (Collias y Collias 1984; Hansell 2000; Ar y Sidis 2002). Al ser estructuras multifuncionales que tienen un gran impacto sobre la eficacia biológica de las aves, las características de los nidos son el resultado de la selección natural y sexual (Mainwaring et al. 2014). Dentro de las características

de los nidos que las aves tienen que asegurar se encuentra que el nido tiene que tener una estructura resistente y organizada, lo que depende directamente de la selección del sitio para anidar, los materiales adecuados, la fijación del nido al sustrato, y la unión de los materiales entre sí (Collias y Collias 1984; Hansell 2000; Goodfellow 2011). La estructura provee al nido de un microambiente que mantiene las condiciones de temperatura y humedad que optimizan la supervivencia y el desarrollo de los embriones y posteriormente de los polluelos.

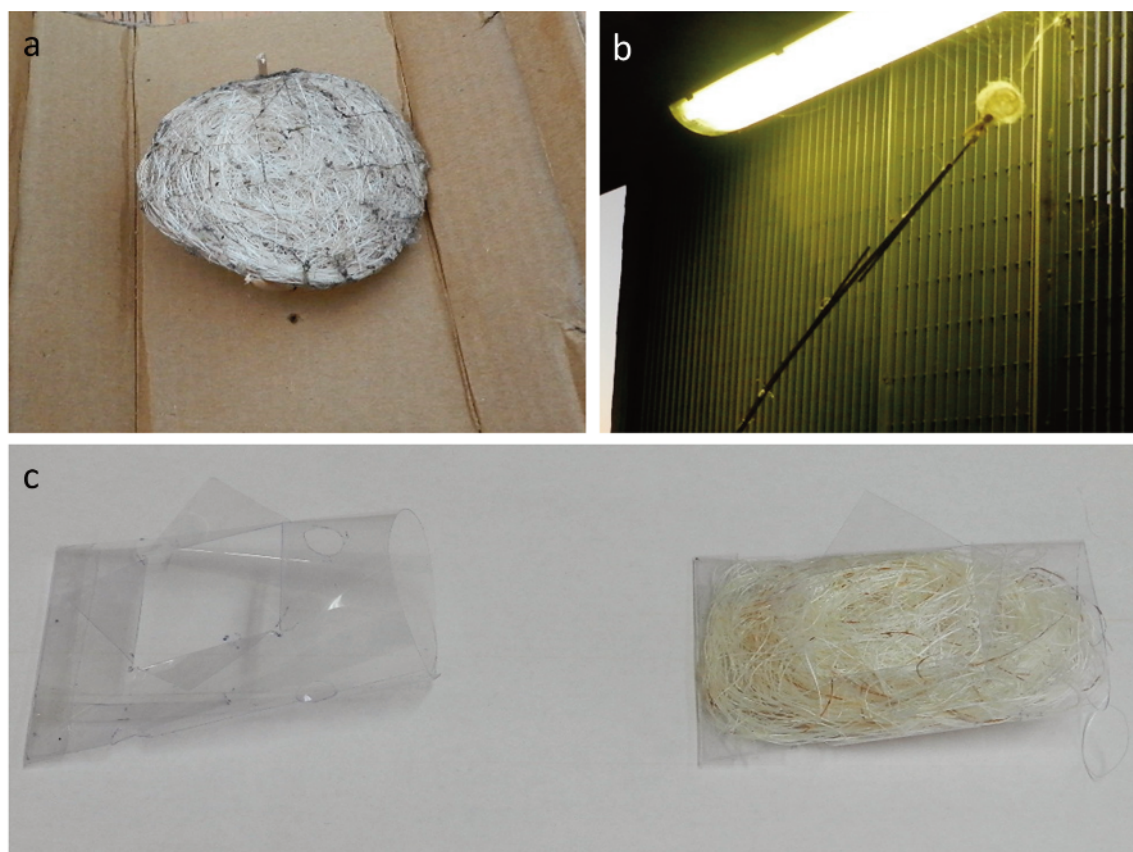
La anidación, siendo indispensable para la reproducción de la mayoría de las especies de aves, impone demandas específicas a los padres, que tiene que construir una capa de sujeción (o bien horadar/apropiarse de una oquedad), una capa estructural, y una cama que recibirá los huevos y eventualmente los polluelos. Muchas aves además construyen una capa exterior decorativa o de camuflaje (ver **Fig. 1**). Estos diferentes segmentos del nido requieren del uso de materiales diversos cuya obtención y procesamiento involucra diversos costos en términos de tiempo y energía (**Hansell 2000**). Una forma de reducir tales costos es el robo de materiales de nidos e incluso nidos completos de otras aves (**Lindell 1996**). Otra estrategia es la de utilizar nidos viejos, minimizando el costo de construcción. Ahorrar energía con estrategias como reutilizar materiales y sitios de anidación implica la desventaja de tener que enfrentarse con una mayor carga de parásitos habitando el nido, debido a que algunos de estos podrían hibernar en el material de nido esperando un nuevo hospedador en la siguiente temporada reproductiva (**Rothschild y Clay 1953**; **Burt et al. 1991**; **Harper et al. 1992**; **Møller 1992**; **Møller y Erritzøe 1996**; **Brown y Brown 2004**).

Al tiempo que los nidos crean un ambiente propicio para la nidada, indirectamente lo crean también para otros organismos como insectos y arácnidos, incluidos ácaros y garrapatas (Acarina); chinches (Hemiptera); moscas (Diptera); piojos (Malófagos) y pulgas (Siphonaptera) que son atraídos a ellos y pueden formar diversas comunidades de invertebrados en los nidos (**Rothschild y Clay 1953**; **Barclay 1988**). Algunos miembros de esas comunidades tienen relaciones comensales con las aves, pero otros actúan como ectoparásitos (organismos que explotan el tegumento de sus hospederos; **Lehmann 1993**; pueden consumir el tegumento o bien horadarlo para alimentarse de sangre o hemolinfa, o para depositar huevos cuyas larvas actúan como parásitos internos, o endoparásitos; **López-Rull y Macías García 2015**), y frecuentemente son además vectores de endoparásitos (**Walter y Proctor 1999**); ambos ejercen fuertes presiones de selección sobre las aves hospederas. **Tomás**

**et al. (2007)** encontraron que los herrerillos que utilizan cajas nido con nidos viejos tuvieron cantidades mayores de ectoparásitos que los que eligieron cajas nido con nidos fumigados. Dado que los herrerillos en nidos viejos tuvieron menor éxito reproductivo, el trabajo demostró 1) que los ectoparásitos pueden afectar la eficacia biológica de las aves, y 2) que reutilizar nidos también tiene costos.

En general, los parásitos tienen efectos negativos sobre el desempeño reproductivo de las aves, lo que ha resultado en conductas de construcción y diseño de las características de los nidos que les permiten a las aves combatir a los parásitos (**Møller 1990**). Los ectoparásitos de los nidos, por ejemplo, devoran las exudaciones sebáceas y las capas superficiales de la piel (algunas familias de Astigmata; **Proctor y Owens 2000**); mastican y destruyen plumas (malófagos; **Ash 1960**); y otros succionan sangre de las aves en los nidos (hematófagos; **Lehane 2005**) convirtiéndose también en vectores de endoparásitos (**Balashov 1984**). En los nidos, los pollos de aves altriciales (aves que se desarrollan lentamente tras la eclosión, por lo que permanecen en el nido y donde son alimentadas por los padres durante semanas o meses; **Starck y Ricklefs 1998**) son los más afectados debido a que pasan un tiempo mayor sin poderse mover ni acicalar (**Starck y Ricklefs 1998**) y su sistema inmune no está completamente desarrollado (**Szép y Møller 1999**), dependiendo completamente de las defensas que proveen sus padres. Entre los mecanismos que tienen las aves para combatir a los parásitos están los fisiológicos (sistema inmune; **López-Rull y Macías García 2015**), morfológicos (arreglo y la composición del plumaje; **Clayton et al. 2010**; **López-Rull y Macías García 2015**) y conductuales (p. ej. distintos tipos de acicalamiento; **Brooke 1985**; **Clayton et al. 2010**; **López-Rull y Macías García 2015**).

Dentro de las estrategias conductuales para contener la cantidad de ectoparásitos en el nido se encuentra el uso de materiales con alguna propiedad química específica (**Clark 1991**). Por ejemplo, el uso de plantas verdes aromáticas con compuestos volátiles que pueden matar o repeler algunos parásitos. Esta conducta ocurre



**Figura 1. a)** almohadilla de henequén utilizada como sucedáneo de nido de pájaro; **b)** proceso de colecta de telarañas con una almohadilla debajo de un puente vehicular; **c)** sobre de acetato en el que se montaban las almohadillas durante las pruebas experimentales.

**Figure 1. a)** Pad of sisal used as proxy of bird nest; **b)** collection of cobweb with a pad from under an overpass; **c)** acetate envelope used to attach the pads during trials.

más comúnmente en aves que anidan en cavidades y que al reutilizar sus nidos se enfrentan a una mayor carga parasitaria (Wimberger 1984; Clark y Mason 1985; Bucher 1988; Clark 1991; Petit et al. 2002). Otro material utilizado que las aves colocan en el forro de los nidos son las fibras de celulosa de los filtros de cigarros (colillas) desechados. Éstos retienen cantidades sustanciales de nicotina y otros compuestos que pueden actuar como repelentes de ectoparásitos. Suárez-Rodríguez et al. (2013) demostraron una asociación negativa entre la cantidad de celulosa de colilla de cigarro y el número de ectoparásitos que se encuentran en los nidos. Además, en un trabajo posterior, encontraron que los pinzones mexicanos (*Haemorhys mexicanus*) agregan fibras de colillas en respuesta al aumento de parásitos presentes en la cama del nido (Suárez-Rodríguez et al. 2013). En principio cabría esperar el uso de defensas contra ectoparásitos de nido basadas en las propiedades químicas o físicas de los materiales que constituyen los nidos. Ejemplo de las primeras son las plantas aromáticas y las colillas de cigarros, pero no conocemos aportes de materiales de nidificación que mitiguen las infestaciones por ectoparásitos gracias a sus propiedades físicas, a pesar de la frecuente presencia de telarañas en nidos de aves (ver más abajo).

El uso de colillas para repeler ectoparásitos podría ser el resultado de un ajuste de la conducta de agregar plantas aromáticas, debido a la alta disponibilidad de este recurso en las ciudades (probablemente acoplada a la baja disponibilidad de las plantas típicamente usadas por aves como repelentes de ectoparásitos). De hecho, un creciente número de estudios ha documentado el uso extendido de materiales antropogénicos en los nidos de aves (Jaggiello et al. 2019), así como el aprovechamiento de estructuras urbanas como cornisas, tubos y otras oquedades, etc. para anidar

(Reynolds et al. 2019). Como ocurre con las colillas, el impacto de la urbanización en la disponibilidad de materiales previamente usados en la construcción de nidos puede ser paliado mediante el uso de materiales antropogénicos (Batisteli et al. 2019). Existen, sin embargo, algunos materiales insustituibles, o cuya alternativa artificial es probablemente subóptima. Por ejemplo, muchas aves que agregan exuvias de serpientes a sus nidos en ambientes naturales (Medlin y Risch 2006) recurren a trozos de celofán en hábitats urbanizados (McCabe 1965); si la función de las exuvias en los nidos es la de desalentar visitas de depredadores potenciales, claramente el celofán no es una alternativa apropiada. Otro caso de un material que no puede sustituirse es el de las telarañas, cuya disponibilidad depende de la abundancia de arañas tejedoras y de sus presas, las cuales se ven afectadas de diferentes maneras por la urbanización. Por ejemplo, algunos estudios han descrito una menor diversidad pero mayor abundancia de arañas en ambientes urbanos comparados con no urbanos, ya que los primeros imponen una fuerte selección sobre las respuestas de arañas a las modificaciones antropogénicas como la contaminación lumínica nocturna (Argañaraz et al. 2018; Czaczkes et al. 2018), y proveen ambientes nuevos que son ocupados por las arañas (Sattler et al. 2010; Kollenda et al. 2021).

La seda de araña o telarañas, es utilizada con mucha frecuencia por las aves en la construcción de nidos (Hansell 2000). Su presencia se ha registrado en distintas áreas funcionales de nidos de la familia Trochilidae (colibríes; p. ej. Calvelo et al. 2006; Esteves Lopes et al. 2020) y en miembros de al menos 25 familias de passeriformes (Tabla 1). Es uno de los materiales más comúnmente utilizado en la capa exterior del nido, en la capa de sujeción, y también en la capa estructural (Hansell 2000). Una de las funciones

**Tabla 1.** Familias de aves en las que se utilizan telarañas en la construcción de los nidos. La última columna indica el intervalo de peso (g) de las telarañas encontradas en nidos de aves de cada Familia.

**Table 1.** Avian Families in which spider web is used in nest building. Last column indicates the weight (g) interval of spider webs found in nest of the different Families.

Orden	Familia	Nombre común	Rango de peso (g)
Apodiforme	Trochilidae	Colibríes, ermitaños	2.4-4.5
Passeriforme	Thamnophilidae	Hormigueros, bataráes, ojodefuegos	7-150
Passeriforme	Paridae	Carboneros, herrerillos	5-49
Passeriforme	Tyrannidae	Tiranos, mosquetas, meros, tijeretas	4-99
Passeriforme	Aegithalidae	Mitos	4.5-9
Passeriforme	Maluridae	Ratonas australianas	7.6-34.1
Passeriforme	Regulidae	Reyezuelos	6-8
Passeriforme	Meliphagidae	Filemones, mieleros	7-200
Passeriforme	Pycnonotidae	Bulbulos, conquistadores	15-59
Passeriforme	Pardalotidae	Pardalotes	9.3-12
Passeriforme	Cisticolidae	Jijis, sastrecillos, pirinas, oreolas	6.8-8.2
Passeriforme	Petroicidae	Petroicas	15-43
Passeriforme	Zosteropidae	Anteojillos, ojiblancos, timalís	8-31
Passeriforme	Irenidae	Irenas	50-100
Passeriforme	Sylviidae	Carriceros, cetias, buscarlas, currucas, mosquiteros	11-25
Passeriforme	Laniidae	Alcaudones	21-64
Passeriforme	Nectariniidae	Arañero, suimangas	9-14
Passeriforme	Vireonidae	Verdillor, vireos	8.5-18
Passeriforme	Melanocharitidae	Picabayas, picudos	5-20
Passeriforme	Corvidae	Cuervos, urracas, charas	65-2000
Passeriforme	Paramythiidae	Picabayas	36-61
Passeriforme	Bombycillidae	Ampelises	32-54
Passeriforme	Passeridae	Gorriones	12-24
Passeriforme	Muscicapidae	Papamoscas	13-15
Passeriforme	Fringillidae	Jilgueros, pinzones, piquitrueros, picogordos	8-83
Passeriforme	Certhiidae	Agateadores	8.2-9.1

Modificada de Hansell (2000).



más evidentes de las telarañas en los nidos es de adhesión y cohesión que les confiere a los demás materiales, reforzando la estructura del nido (Hansell 2000) y coadyuvando a su decoración (Ornelas 2010; Fontúrbel et al. 2020). La frecuente ocurrencia de este material en nidos de aves pequeñas apoya la idea de que cumple una función estructural en los nidos. Entre las aves que más uso hacen de telarañas están los colibríes, cuyos nidos contienen hasta 85% (en peso) de seda de artrópodos mezclada con materiales “suaves” (p. ej. plumón; Calvelo et al. 2006). Al mismo tiempo, sorprende la escasez de citas de ectoparásitos en los nidos de los colibríes (Moss 1978), pese a que los adultos son frecuentemente infestados por malófagos (ver Proctor y Owens 2000), y que los parásitos depositan sus larvas directamente en los pollos (es decir, no habitan en los nidos; Schubert 2018; Bulgarella et al. 2019). Esta coincidencia nos llevó a proponer que la capacidad adhesiva de las telarañas podría actuar no solo en la estructura de los nidos, si no como una barrera adicional a la penetración de ectoparásitos a la estructura más importante del nido: la cama en donde se colocan los huevos, los pollos y los padres incubadores. Por medio de manipulación experimental, así como de la descripción de los materiales de nidos de diferentes especies, el presente trabajo pretende explorar la función de las telarañas como un material que ayuda a impedir el movimiento de los ectoparásitos. A diferencia de otros materiales de construcción, las telarañas no pueden ser sustituidas por algún material antropogénico aprovechable por las aves, por lo que su disponibilidad permitiría, o limitaría, la anidación y en última instancia el éxito reproductivo de las aves urbanas. Consecuentemente, como un primer paso para evaluar esta posible asociación, enfocamos nuestra descripción del uso de telarañas en nidos de aves en contextos urbanos.

## Material y métodos

### Descripción de la distribución de las telarañas dentro de los nidos

El estudio se llevó a cabo dentro de la Reserva Ecológica del Pedregal de San Ángel (REPSA), que es una reserva urbana en la que predomina el matorral xerófilo de alta elevación y un clima templado subhúmedo con lluvias en verano (ver Manzanares Mena y Macías García 2018), y en diferentes zonas urbanas de la región central de México (Poniente y en el Sur de la Ciudad de México y Estado de México) un área conocida como la megaurbe del centro de México, en la que coexisten extensiones urbanas, zonas agrícolas, y bosques templados de pino-encino y de oyamel (abetos), entre mayo y septiembre de 2018. Realizamos una colecta y un registro fotográfico de nidos, para identificar los materiales que los componen. Hicimos recorridos durante la época reproductiva de diferentes especies de aves, (siendo los más abundantes, passeriformes y apodiformes) y registramos la ubicación de los nidos observados, confirmando la especie mediante el avistamiento del ave. Después de un par de semanas regresamos al lugar del avistamiento, y tras verificar que los nidos estuvieran vacíos, los colectamos en bolsas de plástico. En el laboratorio, los nidos se disgregaron dividiéndolos en capa exterior, capa estructural y cama. A su vez, dichas capas se dividieron en partes más pequeñas para poder observarlas bajo el microscopio estereoscópico (Carl Zeiss™ Stemi DV4) a un aumento de 8x para registrar la presencia o ausencia de telarañas.

### Evaluación experimental: efecto de las telarañas sobre la movilidad de los ectoparásitos

#### Preparación del tejido de fibra vegetal

Con la finalidad de eliminar la variación en los atributos de los nidos, incluyendo los materiales que los constituyen, su densidad, talla, y la posible presencia de parásitos, utilizamos nidos artificiales que consistieron en almohadillas de fibras de henequén (*Agave fourcroydes*) comercializadas en México como estropajo (Fig. 1a). Acomodamos las fibras de estas almohadillas con un gancho metálico en círculos de 10cm de diámetro y 0.5 cm de espesor, simulando el

arreglo del material que encontramos en los nidos. Cada almohadilla fue pesada en una balanza analítica (Ohaus™ AP110S 110G x .1mg) un mes después de ser etiquetada y guardada individualmente en una caja de cartón. Para el experimento, cada almohadilla fue montada en un sobre de acetato con una ventana de 2 x 2 cm, a través de la cual podrían transitar los ectoparásitos (Fig. 1b).

#### Colecta de telarañas

Asignamos las almohadillas a dos grupos, uno experimental ( $X \pm DE = 0.911 \pm 0.074$  g) y uno control ( $X \pm DE = 0.912 \pm 0.076$  g). Cada almohadilla del grupo experimental fue utilizada como cucharilla para colectar (detalles a continuación) durante los meses de agosto a diciembre de 2017 dentro de la REPSA las telarañas utilizadas en la parte experimental. Las telarañas provenían de arañas de la familia Araneidae. Al sur de la Ciudad de México, dentro de la REPSA, habitan especies pertenecientes a los géneros *Neoscona*, *Metepeira*, *Mastophora*, *Leucauge*, *Eustala*, *Araneus* y *Acanthepeira* (Rueda-Salazar y Cano-Santana 2009). Estas arañas son fácilmente reconocibles por las redes aéreas orbiculares que tejen para capturar a sus presas. Construyen la red en el follaje, ya sea en lo alto de los árboles o en matorrales, en la hierba o en los pastos, y en edificaciones hechas por los humanos. Fabrican redes geométricamente precisas utilizando movimientos muy complejos y estereotipados (Gajbe 2005; Penney y Ortuño 2006).

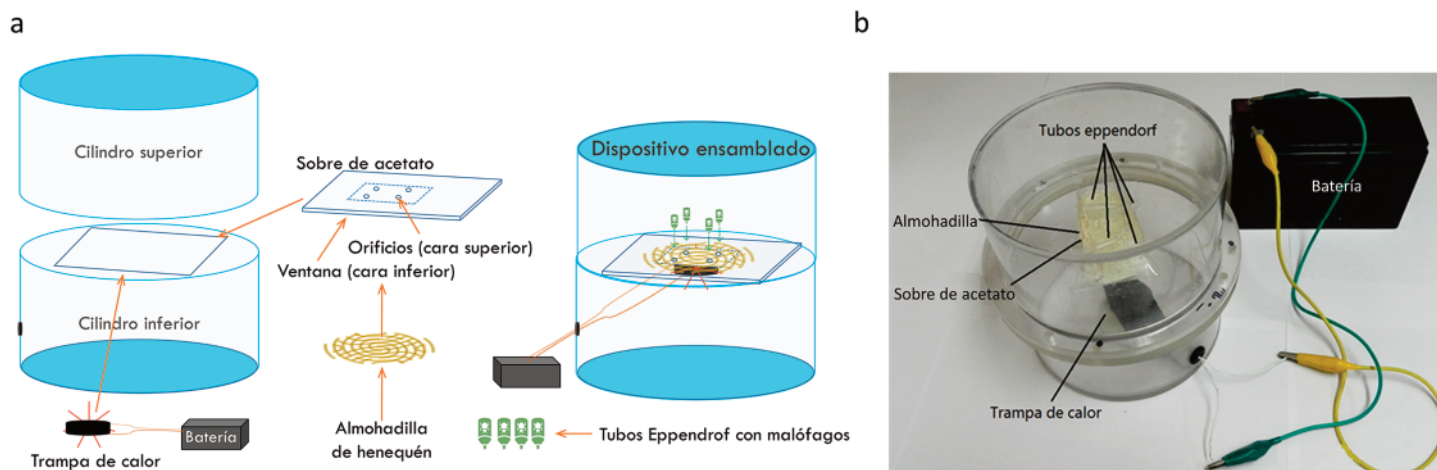
La almohadilla se fijaba en el extremo de un poste extensible de 50-100 cm. Colectamos telarañas usando las almohadillas (Fig. 1) en áreas en las que previamente habíamos detectado presencia de las arañas (Araneidae). Usamos únicamente telarañas recientes, lo que garantizamos colectando solamente telarañas en las que estuviera presente la araña. En esos casos, acercamos la almohadilla a la telaraña y la giramos para enrollar sobre ella la mayor cantidad de seda posible. Las telarañas colectadas debían cumplir con el criterio de que su peso fuese comparable a la cantidad de telarañas reportada en nidos de passeriformes (Biddle et al. 2018), lo que se verificó usando una balanza Ohaus™ AP110S 110G x .1mg. Durante la colecta, la cantidad de telarañas por muestra se estimaba provisionalmente en función del tamaño y número de telarañas encontradas durante el recorrido. Una vez colectada la cantidad de telarañas aparentemente suficiente, guardábamos la almohadilla experimental en su empaque y la transportábamos al laboratorio para el registro del peso de las telarañas. Tras registrar su peso, cada almohadilla se guardaba en su empaque a temperatura ambiente en un lugar libre de humedad hasta su uso en el experimento.

#### Colecta de ectoparásitos (*Phthirapteros malófagos*)

Obtuvimos ectoparásitos (*Phthirapteros malófagos*) directamente de gallinas domésticas (*Gallus gallus domesticus*). Inmediatamente antes de cada experimento colectamos tantos piojos como fuera posible, seleccionando solamente aquellos cuyo tamaño no excediera a 1 mm (talla comparable con la de ectoparásitos colectados en nidos de passeriformes; MSR obs. pers.). Colocamos los ectoparásitos en placas Petri con fieltro negro y los transportamos al laboratorio para verificar su tamaño bajo el microscopio estereoscópico (Carl Zeiss™ Stemi DV4) y poniéndolos sobre papel milimétrico, tras lo cual se mantuvieron en tubos Eppendorf numerados (cuatro ectoparásitos malófagos por tubo) a los que previamente se les había cortado la punta y el hueco resultante se había sellado con silicón caliente (que no emite vapores de ácido acético).

#### Preparación de las arenas experimentales

Utilizando como referencia el trabajo realizado por Suárez-Rodríguez et al. (2013), los experimentos para evaluar la movilidad de los parásitos se realizaron con trampas de calor (el calor atrae a los ectoparásitos; Owen y Mullens 2004). Para cada experimento armamos dos tipos de dispositivos; control y experimental. Ambas arenas consistían en cilindros de policarbonato donde colocamos una trampa de calor y la muestra de tejido vegetal contenida en su sobre de acetato (Fig. 2b).



**Figura 2. a)** Diagrama de la arena experimental. Las almohadillas usadas en cada prueba podrían ser experimentales (cubiertas de telaraña) o control. **b)** Fotografía de la arena.

**Figure 2. a)** Schematic representation of the experimental arena. Pads used in each trial could be experimental (covered with cobweb) or control. **b)** Picture of the arena.

Cada trampa de calor se construyó con un foco incandescente de 12V15W conectado a una batería (recargable sellada, 12Vcc 7 Ah). Los focos se cubrieron con fieltro de color negro para bloquear la emisión de luz, pero no la emisión de calor. Entre el fieltro y el foco se colocó una capa de fibra vegetal para evitar que la tela se quemara al contacto con el foco. La trampa de calor se fijaba a la parte inferior del cilindro mediante masilla de modelar color blanco, quedando suspendida a la mitad del dispositivo. El sobre de acetato conteniendo la almohadilla sellaba de manera hermética el espacio entre los dos cilindros, y la ventana de 2 x 2 cm en la parte inferior del sobre permitía el contacto entre la almohadilla y la trampa de calor (Fig. 2). En vez de una ventana, la cara superior del sobre, directamente encima de la ventana, tenía cuatro orificios en cada uno de los cuales se insertaba un tubo Eppendorf de 1.5 mL que contenía a los parásitos utilizados en el experimento. Este arreglo obligaba a los malófagos a moverse únicamente a través de la almohadilla en dirección a la trampa de calor, evitando su escape en cualquier otra dirección (ver diagrama en Fig. 2a y b).

#### Pruebas de movilidad de ectoparásitos

Con el objetivo de cuantificar la cantidad de ectoparásitos que lograban cruzar las almohadillas y llegar a la trampa de calor, al inicio del experimento la trampa de calor se cubría con cinta adhesiva de doble cara tal que los ectoparásitos que llegaran a ella quedaran pegados y fuese posible cuantificarlos al final de la prueba. Las almohadillas quedaban entre los ectoparásitos y la trampa de calor (Fig. 2). Las pruebas se realizaron en pares montando dos dispositivos al mismo tiempo: un control; sobre de acetato que contenía una almohadilla control o sin telarañas, y un experimental; almohadilla con telarañas. Los dos experimentos se iniciaban al mismo tiempo. Cuatro tubos con ectoparásitos, previamente colectados, fueron seleccionados aleatoriamente para cada dispositivo. La forma en la que liberamos los ectoparásitos en las arenas se hizo retirando los sellos de silicón de las puntas de los tubos e insertándolos en los acetatos. Inmediatamente se encendían las trampas de calor y se iniciaba el experimento. Con base en observaciones hechas en pruebas piloto, el tiempo de la prueba se estableció en 15 minutos.

Al término de las pruebas se retiraban los acetatos con las almohadillas control y experimental y se registraba el número de ectoparásitos que se habían pegado a las trampas de calor. Después de cada experimento se limpiaban los dispositivos con alcohol etílico al 70% y se colocaba una nueva cinta doble cara sobre las trampas de calor. Los dispositivos se usaron alternativamente entre pruebas con almohadillas control y experimental.

#### **Análisis estadísticos**

Los conteos de ectoparásitos sobre las trampas de calor en los grupos control y experimental se analizaron como proporciones. Comparamos ambas proporciones con una *t* de Student para muestras independientes. Además, evaluamos la relación entre la cantidad de telarañas añadida a las almohadillas y la cantidad de ectoparásitos en las trampas de calor mediante un modelo de regresión lineal. Todos los análisis estadísticos y la evaluación de los supuestos se realizaron en R studio (R Core Team 2016) utilizando las librerías FSA (Ogle et al. 2021), coin (Hothorn et al. 2008), y ggplot2 (Wickham 2011) para las gráficas.

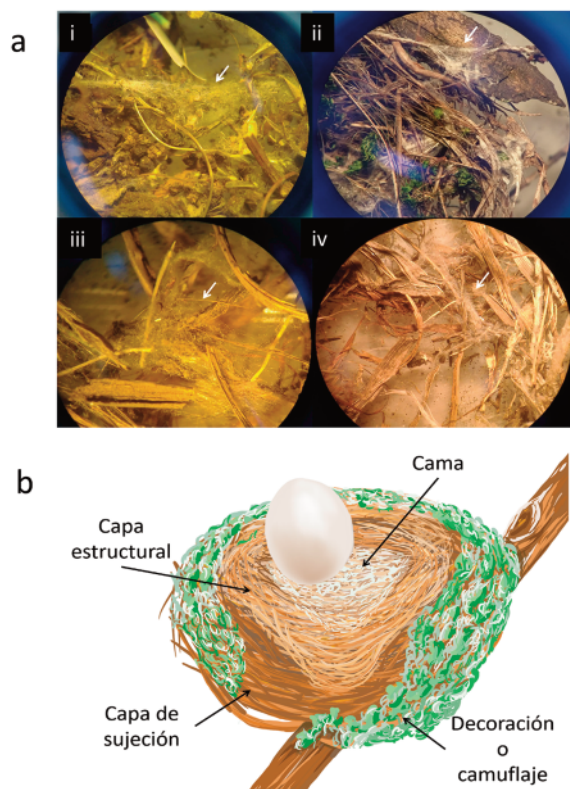
#### **Resultados**

##### **Descripción de la distribución de las telarañas dentro de los nidos**

Colectamos nidos de distintas especies de colibríes (familia *Trochilidae*), cardenalito o mosquero cardenal (*Pyrocephalus rubinus*), Picogruño cabecnero o tigrillo (*Pheucticus melanocephalus*), mito de arbustos (*Psaltiriparus minimus*), pinzón mexicano (*Haemorhous mexicanus*) y el gorrión inglés o gorrión común (*Passer domesticus*). Encontramos telarañas en al menos uno de los nidos de cada especie: Familia *Trochilidae* (15 de 18 nidos), *H. mexicanus* (14 de 23 nidos), *P. rubinus* (2 de 2 nidos), *P. minimus* (4 de 5 nidos), *P. domesticus* (14 de 20 nidos), y *P. melanocephalus* (1 de 1 nidos). La Figura 3 muestra la presencia de telarañas en diferentes especies y diferentes partes del nido como se ven bajo el microscopio estereoscópico.

##### **Evaluación del efecto de las telarañas sobre la movilidad de los ectoparásitos**

La fragilidad de los ectoparásitos constituyó una limitante del tamaño de la muestra. Realizamos 16 pruebas, ocho experimentales y ocho controles. A partir de los residuos de los modelos realizamos la prueba de normalidad Shapiro-Wilk que mostró que la distribución de la proporción de ectoparásitos (variable dependiente) es muy parecida a la normal ( $W = 0.948$ ,  $P = 0.455$ ). La varianza de las muestras entre tratamientos (control y telarañas) también mostraron homogeneidad ( $X^2_1 = 0.001$ ,  $P = 0.968$ ). La proporción de ectoparásitos que logró pasar a través de las muestras con tejido vegetal y hasta las trampas de calor fue significativamente menor en el grupo experimental ( $t_{14} = 3.101$ ,  $P = 0.008$ ), es decir, en las muestras que contenían telarañas (Fig. 4).

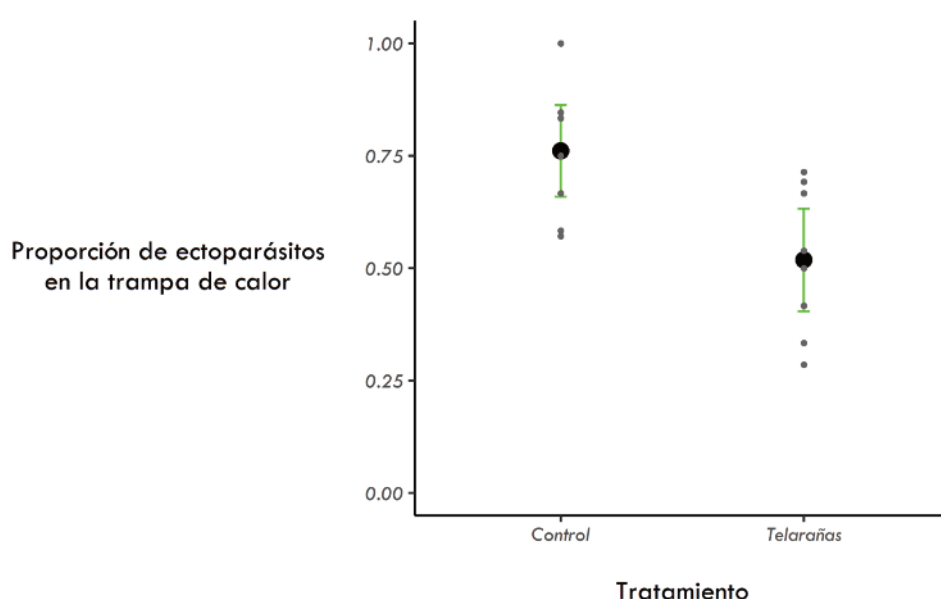


C

Especie	Forma de nido	Número de nidos con telaraña	Zona en donde se registró la telaraña
<i>H. mexicanus</i>	Copa	14 de 23	Capa estructural (i)
<i>P. domesticus</i>	Domo	14 de 20	Cama (iv) Capa estructural (iii)
<i>P. rubinus</i>	Copa	2 de 2	Cama Capa estructural Capa de sujeción (ii) Capa decorativa
<i>P. melanocephalus</i>	Copa	1 de 1	Capa estructural
<i>P. minimus</i>	Saco	4 de 5	Cama Capa estructural
<i>Trochilidae</i>	Copa	15 de 18	Cama Capa estructural Capa de sujeción

**Figura 3. a)** Ejemplos de la ubicación de la telaraña en los nidos: i), telarañas en la capa estructural de nido de *H. mexicanus*; ii) capa decorativa de nido de *P. rubinus*; iii) telaraña en el domo de un nido de *P. domesticus*; iv) cama de nido de *P. domesticus*. **b)** Representación esquemática de un nido típico de ave indicando las diferentes secciones que lo componen. La capa de sujeción suele estar constituida por ramas/fibras vegetales entrelazadas o entretreídas; la capa estructural típicamente está hecha de materiales vegetales más flexibles que los usados en la capa de sujeción, como por ejemplo hojas de pastos, fibras de musgo, etc.; la cama suele estar formada con materiales suaves, térmicos, de origen animal, como plumón, plumas, pelo y lana; la decoración o camuflaje externo contiene frecuentemente líquenes que son adheridos a la capa de sujeción mediante telarañas (esquema dibujado por MSR basado en Goodfellow 2011). Estas últimas pueden encontrarse en otras partes del nido. **c)** Presencia y localización de telaraña en nidos de diferentes especies de aves urbanas de México.

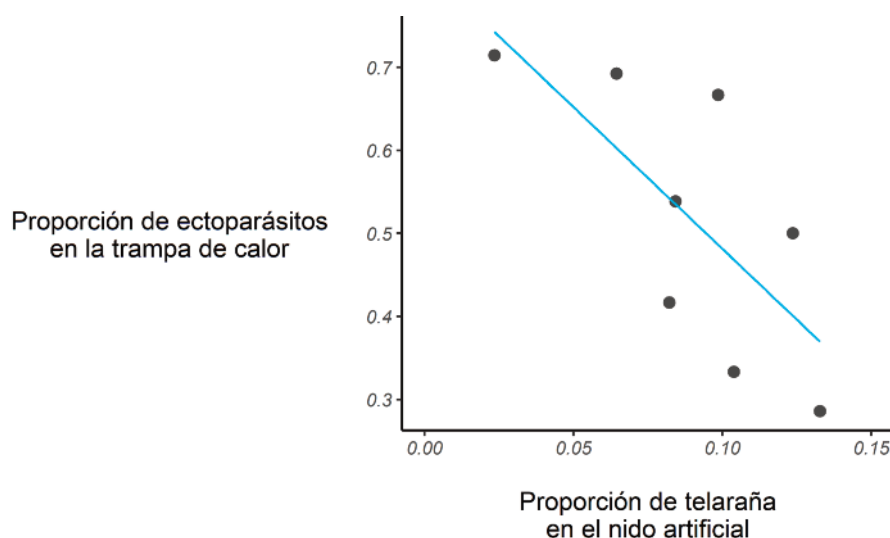
**Figure 3. a)** Schematic representation of a typical avian nest showing its different sections. The attachment layer is commonly composed of intertwined twigs/vegetable fibres; the structural layer is normally made of plant materials that are more flexible than those used in the attachment layer, such as swards, moss, etc.; the bed or lining is commonly made of soft, thermal animal materials such as hair, wool, feathers or dawn; the ornamental decoration is often made up of lichens that are kept in place using spiderweb silk (scheme drawn by MSR based on Goodfellow 2011). The latter can also be found in the other parts of the nest. **b)** Examples of the distribution of spiderweb on the nests. i) cobweb on the structural layer of a nest of *H. mexicanus*. ii) ornaments (outer) layer of a nest of *P. rubinus*. iii) Spiderweb on the dome of a *P. domesticus* nest. iv) bedding or inner layer of a *P. domesticus* nest. **c)** Presence of cobweb in nests of different species of urban birds in México.



**Figura 4.** El número de ectoparásitos contabilizados en las trampas de calor (presentado como proporción) indica cuántos piojos lograron atravesar un nido artificial con (experimental) o sin telarañas (control). Las líneas de error representan intervalos de confianza del 95%.

**Figure 4.** The number of ectoparasites that reached the heat traps (shown as proportion) indicates how many lice managed to traverse an artificial nest with (experimental) or without spiderweb (control). Error lines indicate 95% confidence intervals.





**Figura 5.** Relación entre la proporción de peso de telaraña, en relación al peso del nido, que se agregó a los nidos artificiales y el número de ectoparásitos contabilizados en las trampas de calor (en proporciones). La línea representa la pendiente (negativa) de la regresión.

**Figure 5.** Association between the proportion of spider web related to nest weight added to the artificial nests and the number of ectoparasites counted at the heat traps (as proportions). The line indicates the (negative) slope of the regression.

Con base en nuestro modelo de regresión, verificamos la normalidad de la distribución de la proporción de ectoparásitos ( $W=0.937$ ,  $P=0.585$ ) y la homogeneidad de varianzas ( $X^2_{\alpha}=10.88$ ,  $P=0.21$ ). El modelo de regresión lineal (Fig. 5) indicó que el 51.46% de la variación en la proporción de ectoparásitos en las trampas de calor se debe a la cantidad de telarañas de las muestras de tejido vegetal. La relación entre la proporción de ectoparásitos en las trampas de calor y la proporción de telarañas, medido como la proporción de peso de telaraña respecto al total del nido, de cada muestra resultó negativa y estadísticamente significativa ( $r=-0.717$ ,  $P=0.045$ ).

## Discusión

Se han descrito distintas funciones de los materiales usados en la construcción de nidos de aves, desde las puramente estructurales hasta el control de depredadores (e. g. piel de serpientes en los nidos de varias especies de passeriformes; Medlin y Risch 2006). Algunos materiales de nido pueden tener un papel multifuncional, como se ha visto con los filtros de cigarro en las ciudades, que además de poder ayudar a mantener la temperatura ideal de los nidos, controlan la cantidad de ectoparásitos (Suárez-Rodríguez et al. 2013). Hasta ahora, hemos supuesto que la función de las telarañas en los nidos es estructural, adheriendo entre sí los materiales y consecuentemente proporcionando estabilidad estructural y facilitando la decoración y/o el camuflaje. En el caso de las aves de la familia Trochilidae es muy común, aunque no universal, que sus nidos estén constituidos en gran medida por telarañas (Calvelo et al. 2006; Hansell 2000, 2007). Sin embargo, las telarañas podrían mantener su propiedad de adhesión, formando una capa adicional que impide a los artrópodos penetrar en el nido. De hecho, la escasez de estudios sobre ectoparásitos habitantes de los nidos de colibríes (i.e. no los que viven directamente sobre o dentro de los pollitos, como las moscas del género *Philornis*; ver Schubert 2018; Bulgarella et al. 2019) sugiere que los ectoparásitos no pueden infestar nidos compuestos en gran proporción por telarañas, independientemente de que la función primaria de su uso sea estructural. En la única referencia que encontramos de una especie de garrapata colectada de un nido de colibrí (sin identificar) conservado en el National Museum of Natural History, Washington D. C., USA, no se menciona la composición del nido (Moss 1978), y no hay referencias subsecuentes a colibríes en los 50 trabajos que citan al estudio de Moss (1978) de acuerdo con Google Scholar.

En este estudio, corroborando las observaciones de otros trabajos; observamos el uso de telarañas dentro de los nidos de dife-

rentes familias de passeriformes y trochilidos a pesar de la variación en materiales, métodos de construcción y diseño de los nidos (Collias y Collias 1984; Hansell 2000; Healy et al. 2015). En esta exploración encontramos que la mayor parte de las telarañas se encuentra en la capa estructural (Fig. 3), algo también observado por Hansell (2000). Debido a que la capa estructural es la principal responsable de mantener la forma y la integridad del nido, la ubicación de las telarañas en esta estructura es consistente con la idea de que las telarañas confieren cohesión a los materiales constitutivos. Sin embargo, también es consistente con la hipótesis de la defensa contra ectoparásitos; en ninguno de los dos escenarios se espera que formen parte de la cama del nido, en la que sus propiedades adhesivas se saturarían rápidamente. Además, Hansell (2000) sugiere que la tendencia del uso de telarañas entre las diferentes especies de aves está relacionada con el peso del ave y con el tamaño de los nidos, con menor cantidad de telarañas en nidos de aves más pesadas y nidos más grandes. Esto lo explica argumentando que en nidos más grandes el valor estructural de las telarañas es menor, posiblemente porque las telarañas no tienen la suficiente fuerza para mantener adheridos los componentes de los nidos, cuyo tamaño es proporcional al del nido. Además, suponemos que entretejer un nido es más complicado para aves con patas cortas y pico largo, como los colibríes, que dependen del uso extensivo de telarañas para dar estructura a sus nidos.

Los resultados de nuestro experimento muestran no sólo que existe una diferencia significativa entre la movilidad de los ectoparásitos que se desplazan sobre tejidos vegetales con y sin telarañas, sino que además la cantidad de ectoparásitos que logran llegar a las trampas de calor es inversamente proporcional a la cantidad de telarañas añadidas a los tejidos. Dichos resultados son compatibles con la hipótesis de que las telarañas utilizadas como material de construcción en los nidos de las aves afectan la movilidad de los ectoparásitos que habitan o incursionan en estos. En muchas aves urbanas, se ha encontrado la tendencia a anidar en lugares protegidos y muy cercanos a los humanos (e. g. dentro de lámparas o en huecos de las construcciones). Esta tendencia les confiere una ventaja de protección, además de que muchos depredadores naturales se mantienen alejados de los humanos (aunque existen importantes excepciones como los depredadores domésticos; e. g. Loss et al. 2013). Si bien esto disminuye la probabilidad de depredación, también se ha sugerido que las condiciones de estos nidos más cerrados puede aumentar la prevalencia de ectoparásitos (Fecchio et al. 2011), por lo que las pequeñas especies que habitan zonas urbanas se verían beneficiados de incluir telarañas a sus nidos.

También es necesario considerar que se han encontrado diferentes grupos de arañas en los nidos (Černecká et al. 2017). La presencia de arañas también sugiere que cierta proporción de telarañas en los nidos es puesta directamente por ellas. Esta relación de las arañas dentro de los nidos de aves merece ser analizada detenidamente. Además de parásitos, se ha encontrado que puede haber otro tipo de organismos que forman relaciones ecológicas con el nido y sus habitantes como comensales (Proctor y Owens 2000; Gibson et al. 2019), siendo artrópodos que no dañan a los habitantes de los nidos, pero sí se benefician de los desechos de las crías y los padres. Si entre las aves que hacen sus nidos y las arañas existe una relación parecida a la del comensalismo, sería interesante explorar si realmente los habitantes del nido no se benefician de la presencia de estos arácnidos, por ejemplo como consecuencia de que muchos ectoparásitos quedan atrapados en las telarañas.

Este estudio es una primera exploración del papel multifuncional de las telarañas en los nidos de las aves. Este material parece tener propiedades particulares que podrían mitigar la infestación por ectoparásitos durante la anidación. La utilización de nidos artificiales nos permitió un control total de la cantidad de telaraña, y consecuentemente evidenciar que los ectoparásitos tienen dificultad de pasar por marañas de material vegetal y telarañas. Sin embargo, nuestros sucedáneos de nidos constituyen una representación simplificada de los nidos de pájaros. Una aproximación más natural podría explorar la predicción de que las aves aumentarán la cantidad de telarañas que agregan al nido en respuesta a un aumento experimental en la cantidad de ectoparásitos presentes.

Las arañas son uno de los grupos más diverso de artrópodos, y adicionalmente ha sido un grupo que ha colonizado con éxito las zonas urbanas (Durán-Barrón et al. 2009; Desales-Lara et al. 2013; Lowe et al. 2014; pero ver Sanchez-Ruiz et al. 2017). Muchas especies de arañas, a su vez, se han asociado fuertemente a los asentamientos urbanos (Jiménez 1998; Durán-Barrón et al. 2009; Desales-Lara et al. 2013). Estos datos sugieren que las telarañas podrían ser un material de construcción de nido poco limitado en las zonas urbanas, si bien esto podría cambiar como consecuencia de la pérdida de insectos en zonas urbanas, como se ha reportado para algunos grupos (e.g. Bates et al. 2014). Más allá de su papel estructural, cuando es el caso, las telarañas parecen ofrecer un material que protege de los ectoparásitos a las crías de aves urbanas pequeñas (ver Hanmer et al. 2017). Proponemos que en las ciudades es fácil para las aves encontrar telarañas y que la alta ubicuidad de ectoparásitos hace que el uso de este material sea un factor no despreciable en la colonización de ciudades por aves. Se trata de una propuesta que requiere ser evaluada de manera comparativa y empírica.

## Contribución de los autores

CMG concibió la idea, participó en el diseño, la discusión de los resultados y la preparación del manuscrito. MS-R participó en el diseño del experimento, el análisis estadístico, la discusión de los resultados y la preparación del manuscrito. DMO ayudó a la concepción de la idea, realizó el trabajo de campo y los experimentos, hizo la búsqueda de literatura y la preparación del manuscrito.

## Agradecimientos

Edgar G. Ávila Luna brindó apoyo logístico en varias etapas del proyecto incluyendo en la colecta de nidos, a la que también contribuyeron Miguel A. Aguilar, Víctor E. Arguez Márquez, Elizabeth Delaflor Wagner, Carlos Manrique, José C. Moreno Manrique, Erika Ramírez y Mauricio Santos Segura. Erasmo O. Martínez Hernández facilitó las gallinas de las que se colectaron los ectoparásitos usados en el experimento. El equipo y materiales utilizados fueron proporcionados por el Instituto de Ecología de la UNAM. El presente reporte se basa substancialmente en el proyecto de tesis de Licenciatura en Biología de DMO bajo la dirección de CMG y con asesoría de MSR. Agradecemos la cuidadosa revisión que hicieron los revisores del manuscrito.

## Referencias

- Ar, A., Sidis, Y. 2002. Nest microclimate during incubation. En: Deeming, D.C. (ed.), *Avian incubation: behaviour, environment and evolution*, pp. 143-160. Oxford University Press, Oxford, Reino Unido.
- Argañaraz, C.I., Rubio, G.D., Gleiser, R.M. 2018. Spider communities in urban green patches and their relation to local and landscape traits. *Biodiversity and Conservation* 27: 981-1009.
- Ash, J.S. 1960. A study of the Mallophaga of birds with particular reference to their ecology. *Ibis* 102: 93-110.
- Balashov, Y.S. 1984. Interaction between blood-sucking arthropods and their hosts, and its influence on vector potential. *Annual review of entomology* 29: 137-156.
- Barclay, R.M.R. 1988. Variation in the Costs, Benefits, and Frequency of Nest Reuse by Barn Swallows (*Hirundo rustica*). *The Auk* 105: 53-60.
- Bates, A.J., Sadler, J.P., Grundy, D., Lowe, N., Davis, G., Baker, D., Bridge, M., et al. 2014. Garden and landscape-scale correlates of moths of differing conservation status: significant effects of urbanization and habitat diversity. *PLoS ONE* 9: .
- Batisteli, A.F., Guilherme-Ferreira, R., Sarmiento, H. 2019. Abundance and prevalence of plastic twine in nests of Neotropical farmland birds. *Wilson Journal of Ornithology* 131: 201-205.
- Biddle, L.E., Broughton, R.E., Goodman, A.M., Deeming, D.C. 2018. Composition of bird nests is a species-specific characteristic. *Avian Biology Research* 11: 132-153.
- Brooke, M. de L. 1985. The effect of allopreening on tick burdens of molting eudyptid penguins. *The Auk* 102: 893-895.
- Brown, C.R., Brown, M.B. 2004. Group size and ectoparasitism affect daily survival probability in a colonial bird. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 56: 498-511.
- Bucher, E.H. 1988. Do birds use biological control against nest parasites? *Parasitology Today* 4: 1-3.
- Bulgarella, M., Quiroga, M.A., Heimpel, G.E. 2019. Additive negative effects of Philornis nest parasitism on small and declining Neotropical bird populations. *Bird Conservation International* 29: 339-360.
- Burt, E.H.J., Chow, W., Babbitt, G.A. 1991. Occurrence and demography of mites of tree swallow, house wren, and eastern bluebird nest. En: Loe, J.E., Zuk, M. (eds.), *Bird-Parasite Interactions. Ecology, Evolution and Behaviour*, pp. 104-122. Oxford University Press, Oxford, Reino Unido.
- Calvelo, S., Trejo, A., Ojeda, V. 2006. Botanical composition and structure of hummingbird nests in different habitats from northwestern Patagonia (Argentina). *Journal of Natural History* 40: 589-603.
- Černecká, L., Michalko, R., Krištín, A. 2017. Abiotic factors and biotic interactions jointly drive spider assemblages in nest-boxes in mixed forests. *Journal of Arachnology* 45: 213-222.
- Clark, L. 1991. The nest protection hypothesis: the adaptive use of plant secondary compounds by European starlings. En: Loe, J.E., Zuk, M. (eds.), *Bird-Parasite Interactions: Ecology, Evolution and Behaviour*, pp. 205-221. Oxford University Press, Oxford, Reino Unido.
- Clark, L., Mason, J. 1985. Use of nest material as insecticidal and anti-pathogenic agents by the European starling. *Oecologia* 67: 169-176.
- Clayton, D.H., Koop, J.A.H., Harbison, C.W., Moyer, B.R., Bush, S.E. 2010. How birds combat ectoparasites. *The Open Ornithology Journal* 3: 41-71.
- Collias, N., Collias, E. 1984. *Nest building behavior in birds*. Princeton University Press, New Jersey, NJ, Estados Unidos.
- Czaczkas, T.J., Bastidas-Urrutia, A.M., Ghislandi, P., Tuní, C. 2018. Reduced light avoidance in spiders from populations in light-polluted urban environments. *The Science of Nature* 105: 64.
- Desales-Lara, M.A., Francke, O.F., Sánchez-Nava, P. 2013. Diversidad de arañas (Arachnida: Araneae) en hábitats antropogénicos. *Revista Mexicana de Biodiversidad* 84: 291-305.
- Durán-Barrón, C.G., Francke, O.F., Pérez-Ortiz, T.M. 2009. Diversidad de arañas (Arachnida: Araneae) asociadas con viviendas de la ciudad de México (Zona Metropolitana). *Revista Mexicana de Biodiversidad* 80: 55-69.
- Esteves Lopes, L., Nogueira, W., Miranda, W. 2020. The dry-forest sabrewing *Campylopterus curvipiculus* (Aves: Trochilidae) nests in limestone caves. *Journal of Natural History ISSN*: 54: 1593-1602.
- Fecchio, A., Lima, M.R., Silveira, P., Braga, É.M., Marini, M.Â. 2011. High prevalence of blood parasites in social birds from a neotropical savanna in Brazil. *Emu* 111: 132-138.



- Fontúrbel, F.E., Osorio, F., Rizzo, V., Nuñez, M., Bastias, R., Carvallo, G.O. 2020. Mamma knows best: why a generalist hummingbird selects the less abundant moss for nest building. *Ecology* 101: e03045.
- Gajbe, U.A. 2005. Studies on some spiders of the family Araneidae (Araneae: Arachnida) from Madhya Pradesh, India. *Records Zoological Survey of India* 105: 45-60.
- Gibson, J.C., Suarez, A. V., Qazi, D., Benson, T.J., Chiavacci, S.J., Merrill, L. 2019. Prevalence and consequences of ants and other arthropods in active nests of midwestern birds. *Canadian Journal of Zoology* 97: 696-704.
- Goodfellow, P. 2011. *Avian Architecture: How Birds Design, Engineer, and Build*. Princeton University Press, Princeton, NJ, Estados Unidos.
- Hanmer, H.J., Thomas, R.L., Beswick, G.J.F., Collins, B.P., Fellowes, M.D.E. 2017. Use of anthropogenic material affects bird nest arthropod community structure: influence of urbanisation, and consequences for ectoparasites and fledging success. *Journal of Ornithology* 158: 1045-1059.
- Hansell, M. 2000. *Bird nests and construction behaviour*. Cambridge University Press, Cambridge, UK.
- Hansell, M. 2007. *Built by Animals: The Natural History of Animal Architecture*. Oxford University Press, New York, NY, Estados Unidos.
- Harper, G.H., Marchant, A., Boddington, D.G. 1992. The ecology of the hen flea *Ceratophyllus gallinae* and the moorhen flea *Dasysyllus gallinulae* in nestboxes. *The Journal of Animal Ecology* 61: 317.
- Healy, S.D., Morgan, K. V, Bailey, I.E. 2015. Nest construction behaviour. En: Deeming, D. C., Reynolds, S. J. (eds.), *Nests, eggs, and incubation: new ideas about avian reproduction*, pp. 16-28. Oxford University Press, Oxford, Reino Unido.
- Hothorn, T., Hornik, K., Wiel, M.A. van de, Zeileis, A. 2008. Implementing a class of permutation tests: the coin package. *Journal of Statistical Software* 28: 1-23.
- Jagiello, Z., Dylewski, Ł., Tobolka, M., Aguirre, J.I. 2019. Life in a polluted world: A global review of anthropogenic materials in bird nests. *Environmental Pollution* 251: 717-722.
- Jiménez, M.L. 1998. Aracnofauna asociada a las viviendas de la ciudad de La Paz, B. C. S., México. *Folia Entomológica Mexicana* 102: 1-10.
- Kolenda, K., Wiśniewski, K., Kujawa, K., Kuśmierk, N., Smolis, A., Kadej, M. 2021. Living in discarded containers: spiders explore a new niche created by littering in urban woodlands. *Biodiversity and Conservation* 30: 1637-1654.
- Lehane, M. 2005. *The Biology of Blood-Sucking in Insects*. Second Edi. Cambridge University Press, New York, NY, Estados Unidos.
- Lehmann, T. 1993. Ectoparasites: direct impact on host fitness. *Parasitology Today* 9: 8-13.
- Lindell, C. 1996. Patterns of nest usurpation: When should species converge on nest niches? *Condor* 98: 464-473.
- López-Rull, I., Macías García, C. 2015. Control of invertebrate occupants of nests. En: Deeming, D.C., Reynolds, S.J. (eds.), *Nests, Eggs, and Incubation*, pp. 82-96. Oxford Scholarship Online (OSO) DOI: 10.1093/acprof:oso/9780198718666.001.0001.
- Loss, S.R., Will, T., Marra, P.P. 2013. The impact of free-ranging domestic cats on wildlife of the United States. *Nature Communications* 4: 1396.
- Lowe, E.C., Wilder, S.M., Hochuli, D.F. 2014. Urbanisation at multiple scales is associated with larger size and higher fecundity of an orb-weaving spider. *PLoS ONE* 9: .
- Mainwaring, M.C., Hartley, I.R., Lambrechts, M.M., Deeming, D.C. 2014. The design and function of birds' nests. *Ecology and Evolution* 4: 3909-3928.
- Manzanares Mena, L., Macías García, C. 2018. Songbird community structure changes with noise in an urban reserve. *Journal of Urban Ecology* 4: 1-8.
- McCabe, R.A. 1965. Nest Construction by House Wrens. *The Condor* 67: 229-234.
- Medlin, E.C., Risch, T.S. 2006. An experimental test of snake skin use to deter nest predation. *The Condor* 108: 963-965.
- Møller, A.P. 1990. Effects of parasitism by a haematophagous mite on reproduction in the barn swallow. *Ecology* 71: 2345-2357.
- Møller, A.P. 1992. Nest boxes and the scientific rigour of experimental studies. *Oikos* 63: 309.
- Møller, A.P., Erritzøe, J. 1996. Parasite virulence and host immune defense: Host immune response is related to nest reuse in birds. *Evolution* 50: 2066-2072.
- Moss, W.W. 1978. The mite Genus *Dermanyssus*: a survey, with description of *Dermanyssus Trochilinis*, N. sp., and a Revised Key to the Species (Acari: Mesostigmata: Dermanyssidae). *Journal of Medical Entomology* 14: 627-640.
- Ogle, D.H., Wheeler, P., Dinno, A. 2021. FSA: Fisheries Stock Analysis. R package version 0.8.32. <https://fishr-core-team.github.io/FSA/>
- Ornelas, J.F. 2010. Nests, eggs, and young of the azure-crowned hummingbird (*Amazilia cyanocephala*). *The Wilson Journal of Ornithology* 122: 592-597.
- Owen, J.P., Mullens, B.A. 2004. Influence of Heat and Vibration on the Movement of the Northern Fowl Mite (Acari: Macronyssidae). *Journal of Medical Entomology* 41: 865-872.
- Penney, D., Ortuño, V.M. 2006. Oldest true orb-weaving spider (Araneae: Araneidae). *Biology Letters* 2: 447-450.
- Petit, C., Hossaert-McKey, M., Perret, P., Blondel, J., Lambrechts, M.M. 2002. Blue tits use selected plants and olfaction to maintain an aromatic environment for nestlings. *Ecology Letters* 5: 585-589.
- Proctor, H.C., Owens, I. 2000. Mites and birds: diversity, parasitism and co-evolution. *Trends in Ecology and Evolution* 15: 358-364.
- R Core Team 2016. R: A language and environment for statistical computing. *R for Statistical Computing* Vienna, Austria.
- Reynolds, S.J., Ibáñez-Álamo, J.D., Sumasgutner, P., Mainwaring, M.C. 2019. Urbanisation and nest building in birds: a review of threats and opportunities. *Journal of Ornithology* 160: 841-860.
- Rothschild, M., Clay, T. 1953. *Fleas, Flukes and Cuckoos: a study of Bird Parasites*. The New Naturalist Series, Collins, London, Reino Unido.
- Rueda-Salazar, A., Cano-Santana, Z. 2009. Biodiversidad del ecosistema del Pedregal de San Ángel. En Lot, A., Cano-Santana, Z. (eds.), *Biodiversidad del Ecosistema del Pedregal de San Ángel*, pp. 171-201. Universidad Nacional Autónoma de México, DF, Mexico.
- Sanchez-Ruiz, J.A., Ramírez, A., Kelly, S.P. 2017. Decreases in the size of riparian orb webs along an urbanization gradient. *Journal of Arachnology* 45: 248-252.
- Sattler, T., Bocard, D., Arlettaz, R., Bontadina, F., Legendre, P., Obrist, M.K., Moretti, M. 2010. Spider, bee, and bird communities in cities are shaped by environmental control and high stochasticity. *Ecology* 9: 3343-3353.
- Schubert, S.C. 2018. Nesting of the Puerto Rican Emerald (*Chlorostilbon maugaeus*) and a record of nestling parasitism by botflies (*Philornis* sp.). *The Journal of Caribbean Ornithology* 31: 77-82.
- Starck, J.M., Ricklefs, R.E. 1998. Patterns of development: The altricial-pre-cocial spectrum. En: Starck, J. M., Ricklefs, R. E. (eds.), *Avian Growth and Development*, pp. 3-31. Oxford University Press, New York, NY, Estados Unidos.
- Suárez-Rodríguez, M., López-Rull, I., Macías García, C., García, C.M.Í. 2013. Incorporation of cigarette butts into nests reduces nest ectoparasite load in urban birds: new ingredients for an old recipe? *Biology Letters* 9: 20120931.
- Szép, T., Møller, A.P. 1999. Cost of parasitism and host immune defence in the sand martin *Riparia riparia*: A role for parent-offspring conflict? *Oecologia* 119: 9-15.
- Tomás, G., Merino, S., Moreno, J., Morales, J. 2007. Consequences of nest reuse for parasite burden and female health and condition in blue tits, *Cyanistes caeruleus*. *Animal Behaviour* 73: 805-814.
- Walter, D.E., Proctor, H.C. 1999. *Mites: ecology, evolution, and behaviour*. Second edi. Springer Dordrecht Heidelberg New York London.
- Wickham, H. 2011. ggplot2. *Wiley Interdisciplinary Reviews: Computational Statistics* 3: 180-185.
- Wimberger, P.H. 1984. The use of green plant material in bird nests to avoid ectoparasites. *The Auk* 101: 615-618.