

Tesis Doctoral

Maduración tardía del plumaje y costo reproductivo en el Jilguero Dorado *Sicalis flaveola*

Palmerio, Andrés Gabriel

2012-07-11

Este documento forma parte de la colección de tesis doctorales y de maestría de la Biblioteca Central Dr. Luis Federico Leloir, disponible en digital.bl.fcen.uba.ar. Su utilización debe ser acompañada por la cita bibliográfica con reconocimiento de la fuente.

This document is part of the doctoral theses collection of the Central Library Dr. Luis Federico Leloir, available in digital.bl.fcen.uba.ar. It should be used accompanied by the corresponding citation acknowledging the source.

Cita tipo APA:

Palmerio, Andrés Gabriel. (2012-07-11). Maduración tardía del plumaje y costo reproductivo en el Jilguero Dorado *Sicalis flaveola*. Facultad de Ciencias Exactas y Naturales. Universidad de Buenos Aires.

Cita tipo Chicago:

Palmerio, Andrés Gabriel. "Maduración tardía del plumaje y costo reproductivo en el Jilguero Dorado *Sicalis flaveola*". Facultad de Ciencias Exactas y Naturales. Universidad de Buenos Aires. 2012-07-11.

EXACTAS UBA

Facultad de Ciencias Exactas y Naturales



UBA

Universidad de Buenos Aires



UNIVERSIDAD DE BUENOS AIRES
Facultad de Ciencias Exactas y Naturales
Departamento de Ecología, Genética y Evolución

**Maduración Tardía del Plumaje y Costo Reproductivo en el
Jilguero Dorado *Sicalis flaveola***

Tesis presentada para optar al título de Doctor de la Universidad de Buenos Aires en el área
Ciencias Biológicas

Lic. Andrés Gabriel Palmerio

Director de Tesis: Dra. Viviana Massoni
Consejero de Estudios: Dr. Juan Carlos Rebores

Lugar de trabajo: Laboratorio de Ecología y Comportamiento Animal

C.A.B.A. Octubre de 2011

Índice

Resumen	3
Abstract	4
Agradecimientos	5
Capítulo 1: Introducción	6
Sitio de estudio	18
Primera Parte	22
Capítulo 2: Estadio de huevos	22
Introducción	22
Materiales y Métodos	25
Análisis estadístico	26
Resultados	28
Discusión	33
Capítulo 3: Estadio de pichones:	37
Introducción	37
Materiales y métodos	40
Análisis estadístico	42
Resultados	43
Discusión	48
Capítulo 4: Estadio Adultos	50
Introducción:	50
Materiales y métodos	54
Análisis estadístico	56
Resultados	60
Morfología	60
Cuidado Parental	61
Supervivencia aparente	66
Discusión	68

Segunda Parte	75
Capítulo 5: Manipulaciones	75
Introducción	75
Materiales y métodos	78
Análisis estadístico	81
Resultados	82
Discusión	89
Capítulo 6: Discusión integral	93
Referencias bibliográficas	101

Resumen

Maduración tardía del plumaje y costo reproductivo en el Jilguero Dorado

Sicalis flaveola.

El estudio de las “historias de vida” comprende el balance entre las demandas energéticas que requieren los organismos para nacer, crecer hasta la madurez, reproducirse y sobrevivir. La mayoría de los estudios sobre la historia de vida y biología reproductiva de las aves se han realizado en el Hemisferio Norte donde habitan menos del 25 % de las especies del planeta. El Jilguero Dorado es un Passeriforme relativamente abundante en Argentina y poco estudiado; son frecuentemente capturados como aves de jaula y los machos de esta especie presentan maduración tardía del plumaje (MTP). Los objetivos de esta Tesis fueron determinar si existen diferencias en los caracteres de historia de vida relativos a los nidos de machos blancos y amarillos y, además, determinar mediante una manipulación, si los adultos disminuyen el esfuerzo reproductivo presente resguardando su supervivencia, o si aumentan el esfuerzo parental a costa de su propia supervivencia en relación a la MTP. El estudio se llevó a cabo en un sistema de cajas nido ubicado en el IIB-InTeCh, Chascomús, Pcia. de Buenos Aires, entre los años 2005 y 2010. Se encontró que las hembras apareadas con machos amarillos resultaron ser significativamente más pesadas que aquellas apareadas con machos blancos así como el peso de sus huevos; la vida media de los machos reproductivos amarillos de Jilguero Dorado fue de 3.2 años y la de los machos reproductivos blancos fue 5 meses menor; las hembras manipuladas apareadas con machos blancos disminuyeron su peso un 10% más que los controles así como fue menor la duración de sus visitas de alimentación a los pichones; los pichones pertenecientes a nidos de hembras manipuladas apareadas con machos blancos presentaron una menor tasa de crecimiento y peso asintótico al abandonar el nido. Estos resultados apoyan la existencia de un apareamiento selectivo y en este caso, las hembras de menor calidad estarían obligadas a reproducirse con los machos blancos. Las respuestas encontradas en las variables analizadas de los machos blancos son idénticas a las de los machos amarillos en todos los aspectos analizados en este trabajo.

Palabras clave: Maduración tardía del plumaje; Jilguero Dorado; Sicalis flaveola; Historias de vida; Manipulación del esfuerzo reproductivo.

Abstract

Delayed plumage maturation and reproductive cost on the Saffron Finch *Sicalis flaveola*.

The study of "life history traits" comprises the balance between the energy required by organisms to born, grow to maturity, reproduce and survive. Most studies of life history traits and reproductive biology of birds have been conducted in the Northern Hemisphere, where less than 25% of the planet's species live. The Saffron Finch *Sicalis flaveola* is a relatively abundant but understudied species in Argentina; they are often captured as birds of cage and males present delayed plumage maturation. The goals of this Thesis were to determine whether the birds associated to nests held by yellow and white males differ at any life history trait and if, when handicapping one of the members of the white or yellow male's pair, the adults reduce the reproductive effort and prioritize their own survival, or increase the parental effort at the expense of their survival, keeping in mind the fact the species shows delayed plumage maturation. The study was conducted in a nest box system located at the IIB-INTECH, Chascomús, Buenos Aires, between 2005 and 2010. We found that females mated with yellow males were significantly heavier than those paired with white males, and so were their eggs; the average life expectancy of reproductive yellow Saffron Finch males was 3.2 years and that of white reproductive males was 5 months shorter; manipulated females paired with white males were significantly lighter than females in the control group, and lost 10 % of their weight; their visits to the nestlings were also significantly shorter, and the nestlings belonging to these females had lower growth rate and asymptotic weight at the time they fledged from the nest. These results point at the existence of assortative mating: low-quality females would be accepted by younger, white males. However, white and yellow males did not differ on their life history traits and responses to the manipulation and were identical in all the aspects analyzed in this Thesis.

Key words: Delayed plumage maturation; Saffron finch; Sicalis flaveola; Life history; Reproductive cost handicap.

Agradecimientos

Capítulo 1: Introducción

El conjunto de reglas y elecciones que realiza un individuo se define como su “historia de vida”. El estudio de las “historias de vida” y su evolución comprende el balance entre las demandas energéticas que requieren los organismos para nacer, crecer hasta la madurez, reproducirse y sobrevivir para realizarlo nuevamente (Bennett y Owens 2002); su estudio también nos acerca a las formas más simples de entender cómo se une y explica la diversidad de las especies y sus complejos ciclos de vida (Stearns 1992).

Los organismos disponen de tiempo, energía y nutrientes limitados a lo largo de su vida. Las modificaciones adaptativas de forma y función sirven a dos propósitos: aumentar los recursos disponibles para los individuos y utilizar estos recursos de la mejor manera posible. Es decir, bajo un marco adaptacionista, se postula que los individuos intentan maximizar simultáneamente la supervivencia y la reproducción en las condiciones de su ambiente particular (Darwin 1859). Bajo este marco teórico, toda modificación implica un compromiso, y un incremento de un parámetro implica un decrecimiento en otro. Efectivamente, si los recursos son limitados, entonces el tiempo, energía, o materia relacionada con una estructura o función no puede ser asignada a otra. Por lo tanto, cada individuo está enfrentado con un problema de asignación (Ricklefs 2001) y una solución práctica sobre la asignación depende de cómo los cambios de estas estructuras o funciones afectan su “fitness” o eficacia biológica.

Las aves son un grupo taxonómico bien estudiado en comparación con otros grupos de vertebrados, especialmente en su ambiente natural (Bennett y Owens 2002). En particular, el estudio de la biología reproductiva e historias de vida de las aves ha permitido

el desarrollo de importantes hipótesis sobre ecología de poblaciones y comunidades, comportamiento, cambio climático, contaminación, biogeografía, etc. (Stearns 1992, Bennett y Owens 2002, Jones 2003, Martin 2004). Asimismo, como son fáciles de observar, desempeñan una importante función ecológica en distintos ambientes y responden a cambios en el hábitat a gran escala (Whitman y col. 1998), se ha sugerido que las aves son buenos bioindicadores ya que sus parámetros de historia de vida pueden ser utilizados como índices de atributos difíciles o extensos de medir para otras especies (Landres y col. 1988, Hilty y Merenlender 2000).

Con escasas excepciones (Martin y col. 2000, Peach y col, 2001, Blake y Loiselle 2008, Jetz y col. 2008), la gran mayoría de los estudios sobre las historias de vida y biología reproductiva de las aves se han realizado en el Hemisferio Norte donde habitan menos del 25 % de las especies del planeta (Martin 2004). Los estudios realizados en especies del trópico y el Hemisferio Sur han encontrado que muchos parámetros de historia de vida, entre ellos el tamaño de la puesta y los huevos, el comportamiento de cuidado parental, las tasas de desarrollo de los pichones, la edad de la primera reproducción y la supervivencia de los adultos difieren de los encontrados en el Hemisferio Norte (Geffen y Yom-Tov 2000, Martin y col. 2000, Russell y col. 2004, Martin 2008).

El estudio de historias de vida se compone de un conjunto mucho más amplio de características que simplemente el tamaño de la puesta (el carácter más comúnmente estudiado, Martin 2002, 2004) y estas múltiples características tienden a covariar a lo largo de un continuo que representa un gradiente de desarrollo lento a rápido. Las especies de lento desarrollo son especies de larga vida y con bajas tasas de reproducción, mientras que

las de rápido desarrollo tienen una vida corta y una alta tasa de reproducción (Promislow y Harvey 1990, Martin 1995, 2002, 2004).

La variación de las historias de vida podría ser un reflejo de efectos alométricos de la masa de las especies, por ejemplo al aumentar el tamaño aumenta la longevidad y disminuye la cantidad de descendientes (Sæther 1987, 1989). Sin embargo, especies con una masa similar pueden mostrar grandes diferencias en el continuo que existe entre las características de una especie de vida lenta o rápida. La fuerte correlación de las características del ciclo de vida hace que sea difícil evaluar el valor adaptativo de un único elemento de las historias de vida y las especies que se desvían de los patrones comunes podrían ayudar a identificar estas estrategias específicas seleccionadas (Martin 2004).

En su revisión, Martin (2004) señala que describiendo la historia de vida y biología reproductiva de especies de aves del Hemisferio Sur se puede aspirar, a largo plazo, a integrar esta información con los patrones descritos para el Hemisferio Norte. Efectivamente, en el pasado reciente se han descuidado otros factores que caracterizan la historia de vida tales como la masa de los huevos, la duración de la incubación, la edad de la primera reproducción y la frecuencia de reproducción, la supervivencia de los adultos, tasa de crecimiento de los pichones y el tipo y cantidad de inversión parental. En particular, la tasa de desarrollo de los pichones es uno de los parámetros que puede contribuir a la comprensión de los costos reproductivos para los adultos (Starck y Ricklefs 1998).

Otro de los factores que contribuyen a la evolución de las historias de vida y a las decisiones que toman los individuos está relacionado con la ornamentación del plumaje, ya que éste a menudo refleja su condición física y puede señalar aspectos individuales de la calidad de los individuos tales como su salud, manifestada, por ejemplo, en la carga

parasitaria (Hamilton y Zuk 1982, Møller y col. 1999, Doucet y Montgomerie 2003), su condición social (Senar 2006), y/o el estado nutricional durante la muda (Hill y Montgomerie 1994). Tres formas principales de coloración del plumaje se han descrito en las aves: la coloración estructural, la basada en carotenoides, y la basada en la melanina. La coloración estructural (colores azul, violeta, e iridiscentes) se produce por la interacción física de la luz con las bárbulas de las plumas (Prum 1999). Algunos estudios han relacionado la variación en los colores estructurales a la condición de los machos y la preferencia de las hembras (Keyser y Hill 1999, Doucet 2002, Siefferman y Hill 2003). Sin embargo, la comprensión de la medida en que el color estructural es sexualmente seleccionado está limitada por la falta de información sobre los factores ambientales y fisiológicos que afectan su expresión (revisado en McGraw y col. 2002).

Los factores que afectan la expresión del plumaje basado en pigmentos carotenoides (colores rojo, naranja y amarillo), en cambio, han sido estudiados más extensamente. Los animales carecen de la enzima necesaria para sintetizar carotenoides a partir de las moléculas de sus precursores, por lo que deben ser ingeridos en la dieta. En las aves, los pigmentos carotenoides se depositan en la microestructura de plumas durante el desarrollo de éstas (Hill 1999, Hill y col. 2002, McGraw y col. 2005, McGraw 2006). Debido a que la expresión de la ornamentación a base de carotenos es dependiente de la dieta, ésta ha sido frecuentemente utilizada como un indicador de la calidad individual (Hill 1999). Los carotenoides están involucrados en varias vías fisiológicas, incluyendo la regulación del sistema inmune y la desintoxicación (revisado en Møller y col. 2000). Aquellos machos, usualmente más ornamentados que las hembras en las aves, que poseen plumaje de origen carotenoide más elaborado presentan en general una mejor salud, con fuerte respuesta

inmune a nuevos antígenos y parásitos (Saks y col. 2003, Hill y Farmer 2005). Si la habilidad de obtener carotenoides en abundancia y de disponerlos en las plumas es heredable, al aparearse con machos más coloridos (saludables) las hembras obtendrían una mejor calidad de genes para su descendencia, por ejemplo en lo que respecta a la resistencia a las enfermedades; también estarían asegurándose una pareja con menor probabilidad de sucumbir a una enfermedad durante el período de reproducción (Hill y Farmer 2005).

En muchas aves el éxito reproductivo varía con la edad, y es menor en los individuos más jóvenes, aumentando a medida que éstos crecen (Sæther 1990, Forslund y Pärt 1995). Los machos de mayor edad, generalmente más brillantes (Komdeur y col. 2005, Bitton y col. 2008), tienen acceso a los territorios y parejas de mayor calidad (Pärt 2001, Komdeur y col. 2005, Nagy y Holmes 2005) o, siendo monógamos sociales, poseen mayor cantidad de descendencia al copular y fertilizar hembras por fuera de la pareja (Morton y col. 1990, Greene y col. 2000, Schmoll y col. 2007). En varias especies de paseriformes, efectivamente, las hembras prefieren a machos con parches de coloración carotenoide más grandes (Johnson y col. 1993, Sundberg 1995, Senar y col. 2005) y machos con coloración más intensa también tienen mayor acceso a cópulas por fuera de la pareja (Sundberg y Dixon 1996). Las hembras apareadas con machos más atractivos suelen iniciar antes la reproducción en la temporada, poner más huevos (Balzer y Williams 1998, Johnsen y col. 1998, Rintamaki y col. 1998), o poner huevos de mayor tamaño o calidad (Gil y col. 1999, Cunningham y Russell 2000), lo que podría resultar en una descendencia más competitiva y en mejores condiciones físicas (Cunningham y Russell 2000, McGraw y col. 2001, Velando y col. 2006).

En algunas especies de aves, la maduración del plumaje no está asociada a la maduración sexual de los individuos. Este fenómeno, relativamente común en aves, es conocido como Maduración Tardía del Plumaje, y la mayoría de la literatura se ha centrado en la hipótesis de la adaptación de verano (Rohwer y Butcher 1988) que se basa en principalmente en que los machos, en el primer año, son competidores inferiores a los machos mayores y, además, la maduración tardía del plumaje permite un aumento en el éxito reproductivo de las aves durante su primer año de vida. Rohwer y Butcher (1988) también señalaron que la maduración tardía del plumaje podría aumentar la supervivencia durante el invierno, por ejemplo, al reducir la agresión de individuos de plumaje maduro en las zonas de alimentación o al reducir la depredación. También señalaron que, en todos los passeriformes de América del Norte con MTP, la falta de la muda en la primavera se traduce en que el plumaje que tienen durante el invierno se mantiene hasta después de la temporada de reproducción. La "hipótesis de la adaptación al invierno" es concordante con la presencia del plumaje inmaduro durante la primera temporada de reproducción, aún si ese plumaje sub-adulto es desfavorable para sus portadores durante la temporada reproductiva. Esto podría explicar los resultados encontrados por Stutchbury (1991), donde la maduración tardía del plumaje resulta ser desfavorable para los sub-adultos de Golondrina Purpúrea *Progne subis*, durante su reproducción. También es posible que la MTP ocurra por razones no adaptativas (Stutchbury 1991, Landmann y Kollinsky 1995), por lo que la hipótesis de la adaptación al invierno no debe ser invocada sin espíritu crítico en ausencia de evidencias a favor de la hipótesis de adaptación al verano.

El retraso en la adquisición del plumaje nupcial definitivo hasta después de la primera potencial temporada reproductiva de un individuo (Rohwer y col. 1980, Hill 1996)

se asocia con la edad, pero también con la condición física y/o el contexto social (Galeotti y col. 2003, Karubian 2008). El plumaje diferente, que suele caracterizar a los individuos (machos en general) con MTP, puede indicar el rango social en especies donde los machos tienen territorios simples (Lyon y Montgomerie 1986), lo que puede advertir su condición de machos jóvenes y su reducida capacidad competitiva para obtener hembras (Senar 2006), y conducir a menores agresiones por parte de los machos de coloración adulta (Hill 1989, Muehler y col. 1997, Karubian y col. 2008), ya que las hembras suelen preferir machos de colores brillantes (Sæthre y col. 1995, Green y col. 2000). De hecho, para las hembras hay ventajas evidentes en evaluar de la edad de un macho, dado que los individuos mayores a menudo tienen más experiencia en el cuidado parental y presumiblemente también buenos genes, ya que han probado ser capaces de sobrevivir hasta determinada edad (Forslund y Pärt 1995, Kokko y Lindström 1996).

La Maduración Tardía del Plumaje es un proceso que ha evolucionado de forma independiente en más de 33 familias de aves (revisado por Karubian y col. 2008). En las aves paseriformes de América del Norte, los individuos jóvenes de 35 especies (30% del total) no presentan la ornamentación completa de su plumaje hasta después de su primera, segunda y hasta tercera temporada reproductiva, a pesar de que son sexualmente maduros y pueden potencialmente reproducirse (Ficken y Ficken 1967, Rohwer y col. 1980, Payne 1982, Flood 1984, Rohwer y Butcher 1988, Hill 1996, Muehler y col. 1997, Powlesland 2002), lo cual facilita la identificación de las aves más jóvenes en el campo. Generalmente, la maduración tardía del plumaje se restringe a los machos, con solo pocas excepciones notables: en las hembras de la Golondrina Bicolor, *Tachycineta bicolor* (Hussell 1983), y

del Chipe Encapuchado, *Wilsonia citrina*, (Lynch y col. 1985), y en ambos sexos del Ampelis Americano, *Bombycilla cedrorum*, (Mountjoy y Robertson 1988).

Aunque algunos machos de plumaje inmaduro logran reproducirse (Procter-Gray y Holmes 1981, Hill 1988, Powlesland 2002), generalmente son incapaces de obtener territorios de buena calidad u obtener pareja (Greene y col. 1996, Pärt 2001, Valle y col. 2006), tienen menores capacidades para monopolizar recursos (Arcese y Smith 1985), y están socialmente subordinados a los machos de plumaje maduro (Rohwer y col. 1980, Sundberg 1995, Greene y col. 2000), salvo algunos casos donde se ha reportado una relación negativa entre la coloración llamativa del plumaje y la dominancia (Belthoff y Gowaty 1996, McGraw y Hill 2002). En los casos en que machos de plumaje inmaduro se reproducen con éxito, sus parejas inician la puesta de huevos más tarde en la temporada reproductiva, tienen nidadas más pequeñas, o la cantidad de los pichones que logran independizar es menor (Hakkarainen y col. 1993, Karubian 2002, Komdeur y col. 2005).

El conocimiento sobre la biología reproductiva de las aves ha progresado, en parte, por el aporte realizado por los estudios centrados en especies que nidifican en cavidades secundarias porque estas especies se avienen a la utilización de cajas nido para su reproducción (Robertson y col. 1992, Nilsson y Svensson 1993, Pettifor y col. 2001). Algunas de las especies que utilizan cajas nido como sitios de nidificación poseen las características típicas de un organismo modelo: un desarrollo relativamente rápido y corto tiempo intergeneracional, tamaño de adultos pequeño, alta disponibilidad y maniobrabilidad, fácil captura y recaptura de los individuos (Bolker 1995). Los datos que pueden obtenerse son muchos, variados y comparables con otros estudios justamente por la posibilidad de replicar la estructura de la cavidad donde se asientan los nidos.

En especies con cuidado biparental, a menudo se producen conflictos entre las parejas sobre el nivel de inversión que cada uno proporciona a su descendencia. Los conflictos ocurren porque cada padre tiene recursos limitados y busca maximizar su propia reproducción futura forzando al compañero a invertir más en el intento reproductivo actual (Lessells 1991, Parker y col. 2002). Esto puede generar un conflicto entre los sexos acerca de la división del trabajo (Trivers 1972). La mejor manera de explorar la relación entre el esfuerzo reproductivo actual y el costo impuesto sobre la reproducción futura es a través de manipulaciones experimentales del esfuerzo reproductivo (Reznick 1985, Partridge y Harvey 1988) y experimentos de discapacidad, que permiten comprender mejor las decisiones sobre su reproducción que toman los individuos manipulados y no manipulados (Slagsvold y Lifjeld 1988, 1990, Lifjeld y Slagsvold 1990, Whittingham y col. 1994, Moreno y col. 1995, Sanz y col. 2000).

El Jilguero Dorado, *Sicalis flaveola* es una especie Passeriforme de la Familia Emberizidae relativamente abundante en Argentina (Narosky y Yzurieta 1987) y muy poco estudiada (pero ver Palmerio y Massoni 2009, Palmerio y Massoni 2011). En América del Sur se lo encuentra en Paraguay, Uruguay, centro y este de Bolivia y Brasil, Venezuela, Perú, Guyana y Argentina. En nuestro país, *Sicalis flaveola pelzeni* se distribuye desde el norte hasta Buenos Aires, La Pampa y Mendoza. Son frecuentemente capturados como ave de jaula y en la Provincia de Buenos Aires ha disminuido su abundancia (Narosky y Di Giácomo 1993). Es un ave granívora y necesita de una cavidad secundaria (*i.e.*, un hueco no excavado por ella) para nidificar. El reducido conocimiento sobre la biología de esta especie proviene de un estudio de comunidades de aves realizado por Mason (1985) quien realizó visitas de frecuencia irregular en 36 nidos encontrados en distintas fases del ciclo de

nidificación y en dos localidades de la Provincia de Buenos Aires, de lo reportado por De la Peña (1995), quien observó el contenido de 11 nidos en la Provincia de Santa Fe, y de observaciones realizadas en cautiverio por Harrison (1973), Marçondes Machado (2002) y De la Peña (2005). Esta especie utiliza con frecuencia los nidos de Hornero Común, *Furnarius rufus*, huecos de árboles y también acepta cajas nido para reproducirse (Mason 1985, Palmerio y Massoni 2009). Es un ave sexualmente dimórfica en coloración; el macho adulto es amarillo oro, con el dorso negruzco rayado de oliva y la frente anaranjada durante la temporada reproductiva (machos amarillos, de aquí en adelante), mientras que la hembra es pálida, de vientre blancuzco y dorso marrón estriado. Los machos de Jilguero Dorado presentan Maduración Tardía del Plumaje, y durante su primer año de vida poseen una coloración tan similar a la de las hembras que los hace indistinguibles de ellas en este aspecto (machos blancos, de aquí en adelante). Los machos de 1 año de vida, a pesar de su coloración inmadura, son sexualmente maduros, cantan y logran reproducirse exitosamente en su primera temporada reproductiva (Palmerio y Massoni 2009, esta Tesis), luego de la cual mudan su plumaje y adquieren el característico plumaje amarillo de los machos adultos.

La coloración amarilla de los machos es a base de pigmentos carotenoides (luteína, Tabla 5.1 de McGraw 2006), constituye un indicador de la edad y supervivencia hasta el segundo año de vida, y podría indicar, además, la habilidad de forrajeo y de otorgar cuidado parental como se ha demostrado en otras especies (Heise y Moore 2003, Gomes y col. 2009, Limmer y Becker 2009), así como la condición física de sus portadores. Como los machos blancos no exhiben aún este carácter, se podrían esperar distintos parámetros de

historia de vida en los machos amarillos y blancos, en las hembras apareadas a ellos y en los huevos y pichones de los nidos de ambos tipos de machos.

Los objetivos de esta Tesis fueron:

Objetivo General: Caracterizar los parámetros de historia de vida del Jilguero Dorado, para determinar si se trata de una especie de vida lenta, como se espera según su distribución en el Hemisferio Sur, prestando atención a su Maduración Tardía del Plumaje.

Hipótesis General: los parámetros reproductivos, de cuidado parental, y de supervivencia del Jilguero Dorado, se ajustarán a lo esperado para una especie de vida lenta, habitante del Hemisferio Sur.

Predicción: El Jilguero Dorado realizará un bajo esfuerzo reproductivo presente y tendrá una vida relativamente larga en comparación con especies semejantes del Hemisferio Norte.

Dentro de este objetivo general, existen los siguientes objetivos particulares:

- 1) Determinar si existen diferencias en los caracteres de historia de vida relativos a los nidos de machos blancos y amarillos (fecha inicio de puestas, tamaño y número de los huevos, crecimiento de los pichones), y en los propios machos y sus respectivas parejas (morfometría, cuidado parental, supervivencia). De acuerdo a los resultados obtenidos al estudiar otras especies con Maduración Tardía del Plumaje, se plantea la siguiente hipótesis

Hipótesis 1: Los parámetros de historia de vida de los machos amarillos y sus parejas serán diferentes que los de los machos blancos y sus parejas.

Predicción 1: los nidos de los machos blancos iniciarán la puesta más tarde, tendrán menor tamaño de huevos y de puesta, menor éxito de incubación y eclosión, menores tasas de crecimiento y éxito de nidificación. Los machos blancos y sus hembras serán de menor tamaño y/o condición física que los amarillos y sus hembras, realizarán menor esfuerzo parental y tendrán menor supervivencia que los machos amarillos y sus respectivas parejas.

- 2) Determinar, al aumentar el esfuerzo reproductivo actual de machos blancos, amarillos o de sus respectivas parejas, si los adultos disminuyen el esfuerzo reproductivo presente resguardando su supervivencia y esfuerzo reproductivo residual, más probable en una especie de vida lenta, o si aumentan el esfuerzo parental a costa de su propia supervivencia, más probable en una especie de vida rápida. Esta manipulación, hasta donde sabemos, no se ha realizado en una especie con Maduración Tardía del Plumaje pero, en función del pobre desempeño de machos jóvenes de plumaje inmaduro observado en otras especies, y de la hipótesis de variación latitudinal de historias de vida, se plantea la siguiente hipótesis

Hipótesis 2: la respuesta de machos blancos y sus parejas a la manipulación será diferente de la respuesta de machos amarillos y sus parejas a la misma manipulación.

Predicción 2: Ante un aumento del costo reproductivo presente, los machos blancos y sus parejas no aumentarán su esfuerzo reproductivo, sino que preservarán su condición física y la posibilidad de reproducción futura, transfiriendo los costos a los pichones. Los machos amarillos y sus parejas tampoco aumentarán su esfuerzo reproductivo y priorizarán su supervivencia. Sin embargo, no se espera que los machos amarillos y sus parejas abandonen todo esfuerzo parental ya que, al tener mayor edad, podrían contar con menor cantidad de eventos futuros de reproducción e incluso llegar a aumentar su esfuerzo reproductivo.

Sitio de estudio

Este estudio se llevó a cabo en un campo de 930 ha que rodea el IIB-InTeCh ubicado a 6 km de la ciudad de Chascomús, Pcia. de Buenos Aires, Argentina (35° 34' S, 58° 01' O, Figura 1.1). El campo se utiliza principalmente para la agricultura y ganadería extensivas y pertenece a la pampa deprimida, la zona posee una altura promedio de 4 m.s.n.m. y precipitaciones de 1100 mm anuales (Soriano 1991). El sitio de estudio está dividido en potreros separados por alambrados cuyos bordes se hallan ocasionalmente vegetados por Tala *Celtis tala* y Espinillo *Acacia bonariensis*. Los alrededores del Instituto y la estancia se encuentran parquizados y limitan con un bosque mixto compuesto principalmente por Eucaliptos *Eucalyptus sp.*, Pinos *Pinus sp.*, Acacias Negras *Gleditsia triacanthos*, Álamos Plateados *Populus alba* y Talas.



Figura 1.1: Distribución de las cajas nidos en el campo perteneciente al Instituto de Investigaciones Biológicas IIB-InTeCh

En la temporada reproductiva 2004-2005 se colocaron 96 cajas nido, y el número de cajas fue aumentado a 117 en la temporada 2005-2006, y a 123 en las temporadas 2006-2007, 2007-2008, 2008-2009 y 2009-2010. Las cajas nido están colocadas a 1.3 - 1.7 m de altura sobre soportes de metal adosados a los postes de alambrado y separadas entre sí aproximadamente 30 m. Estas cajas miden 25 x 17 x 13 cm de alto, ancho y largo, respectivamente, poseen una puerta lateral que permite seguir la evolución de los nidos y un orificio de entrada de 4 cm de diámetro con una puerta trampa que puede ser accionada a distancia (Figura 1.2). Esta trampa permite atrapar, y medir y anillar, a los adultos reproductivos cuando ingresan a las cajas.



Figura 1.2: Caja nido utilizada por los Jilgueros Dorados para construir sus nidos

En esta Tesis se presentarán los resultados obtenidos en 5 años de estudio sobre los caracteres de historia de vida del Jilguero Dorado *Sicalis flaveola pelzeni* que permitirán caracterizar de qué tipo de especie se trata. Asimismo, se mostrará la respuesta de los individuos a la manipulación de su esfuerzo reproductivo presente y su relación con la Maduración Tardía del Plumaje (edad) de los machos y las hembras a éstos asociadas.

La tesis está dividida en dos partes, la primera parte reporta los caracteres de historia de vida de la especie separados en 3 capítulos que analizan, en el estadio de huevos su número, tamaño, y el tiempo de incubación que dedican las hembras (Capítulo 2), el estadio de pichones, donde se analizan las variaciones en el crecimiento y desarrollo de éstos en relación al ambiente térmico del nido (Capítulo 3) y, por último, se analiza a los padres en su morfometría, cuidado parental que realizan y supervivencia aparente (Capítulo

4) teniendo en cuenta que los machos de Jilguero Dorado presentan Maduración Tardía del Plumaje.

La segunda parte, mediante la manipulación del esfuerzo reproductivo de los adultos, ahonda en los parámetros caracterizados en la primer parte y busca determinar si los individuos manipulados priorizan la inversión reproductiva actual o la futura, y la relación de esta respuesta con la edad de los machos y su coloración. Se analizan las respuestas de machos amarillos y blancos, y de sus respectivas hembras, a la manipulación de cada sexo de la pareja; los resultados son comparados con nidos control en los que no existió manipulación alguna. Se analiza también el crecimiento de los pichones, las variaciones del peso y condición física de los adultos manipulados y sus parejas, la variación del cuidado parental de adultos manipulados y sus parejas, y las tasas de retorno de los individuos manipulados y control al año siguiente de la manipulación (Capítulo 5). En el último capítulo de la Tesis (Capítulo 6) se integra la información presentada en las partes uno y dos y se evalúan las características de la especie.

Primera Parte

Capítulo 2: Estadio de huevos

Introducción

El compromiso entre el tamaño y el número de descendientes es uno de los conceptos más discutidos en la teoría de historias de vida (Stearns 1992). Dada una cantidad fija de energía disponible para enfrentar la reproducción actual, un individuo podría producir muchos hijos pequeños o pocos hijos y de gran tamaño. Hipotéticamente, el compromiso entre estos dos rasgos se hace visible si existen límites energéticos que impiden a un individuo tener un tamaño de puesta grande y además poner huevos grandes. El almacenamiento de la energía representa un componente importante de la variación de las historias de vida. Uno de los aspectos de almacenamiento de energía que ha generado un interés particular es el uso de la energía almacenada para la reproducción. A nivel inter-específico, una correlación negativa entre el tamaño de la puesta y la masa de los huevos se ha observado con frecuencia en las aves (Blackburn 1991, Christians 2000, pero ver Rohwer y Eisenhauer 1989). En las aves, el esfuerzo reproductivo consta de varias fases distintas. La producción de los huevos, que es el primer proceso de alta demanda energética, es seguida del periodo de incubación y del cuidado parental después de la eclosión. Por lo tanto, es razonable suponer que al momento de finalizar la puesta, algunas reservas adicionales deben estar disponibles para los eventos posteriores de la reproducción, ya sea en forma de depósitos de grasa (en este caso se denomina a estas aves “capital breeders” o reproductores de energía acumulada) o de una abundancia suficiente de alimentos disponible (en este caso se los denomina “income breeders”, o reproductores de energía incorporada en el momento, Houston y col. 2007).

A nivel intraespecífico, la gran variabilidad dentro de una población en la disponibilidad de energía, se considera un factor importante que enmascara el compromiso existente entre la cantidad y el tamaño de los huevos (van Noordwijk y de Jong, 1986). En consecuencia, ese compromiso puede no manifestarse en forma de una correlación fenotípica si existen variaciones entre los individuos en la evaluación de la energía disponible para afrontar el periodo de cría. Los individuos, entonces, pueden diferir en la cantidad de energía adquirida que invierten en la formación de la puesta y no sólo en su valor absoluto sino también en su valor relativo a la energía adquirida. Sin embargo, si el compromiso entre las distintas fases de la reproducción es tal, la inversión en la formación de muchos huevos de gran tamaño traerá aparejada una menor cantidad de energía disponible para las fases posteriores de la cría. Esta situación podría llevar a un insuficiente esfuerzo de incubación y/o suministro escaso de alimento a los jóvenes durante el intento de reproducción actual, con efectos adversos sobre la supervivencia de las crías (Heaney y Monaghan, 1996), o bien a la reducción del potencial reproductivo futuro de las hembras, por ejemplo, causada por la pérdida de masa corporal que fuera invertida en los huevos (Hanssen y col. 2005).

El tamaño y el número de crías producidas durante cada intento de reproducción representan un compromiso en la inversión reproductiva ajustado por la selección natural para optimizar la eficacia biológica o fitness (Clutton-Brock 1991, Roff 1992). Aunque el aumento del tamaño potencialmente beneficia a cada pichón, la energía adicional asignada a pichones de mayor tamaño necesariamente reduce el número de crías en el que los padres pueden invertir (Daan y Tinbergen 1997). También se ha encontrado que en algunos casos las dimensiones del huevo pueden tener importancia para la supervivencia de las crías y su

posterior desarrollo (Schifferli 1973, Magrath 1992, Smith y col. 1995, Smith y Bruun 1998, Styrsky y col. 1999, Whittingham y col. 2007) o puede tener algún tipo de efecto durante los primeros días de vida de los pichones (Wardrop y Ydenberg 2003). Por lo tanto, el conocimiento de la herencia genética de las dimensiones del huevo es importante para comprender y describir los efectos de las presiones del medio ambiente (Banbura y Zielinski 1990, Falconer y Mackay 1995, Ojanen y col. 1981). Una alta repetibilidad dentro, y entre distintas puestas de la misma hembra, o dentro de una población, indica un importante componente hereditario del fenotipo (Boag y van Noordwijk 1987). En cambio, las variaciones en las dimensiones del huevo dentro de una puesta han sido explicadas por el orden de puesta (Nilsson y Svensson 1993, Aparicio 1999), por la heredabilidad del carácter (Ojanen y col. 1979), por parámetros fisiológicos y ambientales (Ojanen y col. 1981, Nager y Zandt 1994, Zduniak y Antczak 2003), por las eclosiones asincrónicas o la reducción de nidada (Clark y Wilson 1981, Viñuela 1997), o por una mayor disponibilidad de alimentos (Takagi 2003).

Finalmente, la evaluación de la energía disponible para la reproducción puede estar sesgada por la condición física o el estatus social de la pareja conseguida (Petrie y Williams 1993, Sheldon 2000), por lo que algunas hembras pueden variar el esfuerzo que realizan en su descendencia (tamaño de puesta, tamaño de los huevos) en función de la condición de su pareja (Burley 1983, 1988, Gil y col. 1999, Griffith y col. 1999, García-Navas y col. 2009).

Como los machos de Jilguero Dorado presentan Maduración Tardía del Plumaje y los machos blancos poseen una coloración similar a la de las hembras, si éstas valoran de manera diferente a los machos en función de su edad, o alguna característica visible en el plumaje de los machos amarillos, podrían realizar una inversión diferencial en el tamaño de

su puesta o de los huevos (Burley 1983, Sheldon 2000, Hargitai 2008). Es importante notar que, si la coloración a base de carotenos presente en el Jilguero Dorado es indicadora de la calidad de esos machos amarillos, los machos blancos no pueden aún mostrar esa señal, aunque sí indicarían su edad. Las hembras seguramente advierten la juventud y posible inexperiencia de esos machos y podrían medir su energía para reproducciones futuras con machos que han probado sobrevivir más de un año y están en condiciones de expresar, potencialmente, su calidad a través de su plumaje.

El objetivo de este capítulo fue caracterizar los parámetros de historias de vida relacionados al inicio de la reproducción y determinar si existe alguna variación de estos parámetros con la Maduración Tardía del Plumaje de los machos.

Hipótesis: Las hembras que se aparean con machos amarillos pondrán huevos de distinto tamaño que las hembras que se aparean con machos blancos.

Predicción: el tamaño promedio de los huevos de hembras apareadas con machos blancos será menor al tamaño promedio de los huevos de las hembras apareadas con machos amarillos.

Materiales y Métodos

En las temporadas reproductivas 2004-2005 a 2009-2010 se realizaron visitas diarias a las cajas durante la construcción de los nidos y la puesta de huevos para determinar la fecha de inicio de la puesta y la secuencia de huevos de ésta. Los huevos fueron numerados en su polo menor con marcador indeleble, medidos en largo y ancho con calibre digital (± 0.01 mm) y pesados con balanza digital (± 0.01 g) el día en que fueron puestos.

Durante el período de incubación de huevos se realizaron visitas día por medio y se registraron eventos de interferencia de otras especies (picaduras de huevos o usurpación de nidos) y abandono o depredación de los nidos. Al acercarse la fecha de eclosión los nidos se visitaron diariamente y se determinó el día de nacimiento de los pichones, el intervalo de incubación (período transcurrido desde que los huevos no fueron encontrados fríos, hasta el nacimiento de la mayoría de los pichones) y si existió sincronización en el nacimiento. Se consideraron sincrónicos aquellos nidos en los que todos los pichones eclosionaron dentro de las 24 hs.

La extensión de la temporada reproductiva se definió como el tiempo transcurrido desde la puesta del primer huevo hasta el inicio de la última puesta. El tamaño de la puesta se calculó para todos aquellos nidos que completaron su puesta sin sufrir interferencias y se la consideró finalizada cuando no se encontraron nuevos huevos durante 2 días consecutivos.

Análisis estadístico

Se analizó la fecha de inicio de los eventos reproductivos, la cantidad y el tamaño de las puestas, y la duración del periodo de incubación de los huevos de las hembras apareadas con machos amarillos y blancos con un Modelo Linear Generalizado Mixto, para lo que se utilizó el paquete estadístico de distribución libre R-project 2.11.1. Se utilizó la maduración del plumaje de los machos como factor fijo en todos los casos y dado que las mismas hembras realizaron varias puestas por temporada y se reprodujeron en temporadas sucesivas, se incluyó la identidad de la hembra, el número de puesta (1°, 2° y/o 3° de la temporada) anidado dentro de la identidad de la hembra, el año, y la fecha de puesta

estandarizada por año (fecha de puesta – fecha de puesta promedio/desvío estándar) como factores aleatorios del análisis. Para analizar la fecha de la primera puesta de cada hembra y la cantidad de puestas de las hembras apareadas con machos de plumaje amarillo y blanco, se usó la identidad de la hembra y el año como factores aleatorios del modelo. Para el análisis de la fecha de puesta estandarizada de la primera puesta, la cantidad y el tamaño de las puestas y el periodo de incubación, se aproximó el error de las variables a una distribución Poisson y se utilizó una función conectora logarítmica.

Como los huevos dentro de una puesta y las sucesivas puestas de una hembra no son independientes, para el análisis de la masa de los huevos se incluyó a la identidad de la hembra y a la puesta anidada dentro de la identidad de la hembra como efectos aleatorios dentro del modelo. Se incorporó el orden de puesta como una variable de medidas repetidas, y se utilizó el año, la fecha de puesta estandarizada, el plumaje del macho (amarillo/blanco), la condición de la hembra definida como los residuos de la regresión significativa del peso corporal sobre el largo de tarso como efectos fijos del modelo. Para este análisis se utilizaron todas las puestas con 4 huevos de hembras conocidas ($n=110$), dado que es el tamaño de puesta más frecuente. También se calculó la repetibilidad del tamaño de huevo de las nidadas para las primeras puestas de hembras que se reprodujeron en años sucesivos, y para puestas sucesivas dentro de una misma temporada reproductiva (Lessells y Boags 1987).

Para todos los modelos mixtos se usó el estadístico de Wald con una distribución F para determinar la significancia de los efectos fijos ($p < 0.05$) y se calculó la potencia asociada con cada resultado no significativo de acuerdo a lo propuesto por Seavy y colaboradores (2005). Los resultados se reportan como medias \pm error estándar.

Resultados

Se siguieron 395 intentos de nidificación; de éstos 165 fueron no exitosos y se pudo identificar la causa de fracaso en el 21 % de los casos. La mayoría de estas fallas identificadas ocurrieron durante el estadio de huevos (82%) y fueron causadas por interferencia intra e inter específica por sitios de nidificación, principalmente con el Tordo Músico *Agelaioides badius* (n = 26), la Ratona Común *Troglodytes musculus* (n = 23), y con la Golondrina Ceja Blanca *Tachycineta leucorrhoa* (n = 15), en 27 casos el nido fue abandonado por la pareja sin motivo aparente. También se detectaron pérdidas de nido por interferencia con una pareja de Espinero Pecho Manchado *Phacellodomus striaticollis* (n = 2), y en un caso por la utilización de la caja nido como percha por una pareja Lechuza de las Vizcacheras *Athene cunicularia*. Se detectaron 4 eventos donde la incubación se extendió hasta 6 días más que el promedio y los huevos nunca eclosionaron. Malas condiciones ambientales provocaron el abandono de nidos durante la puesta e incubación de los huevos (n = 6).

De los 395 nidos monitoreados, el 35 % (n = 138) fracasó durante la puesta e incubación, antes de poder determinar el color del macho asociado al nido debido a que es menor la presencia de los machos en los nidos en estos dos periodos iniciales de la reproducción, pero sí se lograron monitorear 80 nidos de machos blancos y 177 de machos amarillos. El porcentaje de nidos ocupados del total disponible de cajas-nido en la colonia de Chascomús fue 26%, 50%, 55%, 42%, 29% y 42% durante las temporadas reproductivas 2004-2005 a 2009-2010, respectivamente. Durante este periodo se detectaron 11 nidos en cavidades naturales, seis de ellos pertenecían a machos blancos y cinco a machos amarillos,

aunque la mayoría (70%) de ellos no llegaron a término debido al abandono del nido por causas no determinadas durante el estadio de huevos. Ambos sexos contribuyeron con la construcción del nido en el centro de la caja nido con una mata de pasto seco; el interior de la copa fue tejido con cerdas de caballo y finos pastos, flores de cardo, etc. (Palmerio y Massoni, inédito). La temporada reproductiva duró aproximadamente 5 meses y el primer intento de nidificación en las temporadas se detectó un 6 de octubre y el último un 19 de marzo (Figura 2.1).

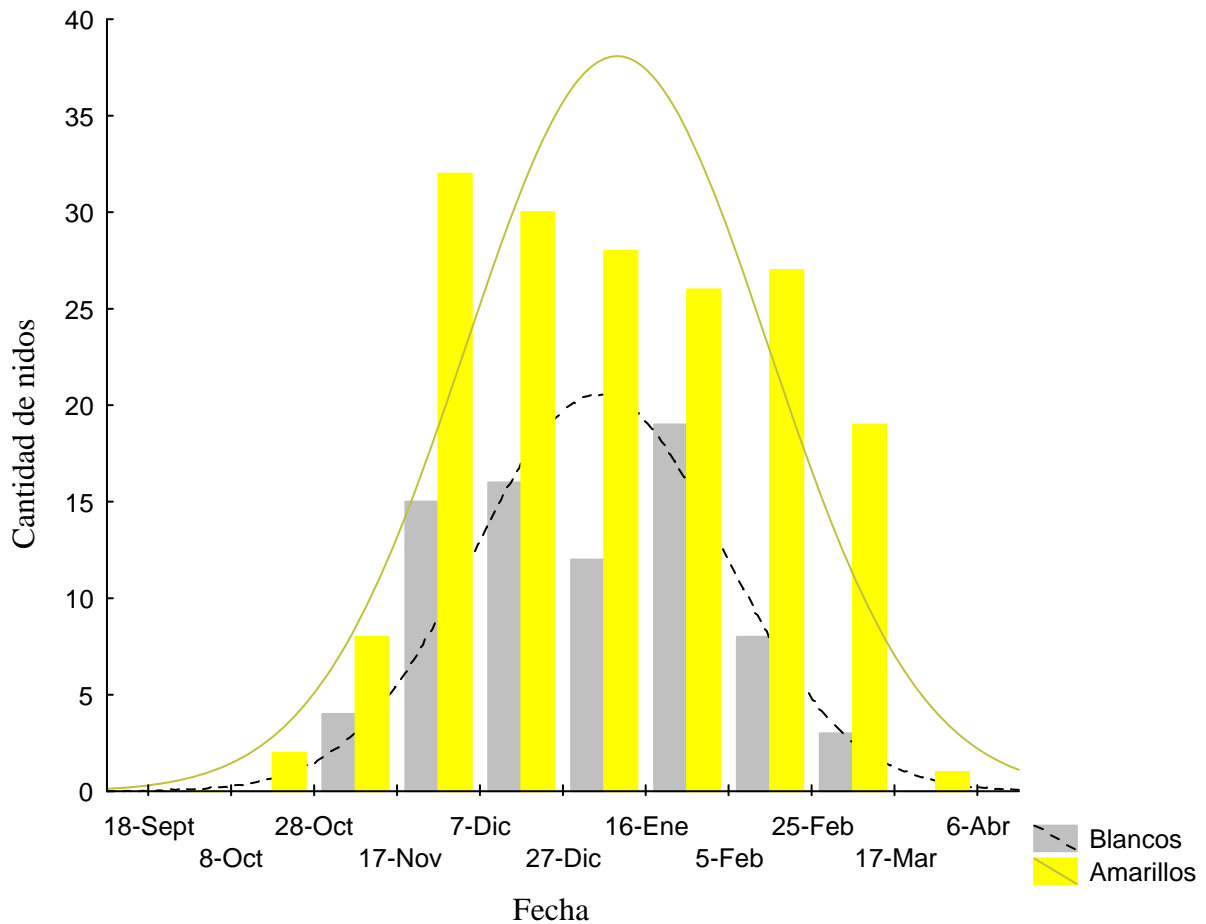


Figura 2.1: Distribución de la frecuencia de puestas para machos de plumaje maduro (amarillos) e inmaduro (blancos) a lo largo de las temporadas reproductivas 2004-2005 a 2009-2010.

Las hembras de Jilguero pusieron un huevo por día en todos los casos. Su color fue variable; su fondo fue blanco o crema, con manchas marrones e irregulares agrupadas en el polo mayor o formando pequeños puntos dispersos homogéneamente en todo el huevo. El tamaño promedio de puesta fue de 3.97 ± 0.05 huevos ($n = 227$ nidos).

No se encontraron diferencias significativas en la fecha de la primera puesta estandarizada por año, el número y tamaño de las puestas, el periodo de incubación en las puestas o la sincronización en la eclosión de los huevos puestos por hembras apareadas con machos amarillos o blancos (Tabla 2.1)

Tabla 2.1: Resultado del Modelo Lineal Generalizado Mixto usado para analizar el estadio de huevos de hembras apareadas con machos de plumaje amarillo o blanco, factor fijo = color del macho; factores aleatorios: identidad hembra, identidad hembra*número de puesta. B = blanco, A = amarillo. Entre paréntesis se indica la potencia de la prueba.

Variable	n (♂B)	n (♂A)	Wald	<i>p</i>	Media ± ee
Fecha de la primera puesta (*)	74	123	0.93	0.34 (92)	24-Enero ± 2.6
Número de puestas (*)	40	62	0.14	0.71 (76)	1.69 ± 0.09
Tamaño de puesta	64	96	0.00	0.95 (70)	3.87 ± 0.05
Duración incubación (días)	43	81	0.35	0.55 (69)	12.95 ± 0.11
Eclosiones sincrónicas (%)	52	108	1.30	0.31(44)	45 ± 2

(*) Factores aleatorios: hembra, año.

En la Tabla 2.2 se reportan los pesos promedio de los huevos para puestas de 2 a 5 huevos de hembras de Jilguero Dorado; no existen diferencias significativas en el peso promedio de los huevos pertenecientes a puestas de 2, 3, 4 ó 5 huevos (ANOVA, $F = 1.24$ $gl = 3,324$, $n = 328$, $p = 0.7$).

Tabla 2.2: Peso promedio de los huevos de las puestas \pm error estándar (g) de Jilguero Dorado, su relación al tamaño de la puesta y a la posición de los huevos en la secuencia de puesta. Como no se encontraron diferencias en el número y tamaño de puestas se usaron las puestas de ambos tipos de machos; n es el número de nidos con dos, tres, cuatro y cinco huevos puestos..

Tamaño de puesta	n	Orden de puesta					Media \pm ee
		Primero	Segundo	Tercero	Cuarto	Quinto	
2	21	2.12 \pm 0.05	2.16 \pm 0.05				2.12 \pm 0.18
3	78	2.14 \pm 0.02	2.16 \pm 0.02	2.16 \pm 0.02			2.15 \pm 0.14
4	161	2.07 \pm 0.02	2.12 \pm 0.02	2.16 \pm 0.02	2.18 \pm 0.02		2.14 \pm 0.16
5	68	2.03 \pm 0.03	2.07 \pm 0.03	2.12 \pm 0.04	2.14 \pm 0.04	2.14 \pm 0.04	2.10 \pm 0.18

Se encontró que el peso promedio de los huevos puestos por hembras apareadas con machos amarillos fue significativamente mayor que el peso de los huevos puestos por hembras apareadas con machos blancos (Wald = 4.61, $gl = 1$, 421.2, $p = \mathbf{0.032}$, $n = 440$ huevos), en toda la secuencia de puesta (Wald = 47.68, $gl = 3,381.7$, $p < \mathbf{0,001}$, $n = 440$ huevos, Figura 2.2). No se encontraron efectos del año, la fecha de puesta o de la condición física de las hembras sobre el peso de los huevos.

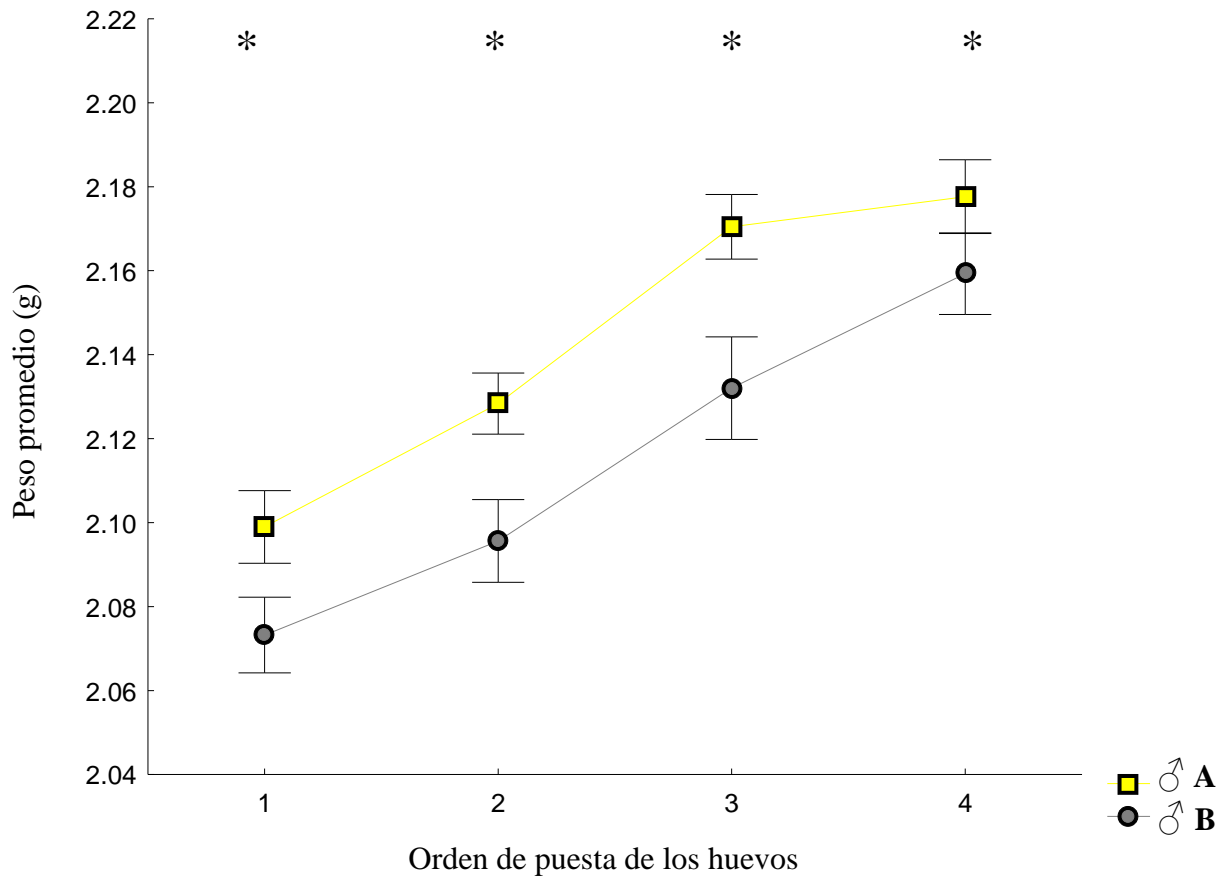


Figura 2.2: Peso de los huevos puestos en secuencia por hembras apareadas con machos de plumaje maduro (amarillos, A) y con machos de plumaje inmaduro (blancos, B). El asterisco representa $p < 0.001$.

La repetibilidad en el peso de los huevos de las primeras puestas de hembras que se reprodujeron en temporadas sucesivas fue de 0.82; la repetibilidad del peso de los huevos de hembras que se reprodujeron más de una vez en una misma temporada reproductiva fue de 0.74.

Discusión

En los 6 años de muestreo se siguió un número importante ($n = 395$) de intentos de nidificación de Jilguero Dorado *Sicalis flaveola pelzeni*. Se encontró que los machos blancos de Jilguero Dorado logran acceder a sitios de nidificación, obtienen pareja y pueden llevar adelante una puesta exitosa. De las numerosas puestas en las que se logró identificar el plumaje del macho que la formaba (65 % del total de puestas), una tercera parte perteneció a machos blancos lo que sugiere que no son pocos los machos de plumaje inmaduro que logran reproducirse en el sistema de cajas nido de Chascomús.

El comportamiento de construcción del nido puede indicar la condición reproductiva de un individuo y puede estimular reproductivamente a su pareja (Collias 1964). En este estudio hemos observado que ambos sexos participan de la construcción del nido; este comportamiento compartido podría estar relacionado con una evaluación de la pareja y ser utilizado para determinar el esfuerzo reproductivo que va a realizar cada individuo (Soler y col. 1998a, 1998b).

La mayor pérdida de los nidos (82%) se dió durante la puesta e incubación de los huevos, indicando que este es el periodo más sensible para esta especie, y cuando se pudo determinar la causa, se detectaron eventos de interferencia o competencia por el sitio de nidificación con otras especies que utilizan cavidades secundarias para construir sus nidos como el Tordo Músico, la Ratona Común y la Golondrina Ceja Blanca. La mayoría de estas interacciones se dieron durante los primeros meses de la temporada reproductiva del Jilguero Dorado, que es cuando se superpone con las temporadas reproductivas de las especies mencionadas (Escobar y col. 2011).

La temporada reproductiva de esta especie es extensa como se ha reportado para otros granívoros del Hemisferio Norte (Hill 2002, Johnson 2002). Estudios realizados en variadas especies han encontrado que los machos de plumaje inmaduro llegan a las zonas de cría más tarde (Balbontín y col. 2007), no son capaces de atraer pareja, o lo hacen más tarde en la temporada (Ficken y Ficken 1967, Greene y col. 2000, Kingma y col. 2008). Hembras apareadas con machos de plumaje inmaduro comienzan las puestas de huevos más tarde que aquellas parejas de machos de plumaje maduro (Lanyon y Thompson 1986, Sæther 1990, Komdeur y col. 2005) y ponen puestas más pequeñas (Lyon y Montgomerie 1986, Saether 1990, King y col. 2001). En este estudio no se registró el patrón de asentamiento de los machos, pero la disponibilidad de cajas nidos fue abundante a partir de finales de septiembre. Si los machos amarillos se establecieron antes que los blancos esto no se vio reflejado en la fecha de puesta de sus respectivas hembras dado que éstas no comenzaron a poner antes en la temporada reproductiva, un comportamiento que debería ser ventajoso en una especie que realiza múltiples puestas por temporada como es el caso del Jilguero Dorado. Además, las hembras apareadas con machos blancos realizaron el mismo número de puestas en una temporada, y el tamaño de las puestas también fue el mismo que aquellas hembras apareadas con machos amarillos.

No se encontraron diferencias en el tamaño promedio de los huevos de nidos de 2 a 5 huevos, estos resultados concuerdan con lo propuesto por van Noordwijk y de Jong (1986), quienes plantean que a nivel intraespecífico, la gran variabilidad dentro de una población en la disponibilidad de energía, se considera un factor importante que enmascara el compromiso existente entre la cantidad y el tamaño de los huevos.

La variación en el tamaño de los huevos de una misma puesta ha sido estudiada ampliamente y numerosas hipótesis han sido planteadas. La hipótesis de supervivencia de nidada (Howe 1976, Clark y Wilson 1981, Slagvold y col. 1984), está basada en que cuando existe una eclosión asincrónica de los huevos, producto del inicio de la incubación anterior a la finalización de la puesta, se genera una jerarquía en el tamaño de los pichones dentro del nido, ya que algunos pichones nacen antes que otros. Esta jerarquía podría ser contrarrestada asignando una mayor cantidad de recursos a los últimos huevos puestos, lo que haría que los últimos pichones nazcan con un mayor tamaño relativo. Nuestros resultados revelan que el tamaño de los huevos aumentó con el orden de puesta, y cada huevo puesto fue significativamente más grande que el anterior para las puestas de 4 huevos. Sin embargo, sólo la mitad de los nidos tuvo nacimiento asincrónico, y la diferencia entre el primer y el último pichón nunca superó las 48 hs. En su revisión sobre los factores que afectan el tamaño de los huevos en Paseriformes, Christians (2002) resalta que en la mayoría de los casos las diferencias menores entre los huevos de una misma puesta suelen afectar a los pichones sólo durante unos pocos días y que el solícito cuidado parental suele erosionar estas diferencias, resultando en la ausencia de un efecto sobre la supervivencia de los pichones. Los resultados obtenidos en este estudio son, en el mejor de los casos, correlacionales y solo mediante experimentos de manipulación en la asincronía del nacimiento se podría evaluar si el mayor tamaño de los últimos huevos tiene un efecto positivo sobre la supervivencia de la nidada completa.

En el Jilguero Dorado se encontraron altos valores de repetibilidad en la masa de los huevos dentro y entre temporadas reproductivas para puestas de una misma hembra, comparados con los reportados para los pinzones (comedores de semillas y de tamaño

semejante al Jilguero Dorado), como para el Pinzón Grande de Darwin *Geospiza magnirostris*, el Pinzón Grande del Cactus *Geospiza conirostri* (Grant 1982) o el Pinzón del Desierto *Rhodospiza obsoleta* (Yosef y Zduniak 2008). Numerosos estudios encuentran que la masa de los huevos es un carácter con alto grado de repetibilidad en comparación con otros caracteres reproductivos (Christians 2002) y, por lo tanto, tendría un alto componente hereditario. Simultáneamente, se determinó que las hembras apareadas con machos amarillos tienen mayor masa corporal (ver Capítulo 4) y, luego de controlar estadísticamente su masa, se observó que sus huevos tienen mayor masa que los de hembras apareadas con machos blancos. Estos resultados sugieren que hembras de mayor calidad fenotípica tal vez pueden elegir a machos de mayor edad y/o calidad (machos amarillos). El mayor tamaño de huevos de las hembras apareadas con machos amarillos podría deberse a que éstas tienen mayor calidad y su tamaño de huevos es siempre mayor (i.e. alta repetibilidad entre y dentro de las temporadas) o, alternativamente, a que al aparearse con machos de mayor edad y/o calidad las hembras realicen una inversión maternal diferencial en la masa de sus huevos (Burley 1988). Debido a la estructura de los datos recolectados no es posible aún distinguir entre estas dos posibilidades.

Finalmente, el número de puestas y de huevos en cada puesta, los hace semejantes a Emberízidos del Hemisferio Norte como en el caso de Junco Ojioscuro, *Junco hyemalis* para el cual el tamaño de puesta promedio es de 3.9 huevos (Ghalambor y Martin 2001), o para el Gorrión de Cola Verde, *Pipilo maculatus*, cuyo tamaño de puesta es de 3.7 huevos (Dobbs y col. 1998), más cercanos a especies con historia de vida rápida que a especies de vida lenta, comunes en el Hemisferio Sur.

Capítulo 3: Estadio de pichones:

Introducción

La velocidad a la que los animales jóvenes crecen en masa corporal y en tamaño tiene consecuencias importantes para su supervivencia y para el éxito reproductivo de sus padres (Lack 1968). Por ejemplo, un animal creciendo a un ritmo acelerado puede completar su desarrollo dentro de un período limitado por la abundancia de alimentos (Lack 1968), disminuyendo su vulnerabilidad a la depredación (Weathers 1992, Ricklefs y Starck 1998, Remes y Martin 2002), y mejorando su capacidad de termorregulación en su ambiente debido a su reducida proporción de superficie-volumen (Klaassen 1994, Schekkerman y col. 2003). Existe una gran variación en las tasas de crecimiento entre especies de aves de tamaño similar (Ricklefs 1968, 1973, Starck y Ricklefs 1998, Kosztolányi y col. 2007). Esta variación en la tasa de crecimiento puede ser una consecuencia de diferencias ambientales (temperatura o disponibilidad de alimentos), del tiempo disponible para la alimentación y de la asimilación de la energía necesaria para mantener las funciones vitales (Ricklefs 1968, Ricklefs y White 1981, Beintema y Visser 1989a, Remes 2007), como la temperatura corporal (Beintema y Visser 1989b, Klaassen 1994, Schekkerman y col. 1998a, 1998b).

Las aves altriciales son particularmente vulnerables durante su período en el nido y dependen completamente del cuidado parental para el calentamiento, alimentación, y protección, *i.e.* hay una dependencia térmica de los pichones de sus padres y el ambiente, y además carecen de movilidad durante el período inicial de su vida (Morton y col. 1972,

Austin y Ricklefs 1977, Finch 1984). En efecto, la habilidad de responder a estímulos con movimientos rápidos y coordinados y de mantener temperaturas corporales elevadas son importantes para la supervivencia de los pichones al emanciparse del nido (Pereyra y Morton 2001). Sin embargo, la rápida adquisición de estos caracteres adultos trae costos asociados, ya que la energía invertida en el calentamiento corporal no está disponible para el crecimiento y el desarrollo de los tejidos (Pereyra y Morton 2001) y puede tener efectos sobre el éxito reproductivo de los individuos y su susceptibilidad a enfermedades, parásitos, etc. (Roff 1992, Stearns 1992).

La edad a la que los pichones altriciales alcanzan la endotermia (endotermia: capacidad de mantener la temperatura corporal a través de la generación metabólica de calor, Ricklefs 1996) ha recibido temprana atención de los investigadores y, aunque se han señalado varios factores que pueden afectarla, todavía es causa de debate. Dawson y Evans (1957) señalaron que la edad en que se alcanza la endotermia está asociada al tiempo de permanencia de los pichones en el nido. Posteriormente, esta asociación fue puesta en duda por Maher (1964) quien señaló la existencia de especies que diferían marcadamente en el período de permanencia de los pichones en el nido pero adquirían la endotermia a edades similares y Ricklefs y Hainsworth (1968) demostraron que la edad de la adquisición de la endotermia no ocurre en la misma etapa del crecimiento en todas las especies. Aparentemente, la edad de adquisición de la endotermia está fuertemente asociada a la tasa de crecimiento en peso de los pichones y ésta, a su vez, al tamaño corporal de la especie, pero también puede depender de la tasa de crecimiento de las plumas, del aislamiento térmico del nido, o de otros factores que determinan la tasa de pérdida de calor y/o cambios en el desarrollo metabólico (Dunn 1975).

La mayoría de los estudios centrados en la habilidad de los pichones para termorregular se han realizado exponiendo a los pichones a bajas temperaturas fuera del nido, registrando la variación de su temperatura corporal y comparándola con la variación que muestran los individuos adultos expuestos a las mismas condiciones. Estos estudios, por sus metodologías, se han abocado a estudiar el desarrollo fisiológico de la homeotermia de los pichones (capacidad de un individuo aislado de mantenerse caliente) pero esta variable no necesariamente coincide con el desarrollo de la homeotermia efectiva (capacidad de regular la temperatura corporal alrededor del 75 % del nivel de los adultos, Dunn 1979). En efecto, en condiciones naturales, los patrones de desarrollo de la homeotermia en los pichones pueden ser diferentes ya que la estructura del nido y la proximidad con sus hermanos pueden proveer cierto aislamiento térmico y hacer que las condiciones sean más benévolas (Clark y Balda 1981, Visser 1998). Además, la cantidad de pichones presentes puede afectar las condiciones ambientales en el interior del nido (Kattan y Gómez 1992) y éstas, a su vez, afectar el desarrollo de los pichones y la edad de adquisición efectiva de su capacidad de termorregular (Dunn 1976, 1979, Visser 1998). Sin embargo, la mayoría de los estudios que evalúan el efecto de la variación del microambiente térmico del nido han procurado establecer su relación con la temperatura de los huevos durante la puesta y el período de incubación y son relativamente escasos los trabajos orientados a medir el ambiente térmico durante del desarrollo de los pichones, *i.e.* luego de su eclosión (Chaplin y col. 2002).

Los machos blancos poseen, en principio, una desventaja relativa con respecto a los machos amarillos al momento de establecer territorios y/u obtener pareja. En algunas especies se ha establecido que estos machos de plumaje subadulto se reproducen de forma

oportunista o realizan un menor esfuerzo reproductivo que los machos de plumaje maduro (Rohwer y col. 1980, Procter-Gray y Holmes 1981, Arcese y Smith 1985, Hill 1988, Hakkarainen y col. 1993, Sundberg 1995, Greene y col. 1996, Greene y col. 2000, Pärt 2001, Karubian 2002, Powlesland 2002, Komdeur y col. 2005, Valle y col. 2006). Por ello podríamos esperar un menor esfuerzo parental en los machos blancos que en los machos amarillos. Si así fuera, las hembras podrían compensar ese comportamiento y forrajear más a costa de dejar a sus pichones expuestos a las temperaturas ambientales con el costo energético que eso acarrea, lo que podría devenir en un crecimiento menor de los pichones en los nidos pertenecientes a machos blancos.

Los objetivos de este capítulo son: comparar el desarrollo de los pichones de Jilguero Dorado (parámetros de crecimiento), el éxito de emancipación de los pichones pertenecientes a machos amarillo y blanco y el ambiente térmico de sus nidos.

Hipótesis: existen diferencias en los parámetros del crecimiento de los pichones, en su éxito de emancipación y en el ambiente térmico de los nidos en que se encuentran los pichones de nidos atendidos por machos amarillos y blancos.

Predicción: los nidos atendidos por machos blancos presentarán menores tasas de crecimiento, menor peso asintótico y éxito de emancipación de los pichones y menor temperatura promedio que los nidos atendidos por machos amarillos.

Materiales y métodos

Los pichones fueron pesados cada 2 días desde el día 0 (día de eclosión) hasta el día 12 de vida con Pesolas de 10 y 30 g, (precisión ± 0.2 y 0.5 g, respectivamente). Para evitar la partida prematura de los pichones del nido se decidió no pesarlos con posterioridad al día

12 de vida. A todos los pichones se les colocó un anillo numerado de aluminio en el día 8 de vida para su posterior identificación. Se midió la ganancia de peso de los pichones ajustando el crecimiento de cada pichón a la función sigmoidea de Gompertz

$$y(t) = ae^{x},$$

donde $x = e^{Kt}$, a = peso asintótico, y K es la tasa de crecimiento. Se promediaron los parámetros de los pichones pertenecientes a cada nido, y se compararon los valores de a y K para nidos pertenecientes a hembras apareadas con machos amarillos y hembras apareadas con machos blancos. Con posterioridad al día 12 se realizaron visitas diarias a las cajas donde se registró, con cautela, la presencia/ausencia de los pichones y se determinó la fecha en que éstos abandonaron el nido y cuántos lograron hacerlo.

Para estudiar el efecto de la temperatura ambiente y la edad de los machos que atendían los nidos sobre el ambiente térmico de esos nidos, se registró la temperatura ambiente (T_a) y del nido (T_n), desde el día 0 de vida de los pichones (día de la eclosión) hasta el día posterior a su emancipación del nido, utilizando sensores y almacenadores de temperatura. La T_a y T_n fueron registradas, una vez cada 3 minutos, en 114 nidos que contenían entre 2 y 5 pichones (número de nidos con 2, 3, 4 y 5 pichones pertenecientes a machos blancos = 10, 15, 20 y 8; y pertenecientes a machos amarillos = 10, 19, 24 y 8, respectivamente). Para ello, se utilizaron equipos sensores y almacenadores de temperatura (HOBO-H8 con sensor U12, precisión ± 0.25 °C). El almacenador junto con el sensor externo fueron sujetos con gomas debajo de la caja nido donde quedaron protegidos de la radiación solar directa y la lluvia. El sensor interno fue colocado en posición horizontal en la base de la copa del nido, sujeto con grampas para que estuviera en contacto directo con los pichones, y su posición fue revisada día por medio. Los datos de día, hora, temperatura

ambiente y del nido fueron descargados y almacenados en una computadora utilizando el Software BoxCar Pro V3.51 para Windows.

Análisis estadístico

Se analizó la tasa de crecimiento y el peso asintótico de los pichones, el tiempo de permanencia, la proporción de los pichones que logró abandonar el nido y la cantidad de nidos exitosos de hembras apareadas con machos amarillos y blancos con un Modelo Linear Generalizado Mixto, utilizando el paquete estadístico de distribución libre R-project 2.11.1. Se utilizó la coloración del plumaje de los machos como factor fijo (Blanco-Amarillo) y se incluyó la identidad de la hembra, el número de puesta (1^o, 2^o y/o 3^o de la temporada) anidado dentro de la identidad de la hembra, el año, el número de pichones presentes en el nido y la fecha de puesta estandarizada por año como factores aleatorios del análisis. Se aproximó el error de la variable a una distribución normal y se utilizó una función conectora Identidad en el caso del análisis de las tasas de crecimiento y peso asintótico. Para analizar la proporción de pichones que abandonaron el nido y el tiempo de permanencia de los mismos en el nido se aproximó el error a una función Poisson y una función conectora logarítmica y para el caso del éxito de nidificación una función Binomial y función conectora logit. Se utilizó un criterio de eliminación paso a paso hacia atrás utilizando el criterio de información de Akaike para seleccionar el modelo de mejor ajuste.

Se calculó la temperatura media del ambiente y de cada nido dividiendo el día en cuatro franjas horarias de 6 horas de duración (00:00-05:59, 06:00-11:59, 12:00-17:59 y 18:00-23:59 hs). La 1^{ra} y 3^{ra} franjas horarias constituyen los períodos más estables y la 2^{da} y 4^{ta} franjas son las de mayor amplitud térmica, debido a la variación de temperatura

ambiente que ocurre a lo largo del día como consecuencia de la salida y puesta del sol. También se dividió el período de permanencia de los pichones en el nido en 4 intervalos de edades de 3 días de duración cada uno (1-3, 4-6, 7-9 y 10-12 días de vida). Se utilizó un Modelo Lineal Generalizado Mixto, con el paquete estadístico de distribución libre R-project 2.11.1. Se utilizó la coloración del plumaje de los machos como factor fijo y se incluyó la identidad de la hembra, el número de puesta anidado dentro de la identidad de la hembra, el año, el número de pichones presentes en el nido y la fecha de puesta estandarizada por año como factores aleatorios del análisis. Se utilizaron las franjas horarias y los intervalos de edad como factores cruzados de medidas repetidas en el modelo. Se aproximó el error de la variable a una distribución Normal y se utilizó una función conectora identidad.

Resultados

Los pichones pesaron al nacer 2.3 ± 0.1 g y llegaron a 14.7 ± 0.2 g en el día 12 de vida. La tasa de crecimiento diario de los pichones fue $K = 0.31 \pm 0.06$ y alcanzaron su peso asintótico al octavo día, aunque permanecieron en el nido 14 días (Tabla 3.1). Los pichones abrieron los ojos en el 4^{to} día; en el mismo día asomaron los canutos de las plumas en las alas, éstos se abrieron en el 8^{vo} día y mostraron la mitad de la pluma en el 12^{do} día de vida. Sobre la columna vertebral, los canutos asomaron en el 6^{to} día y se abrieron al 8^{vo} día. Para el 12^{do} día las plumas, aunque no completamente desarrolladas, habían cubierto todo el cuerpo (Imagen 3.1). El 87% de los pichones nacidos se emancipó del nido y ninguno

regresó a él luego de su partida. En el 55% de los nidos de Jilguero Dorado al menos un volantón logró abandonar el nido de manera exitosa.



Imagen 3.1: Imagen de un pichón de Jilguero Dorado a los 4(A), 8(B) y 12(C) días de vida.



No se encontraron diferencias en los parámetros de crecimiento de los pichones nacidos en nidos de machos amarillos y blancos, ya sea en la tasa de crecimiento K o en el peso asintótico (Tabla 3.1, Figura 3.1).

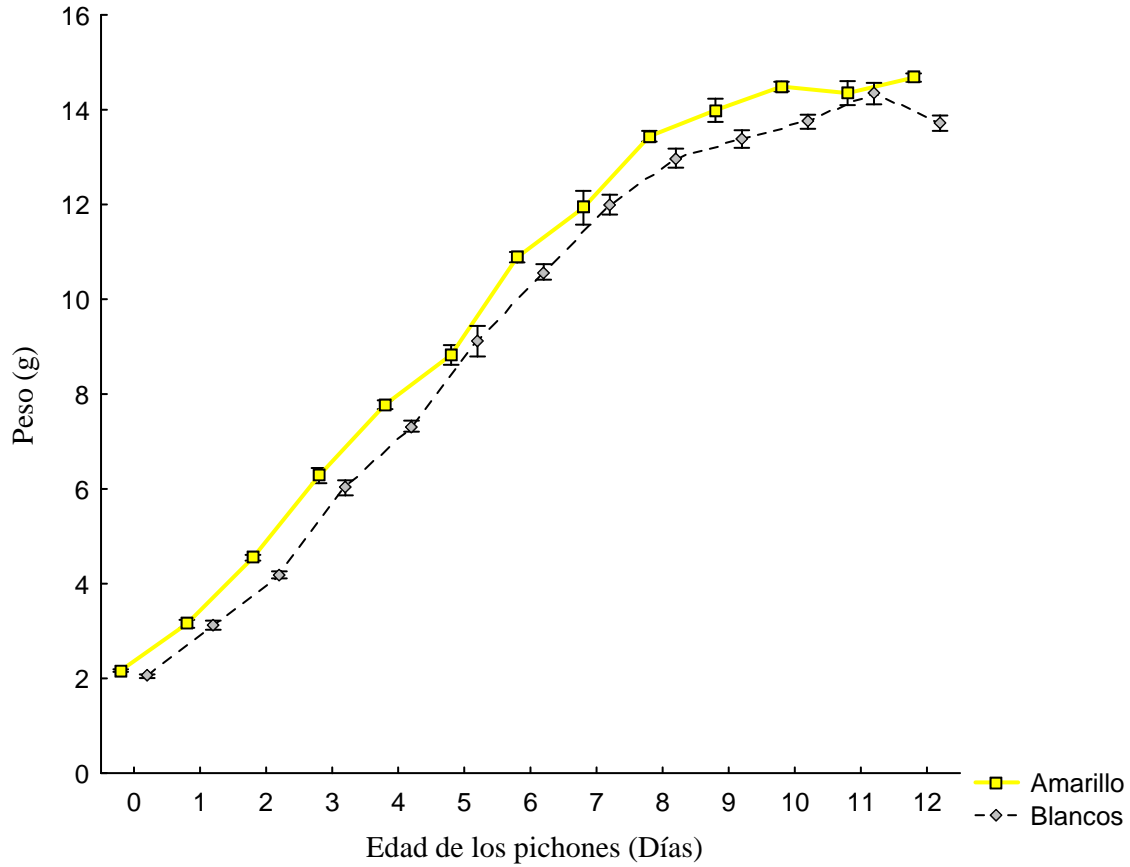


Figura 3.1: Crecimiento en peso de los pichones nacidos en nidos pertenecientes a machos amarillos y a machos blancos.

Los pichones pertenecientes a nidos de hembras apareadas con machos blancos tendieron a dejar el nido medio día más tarde que los de las hembras apareadas con machos amarillos (14.6 ± 0.2 días vs. 14.1 ± 0.2 , respectivamente), pero este resultado no alcanzó una diferencia estadísticamente significativa ($p = 0.06$, Tabla 3.1). La proporción de volantones emancipados del nido y el éxito de nidificación de las hembras apareadas con ambos tipos de machos no fueron significativamente diferentes (Tabla 3.1).

Tabla 3.1: Resultados de la comparación de variables relativas al crecimiento, emancipación y temperatura del nido a los 4 a 6 días de vida de los pichones de Jilguero Dorado nacidos en nidos atendidos por machos blancos y amarillos, analizadas con MLGM (ver texto) Al no encontrarse diferencias se reporta la media \pm ee de las variables de ambos tipos de nido. Valores entre () representan la potencia del análisis.

Variable	n (♂Blanco)	n (♂Amarillo)	Wald	p	Media \pm ee
K (tasa crecimiento)	41	76	2.37	0.08 (58)	0.31 \pm 0.06
Peso asintótico (g)	41	76	2.85	0.10 (39)	14.3 \pm 0.2
Tiempo en el nido (días)	39	70	3.76	0.06 (96)	14.3 \pm 0.2
Éxito de emancipación (%)	39	70	0.22	0.64 (52)	87 \pm 3
Éxito de nidificación (%)	49	82	0.07	0.79 (44)	55 \pm 5
Temperatura del nido (°C)	23	38	2.56	0.56 (24)	32.5 \pm 0.22

La temperatura de los nidos atendidos por machos blancos y amarillos no fue diferente (Figura 3.2, Wald = 2.56, $p = 0.56$, $n = 61$) luego de controlar estadísticamente la temperatura ambiente y cantidad de pichones presentes en el nido. Sin embargo, en la Figura 3.3 se puede observar que la temperatura de los nidos pertenecientes a machos blancos presenta valores promedio más bajos que los pertenecientes a machos amarillos en los 4 intervalos de edades analizados, aunque no lo suficiente para generar diferencias estadísticamente significativas.

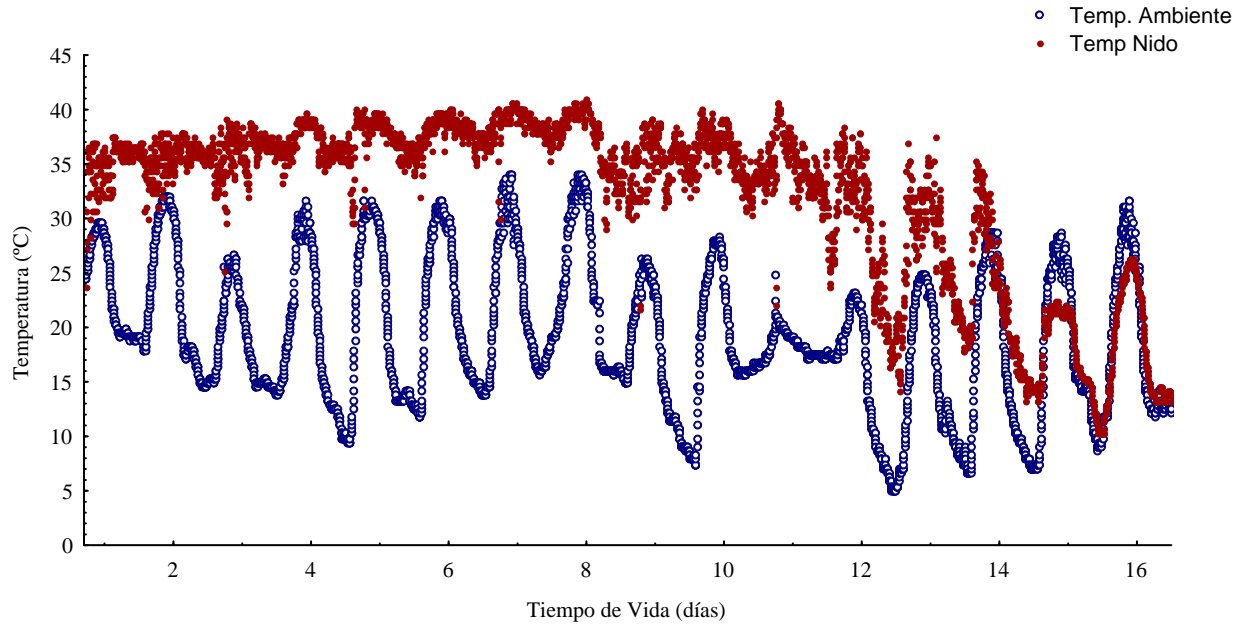


Figura 3.2: Temperatura de un nido con 4 pichones de Jilguero Dorado durante los 16 días posteriores a la eclosión (círculos llenos rojos) y del ambiente (círculos vacíos azules) .

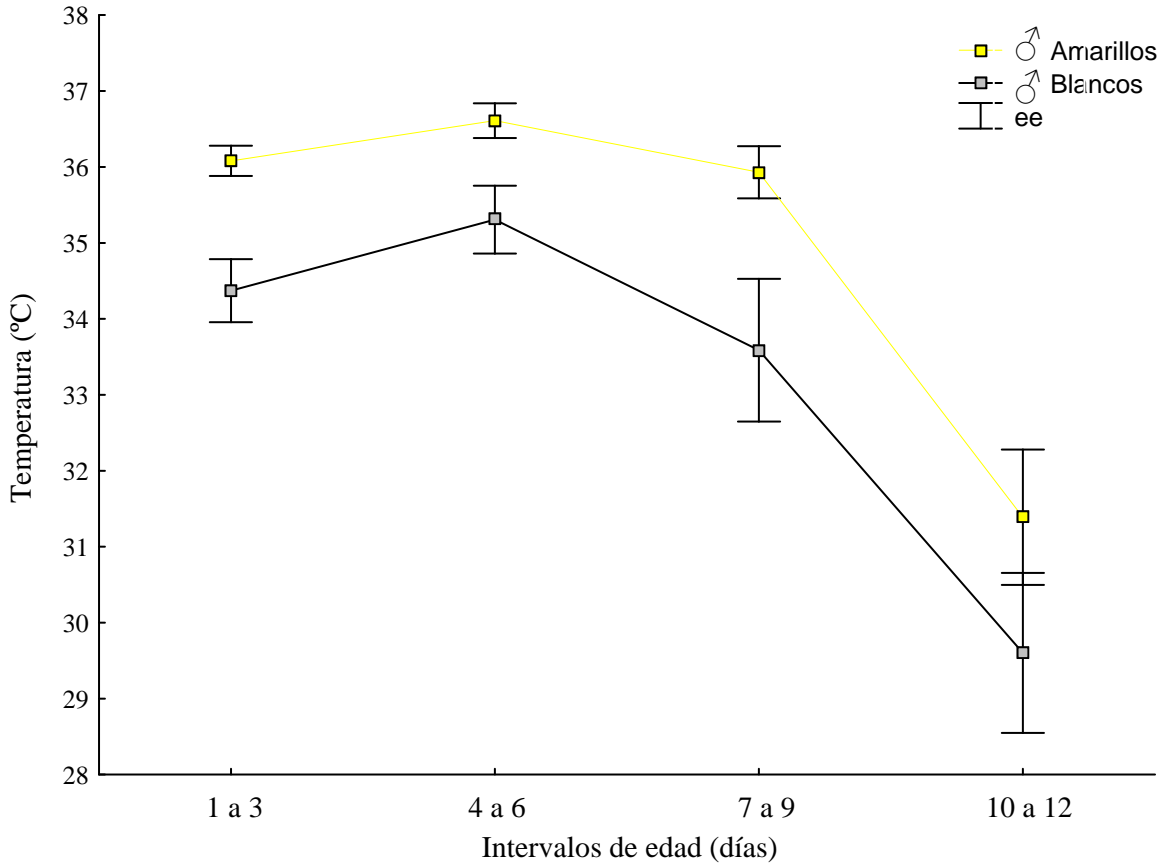


Figura 3.3: Temperatura promedio (\pm ee) del interior de los nidos de 4 pichones atendidos por machos blancos ($n = 20$) y amarillos ($n = 24$) en los cuatro intervalos de edad analizados (1-3, 4-6, 7-9 y 10-12 días de vida).

Discusión

Estudios realizados en otras especies han encontrado que los machos de plumaje inmaduro arriban a los sitios reproductivos más tarde (Golondrina Común *Hirundo rustica*, Balbontin y col. 2007), no son capaces de atraer a su pareja, o acceden a ellas más tarde en la temporada (Reinita americana *Setophaga ruticilla*, Ficken y Ficken 1967, Colorín aliblanco *Passerina amoena*, Greene y col. 2000, Pájaro moscón *Remiz pendulinus*, Kingma y col. 2008). También se ha reportado que las hembras apareadas con machos de plumaje inmaduro generalmente tienen un menor número de pichones y volantones exitosos (Pinzón terrestre mediano *Geospiza fortis*, Grant 1990, Sæther 1990, Colirrojo tizón *Phoenicurus ochruros*, Weggler 2001, pero ver también al Bolsero de Baltimore *Icterus galbula*, Flood 1984, Chipe gorriamarillo *Dendroica pensylvanica*, King y col. 2001).

En el Jilguero Dorado, en cambio, hemos encontrado que los machos blancos a menudo logran reproducirse con éxito en las cajas nido y, además, las variables de biología reproductiva correspondientes al estadio de pichones no difieren de las encontradas en los pichones de nidos de machos amarillos.

Al parecer, las hembras de Jilguero Dorado no realizan un esfuerzo diferencial en función del color (edad) de su pareja en las variables aquí analizadas ya que el crecimiento y la temperatura del nido no fue distinta entre los nidos pertenecientes a uno u otro tipo de macho; el carácter descriptivo de los datos, sin embargo, no nos permite rechazar la hipótesis de asignación diferencial de Burley (1988).

La potencia calculada para los análisis realizados con el Modelo Lineal Generalizado Mixto fue más bien baja para algunas variables y aceptable para los demás, de acuerdo con las definiciones de Nur y col. (1999). Sin embargo, la utilización de

técnicas de análisis retrospectivo en la potencia es objeto de controversia (Colegrave y Ruxton 2003). Como no se pudo rechazar la hipótesis nula de ausencia de diferencias en la biología reproductiva de las hembras apareadas con machos plumaje maduro e inmaduro, los resultados de este estudio deben interpretarse con cautela. Al proporcionar cajas nido, probablemente disminuyó la competencia entre machos por el acceso a cavidades de nidificación, haciendo más fácil para los machos blancos obtener nidos y atraer pareja.

Finalmente, la tasa de crecimiento ($K = 0.31$) es notablemente baja, y característica de especies de vida tropicales de vida lenta, en comparación con especies granívoras del Hemisferio Norte (Royle y col. 1999).

Capítulo 4: Estadio Adultos

Introducción

La maduración tardía del plumaje (MTP) significa que las aves jóvenes no adquieren su plumaje adulto definitivo en su primer año de vida, por lo que pasan su primera estación reproductiva luciendo diferentes de los individuos de su mismo sexo que tienen mayor edad. La maduración tardía del plumaje es un fenómeno muy extendido entre las aves paseriformes, Cucco y Malacarne (2000) concluyeron que 96 de las 137 especies de paseriformes paleárticas que evaluaron (70%) presentaron algún tipo de maduración tardía en el plumaje, y Hill (1996) señaló que la distribución de MTP entre las especies demuestra que ha evolucionado de manera independiente en varias ocasiones a lo largo de la historia evolutiva de este grupo.

La mayoría de la literatura sobre MTP se ha centrado en la hipótesis de la adaptación de verano (Rohwer y Butcher 1988) que se basa en dos premisas (1) que el primer año los machos son competidores inferiores a los machos mayores, y (2) que la maduración tardía del plumaje permite un aumento en el éxito reproductivo de las aves durante su primer año de vida. Rohwer y Butcher (1988) también señalaron que la maduración tardía del plumaje podría aumentar la supervivencia durante el invierno, por ejemplo, al reducir la agresión de individuos de plumaje maduro en las zonas de alimentación o al reducir la depredación. También señalaron que, en todos los paseriformes de América del Norte con MTP, la falta de la muda en la primavera se traduce en que el plumaje que tienen durante el invierno se mantiene hasta después de la temporada de

reproducción. La “hipótesis de la adaptación al invierno” es concordante con la presencia del plumaje inmaduro durante la primera temporada de reproducción, aún si ese plumaje sub-adulto es desfavorable para sus portadores durante la temporada reproductiva. Esto podría explicar los resultados encontrados por Stutchbury (1991), donde la maduración tardía del plumaje resulta ser desfavorable para los sub-adultos de Golondrina Purpúrea *Progne subis*, durante su reproducción. También es posible que la MTP ocurra por razones no adaptativas (Stutchbury 1991, Landmann y Kollinsky 1995), por lo que la hipótesis de la adaptación al invierno no debe ser invocada sin espíritu crítico en ausencia de evidencias a favor de la hipótesis de adaptación al verano.

El retraso en la adquisición del plumaje nupcial definitivo hasta después de la primera potencial temporada reproductiva de un individuo (Rohwer y col. 1980, Hill 1996) se asocia con la edad, pero también con la condición física y/o el contexto social (Galeotti y col. 2003, Karubian 2008). El plumaje diferente, que suele caracterizar a los individuos (machos en general) con MTP, puede indicar el rango social en especies donde los machos tienen territorios simples (Lyon y Montgomerie 1986), lo que puede advertir su condición de machos jóvenes y su reducida capacidad competitiva para obtener hembras (Senar 2006), y conducir a menores agresiones por parte de los machos de coloración adulta (Hill 1989, Muehler y col. 1997, Karubian y col. 2008), ya que las hembras suelen preferir machos de colores brillantes (Sæthre y col. 1995, Green y col. 2000). De hecho, para las hembras hay ventajas evidentes en evaluar de la edad de un macho, dado que los individuos mayores a menudo tienen más experiencia en el cuidado parental y presumiblemente también buenos genes, ya que han probado ser capaces de sobrevivir hasta determinada edad (Forslund y Pärt 1995, Kokko y Lindström 1996).

Como ya fue expuesto en el Capítulo 3 los machos blancos poseen, en principio, una desventaja relativa con respecto a los machos amarillos al momento de establecer territorios y/u obtener pareja. En algunas especies se ha establecido que estos machos son de menor tamaño, se reproducen de forma oportunista o realizan un menor esfuerzo reproductivo que los machos de plumaje maduro (Rohwer y col. 1980, Procter-Gray y Holmes 1981, Arcese y Smith 1985, Hill 1988, Hakkarainen y col. 1993, Sundberg 1995, Greene y col. 1996, Greene y col. 2000, Pärt 2001, Karubian 2002, Powlesland 2002, Komdeur y col. 2005, Valle y col. 2006), la supervivencia anual suele ser menor a la de los adultos hasta que alcanza la senescencia y en cuanto al compromiso entre reproducción y éxito reproductivo futuro y supervivencia (Williams 1966) los individuos que se reproducen tempranamente tal vez vivan menos. Así, podríamos esperar menores tasas de alimentación y de remoción de sacos fecales en los machos blancos que en los machos amarillos. En otras especies, incluso, se ha demostrado que el intenso colorido de los machos adultos señala la mayor cantidad de cuidado parental que entregan a sus pichones (Good Parent Hypothesis, Hoelzer 1989). Alternativamente, podría ocurrir que los machos amarillos muestren una menor inversión parental que los machos blancos si los primeros descuidan sus tareas parentales mientras intentan atraer otras hembras a su territorio o a obtener cópulas extra pareja con ellas.

Aunque el cuidado biparental es la estrategia más frecuente en las aves (Lack 1968), es común que el esfuerzo y las actividades que realizan los individuos de la pareja no sean semejantes (Kendeigh 1952, Lack 1968). Si bien estas diferencias han sido exploradas en varias especies, existe escasa información sobre el cuidado parental que proveen machos de

plumaje inmaduro y maduro y sus respectivas hembras en las especies con maduración tardía del plumaje (pero ver Flood 1984, Saetre y col. 1995, Karubian 2002).

Gracias a los machos de Jilguero Dorado anillados como pichones, sabemos que éstos conservan el plumaje inmaduro, blanco, durante todo el año de su nacimiento, y todos adquieren el color amarillo dorado con rayas verde oliva y negro en su dorso después de que su primera temporada reproductiva potencial ha terminado. Los machos amarillos desarrollan una corona naranja durante la temporada de reproducción.

Mientras que las hembras apareadas con machos blancos probablemente saben la condición juvenil de sus parejas, nos preguntamos si ellas pagan algún costo por estar apareadas con ellos. Por ejemplo, sus jóvenes compañeros tal vez realizan menos esfuerzo parental que los machos amarillos porque podrían estar asignando menor inversión en su progenie actual y reservando esfuerzo reproductivo eventos futuros (Williams 1966). Si el plumaje amarillo describe la capacidad invertir en tareas parentales como postula la hipótesis de buenos padres (Hoelzer 1989), esperamos que los machos amarillos alimenten a las hembras durante la incubación y a sus crías en mayor proporción que los machos blancos. Las hembras apareadas con machos amarillos podrían aportar menos, aprovechando así el esfuerzo de los machos, contribuir de igual manera, o esforzarse más, si en la especie existe apareamiento selectivo por edad o inversión maternal diferencial.

Los objetivos de este capítulo están orientados principalmente al estudio de los adultos del Jilguero Dorado. Se analizarán: a) las diferencias en la morfología de los adultos, b) la inversión que realiza cada sexo en el cuidado de los pichones y en la sanidad del nido, y c) la supervivencia anual aparente de los individuos reproductivos, y su relación con la maduración tardía del plumaje.

Las hipótesis y predicciones son:

Hipótesis 1: Existen diferencias en la morfología de los machos blancos y amarillos en la de sus respectivas parejas.

Predicción 1: Los machos amarillos tendrán mayor tamaño corporal que los machos blancos y las hembras apareadas con machos de amarillos tendrán mayor tamaño corporal que aquellas apareadas con machos blancos.

Hipótesis 2: Existe una variación en la inversión parental de los adultos reproductivos de Jilguero Dorado en relación con la maduración tardía del plumaje.

Predicción 2: La tasa de alimentación a las hembras durante la incubación, de alimentación a los pichones y remoción de sacos fecales serán mayores en machos amarillos que en machos blancos.

Hipótesis 3: La supervivencia aparente de los machos de Jilguero Dorado será diferente entre machos blancos y amarillos y entre las parejas de éstos.

Predicción 3: Los machos que fueron detectados por primera vez reproduciéndose con plumaje amarillo poseerán una supervivencia aparente mayor que los detectados reproduciéndose con plumaje blanco.

Materiales y métodos

Durante el estadio de incubación o de pichones los adultos reproductivos fueron capturados y anillados con un anillo numerado de aluminio y 3 de plástico con una combinación única de colores para su posterior identificación. Se les midió con calibre digital (± 0.01 mm) el alto y ancho del pico a la altura de las narinas y el largo de tarso como la distancia entre la depresión en la articulación intertarsal anterior al borde distal de

la última escama de la pata antes de que los dedos se desvíen (NABC 2003), el largo del ala extendida con regla (± 0.5 mm) como la longitud de la remera primaria más larga, y el peso con Pesolas de 30 g (± 0.5 g). Se utilizaron los residuos (varianza no explicada) de la regresión lineal del peso sobre el largo del tarso para evaluar la condición física de machos y hembras.

Las cajas fueron ubicadas aproximadamente 30 m entre sí y estaban equipadas con una trampa que se activa cuando el individuo esperado entra en la caja tirando de una tanza larga que mueve una pieza giratoria de madera, ocluyendo la entrada. Las hembras fueron capturadas al final de la incubación, los machos en el día del nacimiento de los pichones. Se identificaron los machos de las hembras por el color del plumaje y se diferenciaron los machos blancos de las hembras a través de su canto (sólo los machos cantan), la ausencia de parches de incubación o protuberancias cloacales (Palmerio y Massoni 2009).

Se visitaron los nidos día por medio, excepto durante la presunta puesta de huevos, eclosión y el periodo en el que los pichones pueden abandonar el nido, cuando los nidos se visitaron diariamente. Para cada nido, se registró la fecha de puesta del primer huevo. Se utilizaron cámaras de video para registrar las visitas de alimentación de los machos a las hembras el día 8 del periodo de incubación, y las visitas de machos y hembras, y los eventos de remoción de sacos fecales a los 5 días de edad de los pichones (día de eclosión = día 0). El tamaño promedio de la puesta en Chascomús fue de 3.87 ± 0.05 y de nidada fue 3.28 ± 0.07 . Los pichones alcanzan su tasa máxima de crecimiento, $K = 0.31$ a los 5 días de vida y el peso asintótico, 14.34 ± 0.22 gr, a los 8 días de vida (Palmerio y Massoni 2009).

Las grabaciones se realizaron durante cuatro horas consecutivas de 06:00 a 11:00 y de 15:00 a 19:00 hs con grabadoras de video Sony Hi 8 CCD-TRV 128 (Sony, Tokio,

Japón) colocadas a 20-30 metros de la caja nido. Un estudio preliminar no mostró ninguna relación entre las variables analizadas y la hora en que las grabaciones fueron realizadas, por lo tanto los datos se agruparon para el análisis. No se realizaron grabaciones en días de lluvia. Los videos se analizaron posteriormente y el tiempo total de grabación se definió como el tiempo transcurrido entre la primera visita de cualquiera de los padres, que se produjo a los pocos minutos de puesta la cámara, y cuatro horas después de colocada la cámara. El número y edad de los pichones fue conocido por cada sesión de grabación. Se registró el número de visitas de alimentación de los machos a las hembras durante la incubación por hora, el número de visitas de cada sexo por hora, y el número de sacos fecales eliminados por cada sexo por hora. Asumimos que, como ocurre en el Pinzón Casero *Carpodacus mexicanus* y probablemente otras especies granívoras que llevan el alimento en sus buches, el número de visitas al nido es un buen indicador de la masa de alimento entregada (Nolan y col. 2001), además de ser un índice del esfuerzo parental absoluto ampliamente utilizado en el estudio del cuidado parental de las aves (McGraw y col. 2001).

Análisis estadístico

Se comparó la morfología de los machos amarillos, blancos y hembras con una prueba de Kruskal-Wallis, dado que las variables morfológicas no presentaron una distribución Normal y no pudieron ser normalizadas. Además, se comparó la morfología de las hembras apareadas con ambas clases de machos utilizando la prueba de Mann-Whitney.

Para analizar las variables de cuidado parental seleccionadas de los adultos reproductivos de Jilguero Dorado se utilizaron Modelos Lineales Generalizados Mixtos con

eliminación paso a paso hacia atrás, que permiten tener en cuenta múltiples nidadas dentro de una temporada reproductiva y entre años consecutivos (Shall 1991). Se analizó el número de visitas de alimentación a la hembra de machos blancos y amarillos por hora durante la incubación y su relación que la condición física del macho, el tamaño y la fecha de puesta como factores fijos, analizando también sus interacciones. Como las tasas de visita de alimentación de los machos a las hembras durante la incubación se ajustan a una distribución de Poisson, se incluyeron en el modelo utilizando una función de enlace logarítmica. Para tener en cuenta múltiples nidadas dentro de una temporada reproductiva y entre años consecutivos, se incluyó la identidad de los machos y el número de la nidada (primera, segunda o tercera en la temporada) anidada dentro de la identidad del macho como factores aleatorios. Para tener en cuenta las posibles diferencias entre los años en las variables analizadas, se estandarizaron las fechas de puesta restando la fecha media del año y dividiendo el resultado por el error estándar de ese año. También se analizó con una tabla de contingencia, si la probabilidad de que una hembra realizara una segunda puesta estaba relacionada con que el macho la alimentara durante la incubación.

Se analizaron las tasas de visitas por hora realizadas por los machos a los cinco días de vida de los pichones para machos blancos y amarillos, su condición física, la fecha de puesta y el tamaño de la nidada como factores fijos. La identidad de los machos y el número de puesta anidado en la identidad de cada macho se incluyeron como factores aleatorios. Las tasas de visitas estandarizadas de las hembras por hora a los cinco días de vida de los pichones fueron analizadas de una manera similar a los machos, incluyendo la “edad” (macho blanco o amarillo) de la pareja y la condición física de las hembras como un factor fijo, y la identidad de la hembra y el número de puesta anidada en la identidad de la

hembra como factores aleatorios. Tanto las visitas paternas y maternas al nido por hora presentaron una distribución normal, por lo tanto se utilizó una función de enlace identidad. Además, utilizamos el sexo como factor fijo lo que nos permitió determinar si existían diferencias entre sexos en el número de visitas a los nidos. Por último, se utilizó una correlación de Spearman para analizar si existe una relación entre el esfuerzo de machos y hembras en el nido. El número de sacos fecales retirados del nido por machos y hembras por hora, una variable con distribución Binomial y una función de enlace probit, se analizó a los cinco días del período de permanencia de los pichones utilizando los mismos factores fijos que en el análisis de las visitas de alimentación de los nidos. En todos los análisis de modelo mixto se utilizó el estadístico de Wald con la distribución F para examinar la importancia de los efectos fijos ($p < 0.05$) y se calculó la Potencia asociada a los resultados no significativos de acuerdo a Seavy y col. (2005). Los resultados se presentan como media \pm ee.

En el análisis de supervivencia, se usaron tablas de contingencia para comparar las tasas de retorno entre años, entre sexos y color de los machos. Se calculó la probabilidad real de supervivencia y la fidelidad al sitio usando modelos para datos de encuentros vivos corregidos por la probabilidad de encuentro (P) y la estimación obtenida de la supervivencia aparente (ϕ). Se estimó la supervivencia de adultos aparente (ϕ) y las tasas de recaptura (P) utilizando el modelo de captura y recaptura de poblaciones abiertas de Cormack-Jolly-Seber (CJS) disponible en el programa MARK 5.1 (White y Burnham 1999), siguiendo los procedimientos de máxima verosimilitud y la notación descrita por Lebreton y col. (1992). Durante 2004-2010, se capturaron todos los adultos reproductivos (machos amarillos, machos blancos y hembras) en la colonia de Chascomús. Como los

individuos fueron anillados, se pudo detectar la presencia individual en los años consecutivos. Se utilizó el programa para evaluar si el modelo general ($\varphi_{(s * t)} P_{(s * t)}$), que considera que tanto la supervivencia aparente como la tasa de recaptura dependen de la edad, el sexo y su interacción, ajusta a los datos y los supuestos subyacentes a los modelos CJS. Se utilizó el método de \hat{c} mediana (coeficiente de variación de la inflación) para estimar un valor de c derivado de un análisis de regresión logística (Cooch y White 2006). Se utilizó este valor estimado de c para corregir AICc en QAICc. Un conjunto de 16 modelos que alternan la constante (\cdot), el tiempo (t) y el efecto del sexo (s) de φ y P fueron desarrollados: $\varphi_{(s * t)} P_{(s * t)}$, $\varphi_{(s * t)} P_{(t)}$, $\varphi_{(s * t)} P_{(s)}$, $\varphi_{(s * t)} P_{(\cdot)}$, $\varphi_{(t)} P_{(s * t)}$, $\varphi_{(s)} P_{(s * t)}$, $\varphi_{(\cdot)}$, $P_{(s * t)}$, $\varphi_{(t)} P_{(s)}$, $\varphi_{(s)} P_{(t)}$, $\varphi_{(t)} P_{(t)}$, $\varphi_{(\cdot)} P_{(t)}$, $\varphi_{(s)} P_{(s)}$, $\varphi_{(s)} P_{(\cdot)}$, $\varphi_{(t)} P_{(\cdot)}$, $\varphi_{(\cdot)} P_{(s)}$, $\varphi_{(\cdot)} P_{(\cdot)}$.

Para analizar la supervivencia aparente (φ) y las tasas de recaptura (P) de los machos por separado, comparando entre aquellos machos que se habían reproducido en Chascomús por primera vez como machos de plumaje amarillo o blanco se utilizó, otro conjunto de 16 modelos alternando la constante (\cdot), el tiempo (t) y el color del macho (c) en su primer evento reproductivo, partiendo de $\varphi_{(c * t)} P_{(c * t)}$ como modelo general. Para la selección de los modelos se utilizó el Criterio de Información de Akaike (AIC) ponderado por el tamaño de la muestra (AICC) y la sobre dispersión (QAICc) (Anderson y col. 2000). Los modelos con los valores más bajos de QAICc se consideraron como los mejores, ya que representan un compromiso entre la alta proporción de la desviación explicada por el modelo y el bajo número de parámetros del modelo que deben estimarse. La esperanza de vida media (VM) del adulto se calculó mediante la ecuación ($VM = 1 - \ln^{-1}(\varphi)$) (Stenhouse y Robertson 2005). El color de los machos nos permitió diferenciar aquellos machos de uno o más años

de vida; sin embargo eso no es útil para las hembras capturadas, por lo tanto también se analizó la probabilidad de supervivencia y de recaptura para aquellas hembras que fueron anilladas como pichones en la colonia y se reprodujeron al año o a los dos años de haber nacido. Los valores reportados son los porcentajes y valores estimados \pm ee.

Resultados

Morfología

No se encontraron diferencias significativas en el alto o ancho del pico, la longitud del tarso o del ala, la masa corporal y la condición física de los machos blancos ($n = 50$), los machos amarillos ($n = 85$), y las hembras ($n = 158$) (Kruskal-Wallis, $p > 0.1$ en todos los casos).

Los valores promedio \pm ee de cada una de estas variables se muestran en la Tabla 4.1

Tabla 4.1: Valores promedio \pm ee de la morfología de machos blancos y amarillos y hembras de Jilguero Dorado.

Variable	♂ Amarillos	♂ Blancos	Hembras	<i>H</i>	<i>p</i>
Pico alto (mm)	6.75 \pm 0.04	6.84 \pm 0.06	6.81 \pm 0.08	325.5	0.40
Pico ancho (mm)	5.67 \pm 0.03	5.67 \pm 0.04	5.71 \pm 0.7	370.5	0.94
Largo tarso (mm)	17.41 \pm 0.11	17.31 \pm 0.12	17.36 \pm 0.16	322.5	0.37
Largo Ala (cm)	6.86 \pm 0.03	7.13 \pm 0.03	6.77 \pm 0.04	726.0	0.57
Peso (g)	18.16 \pm 0.17	17.66 \pm 0.16	17.85 \pm 0.20	747.0	0.71

Del mismo modo, no se encontraron diferencias significativas entre los machos blancos ($n = 50$) y amarillos ($n = 85$) en ninguna de esas variables (prueba de Mann-Whitney, $p > 0.05$ en todos los casos). Las hembras apareadas con machos amarillos, sin embargo, fueron significativamente más pesadas que las apareadas con machos blancos (Tabla 4.2).

Tabla 4.2: Diferencias morfológicas entre hembras de Jilguero Dorado apareadas con machos blancos y amarillos comparadas con la prueba de Mann-Whitney U. Se reportan medias \pm ee.

Variable	♀s parejas de ♂s blancos ($n = 36$)	♀s parejas de ♂s amarillos ($n = 53$)	U	p
Pico alto (mm)	6.69 ± 0.03	6.92 ± 0.08	225.5	0.68
Pico ancho (mm)	5.72 ± 0.05	5.69 ± 0.04	368.0	0.48
Largo tarso (mm)	17.39 ± 0.12	17.34 ± 0.11	382.0	0.63
Largo Ala (cm)	6.74 ± 0.03	6.81 ± 0.05	382.0	0.47
Peso (g)	17.55 ± 0.18	18.15 ± 0.15	265.0	0.01

Cuidado Parental

Se registraron los eventos de alimentación de los machos a las hembras durante la incubación en 70 nidos con un total de 280 horas de filmación. Cuarenta y cinco de los nidos pertenecían a machos amarillos, y 25 a machos blancos. El número de visitas de alimentación de los machos a las hembras no fue diferente entre machos blancos y amarillos, así como tampoco lo fue la condición física de los machos, la fecha estandarizada de puesta, o cualquiera de sus interacciones (todos los Wald ≤ 2.2 , $gl = 1$, 39, todos los valores de $p \geq 0.14$). La tasa de alimentación a las hembras incubando fue de 0,41

± 0.04 eventos por hora. Los machos amarillos no resultaron ser más propensos que los machos blancos a alimentar a las hembras durante la incubación (12 de 45 vs. 15 de los 25, respectivamente, prueba exacta de Fisher de una cola, $p = 0.18$). Las hembras alimentadas por los machos durante el período de incubación no fueron más propensas a realizar una nueva puesta comparadas con aquellas que no fueron alimentadas (prueba exacta de Fisher de una cola, $p = 0.19$).

En total se grabaron en video los esfuerzos realizados por machos y hembras para alimentar a los pichones en 89 nidos por un total de 356 horas. De estos nidos, 57 fueron atendidos por machos amarillos ($n = 43$) y 32 por machos blancos ($n = 28$). Las tasas de alimentación paterna y materna mostraron que el número de visitas de cada sexo por hora al nido no depende de la edad (color) del macho que lo atendió, la condición física del macho o la hembra, el tamaño o la fecha de la puesta (Tabla 4.3). Las hembras alimentaron a los pichones con más frecuencia que los machos (1.82 ± 0.90 vs. 1.50 ± 0.11 visitas por hora y pichón, $gl = 1$, 126 , $W = 9.99$, $p < 0.01$, Figura 4.1).

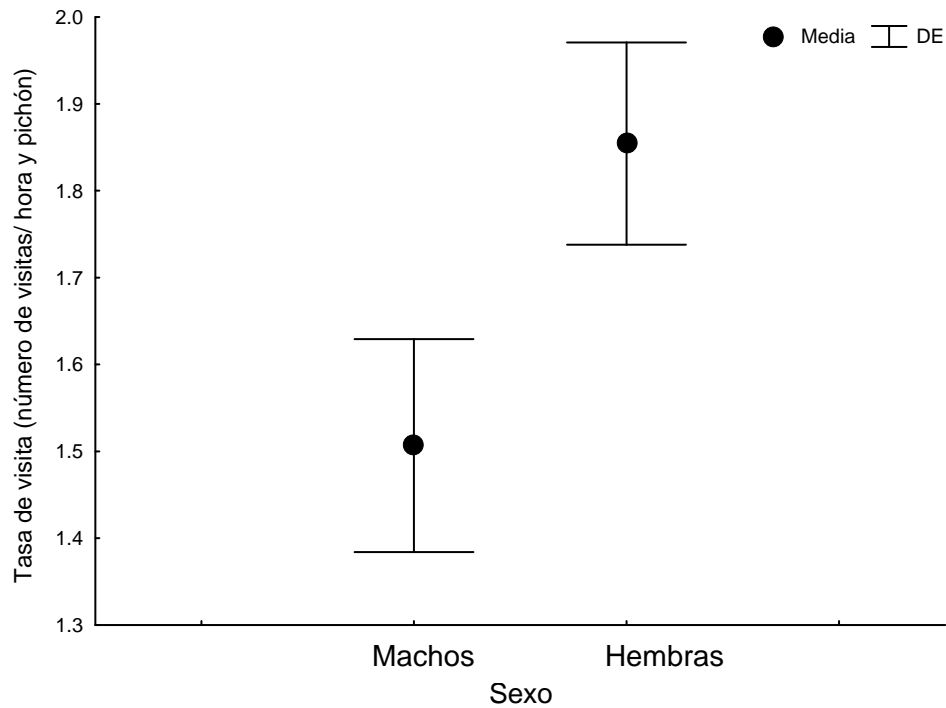


Figura 4.1: Tasas promedio de visita de los adultos reproductivos en función del sexo para el día 5 de vida de los pichones de Jilguero Dorado.

Por último, no se encontró correlación alguna entre el esfuerzo realizado por machos y hembras en cada nido, lo que sugiere que el comportamiento de alimentación de cada individuo es independiente del realizado por su pareja (correlación de Spearman $r_s = 0.06$, $n = 43$, $p = 0.68$, Figura 4.2).

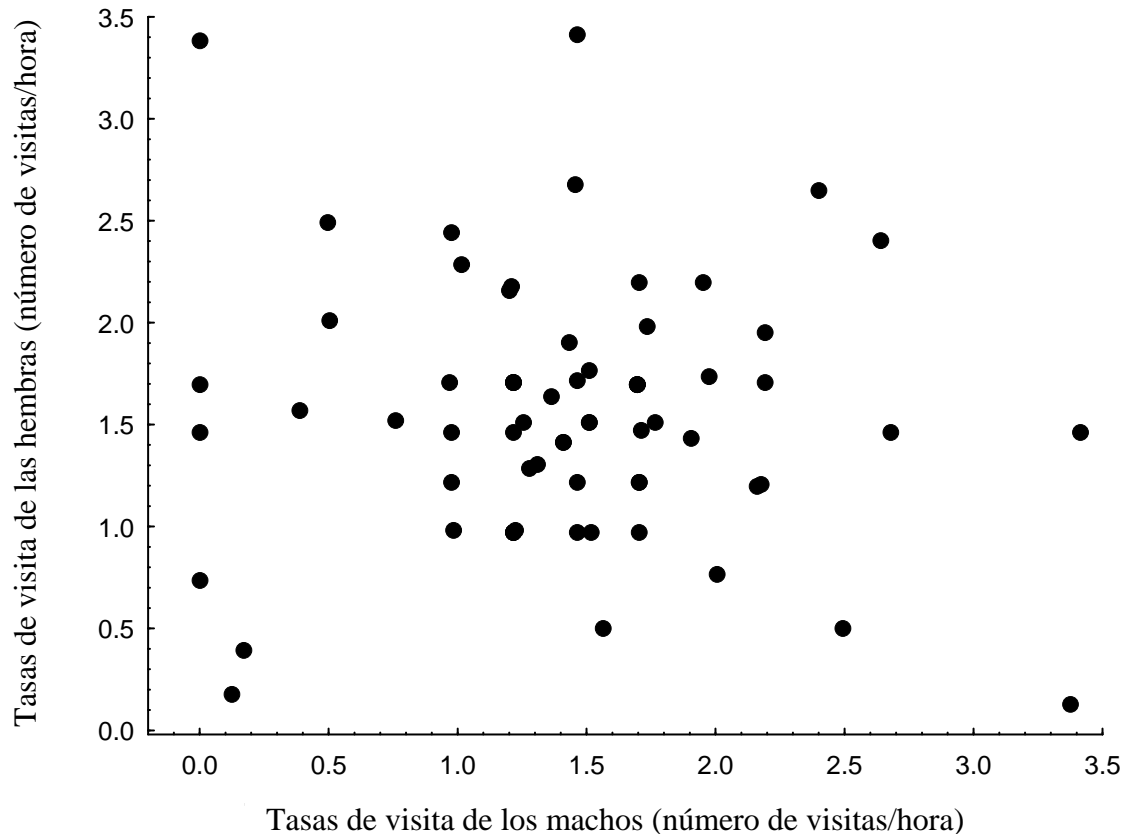


Figura 4.2: Asociación entre el esfuerzo realizado por machos y hembras en cada nido.

Del mismo modo, el número de sacos fecales retirado del nido por los machos y las hembras en el día 5 de vida de los pichones no depende de la edad de los machos (blancos o amarillos), de la condición física del macho o la hembra, del tamaño de la nidada o de la fecha de la puesta (Tabla 4.1). Tanto machos como hembras eliminaron 0.58 ± 0.06 sacos fecales por hora y pichón ($W = 0.05$, $gl = 1$, 82 , $p = 0.82$, $\beta = 0.78$).

Tabla 4.3: Resultados del modelo lineal generalizado mixto usado para analizar las tasas estandarizadas de alimentación (A) y remoción de sacos fecales (B) en el día 5 de vida de los pichones de Jilguero Dorado. Factores fijos: edad del macho (blanco o amarillo), condición física del macho o la hembra, tamaño de la nidada y fecha de puesta. Factores aleatorios: identidad del macho o de la hembra y número de puesta anidado en identidad del macho o la hembra. Se reportan la media y el error estándar, y entre paréntesis los valores de potencia.

(A)	Tasa de alimentación de pichones					
	Machos			Hembras		
	Wald	gl	<i>p</i>	Wald	gl	<i>p</i>
Edad del macho	2.54	1,28.8	0.12(83)	0.04	1,28.9	0.84(86)
Condición física	0.32	1,30.6	0.58(84)	0.43	1,29.9	0.52(72)
Tamaño de la nidada	2.27	2,29	0.33(76)	3.18	2,33	0.22(73)
Fecha de puesta	0.02	1,30.9	0.89(67)	0.02	1,30.2	0.88(65)
Media ± ee	1.50 ± 0.11			1.82 ± 0.90		

(B)	Tasa de remoción de sacos fecales					
	Machos			Hembras		
	Wald	gl	<i>p</i>	Wald	gl	<i>p</i>
Edad del macho	2.40	1,18.7	0.14(91)	0.43	1,48	0.52(76)
Condición física	1.99	1,29.9	0.17(84)	0.13	1,35	0.72(69)
Tamaño de la nidada	4.31	2,23.7	0.14(66)	3.17	1,31	0.22(64)
Fecha de puesta	0.22	1,29.8	0.64(71)	1.57	1,31.5	0,67(69)
Media ± ee	0.59 ± 0.06			0.58 ± 0.10		

Supervivencia aparente

Durante el estudio se realizaron 300 capturas, y nuestra base de datos se compone de 90 hembras y 77 machos. La tasa de retorno no fue diferente entre años para ninguno de los grupos (hembras: $\chi^2 = 4.0$, $p = 0.5$, $n = 124$; machos amarillos: $\chi^2 = 0.7$, $p = 0.6$, $n = 49$; machos blancos: $\chi^2 = 0.9$, $p = 0.4$, $n = 60$) y el 51.1% de las hembras, el 36.4% de los machos blancos y el 51.4% de los machos amarillos fueron capturados en el año siguiente. En general, la tasa de retorno fue de 49.6 % (incluyendo ambos sexos). La tasa de retorno de las hembras después de un evento reproductivo exitoso frente a un intento fallido de reproducción no fue diferente ($\chi^2 = 19.3$, $p = 0.1$, $n = 90$). Tampoco se encontraron efectos de éxito de nidificación anterior sobre la tasa de retorno de los machos (42.6% de todos los machos exitosos y el 40% de los machos sin éxito regresó al año siguiente, $\chi^2 = 0.03$, $p = 0.85$, $n = 69$).

En el primer conjunto de modelos, sólo un modelo estuvo dentro de las dos unidades de ΔQAICc de los modelos obtenidos y fue el siguiente: $(\varphi_{(.)} P_{(.)})$, lo que sugiere que no existe efecto del sexo en la supervivencia aparente de los adultos y que la probabilidad de recaptura es constante. El segundo modelo clasificado tiene menos apoyo ($\Delta\text{QAICc} > 2$) y propuso una diferencia débil en la probabilidad de recaptura para machos y hembras $(\varphi_{(.)} P_{(s)})$. En el resto de los modelos casi se duplicó el ΔQAICc , lo que sugiere que éstos tienen poco apoyo.

La supervivencia aparente de los adultos y la probabilidad de recaptura estimada a partir del modelo de mejor ajuste $(\varphi_{(.)} P_{(.)})$ para todos los años y sexos combinados fue

0.689 ± 0.033 y 0.689 ± 0.052 respectivamente, con un $\hat{c} = 2.32$ lo que permite estimar una vida media de 3.68 años para los adultos reproductivos de la colonia de Chascomús.

En el segundo conjunto de modelos, al analizar la supervivencia aparente y la probabilidad de recaptura de los machos que fueron detectados reproduciéndose por primera vez como machos blancos o amarillos el modelo que mejor ajustó fue $\varphi_{(c)} P_{(.)}$, con un valor de supervivencia aparente para machos amarillos y blancos de $\varphi_{am} = 0.635 \pm 0.044$, $\varphi_{bl} = 0.562 \pm 0.085$, respectivamente, y una probabilidad de recaptura de $P = 0.727 \pm 0.035$ constante para ambos, con un $\hat{c} = 2.53$, dando una vida media para los machos que se detectaron por primera vez reproduciéndose como machos blancos de 2.7 años y amarillos de 3.2 años.

De los 720 pichones nacidos en la colonia entre las temporadas reproductivas 2004-2005 a 2009-2010, 36 fueron nuevamente capturados como adultos reproductivos en años sucesivos (0.05 %). De estos 36 pichones capturados como adultos, 24 fueron hembras y 12 machos. De las 24 hembras capturadas, 18 de ellas fueron capturadas reproduciéndose en la colonia al año siguiente de haber nacido y 6 de ellas fueron capturadas a los 2 años. Todos los machos capturados como adultos reproductivos nacidos en la colonia se reprodujeron al año siguiente de haber nacido. Al analizar la supervivencia aparente y la probabilidad de recaptura para aquellas hembras de edad conocida nacidas en la colonia ($n = 24$) que se reprodujeron al año de haber nacido o a los dos años, el modelo que mejor ajustó fue $(\varphi_{(.)} P_{(.)})$ para todos los años y edad de comienzo de reproducción, la supervivencia aparente fue $\varphi = 0.59 \pm 0.089$ y la probabilidad de recaptura $P = 0.737 \pm 0.096$ respectivamente, con un

$\hat{c} = 1.91$ lo que permite estimar una vida media de 3.9 años para las hembras reproductivas de la colonia de Chascomús.

Discusión

Contrariamente a los resultados encontrados en otras especies que tienen maduración tardía del plumaje (Pärt 2001, Karubian 2002, Powlesland 2002, Komdeur y col. 2005, Valle y col. 2006), los machos de plumaje inmaduro de Jilguero Dorado, como vimos en el capítulo 2 y 3 de esta Tesis, no se reproducen de manera oportunista en Chascomús. En este capítulo determinamos que tampoco estarían en desventaja en cuanto a su tamaño corporal o condición física, ni realizan un esfuerzo reproductivo menor que el de los machos de plumaje maduro. Esto se evidenció en que ambos tipos de machos no se diferenciaron en el número de visitas de alimentación a las hembras durante la incubación, y mostraron iguales tasas de alimentación de pichones y remoción de sacos fecales.

La alimentación de los machos a las hembras durante la incubación puede contribuir al mantenimiento del vínculo de la pareja, al cuidado de la pareja y/o aumentar la eficiencia de la incubación (Martin 2002, Chalfoun y Martin 2007). En este sentido nuestros resultados de alimentación a hembras que incuban no apoyan la hipótesis de buenos padres con respecto a la edad expresada por el color del plumaje de los machos (Hoelzer 1989). La proporción de machos que alimentaban a sus hembras mientras incubaban frente a los que no lo hicieron, no fue diferente en relación al color de los mismos, y que las hembras fueran o no alimentadas tampoco afectó su probabilidad de realizar una segunda puesta. En el Pinzón Casero *Carpodacus mexicanus*, la cantidad y calidad de aprovisionamiento a las

hembras varía dentro y entre poblaciones (Hill 1991, Badyaev y Hill 2002, Duckworth y col. 2003), y un estudio reciente sobre esa especie sugiere que este comportamiento puede verse afectado por la edad y la experiencia y está relacionado también con el desempeño reproductivo (Stein y col. 2010), lo cual no coincide con lo encontrado en el Jilguero Dorado.

El color del plumaje de los machos es al menos una señal de la edad en el Jilguero Dorado (Palmerio Massoni y 2009). Si la diferencia en el color del plumaje, que refleja la edad, demostrara la voluntad de contribuir a los deberes parentales (Good Parent Hypothesis: Hoelzer 1989, Linville y col. 1998, Prévault y col. 2005), se esperaría que los machos amarillos alimenten a sus crías con más frecuencia que los machos blancos. La tasa de alimentación de los padres, sin embargo, no depende de la edad del macho que atiende a los pichones del nido y nuestros resultados permiten rechazar la hipótesis de buen padre con respecto a la edad de los machos expresada por la maduración de su plumaje. Los machos jóvenes de Pinzón Casero alimentan más que los machos adultos, y los autores sugieren que esos machos jóvenes podrían estar buscando asegurar futuras oportunidades de reproducción (McGraw y col. 2001). Los resultados obtenidos en Chascomús no concuerdan con esa hipótesis ya que las tasas de alimentación y remoción de sacos fecales de machos blancos y amarillos no fueron diferentes. La entrega de alimento de los padres tampoco fue dependiente de la condición física en el Jilguero Dorado, tal como sí se encontró en el Pinzón Casero (McGraw y col. 2001).

La maduración tardía del plumaje (MTP) es más común en especies en las que los adultos con plumaje maduro: a) disponen de mayor capacidad competitiva que los juveniles, b) tienen larga expectativa de vida junto con altas tasas de mortalidad durante la

temporada reproductiva (Studd y Robertson, 1985), y c) realizan el forrajeo en grupos durante el invierno (Beauchamp 2003). En estas circunstancias, aumenta la competencia entre machos y la maduración tardía del plumaje sería una señal de juventud, inexperiencia y pobre capacidad competitiva (Lyon y Montgomerie 1986). Sin embargo, al analizar la capacidad relativa de los machos blancos, vemos que a) las hembras apareadas con machos blancos y amarillos tienen similar fecha, tamaño y número de puestas, tamaño de los huevos, período de incubación, tasa de crecimiento y peso asintótico de los pichones, número de volantones, y éxito en la temporada reproductiva en un sistema de cajas nido (Capítulo 2 y 3, Palmerio y Massoni, 2009), b) los machos blancos también se reproducen con éxito en cavidades naturales (Palmerio y Massoni, 2009), y c) los dos tipos de machos son igualmente competentes para alimentar a sus hembras y pichones (este Capítulo y Palmerio y Massoni 2011). Estos resultados sugieren que, dada una cantidad suficiente de sitios de nidificación para reproducirse, los machos jóvenes no se encuentran en una desventaja competitiva para atraer a las hembras, darles de comer durante la incubación y ofrecer una crianza adecuada a las crías.

Tampoco se encontró una relación entre el esfuerzo que realizan las hembras en función del esfuerzo que realizan los machos, sugiriendo que el esfuerzo que realiza la hembra sería independiente del de su pareja y posiblemente del color de la misma. Sin embargo, tenemos evidencia indirecta de que las hembras prefieren aparearse con machos amarillos dado que las hembras apareadas con machos amarillos son más pesadas que las hembras apareadas con machos blancos y, si el peso de las hembras se relaciona con su habilidad de forrajeo, esto sugiere un apareamiento selectivo por edad y/o calidad (Palmerio y Massoni 2009).

Aún falta saber si las hembras apareadas con machos blancos realizan cópulas extra-pareja en las que favorecen a ciertos machos amarillos, como se ha informado en otras especies que presentan maduración tardía del plumaje (Morton y col. 1990, Greene y col. 2000, Webster y col. 2008). Mientras que los machos blancos podrían perder paternidad frente a machos amarillos, parece que el color de plumaje de los machos de Jilguero Dorado no juega un papel en advertir las capacidades de los machos y su voluntad de alimentar a las hembras durante la incubación, cuidado de los pichones o higiene de los nidos.

La tasa de retorno del Jilguero Dorado en Chascomús fue del 50% (incluyendo los dos sexos) y es similar al valor reportado para el Pinzón Casero (Hill 2007). No se encontraron diferencias en la tasa de retorno de las hembras y los machos luego de un evento reproductivo exitoso o no, lo que estaría sugiriendo que esa variable no estaría influyendo en la decisión de retornar o no al sitio de nidificación al año siguiente. Este resultado podría relacionarse con la necesidad de encontrar una cavidad secundaria para nidificar. Si éstas son escasas, independientemente del éxito de la temporada anterior, puede ser conveniente retornar a la colonia de Chacomús.

Se encontró que el tiempo de vida media de los adultos de esta especie en la colonia reproductiva de Chascomús es de aproximadamente 3.7 años, y la supervivencia aparente y la probabilidad de recaptura no variaron durante los años de estudio, lo cual indica que fueron años con similares condiciones climáticas y de alimento. Sin embargo, se encontró que la supervivencia aparente presentó cierta dependencia con la edad en que los machos (blancos o amarillos) fueron detectados por primera vez reproduciéndose en Chascomús, sugiriendo que podría existir un compromiso entre la energía asignada a la reproducción y a

la supervivencia (Williams 1966), por lo menos para estos machos jóvenes. También hay que tener en cuenta que la supervivencia de los individuos jóvenes puede estar afectada por otros factores como su relativa inexperiencia de forrajeo o su capacidad para sobrevivir al invierno y nosotros solo tenemos datos de aquellos machos blancos que se reproducen y no de los que no lo hacen. Por ello, no podemos atribuir esa reducción en la supervivencia aparente de los machos blancos reproductivos a que hayan invertido tempranamente energía en su reproducción. Aquellos machos blancos que se reprodujeron a menor edad en Chascomús tuvieron menor supervivencia aparente que los que, tal vez, se reprodujeron por primera vez como machos amarillos. Faron Young (1955), cantante de música county de los 50' dice en la letra de una de sus canciones "*Live fast, love hard, die young...*" pareciera que los machos blancos de Jilguero Dorado son fanáticos del folk norteamericano. Sin embargo, como estamos analizando supervivencia aparente y no podemos distinguir entre el no retorno y la muerte, no podemos descartar que los machos blancos tengan la misma supervivencia que los amarillos pero hayan decidido reproducirse en otro lugar. No podemos asegurar que la variación en la supervivencia aparente entre machos blancos y amarillos de Jilguero Dorado sea producto de una característica intrínseca de la especie donde los individuos se reproducen antes a costa de una disminución en su supervivencia (Starns 1976, Curio 1982, Martin 1995). Además, y como anticipamos, aunque encontramos machos blancos reproduciéndose en cavidades naturales en el mismo campo experimental lo que indica que la reproducción de esos machos no está limitada a la existencia de sitios de nidificación artificiales como las cajas nido, estas cajas podrían favorecer la reproducción temprana de los machos blancos de Jilguero Dorado e influir en su supervivencia aparente. En el Pinzón Casero *Carpodacus mexicanus*, la

coloración del plumaje relacionada a su edad y el tamaño corporal puede predecir su supervivencia, y los machos de coloración más brillante son aquellos que presentan una mayor supervivencia frente a una epidemia (Nolan y col. 1998). Es posible que los machos de Jilguero Dorado que se reproducen jóvenes estén pagando un costo adicional, en comparación con los machos amarillos, al equiparar el esfuerzo reproductivo que estos últimos realizan.

En las hembras, si bien trabajamos con un bajo tamaño muestral obtenido a partir de hembras nacidas en Chascomús que retornaron a reproducirse en el lugar, no se encontró un efecto de la edad en la supervivencia aparente o la tasa de retorno, y su vida media fue mayor que la de machos que se reprodujeron por primera vez siendo blancos o amarillos (3.9 años vs. 2.7 y 3.2, respectivamente). Posiblemente estos valores de supervivencia aparente, si bien basados en un tamaño de muestra escaso, sean insesgados ya que se analizó a hembras que nacieron en la colonia (i.e. de edad conocida). Llama la atención que la vida media de éstas sea mayor a la de los machos amarillos, siendo ellas las que mayor aporte realizan al cuidado de los huevos y pichones, dado que la incubación es una tarea exclusiva de las hembras y además alimentan más a los pichones. Estos resultados pueden deberse a que desconocemos la edad precisa de los machos amarillos, o a que los machos tengan mayor desgaste que las hembras si ellos están más involucrados en la competencia intra e interespecífica por sitios de nidificación (Rohwer y Rohwer 1978, Mitrus 2007), tienen mayor desgaste en la competencia por hembras (Karubian y col. 2007), o si su color conspicuo tiene consecuencias sobre su probabilidad de ser detectados por predadores (Götmark y Hohlfält 1995, Huhta y col. 2003). Por ahora no podemos discernir entre estas hipótesis.

Finalmente, las tasas de alimentación reportadas son también muy bajas, en comparación con las de especies del Hemisferio Norte e incluso con especies del Trópico (Martin y col. 2011). Esto podría deberse a diferencias interespecíficas en la cantidad de comida que entregan en cada viaje estas aves granívoras, que transportan alimento en el buche, asociada a su vez a las distancias que viajan para obtenerlas. En el presente no tenemos datos sobre este último punto y no podemos especular al respecto. La tasa de supervivencia es muy alta y comparable a las de especies tropicales y del Hemisferio Sur, características de especies de vida lenta (Ghalambor y Martin 2001, Peach y col. 2001, McGregor y col. 2007), y superior a la supervivencia anual aparente de especies del Hemisferio Norte (Brawn y col. 1999, Ghalambor y Martin 2001, Peach y col. 2001). Sin embargo, algunos autores reportan que existe una importante superposición de los valores de supervivencia de especies tropicales y las del Hemisferio Norte (Parker y col. 2006, Blake y Loiselle 2008).

Segunda Parte

Capítulo 5: Manipulaciones

Introducción

Trivers (1972) define la inversión parental como “cualquier inversión que realicen los padres en un individuo de su descendencia que aumenta sus probabilidades de sobrevivir a costa de la capacidad de los padres de invertir en otro de sus hijos”. Un punto central en las teorías de Historias de Vida es que la inversión de los padres en la reproducción actual debe ser balanceada en los costos en términos de valor reproductivo residual (Williams 1966, Stearns 1992). Para muchas especies de aves, la fase de cría de pichones es un período crítico para las decisiones que influyen en este equilibrio (Drent y Daan 1980). Durante este período, las aves deben decidir cómo distribuir la energía que poseen entre ellos y sus descendientes.

En aves paseriformes de vida relativamente corta, la probabilidad de supervivencia para la reproducción futura es baja, y un aumento del esfuerzo de los padres a costa de su supervivencia es esperable en respuesta a un incremento de la demanda de los pichones (Linden y Møller 1989). Existe debate acerca de cómo las aves optimizan el equilibrio entre el esfuerzo reproductivo actual y futuro, y dos mecanismos principales han sido propuestos. La "hipótesis de la inversión fija" postula que las aves realizan un nivel fijo de inversión en la reproducción actual, independientemente de las necesidades de la descendencia (Ricklefs 1987, Sæther y col. 1993, Mauck y Grubb 1995). La "hipótesis de inversión flexible" sugiere que las aves realizan un esfuerzo de reproducción flexible de acuerdo con la

demanda y el estado de las crías (Reid 1987, Johnsen y col. 1994, Weimerskirch y col. 1997). Estos dos mecanismos no son mutuamente excluyentes y, además, la asignación de la energía durante la reproducción puede ser dependiente de la condición de los padres: cuando el alimento está fácilmente disponible y los padres están en buenas condiciones ellos pueden compensar las necesidades de los pichones, pero pueden ser incapaces de hacerlo cuando los recursos son más escasos (Erikstad y col. 1997, 1998, Weimerskirch y col. 2000, Weimerskirch y col. 2001). En este contexto, el seguimiento permanente de su propia condición física debería ser esencial en las decisiones reproductivas (Drent y Daan 1980), y los padres podrían regular el riesgo de aumentar su propia mortalidad controlando la variación en su masa (Monaghan y col. 1992, Chaurand y Weimerskirch 1994, Olsson 1997). De hecho, existen evidencias de que la masa corporal de los adultos juega un papel importante en el comportamiento de alimentación, el suministro de alimentos y la regulación del esfuerzo parental en las aves (Monaghan y col. 1989, Chaurand y Weimerskirch 1994, Chastel y col. 1995, Erikstad y col. 1997, Tveraa y col. 1997, Dearborn 2001, pero ver Wernham y Bryant 1998).

Además de su condición corporal y la disponibilidad de alimentos, los individuos deben optimizar sus decisiones reproductivas en relación con el nivel de esfuerzo de su pareja (Chase 1980, Houston y Davies 1985, Winkler 1987, Sanz y col. 2000, Hinde 2005). En especies con cuidado biparental, a menudo se producen conflictos entre las parejas sobre el nivel de inversión que cada uno proporciona a su descendencia. Los conflictos ocurren porque cada padre tiene recursos limitados y busca maximizar su propia reproducción futura forzando al compañero a invertir más en el intento reproductivo actual (Lessells 1991, Parker y col. 2002).

Especies con cuidado biparental probablemente se enfrentan con este conflicto entre los sexos acerca de la división del trabajo (Trivers 1972). La reducción del esfuerzo de alimentación de uno de los integrantes de la pareja, en la mayoría de los casos, resulta en un mayor esfuerzo del otro (Winkler 1987), como fue reportado en varios estudios realizados en paseriformes de vida corta (por ejemplo, Wright y Cuthill 1989, 1990, Whittingham y col. 1994, Markman y col. 1995, Sanz y col. 2000).

La mejor manera de explorar la relación entre el esfuerzo reproductivo actual y el costo impuesto sobre la reproducción futura es a través de manipulaciones experimentales del esfuerzo reproductivo (Reznick 1985, Partridge y Harvey 1988) tales como los experimentos de discapacidad, que permiten comprender mejor las decisiones sobre su reproducción que toman los individuos en cuestión (Lifjeld y Slagsvold 1990, Whittingham y col. 1994, Moreno y col. 1999, Sanz y col. 2000).

Recordamos, entonces, las hipótesis relativas a la manipulación, planteadas en la Introducción:

Hipótesis: la respuesta de machos blancos y sus parejas a la manipulación será diferente de la respuesta de machos amarillos y sus parejas a la misma manipulación.

Predicción: Ante un aumento del costo reproductivo presente, los machos blancos y sus parejas no aumentarán su esfuerzo reproductivo, sino que preservarán su condición física y la posibilidad de reproducción futura, transfiriendo los costos a los pichones. Los machos amarillos y sus parejas tampoco aumentarán su esfuerzo reproductivo y priorizarán su supervivencia. Sin embargo, no se espera que los machos amarillos y sus parejas

abandonen todo esfuerzo parental ya que, al tener mayor edad, podrían contar con menor cantidad de eventos futuros de reproducción.

Materiales y métodos

En las temporadas reproductivas 2007-2008 se realizó una manipulación que aumentó indirectamente el costo reproductivo de los machos de plumaje inmaduro y maduro de Jilguero Dorado. En la temporada reproductiva 2008-2009 se realizó una manipulación semejante en las hembras apareadas con cada tipo de macho. Los nidos fueron asignados a los distintos tratamientos al azar arrojando una moneda en el momento de la captura y solo se utilizaron las primeras puestas registradas para las hembras en cada temporada. El costo energético del vuelo en las aves puede ser incrementado experimentalmente mediante la adición de masa o la disminución de la envergadura o superficie del ala (Pennycuick 1989). Añadir masa puede afectar la estabilidad de las aves, esto producir un efecto de arrastre y el daño llegar a ser permanente. En cambio, la reducción de la superficie del ala a través del corte de algunas plumas desaparece durante la muda post-reproductiva normal y tiene un efecto menos dramático sobre el rendimiento de vuelo (Cuthill 1991, Mauck y Grubb 1995, Verspoor y col. 2007).

Durante las temporadas reproductivas 2007-2008 y 2009-2010, se generaron aleatoriamente 4 grupos de nidos: pertenecientes a machos blancos manipulados, y sus controles (machos blancos no manipulados), y pertenecientes a machos amarillos manipulados y sus controles (machos amarillos no manipulados). Durante las temporadas reproductivas 2008-2009 y 2009-2010, también se generaron al azar 4 grupos de nidos:

pertenecientes a machos blancos con hembras manipuladas y sus controles (parejas formadas por machos blancos y hembras no manipuladas), y pertenecientes a machos amarillos apareados con hembras manipuladas y sus controles (parejas formadas por machos amarillos y hembras manipuladas) Las capturas se realizaron en el día de la eclosión de los huevos y nuevamente a los 10 días de vida de los pichones. En la primera captura, además de las mediciones y procedimientos rutinarios, a los individuos que debían ser manipulados se les realizó el corte de las 2da, 4ta y 6ta remeras primarias a la altura de la base (Imagen 5.1), aumentando de esta manera su esfuerzo para volar y conseguir alimento. En la segunda captura solo se registró el peso del individuo; en los grupos control se realizaron las 2 capturas, en el día de la eclosión y a los 10 días de vida de los pichones, pero no se cortaron las plumas. Las parejas de los individuos manipulados o control fueron capturadas en el día 5-6 de vida de los pichones; estos individuos fueron capturados una sola vez para no sumar más disturbios y evitar el abandono del nido.

Imagen 5.1: Corte de la 2^{da}, 4^{ta} y 6^{ta} pluma remera primaria de cada ala de los machos amarillos, machos blancos y hembras de Jilguero Dorado *Sicalis flaveola*



Para evaluar la respuesta proximal de las manipulaciones se realizaron mediciones de los costos intergeneracionales comparando las tasas de crecimiento y valor asintótico de peso alcanzado por los pichones como se explica en el Capítulo 3 (estadio de pichones), el tiempo de permanencia de los pichones en el nido y el porcentaje de éstos que logra abandonar exitosamente el nido. También se comparó la proporción de pichones que retornó al año siguiente del evento de manipulación con la de los pichones pertenecientes a los grupos control.

Para evaluar los costos intrageneracionales se comparó el cambio de peso de los individuos manipulados y de los individuos control midiéndolos antes de la manipulación (*i.e.* el día de la eclosión) y 10 días después de la manipulación, cuando los pichones ya han alcanzado su peso asintótico (Palmerio y Massoni 2009). Además, mediante filmaciones de 4 hs de duración, efectuadas en el día 5 de vida de los pichones, se comparó la frecuencia y duración promedio de las visitas de alimentación de machos y hembras, manipulados y controles, distinguibles en virtud de anillos otorgados durante la primer captura. También se comparó la tasa de retorno de los adultos a la colonia al año siguiente entre los grupos manipulados y sus respectivos controles.

Se utilizaron sensores almacenadores de temperatura para estudiar la relación entre la temperatura del ambiente y las manipulaciones realizadas sobre el ambiente térmico del nido. Para esto se registró la temperatura ambiente (T_a) y del nido (T_n), desde el día 0 de vida de los pichones (día de la eclosión) hasta el día posterior a su emancipación del nido como se explica en el Capítulo 3 (estadio de pichones).

Análisis estadístico

Se compararon la tasa de crecimiento y el peso asintótico de los pichones, su tiempo de permanencia en el nido, la proporción de los pichones que logró abandonar el nido, las tasas de visitas de alimentación y el tiempo promedio de la visita en el día 5 de vida de los pichones entre aquellos nidos a los que se les aplicó alguno de los 4 tratamientos con sus respectivos controles con un Modelo Linear Generalizado Mixto, con el paquete estadístico de distribución libre R-project 2.11.1. Se utilizó la condición de individuo manipulado o control como factor fijo y se incluyó el año, la condición física inicial del individuo, el número de pichones presentes en el nido y la fecha de puesta estandarizada por año como factores aleatorios del análisis. Se aproximó el error de la variable a una distribución normal y se utilizó una función conectora identidad en el caso del análisis de las tasas de crecimiento y peso asintótico. Para analizar la proporción de pichones que abandonaron el nido y el tiempo de permanencia de los mismos se aproximó el error a una función Poisson y una función conectora logarítmica. Se utilizó un criterio de eliminación paso a paso hacia atrás utilizando el criterio de información de Akaike para seleccionar el modelo de mejor ajuste.

También se comparó la variación en el peso entre la primer y segunda captura entre los individuos manipulados y control. Para esto se utilizó un Modelo Linear Generalizado Mixto en el que se utilizó la variable tratamiento o control como factor fijo y se incluyó al año, la condición física en el momento de la primer captura y el número de pichones en el nido como factores aleatorios en el análisis. Como la variable respuesta presentó una distribución normal se utilizó una función de enlace identidad.

Se usaron tablas de contingencia para comparar las tasas de retorno de adultos y pichones nacidos en los nidos manipulados y control que retornaron al año siguiente comparando cada tratamiento con su control en cada grupo. Esto se realizó solamente con los nidos pertenecientes a la temporada reproductiva 2007-2008 y 2008-2009.

Se calculó la temperatura media del ambiente y de cada nido dividiendo el día en cuatro franjas horarias de 6 hs de duración (00:00-05:59, 06:00-11:59, 12:00-17:59 y 18:00-23:59 hs). También se dividió el período de permanencia de los pichones en el nido en 4 intervalos de edades de 3 días de duración cada uno (1-3, 4-6, 7-9 y 10-12 días de vida). La temperatura de los nidos manipulados y control fue analizada como se explica en el capítulo 3 de esta Tesis utilizando como factor fijo del análisis, con dos niveles, a los nidos manipulados y controles.

Resultados

Para esta experiencia se utilizaron en total 90 nidos de Jilguero Dorado durante las temporadas reproductivas 2007-2008, 2008-2009 y 2009-2010. Se aumentó el esfuerzo reproductivo mediante el corte de plumas a 15 machos amarillos, 12 machos blancos, 14 hembras apareadas con machos amarillos y 13 hembras apareadas machos blancos. Treinta y seis parejas, 18 formadas por machos amarillos y 18 por machos blancos fueron utilizadas como control.

Se registraron casos de abandono del nido tanto en los tratamientos como en los controles, sin embargo el porcentaje de abandono fue menor al 10% en todos los grupos y no presentaron diferencias significativas comparando los tratamientos con sus respectivos controles (Tablas de contingencia, $\chi^2 > 0.3$ y $p > 0.3$ en todos los casos).

Tabla 5.1: Resultados del Modelo Lineal Generalizado Mixto para comparar las tasas de crecimiento y valores de peso asintótico promedio de los pichones nacidos en nidos manipulados y control en cada tratamiento. Valores entre () representan la potencia del análisis. Subíndice (m) corresponde al sexo manipulado.

Tratamiento	Tasa de crecimiento				Peso asintótico			
	Wald	F	<i>p</i>	$\bar{X}(K)$	Wald	F	<i>p</i>	$\bar{X}(g)$
♂ amarillo(m)	0.15	1.41	0.31(81)	0.31	1.23	1.88	0.39(91)	14.6
♂ blanco(m)	0.05	0.05	0.83(74)	0.33	0.10	1.23	0.23(88)	14.8
♀(m) / ♂ amarillo	1.87	0.46	0.76(68)	0.30	0.60	0.33	0.57(57)	14.4
♀(m) / ♂ blanco	3.77	0.86	0.02	0.32-0.26	2.88	0.36	0.01	14.8-13.1

Al analizar los efectos intergeneracionales de la manipulación se encontró que la tasa de crecimiento y los valores de peso asintótico promedio de los pichones de nidos pertenecientes a hembras manipuladas apareadas con machos blancos fueron significativamente menores que los de sus controles; sin embargo, estos efectos no se encontraron en los otros 3 tratamientos realizados. La tasa de crecimiento y el peso promedio con el que los pichones abandonaron aquellos nidos donde habían sido manipuladas las hembras apareadas con machos blancos resultaron ser un 20 y 22 % menor, respectivamente, que los controles. (Figura 5.1 y Tabla 5.1).

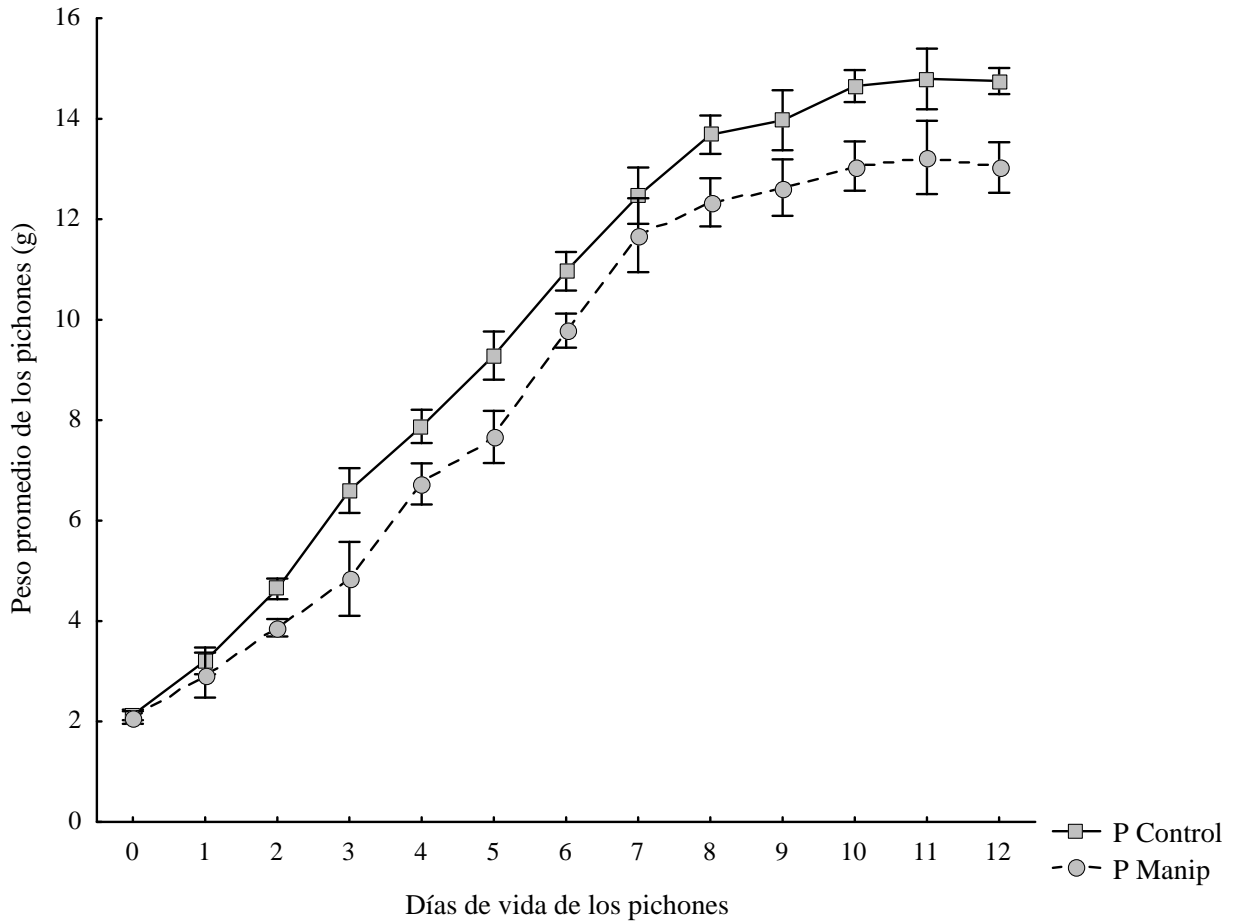


Figura 5.1: Pesos promedio de los pichones de Jilguero Dorado a lo largo de su crecimiento en nidos pertenecientes a hembras manipuladas apareadas con machos blancos y el de sus controles, nidos pertenecientes a hembras no manipuladas apareadas con machos blancos.

No se encontraron diferencias en el tiempo de permanencia de los pichones en el nido ni en el porcentaje de éstos que logró abandonar el nido en ninguno de los tratamientos realizados comparándolos con sus respectivos controles (Tabla 5.2).

Tabla 5.2: Resultados del Modelo Lineal Generalizado Mixto que compara el tiempo de permanencia en el nido y el % de pichones emancipados de nidos manipulados con sus respectivos controles para todos los tratamientos. Valores entre () representan la potencia del análisis. Subíndice (m) corresponde al sexo manipulado.

Tratamiento	Tiempo de permanencia (min)				Pichones emancipados (%)			
	Wald	F	<i>p</i>	\bar{X}	Wald	F	<i>p</i>	\bar{X}
♂ amarillo(m)	0.17	0.08	0.92(76)	14.3	0.05	0.34	0.82(82)	87
♂ blanco(m)	0.71	0.35	0.72(74)	14.4	0.38	0.11	0.56(67)	89
♀(m) / ♂ amarillo	0.74	0.37	0.49(82)	14.3	0.19	0.20	0.67(72)	86
♀(m) / ♂ blanco	0.52	0.34	0.36(67)	14.1	0.66	0.39	0.83(66)	84

Al analizar los costos intrageneracionales de las manipulaciones, se observó que todos los individuos que fueron capturados y pesados dos veces, tanto los manipulados como los controles, presentaron una disminución en su masa corporal en la segunda captura. Esta diferencia de peso entre las dos capturas fue calculada como la diferencia entre el peso de los adultos en el día 10 de vida de los pichones (segunda captura) menos el peso de los adultos en el día 1 de vida de los pichones (primer captura). Se observó que esa diferencia de peso fue significativamente mayor que la de su control solo para las hembras manipuladas apareadas con machos blancos (Figura 5.2); estas hembras pesaron 2 gr menos que las hembras no manipuladas apareadas con machos blancos, es decir que estaban un 10 % más livianas que las hembras control.

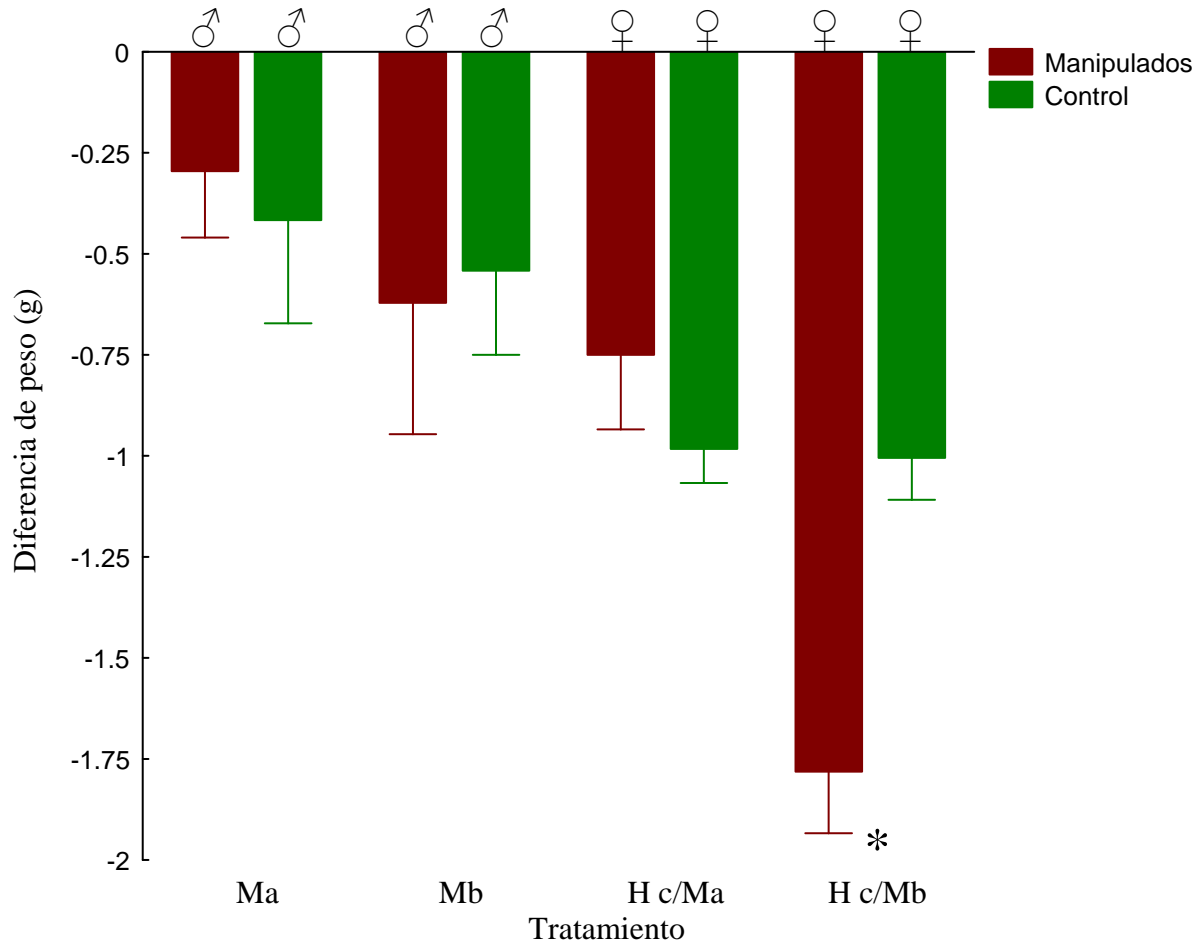


Figura 5.2: Diferencia de peso promedio (media y ee) de los adultos manipulados y control entre la captura del día 10 y el día 1 de vida de los pichones, pertenecientes a los 4 tratamientos realizados. El asterisco indica diferencias significativas ($p < 0.05$). Ma: macho amarillo, Mb: macho blanco, H c/Ma: hembra apareada con macho amarillo y H c/Mb: hembra apareada con macho blanco.

Mediante las filmaciones realizadas en el día 5 de vida de los pichones se pudo encontrar que la tasa de visitas de alimentación de los todos los adultos reproductivos manipulados, sus respectivas parejas, y los controles no presentaron diferencias significativas. En cambio, se encontró que la duración de las visitas de hembras manipuladas apareadas con machos blancos fue significativamente menor que la de sus controles (Tabla 5.3). La duración promedio de la visita de las hembras no manipuladas

apareadas con machos blancos (controles) fue de 13.9 ± 2.9 min y las de las hembras manipuladas apareadas con ese tipo de machos de 9.2 ± 3.1 min.

Tabla 5.3: Resultados del Modelo Lineal Generalizado Mixto para el análisis de las tasas de visitas de alimentación y el tiempo promedio de la visita en el día 5 de vida de los pichones entre nidos manipulados y control para todos los tratamientos. Valores entre () representan la potencia del análisis. Subíndice (m) corresponde al sexo manipulado.

Tratamiento	Sexo	Tasa de visita			Duración de la visita		
		Wald	F	<i>p</i>	Wald	F	<i>p</i>
♂ amarillo(m)	♂	4.06	0.38	0.67(58)	0.83	0.21	0.38(51)
♂ amarillo(m)	♀	5.02	0.20	0.60(68)	0.20	1.43	0.66(77)
♂ blanco(m)	♂	0.08	1.23	0.70(84)	0.85	2.01	0.93(71)
♂ blanco(m)	♀	1.36	1.40	0.25(67)	0.30	1.56	0.24(79)
♀(m) / ♂ amarillo	♂	2.67	0.19	0.29(74)	4.02	2.68	0.19(85)
♀(m) / ♂ amarillo	♀	6.32	2.16	0.32(76)	2.59	5.52	0.26(89)
♀(m) / ♂ blanco	♂	1.21	0.42	0.55(88)	5.38	0.22	0.22(67)
♀(m) / ♂ blanco	♀	0.56	0.73	0.49(81)	2.59	6.21	0.01

Al analizar las temperaturas registradas por los sensores almacenadores, controlando por temperatura ambiente y cantidad de pichones en el nido, se encontró que las temperaturas promedio internas al nido no presentaron diferencias significativas comparando los cuatro tratamientos con sus controles ($p > 0.1$ en todos los casos, Tabla 5.4).

Tabla 5.4: Resultados del Modelo Lineal Generalizado Mixto que compara la temperatura en el nido de nidos manipulados con sus respectivos controles para todos los tratamientos. Valores entre () representan la potencia del análisis. Subíndice (m) corresponde al sexo manipulado.

Tratamiento	Temperatura en el nido (°C)			
	Wald	F	<i>p</i>	$\bar{X} \pm ee$
♂ amarillo(m)	0.88	0.78	0.82(76)	32.4 ± 1.3
♂ blanco(m)	0.63	0.15	0.62(74)	33.4 ± 1.1
♀(m) / ♂ amarillo	0.14	0.47	0.39(82)	31.9 ± 1.7
♀(m) / ♂ blanco	0.55	0.54	0.16(67)	31.1 ± 2.1

El porcentaje de pichones y adultos que retornaron al año siguiente del tratamiento no fue diferente entre cada grupo manipulado y su control en ninguno de los tratamientos realizados ($p > 0.2$ en todos los casos) (Tabla 5.5).

Tabla 5.5: Resultado de las tablas de contingencia que evalúan el porcentaje de retorno al año siguiente de la manipulación de los individuos manipulados y de los pichones de nidos manipulados al comparar cada tratamiento con su control. Valores entre () son valores de potencia. Subíndice (m) corresponde al sexo manipulado.

Tratamiento	Adultos				Pichones			
	χ^2	<i>p</i>	n _(m+c)	%	χ^2	<i>p</i>	n _(m+c)	%
♂ amarillo(m)	0.17	0.76(65)	33	35	0.34	0.24(86)	33	1.8
♂ blanco(m)	1.14	0.23(58)	30	33	0.63	0.46(48)	30	2.1
♀(m) / ♂ amarillo	0.81	0.42(76)	32	40	0.49	0.76(66)	32	1.7
♀(m) / ♂ blanco	0.93	0.38(68)	31	38	0.77	0.19(35)	31	1.5

Discusión

El estudio de las historias de vida permite evaluar el balance de energía que realizan las aves durante su vida, ya que cada individuo posee una determinada energía que puede utilizar para reproducirse y sobrevivir. Así, la energía que un individuo invierte en una actividad es restada a la que podría invertir en la otra actividad. En aves con cuidado biparental, además, la cantidad de energía que un individuo aporta cada una de estas actividades también depende del balance energético que realiza su pareja (Chase 1980, Houston y Davies 1985, Winkler 1987). Se consideró que el corte de 3 plumas remeras primarias de cada ala, que genera una disminución de un 30% de la superficie de vuelo de cada ala, representa un incremento considerable en el esfuerzo de vuelo para estos individuos, aumento que se vería reflejado en su esfuerzo reproductivo actual. Podemos confirmar, con los resultados arrojados por este estudio, que este aumento en el esfuerzo reproductivo generado por la manipulación tuvo consecuencias intrageneracionales, dado que las hembras manipuladas apareadas con machos blancos presentaron una disminución significativamente mayor en su peso y condición física, y el tiempo de duración de las visitas de alimentación fue significativamente más corto que el de los nidos control. También podemos afirmar que la manipulación tuvo consecuencias intergeneracionales ya que los pichones de nidos pertenecientes a hembras manipuladas apareadas con machos blancos presentaron una menor tasa de crecimiento y un menor peso asintótico al abandonar el nido. Las parejas reproductivas de Jilgueros Dorados amarillos fueron capaces de absorber el aumento en el esfuerzo reproductivo producido experimentalmente, es decir, mantuvieron un esfuerzo similar y sin variación, lo que coincide con lo planteado por la

Hipótesis de Inversión Fija (Ricklefs 1987, Sæther y col. 1993, Mauck y Grubb 1995). El esfuerzo realizado por los machos, tanto blancos como amarillos, no parece haberse modificado por la manipulación de sus plumas o las de sus parejas; los machos blancos apareados con las hembras manipuladas (que sí disminuyeron su esfuerzo reproductivo) tampoco modificaron su esfuerzo ante esa situación. Estos resultados también coinciden con los planteados por la Hipótesis de Inversión Fija (Ricklefs 1987, Sæther y col. 1993, Mauck y Grubb 1995).

Si bien Nolan y colaboradores (2001) han reportado que el número de visitas de los adultos reproductivos es un buen indicador de la cantidad de alimento entregado a los pichones, en este estudio la tasa de visita de hembras apareadas con machos amarillos no presentó cambio alguno, su duración sí fue menor. Posiblemente esto se deba a que estas hembras acarreaban una menor cantidad de alimento en sus buches y a que les costaba más tiempo recolectar el alimento, lo cual explicaría que los pichones pertenecientes a estos nidos presentaran una menor tasa de crecimiento y menor peso asintótico a la hora de abandonar el nido en comparación a los pichones de los nidos control. Esto podría indicar que en estos casos los efectos de la manipulación fueron absorbidos en parte por las hembras reproductivas, dado que ellas perdieron casi un 10% de su peso, pero también fueron transmitidos a su progenie como es reportado para el Carbonero Común *Parus major* (Sanz y col. 2000) y el Papamoscas Cerrojillo *Ficedula hypoleuca* (Moreno y col. 1999). Esta disminución aparente en el esfuerzo parental realizado por las hembras no parece haber sido compensada por los machos blancos dado que no presentaron diferencias con los controles en las variables analizadas, sugiriendo que su comportamiento es independiente del de su pareja, resultado que también fue reportado para el Carbonero

Común (Sanz y col. 2000) y que, como mencionamos, concuerda con la Hipótesis de Inversión Fija. Esta respuesta también fue encontrada manipular las hembras del Herrerillo Común *Parus caeruleus* (Slagsvold y Lifjeld 1990); éstas disminuyen su esfuerzo de alimentación y los machos no modifican su esfuerzo. A pesar de que las hembras manipuladas apareadas con machos de plumaje inmaduro realizaron visitas de alimentación más cortas, esto parece no haber afectado la temperatura interna del nido que no presentó diferencias en ninguno de los tratamientos con sus respectivos controles.

La reducción del 30 % de la superficie de cada ala, sin duda redujo la capacidad de vuelo de los adultos reproductivos de Jilguero Dorado, tal como ocurrió con el Papamoscas Cerrojillo (Slagsvold y Lifjeld 1988). Sin embargo, los adultos parecen haber absorbido totalmente esa dificultad, excepto en caso de las hembras apareadas con machos blancos. Sin embargo, la absorción del aumento en el costo reproductivo parece no haber afectado el retorno de los individuos al año siguiente, ya que el porcentaje de retorno de adultos manipulados no fue diferente al de los adultos no manipulados. La proporción de pichones nacidos en nidos manipulados y control tampoco fue diferente; sin embargo, la proporción de pichones que nacen en Chascomús y son registrados reproduciéndose allí mismo en años sucesivos es muy baja generalmente, lo que podría justificar la ausencia de diferencias en este aspecto. Los porcentajes de retorno encontrados tanto para nidos manipulados como control son similares a los reportados para el Azulejo Garganta Canela *Sialia sialis*, otro nidificante en cavidades secundarias (Radunzel y col. 1997).

Sanz y colaboradores (2000) realizaron una recopilación de información de estudios de cuidado parental en especies donde el esfuerzo reproductivo fue aumentado de manera experimental y reportaron respuestas diferentes de los individuos manipulados y sus

respectivas parejas frente a las manipulaciones. En algunos casos frente a la manipulación de uno de los miembros de la pareja, Sanz y colaboradores (2000) reportan una compensación por parte del otro miembro como en el caso de los machos de la Golondrina Bicolor *Tachycineta bicolor*, para los machos del Carbonero Común, o para las hembras del Estornino Pinto *Sturnus vulgaris*; en cambio, no encuentran una respuesta por parte de la pareja no manipulada como en las hembras del Carbonero Común, o las hembras del Herrerillo Común. Estos últimos resultados reportados son similares a los encontrados en esta experiencia para el Jilguero Dorado. Este estudio realizado en el Jilguero Dorado arroja nueva información sobre las decisiones energéticas que realizan los adultos durante la etapa reproductiva, sumando la variable de la presencia de la maduración tardía del plumaje que presentan los machos de esta especie. Los estudios reportados en los capítulos 2 a 4 de esta Tesis no mostraron diferencias en la mayoría de las variables de biología reproductiva y cuidado parental entre los nidos pertenecientes a machos blancos y amarillos de Jilguero Dorado (Palmerio y Massoni 2009, 2011).

Capítulo 6: Discusión integral

Gracias a la utilización de un sistema de cajas nido ubicado en un campo experimental de la localidad de Chascomús, Provincia de Buenos Aires, a lo largo de 6 temporadas reproductivas consecutivas, entre 2005 y 2010 se lograron seguir 395 intentos de nidificación, se pesaron y midieron 1260 huevos; se pesaron, anillaron y sangraron 720 pichones y 293 adultos, y se registraron aproximadamente 760 horas de filmación del cuidado parental del Jilguero Dorado *Sicalis flaveola pelzeni*. Esta Tesis expone los resultados obtenidos en estos 6 años de trabajo y son los primeros estudios realizados de manera exhaustiva que describen la biología reproductiva de esta especie con maduración tardía del plumaje en la naturaleza (Palmerio y Massoni 2009, 2011, y este trabajo) y permiten caracterizar si es una especie de vida lenta, como esperamos dada su distribución geográfica, o de vida rápida. No se han encontrado diferencias entre los nidos de machos blancos y amarillos, durante el estadio de de huevos en la fecha de inicio de las puestas, tamaño y cantidad de puestas por temporada, tiempo de incubación, y porcentaje de huevos que eclosionan de manera sincrónica; en el estadio de pichones no se encontraron diferencias en la tasa de crecimiento, el peso asintótico con que los pichones abandonan el nido, su tiempo de permanencia en el nido, el éxito de emancipación y nidificación, ni tampoco en la temperatura promedio de los nidos pertenecientes a ambos tipos de machos; en el estadio de adultos no se encontraron diferencias en las variables morfométricas de los machos y en la mayoría de las variables morfológicas de las hembras, tampoco en la tasa alimentación a las hembras por parte de los machos, la tasa de visitas de alimentación a los pichones y remoción de sacos fecales, duración de las visitas y, finalmente, en la

supervivencia de las hembras apareadas con machos blancos o amarillos de Jilguero Dorado en relación a la maduración tardía del plumaje.

En una revisión bibliográfica, Christians (2002) reporta que en 33 de los 50 estudios analizados en 37 especies distintas, existe una correlación positiva entre el tamaño promedio de los huevos y el tamaño o la condición física de las hembras. En este trabajo se encontró que las hembras apareadas con machos amarillos resultaron ser, en promedio, significativamente más pesadas que aquellas apareadas con machos blancos y, aunque en el modelo utilizado para el análisis del peso de los huevos se controló el efecto del peso de las hembras, el peso promedio de los huevos puestos por las hembras apareadas con machos de plumaje maduro resultó ser significativamente mayor que el peso promedio de los huevos puestos por las hembras más pequeñas y apareadas con machos de plumaje inmaduro. El mayor tamaño de los huevos puestos por estas hembras podría ser explicado, en parte, por el mayor peso que estas hembras presentaron, sin embargo, Christians (2002) reporta también que la variación en la masa, tamaño o condición física de las hembras generalmente explica menos del 20% de la variación en el tamaño de los huevos. Al momento de analizar el tamaño de los huevos y las hembras hay que tener en cuenta, también, los altos valores de repetibilidad encontrados, en este trabajo, entre puestas sucesivas dentro un año y entre años sucesivos para una misma hembra, lo que indica que el tamaño del huevo podría ser una característica individual de las hembras además de relacionarse con su masa, tamaño o condición física. El mayor tamaño de huevos de las hembras apareadas con machos amarillos podría deberse a que éstas tienen mayor calidad y su tamaño de huevos es siempre mayor (i.e. alta repetibilidad entre y dentro de las

temporadas) o que al aparearse con machos de mayor edad y/o calidad las hembras realizan una inversión maternal diferencial en el tamaño de sus huevos (Burley 1988).

Si las diferencias de tamaño de las hembras corresponden a diferencias de edad, esto sugiere que los Jilgueros Dorados poseen un apareamiento selectivo por edad. Este tipo de apareamiento selectivo por la edad y/o calidad se ha encontrado en varias especies (Mountjoy y Robertson 1988, Potti 2000), y si bien tanto machos como hembras estarían realizando elección de pareja, los machos amarillos podrían haber tenido la oportunidad de seleccionar aquellas hembras en mejores condiciones y/o con más experiencia (Weggler 2001) mientras que los machos blancos estarían aceptando a hembras de menor condición y/o experiencia. Esto podría indicar una selección sexual mutua (Huxley 1914, Jones y Hunter 1993, 1999, Clutton-Brock 2009) entre los individuos de la pareja en el Jilguero Dorado. Por desgracia, las hembras no poseen un color en su plumaje que indique su condición de hembras jóvenes o adultas y sin saber la edad de las mismas no podemos profundizar esta hipótesis. También se encontró una diferencia en la supervivencia aparente entre machos blancos y amarillos; esto puede deberse a dos factores, una mortalidad diferencial en machos asociada a la edad (Starns 1976, Martin 1995) o a que los machos jóvenes que logran reproducirse tempranamente y con plumaje inmaduro, lo hagan a costa de disminuir su supervivencia, es decir que sea una expresión del compromiso entre supervivencia y reproducción (Williams 1966), mientras que aquellos que se reproducen cuando tienen más de dos años y el plumaje amarillo no manifiesten el costo de ese compromiso con la misma intensidad.

Las hembras apareadas con machos blancos que fueron manipuladas presentaron una disminución en su peso mayor a la que presentaron sus controles; en todos los otros

tratamientos no se encontró una diferencia en la variación del peso entre los individuos manipulados y control. A pesar de la diferencia de peso observada, no encontramos una variación en la tasa de retorno de esas hembras manipuladas; sin embargo, aunque las tasas de retorno fueron similares entre individuos manipulados y control en todos los tratamientos, no podemos asegurar que la manipulación no haya tenido efectos en su eficacia reproductiva residual (Williams 1966, Dobson y Jouventin 2010) o en la supervivencia posterior al año siguiente de la manipulación tanto en los machos blancos y amarillos como en sus respectivas hembras. La manipulación realizada también tuvo un efecto intergeneracional en el caso de las hembras apareadas con machos blancos, posiblemente debida a la disminución en los tiempos de visita de estas hembras a los pichones, que interpretamos como evidencia de que traían menor cantidad de alimento para ellos.

Según los resultados obtenidos, los machos de Jilguero Dorado, ya sean blancos o amarillos, realizan un esfuerzo fijo durante el evento reproductivo y éste no varía en función de la condición física o inversión de su pareja, ni con el aumento en su esfuerzo de vuelo resultante de la manipulación. Estos resultados apoyan la Hipótesis de Inversión Fija (Ricklefs 1987, Sæther y col. 1993, Mauck y Grubb 1995) dado que, en el caso de las hembras manipuladas apareadas con machos blancos, éstos no compensaron la aparente disminución en el esfuerzo de las hembras causada por la manipulación y así los pichones disminuyeron su tasa de crecimiento y el peso con el que abandonaron el nido.

A pesar de todas las similitudes descriptas al principio de este capítulo entre machos blancos y amarillos, en esta Tesis sí hemos encontrado que 1) las hembras apareadas con machos amarillos resultaron ser, en promedio, significativamente más pesadas que aquellas

apareadas con machos blancos; 2) el peso promedio de los huevos puestos por las hembras apareadas con machos amarillos, luego de controlar por el peso de las hembras, fue significativamente mayor que el peso promedio de los huevos de las hembras apareadas con machos blancos; 3) se estimó una vida media para los adultos de Jilguero Dorado de 3.7 años y se encontró que los machos que fueron detectados reproduciéndose por primera vez con plumaje inmaduro presentan una vida media 5 meses menor que los machos de plumaje maduro; 4) las hembras apareadas con machos blancos disminuyeron su peso (en casi un 10%) significativamente más que los controles, al disminuir un 30 % la superficie de sus alas; 5) la duración de las visitas de estas hembras resultó ser, en promedio, significativamente menor que sus controles; y 6) los pichones pertenecientes a nidos de hembras manipuladas apareadas con machos blancos presentaron una menor tasa promedio de crecimiento y un menor peso asintótico al abandonar el nido comparando con sus controles. Casi todas estas diferencias encontradas en este trabajo giran en torno a las hembras apareadas con machos amarillos o blancos y no necesariamente a los machos. Creemos, como ya mencionamos, que estos resultados apoyan la existencia de un apareamiento selectivo (Mountjoy y Robertson 1988, Potti 2000) y que, en este caso, las hembras de menor calidad estarían obligadas a reproducirse con los machos blancos sin que esto indique que esos machos tienen necesariamente menor calidad, ya que las respuestas encontradas en las variables analizadas en este trabajo son idénticas a las de los machos amarillos en todos los aspectos analizados en este trabajo. El significado y función de la maduración tardía del plumaje en esta especie sigue siendo objeto de estudios en nuestro laboratorio, pero excede el objeto de esta Tesis.

Volviendo a la primera hipótesis general planteada en esta Tesis, podemos decir que esta especie tiene características de una especie de vida lenta, con una notable excepción: tiene un tamaño de puesta relativamente alto (4 huevos) y realiza varias puestas por temporada, lo que constituye un esfuerzo reproductivo alto y característico de especies de vida rápida y corta. Sin embargo, los pichones crecen a una tasa lenta y acorde con una baja tasa de entrega de alimento, característica de especies de vida lenta, y finalmente, los adultos reproductivos (machos blancos, amarillos y hembras) tienen una alta supervivencia aparente, también características de especies de vida lenta. Estos resultados, en su conjunto, apoyan la hipótesis planteada en tanto coinciden con los datos obtenidos por otros investigadores en que las especies del Hemisferio Sur son más semejantes a las tropicales que a las del Hemisferio Norte.

En cuanto a la segunda hipótesis, referida a los efectos esperados de la manipulación, observamos que los machos amarillos manipulados y las hembras manipuladas apareadas con machos amarillos, no mostraron diferencias en su peso, condición física, tasa de visita y duración de las visitas al nido; sus pichones crecieron de manera similar a los de los nidos control, con una tasa de crecimiento similar y peso asintótico final. Estos resultados indican que los machos amarillos y sus parejas están absorbiendo los costos de la manipulación y no trasladan los costos de ésta a sus pichones. Este comportamiento sería más esperable en una especie de vida rápida, corta, con bajas probabilidades de reproducción futura, y es contrario a lo que esperábamos en una especie de vida lenta. Una explicación alternativa es que los machos amarillos manipulados o sus parejas manipuladas, que creemos tienen apareamiento selectivo, tengan una alta calidad intrínseca demostrada en parte por haber probado sobrevivir más tiempo y no hayan sufrido

costos significativos. Otra posibilidad es que justamente por tener una edad mayor, hayan realizado un alto esfuerzo reproductivo, ante la perspectiva de una menor probabilidad de supervivencia y reproducción futura. Este último caso resulta menos plausible dada la supervivencia aparente determinada en esta Tesis, mayor para los machos reproductivos amarillos que para los machos reproductivos blancos.

Los machos blancos manipulados tampoco trasladaron los costos de la manipulación a sus crías y en nada fueron diferentes de los machos blancos control, o a los machos amarillos, y este resultado también es contrario al esperado para una especie de vida lenta, que reparte sus esfuerzos reproductivos en varios episodios. Asimismo, las hembras manipuladas apareadas con machos blancos, si bien absorbieron parte de los costos de la manipulación lo que se evidencia en que no modificaron sus tasas de visitas a los nidos y disminuyeron su peso y condición física, sí trasladaron una parte de los costos porque sus visitas fueron más cortas y probablemente trajeron menor cantidad de alimento, ya que sus pichones tuvieron menor tasa de crecimiento y peso asintótico. Nuestra interpretación es que los machos blancos, no muy diferentes de los amarillos en sus habilidades reproductivas en un sistema de cajas nido según determinamos en los primeros capítulos de esta Tesis, no han podido por su juventud elegir parejas de alta calidad y, como la mayor cantidad de entregas de alimento la realizan las hembras, solo cuando manipulamos a éstas es que notamos un efecto intra e intergeneracional.

En resumen, la manipulación realizada nos permitió indirectamente ahondar en la caracterización del Jilguero Dorado como una especie con Maduración Tardía del Plumaje. Sin embargo, no obtuvimos resultados concordantes con la caracterización de esta especie,

realizada en la primera parte de esta Tesis, como una de vida lenta aunque con un tamaño de puesta y número de puestas inusualmente altos.

Referencias bibliográficas

Anderson, D.R., Burnham, K.P. y W.L. Thompson. 2000. Null hypothesis testing: problems, prevalence, and an alternative. *Wildlife Management*, 64:912-923.

Aparicio, J.M. 1999. Intraclutch egg-size variation in the Eurasian Kestrel: advantages and disadvantages of hatching from large eggs. *The Auk*, 116: 825-830.

Arcese, P. y J.N.M. Smith. 1985. Phenotypic correlates and ecological consequences of dominance in Song Sparrows. *Journal of Animal Ecology*, 54:817-830.

Austin, G.T. y R.E. Ricklefs. 1977. Growth and development of the Rufous-Winged Sparrow *Aimophila carpalis*. *The Condor*, 40:207-217.

Badyaev, A.V. y G.E. Hill. 2002. Paternal care as a conditional strategy: Distinct reproductive tactics associated with elaboration of plumage ornamentation in the house finch. *Behavioral Ecology*, 13:591-597.

Balbontín, J., Hermosell, I.G., Marzal, A., Reviriego M., De Lope, F. y A.P. Møller. 2007. Age-related change in breeding performance in early life is associated with an increase in competence in the migratory Barn Swallow *Hirundo rustica*. *Journal of Animal Ecology*, 76:915-925.

Balzer, A.L. y T.D. Williams. 1998. Do female Zebra Finches vary primary reproductive effort in relation to mate attractiveness? *Behaviour*, 135:297-309.

Banbura, J. y P. Zielinski. 1990. Within-clutch repeatability of egg dimensions in the Black Headed Gull *Larus ridibundus*. *Journal of Ornithology*, 131: 305-310.

Beauchamp, G. 2003. Group-size effects on vigilance: a search for mechanisms. *Behavioural Processes*, 63:111-121.

Beintema, A.J. y G.H. Visser. 1989a. The effect of weather on time budgets and development of chicks of meadow birds. *Ardea*, 77:181-192.

Beintema, A.J. y G.H. Visser. 1989b. Growth parameters in chicks of Charadriiform birds. *Ardea*, 77:169-180.

Belthoff, J.R. y P.A. Gowaty. 1996. Male plumage coloration affects dominance and aggression in female House Finches. *Bird Behaviour*. 11:1-7.

Bennett, P.M. y I.P.F. Owens. 2002. Evolutionary ecology of birds: life histories, mating systems, and extinction. Oxford Series in Ecology and Evolution. Oxford University Press, New York.

Bitton, P.P., Dawson, R.D. y C.L. Ochs. 2008. Plumage characteristics, reproductive investment, and assortative mating in Tree Swallows *Tachycineta bicolor*. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 62:1543-1550.

Blackburn, T.M. 1991. Evidence for a 'fast-slow' continuum of life-history traits among parasitoid hymenoptera. *Functional Ecology*, 5:65-74.

- Blake, J.G. y B.A. Loiselle. 2008. Estimates of apparent survival rate for forest birds in eastern Ecuador. *Biotropica*, 40:485-493.
- Boag, P.T. y A.J. van Noordwijk. 1987. Quantitative genetics. En *Avian genetics*. Academic Press, New York.
- Bolker, J.A. 1995. Model systems in developmental biology. *BioEssays*, 17:451-455.
- Brawn, J., Karr, J., Nichols, J. y W. Robinson. 1999. Demography of forest birds in Panama: how do transients affect estimates of survival rates? En *Proceedings of the 22nd International Ornithological Congress*, Durban; South Africa. BirdLife, Johannesburg, y University of Natal Press, Durban, South Africa.
- Burley, N. 1983. The meaning of assortative mating. *Ethology and Sociobiology*, 4:191-203.
- Burley, N. 1988. The differential allocation hypothesis: an experimental test. *American Naturalist*, 132:611-628.
- Chalfoun, A.D. y T.E. Martin. 2007. Latitudinal variation in avian incubation attentiveness and a test of the food limitation hypothesis. *Animal Behavior*, 73:579-585.
- Chaplin, S.B., Cervenka, M.L. y A.C. Mickelson. 2002. Thermal environment of the nest during development of Tree Swallows *Tachycineta bicolor* chicks. *The Auk*, 119: 845-851.
- Chase, I.D. 1980. Cooperative and noncooperative behaviour in animals. *American Naturalist*, 115:827-857.
- Chastel, O., Weimerskirch, H. y P. Jouventin. 1995. Body condition and seabird reproductive performance: a study of three petrel species. *Ecology*, 76:2240-2246.
- Chaurand, T. y H. Weimerskirch. 1994. Incubation routine, body mass regulation and egg-neglect in the Blue Petrel *Halobaena caerulea*. *The Ibis*, 136:285-290.
- Christians, J.K. 2000. Producing extra eggs does not deplete macronutrient reserves in European Starlings *Sturnus vulgaris*. *Journal of Avian Biology*, 31:312-318.
- Christians, J.K. 2002. Avian egg size: variation within species and inflexibility within individuals. *Biological Reviews*, 77:1-26.
- Clark, A. y R.P. Balda. 1981. The development of effective endothermy and homeothermy by nestling Piñon Jays. *The Auk*, 98:615-619.
- Clark, A.B. y D.S. Wilson. 1981. Avian breeding adaptations: Hatching asynchrony brood reduction and nest failure. *Quarterly Review of Biology*, 56:253-277.
- Clutton-Brock, T.H. 1991. *The Evolution of Parental Care*. Princeton, NJ: Princeton U. Press.
- Clutton-Brock, T.H. 2009. Sexual selection in females. *Animal Behaviour*, 77:3-11.

Colegrave, N. y G.D. Ruxton. 2003. Confidence intervals are a more useful complement to nonsignificant tests than are power calculations. *Behavioral Ecology*, 14:446-447.

Collias, N. 1964. The evolution of nests and nest building in birds. *American Zoologist*, 4:175-90.

Cooch, E.G. y G.C. White [ONLINE]. 2006. Program MARK: a gentle introduction. 5th ed. <http://www.phidot.org/software/mark/docs/book/>.

Cucco, M. y G. Malacarne. 2000. Delayed maturation in passerine birds: an examination of plumage effects and some indications of a related effect in song. *Ethology, Ecology and Evolution*, 12:291-308.

Cunningham, E.J.A. y A.F. Russell. 2000. Egg investment is influenced by male attractiveness in the Mallard. *Nature*, 404:74-77.

Curio, E. 1982. Why do young birds reproduce less well? *The Ibis*, 125:400-404

Cuthill, I. 1991. Field experiments in animal behaviour: methods and ethics. *Animal Behaviour*, 42:1007-1014.

Daan, S. y J.M. Tinbergen. 1997. Adaptation of life histories. En *Behavioral ecology : an evolutionary approach*. Oxford U. Press.

Darwin, C. 1859. *The Origin of Species by Means of Natural Selection*. Primera Edición, Londres: Harvard University Press, Cambridge Massachusetts 1964.

Dawson, W.R. y F.C. Evans, 1957. Relation of growth and development to temperature regulation in nestling Field and Chapping Sparrows. *Physiological Zoology*, 30: 315-327.

De la Peña, M.R. 1995. *Ciclo reproductivo de las Aves Argentinas*. Centro de Publicaciones de la Universidad Nacional del Litoral.

De la Peña, M.R. 2005. *Reproducción de las aves argentinas*. L.O.L.A. Buenos Aires.

Dearborn, D.C. 2001. Body condition and retaliation in the parental effort decisions of incubating great frigatebirds *Fregata minor*. *Behavioral Ecology*, 12:200-206.

Dobbs, R.C., P.R. Martin y T.E. Martin. 1998. Green-tailed towhee *Pipilo chlorurus*. En *The Birds of North America*, No. 368. The Birds of North America, Inc.

Dobson, F.S. y P. Jouventin. 2010. Testing Williams' prediction: reproductive effort versus residual reproductive value (RRV). *Canadian Journal of Zoology*, 88:900-904.

Doucet, S.M. 2002. Structural plumage coloration, male body size and condition in the blue-black grassquit. *The Condor*, 104:30-38.

Doucet, S.M. y R. Montgomerie. 2003. Plumage colour and parasites in satin bowerbirds: implications for sexual selection. *Journal of Avian Biology*, 34:247-242.

- Drent, R.H. y S. Daan. 1980. The prudent parent: Energetic adjustments in avian breeding. *Ardea*, 68:225-252.
- Duckworth, R.A., Badyaev, A.V. y A.F. Parlow. 2003. Elaborately ornamented males avoid costly parental care in the house finch *Carpodacus mexicanus*: a proximate perspective. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 55:176-183.
- Dunn, H.E. 1975. The timing of endothermy in the development on altricial birds. *The Condor*, 77:288-293.
- Dunn, E.H. 1976. The relationship between brood size and age of effective homeothermy in nestling House Wrens. *The Wilson Bulletin*, 88:478-482.
- Dunn, E.H. 1979. Age of effective homeothermy in nestling Tree Swallows according to brood size. *The Wilson Bulletin*, 91:455-457.
- Erikstad, K.E., Asheim, M., Fauchald, P., Dalhaug, L. y T. Tveraa. 1997. Adjustment of parental effort in the Puffin; the roles of adult body condition and chick size. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 40:95-100.
- Erikstad, K.E., Fauchald, P., Tveraa, T. y H. Steen. 1998. On the cost of reproduction in long-lived birds: the influence of environmental variability. *Ecology*, 79:1781-1788.
- Escobar, S., Bulit, F., Palmerio, A. y V. Massoni. 2011. Corrimiento de la temporada reproductiva del Jilguero Dorado *Sicalis flaveola* por competencia por las cajas nido con la Golondrina Ceja Blanca (*Tachycineta leucorrhoa*). Libro Resumen Reunión Argentina de Ornitología, Formosa Agosto 2011. pp 77.
- Falconer, D.S. y T.C.F. Mackay. 1995. Introduction to quantitative genetics. Longmann, Harlow.
- Ficken, M.S. y R.W. Ficken. 1967. Age-specific differences in the breeding behavior and ecology of the American Redstart. *The Wilson Bulletin*, 79:188-189.
- Finch, D.M. 1984. Aspects of nestling growth in Abert's Towhee. *The Wilson Bulletin*, 96:705-708.
- Flood, N.J. 1984. Adaptive significance of delayed plumage maturation in male Northern Orioles. *Evolution*, 38:267-279.
- Forslund, P. y T. Pärt. 1995. Age and reproduction in birds—hypotheses and tests. *Trends in Ecology and Evolution*, 10:374-378.
- Galeotti, P., Rubolini, D., Dunn, P.O. y M. Fasola. 2003. Colour polymorphism in birds: causes and functions. *Journal of Evolutionary Biology*, 16:635-646.
- García-Navas, V., Ortego, J. y J.J. Sanz. 2009. Heterozygosity-based assortative mating in blue tits *Cyanistes caeruleus*: implications for the evolution of mate choice. *Proceedings of the Royal Society of London Series B*, 276:2931-2940.

- Geffen, E. y Y. Yom-Tov. 2000. Are incubation and fledging periods longer in the tropics? *Journal of animal ecology*, 69:59-73.
- Ghalambor, C.K. y T.E. Martin. 2001. Fecundity-survival trade-offs and parental risk-taking in birds. *Science*, 292:494-497.
- Gil, D., Graves, J., Hazon, N. y A. Wells. 1999. Male attractiveness and differential testosterone investment in Zebra Finch eggs. *Science*, 286:126-128.
- Gomes, A.Jr., Pereira, J.Jr. y L. Bugoni. 2009. Age-specific diving and foraging behavior of the Great Grebe *Podiceps major*. *Waterbirds*, 32:149-156.
- Götmark, F. y A. Hohlfält. 1995. Bright male plumage and predation risk in passerine birds: are males easier to detect than females? *Oikos*, 74:475-484.
- Grant, B.R. 1990. The significance of subadult plumage in Darwin's Finches, *Geospiza fortis*. *Behavioral Ecology*, 1:161-170.
- Grant, P.R. 1982. Variation in the size and shape of Darwin's finch eggs. *The Auk*, 99:15-23.
- Greene, E., Lyon, B.E., Muehter, V.R., Ratcliffe, L., Oliver, S.J. y P.T. Boag. 2000. Disruptive sexual selection for plumage coloration. *Nature*, 407:1000-1003.
- Greene, E., Muehter, V.R. y W. Davison. 1996. Lazuli Bunting *Passerina amoena*, no 232., En *The birds of North America*. Academy of Natural Sciences, Philadelphia.
- Griffith, S.C., Owens, I.P.F. y T. Burke. 1999. Female choice and annual reproductive success favor less- ornamented male house sparrows. *Proceedings of the Royal Society of London Series B*, 266:765-770
- Hakkarainen, H., E. Korpimäki, E. Huhta, y P. Palokangas. 1993. Delayed maturation in plumage color: evidence for the female mimicry hypothesis in the kestrel. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 33:247-251.
- Hamilton, W.D. y M. Zuk. 1982. Heritable true fitness and bright birds: a role for parasites? *Science* 218:384-387.
- Hanssen, S. A., Hasselquist, D., Folstad, I. y K.E. Erikstad. 2005. Cost of reproduction in a long-lived bird; incubation effort reduces immune function and future reproduction. *Proceedings of the Royal Society of London Series B*, 272:1039-1046.
- Hargitai, R., Herényi, M. y J. Török. 2008. Eggshell colouration in relation to female condition, male attractiveness and egg quality in the collared flycatcher *Ficedula albicollis*. *Journal of Avian Biology*, 39:413-422.
- Harrison, C.J.O. 1973. Observations on the behaviour and breeding of the Saffron Finch *Sicalis fiaveola*. *Avicultural Magazine*, 79:207-213.

Heaney, V. y P. Monaghan. 1996. Optimal allocation of effort between reproductive phases: the trade-off between incubation costs and subsequent brood rearing capacity. *Proceedings of the Royal Society of London Series B*, 263:1719-1724.

Heise, C.D. y F.R. Moore. 2003. Age-related differences in foraging efficiency, molt, and fat deposition of gray catbirds prior to autumn migration. *The Condor*, 105:496-504.

Hill, G.E. 1988. Age, plumage brightness, territory quality, and reproductive success in the Black-headed Grosbeak. *The Condor*, 90:379-388.

Hill, G.E. 1989. Late spring arrival and dull nuptial plumage: a ggressiona voidance by yearling males? *Animal Behaviour*, 37:665-673.

Hill, G.E. 1996. Subadult plumage in the House Finch and tests of models for the evolution of Delayed plumage maturation. *The Auk*, 113:858-874.

Hill, G.E. 1999. Is there an immunological cost to carotenoid-based ornamental coloration? *American Naturalist*, 154:589-595.

Hill, G.E. 2002. A Red Bird in a Brown Bag: The Function and Evolution of Colorful Plumage in the House Finch. Oxford University Press, New York

Hill, G.E. 2007. Melanins and carotenoids as feather colorants and signals. En *Reproductive biology and phylogeny of birds*, vol 6B. Science Publishers, Enfield.

Hill, G.E. y K.J. McGraw. 2006a. Bird Coloration. Volume I. Mechanisms and Measurements. Harvard University Press, Cambridge, MA.

Hill, G.E. y K.J. McGraw. 2006b. Bird Coloration. Volume II. Function and Evolution. Harvard University Press, Cambridge, MA.

Hill, G.E. y K.L. Farmer. 2005. Carotenoid-based plumage coloration predicts resistance to a novel parasite in the House Finch. *Naturwissenschaften*, 92:30-34.

Hill, G.E. y R. Montgomerie. 1994. Plumage color signals nutritional condition in the House Finch. *Proceedings of the Royal Society of London Series B*, 258:47-52.

Hill, G.E., Inouye, C.Y. y R.M. Montgomerie. 2002. Dietary carotenoids predict plumage coloration in wild House Finches. *Proceedings of the Royal Society of London Series B*, 262:1119-1124.

Hilty, J. y A. Merenlender. 2000. Faunal indicator taxa selection for monitoring ecosystem health. *Biological Conservation*, 92:185-197.

Hinde, C.A. 2005. Negotiation over offspring care? A positive response to partner-provisioning rate in Great Tits. *Behavioral Ecology*, 17:6-12.

Hoelzer, G.A. 1989. The good parent process of sexual selection. *Animal Behaviour*, 38:1067:1078.

Houston, A.I. y N.B. Davies. 1985. The evolution of cooperation and life history in the Dunnock *Prunella modularis*. Behavioural Ecology: the Ecological Consequences of Adaptive Behaviour. Blackwell Science, Oxford.

Houston, A.I., Stephens, P.A, Boyd, I.L., Harding, K.C. y J.M. McNamara. 2007. Capital or income breeding? A theoretical model of female reproductive strategies. *Behavioral Ecology*, 18:241-250.

Howe, H.F. 1976. Egg size, hatching asynchrony, sex, and brood reduction in Common Grackle. *Ecology*, 57:1195-1207.

Huhta, E., Rytönen, S. y T. Solonén. 2003. Plumage brightness of prey increases predation risk: An among-species comparison. *Ecology*, 84:1793-1799.

Hussell, J.T. 1983. Age and plumage color in female Tree Swallows. *Journal of Field Ornithology*, 54:312-318.

Huxley, J.S. 1914. The courtship habits of the Great Crested Grebe *Podiceps cristatus*, with an addition to the theory of sexual selection. *Proceedings Zoological Society London*, 35:491-562.

Jetz, W., Sekercioglu, C.H. y K. Böhning-Gaese. 2008. The worldwide variation in avian clutch size across species and space. *PLoS Biology*, 6:2650-2657.

Johnsen, A., Andersson, S., Ornborg, J. y J.T. Lifjeld. 1998. Ultraviolet plumage ornamentation affects social mate choice and sperm competition in Bluethroats *Luscinia svecica*: a field experiment. *Proceedings of the Royal Society of London B*, 265:1313-1318.

Johnsen, I., Erikstad, K.E. y B.E. Sæther. 1994. An experimental study of the costs of reproduction in the Kittiwake *Rissa tridactyla*. *Ecology*, 76:1636-1642

Johnson, K., Dalton, R. y N. Burley. 1993. Preferences of female American goldfinches *Carduelis tristis* for natural and artificial male traits. *Behavioral Ecology*, 4:138-143.

Johnson, R.E. 2002. Black Rosy-Finch *Leucosticte atrata*. En *The Birds of North America, Inc.*, Philadelphia, PA.

Jones, I.L. y F.M. Hunter. 1993. Mutual sexual selection in a monogamous seabird. *Nature*, 362:238-239.

Jones, I.L. y F.M. Hunter. 1999. Experimental evidence for mutual interand intrasexual selection favouring a Crested Auklet ornament. *Animal Behavior*, 57:521-528.

Jones, J. 2003. Tree Swallows *Tachycineta bicolor*: a new model organism? *The Auk*, 120:591-599.

Karubian, J. 2002. Costs and benefits of variable breeding plumage in the Red-backed Fairy-Wren. *Evolution*, 56:1673-1682.

Karubian, J. 2008. Changes in breeding status are associated with rapid bill darkening in male Red-backed Fairy-wrens *Malurus melanocephalus*. *Journal of Avian Biology*, 39:81-86.

- Karubian, J., Carrasco, L., Cabrera, D., Cook, A. y J. Olivo. 2007. Nesting biology of the Banded-Ground Cuckoo. *Wilson Journal of Ornithology*, 119:222-228.
- Karubian, J., Sillett, T.S. y M.S. Webster. 2008. The effects of plumage color on aggression and survival in male Red-backed Fairy-Wrens. *Behavioral Ecology*. 19:507-516.
- Kattan, G.H. y N. Gómez, 1992. Body temperature of Spectacled Parrotlet nestling in relation to body mass and brood size. *The Condor*, 94:280-282.
- Kendeigh, S.C. 1952. Parental care and its evolution in birds. *Illinois Biological Monograph*, 22:1-356.
- Keyser, A.J. y G.E. Hill, 1999. Condition-dependent variation in the blue-ultraviolet coloration of a structurally based plumage ornament. *Proceedings of the Royal Society of London B*, 266:771-774.
- King, D.I., Degraaf, R.M. y C.R. Griffin. 2001. Plumage coloration and reproductive success in male Chestnut-sided Warblers. *The Wilson Bulletin*, 113:239-242.
- Kingma, S.A., Szentirmai, I., Székely, T., Bókony, V., Bleeker, M., Liker, A. y J. Komdeur. 2008 Sexual selection and the function of a melanin-based plumage ornament in polygamous Penduline Tits *Remiz pendulinus*. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 62:1277-1288.
- Klaassen, M. 1994. Growth and energetics of tern chicks from temperate and polar environments. *The Auk*, 111:525-544.
- Kokko, H. y J. Lindström. 1996. Evolution of female preference for old mates. *Proceedings of the Royal Society of London B*, 263:1533-1538.
- Komdeur, J., Oorebeek, M., van Overveld, T. y I.C. Cuthill. 2005. Mutual ornamentation, age and reproductive performance in the European Starling. *Behavioral Ecology*, 16:805-817.
- Kosztolányi, A., Székely, T. y I. Cuthill. 2007. The function of habitat change during brood-rearing in the precocial Kentish Plover *Charadrius alexandrinus*. *Acta Ethologica*, 10:73-79.
- Lack, D. 1968. Ecological adaptations for breeding in birds. Bristol, England, Western Printing Services Ltd.
- Landmann, A. y C. Kollonsky. 1995. Age and plumage related territory differences in male Black Redstarts: the (non) adaptive significance of delayed plumage maturation. *Ethology, Ecology and Evolution*, 7:147-167.
- Landres, P.B., Verner, J. y J.W. Thomas. 1988. Ecological uses of vertebrate indicator species: a critique. *Conservation Biology*, 2:316-328.
- Lanyon, S.M. y C.F. Thompson. 1984. Visual displays and their context in the Painted Bunting *Passerina ciris*. *The Wilson Bulletin*, 96:396-407.

- Lebreton, J.D., Burnham, K.P., Clobert, J. y D.R. Anderson. 1992. Modeling survival and testing biological hypotheses using marked animals: a unified approach with case studies. *Ecological Monographs*, 62:67-118.
- Lessells, C.M. 1991. The evolution of life histories. En *Behavioural Ecology: an experimental approach*. Blackwell Scientific Publications, Oxford.
- Lessells, C.M. y P.T. Boag. 1987. Unrepeatable repeatables: a common mistake. *The Auk*, 104:116-121.
- Lifjeld, J.T. y T. Slagsvold. 1990. Manipulations of male parental investment in polygynous Pied Flycatchers. *Behavioral Ecology*, 1:48-54.
- Limmer, B. y P.H. Becker. 2009. Improvement in parental provisioning with parental experience in a seabird. *Animal Behavior*, 77:1095-1101.
- Linden, M. y A.P. Moller. 1989. Cost of reproduction and covariation of life history traits in birds. *Trends in Ecology and Evolution*, 4:367-371.
- Linville, S.U., Breitwisch, R. y A.J. Schilling. 1998. Plumage brightness as an indicator of parental care in Northern Cardinals. *Animal Behavior*, 55:119-127.
- Lynch, J.F., Morton, E.S. y M.E. van der Voort. 1985. Habitat segregation between the sexes of wintering Hooded Warblers *Wilsonia citrina*. *The Auk*, 102:714-721.
- Lyon, B.E. y R.D. Montgomerie. 1986. Delayed plumage maturation in passerine birds: reliable signalling by subordinate males? *Evolution*, 40:605-615.
- Magrath, R.D. 1992. The effect of egg mass on the growth and survival of Blackbirds: a field experiment. *Journal of Zoology of London*, 227:639-653.
- Maher, W.J. 1964. Growth rate and development of endothermy in the Snow Bunting *Plectrophenax nivalis* and Lapland Langspur *Calcarius lapponicus* at Barrow, Alaska. *Ecology*, 45:520-528.
- Marçondes Machado, L.O. 2002. O canário-da-terra *Sicalis flaveola*. Comportamento reprodutivo e social. Repovoamento. Santa Edwiges, Tiete, SP. Brasil.
- Markman, S., Yom-Tov, Y. y J. Wright. 1995. Male parental care in the Orange-tufted Sunbird: behavioural adjustments in provisioning and nest guarding effort. *Animal Behaviour*, 50:655-669.
- Martin, T.E. 1995. Avian life history evolution in relation to nest sites, nest predation, and food. *Ecological Monographs*, 65:101-127.
- Martin, T.E. 1996. Life history evolution in tropical and south temperate birds: what do we really know? *Journal of Avian Biology*, 27:263-272.
- Martin, T.E. 2002. A new view for avian life history evolution tested on an incubation paradox. *Proceedings of the Royal Society of London B*, 269:309-316.

- Martin, T.E. 2004. Avian Life-History evolution has an eminent past: does it have a bright future? *The Auk*, 121:288-301.
- Martin, T.E. 2008. Egg size variation among tropical and temperate songbirds: An embryonic temperature hypothesis. *Proceedings of the National Academy*, 105:9268-9271.
- Martin, T.E., Lloyd, P., Bosque, C., Barton, D.C., Biancucci, A.L., Cheng, Y.R. y R. Ton. 2011. Growth rate variation among passerine species in tropical and temperate sites: An antagonistic interaction between parental food provisioning and nest predation risk. *Evolution*, 65:1607-1622.
- Martin, T.E., Martin, P.R., Olson, C.R., Heidinger, B.J. y J.J. Fontaine. 2000. Parental care and clutch sizes in north and south American birds. *Science*, 287:1482-1485.
- Mason, P. 1985. The nesting biology of some passerines of Buenos Aires, Argentina. En Neotropical Ornithology. American Ornithologist's Union. Washington, D.C.
- Mauck, R.A. y T.C. Grubb. 1995. Petrel parents shunt all experimentally increased reproductive costs to their offspring. *Animal Behavior*, 49:999-1008.
- McGraw, K.J. 2006. Mechanics of melanin-based coloration. En Bird coloration, vol. 1. Cambridge, MA: Harvard University Press.
- McGraw, K.J. y G.E. Hill. 2002. Testing reversed sexual dominance from an ontogenetic perspective: juvenile female House Finches *Carpodacus mexicanus* are dominant to juvenile males. *The Ibis*, 144:139-142.
- McGraw, K.J., Hill, G.E., Stradi, R. y R.S. Parker. 2002. The effect of dietary carotenoid access on sexual dichromatism and plumage pigment composition in the American Goldfinch. *Comparative Biochemistry and Physiology B*, 131:261-269.
- McGraw, K.J., Safran, R.J. y K. Wakamatsu. 2005. How feather colour reflects its melanin content. *Functional Ecology*, 19:816-821.
- McGraw, K.J., Stoehr, A.M., Nolan, P.M. y G.E. Hill. 2001. Plumage redness predicts breeding onset and reproductive success in the House Finch: a validation of Darwin's theory. *Journal of Avian Biology*, 32:90-94.
- McGregor, R., Whittingham, M. J. y W. Cresswell. 2007. Survival rates of tropical birds in Nigeria, West Africa. *Ibis*, 149:615-618.
- Mitrus, C. 2007. Is the later arrival of young male Red-breasted Flycatchers *Ficedula parva* related to their physical condition? *Journal of Ornithology*, 148:53-58.
- Møller, A.P., Biard, C., Blount, J.D., Houston, D.C., Ninni, P., Saino, N. y P.F. Surai. 2000. Carotenoid-dependent signals: indicators of foraging efficiency, immunocompetence or detoxification ability? *Avian and Poultry Biological Reviews*, 11:137-159.
- Møller, A.P., Christe, P. y E. Lux. 1999. Parasitism, host immune function, and sexual selection. *The Quarterly Review of Biology*, 74:3-20.

- Monaghan, P., Uttley, J.D. y M.D. Burns. 1992. Effect of changes in food availability on reproductive effort in Arctic Terns *Sterna paradisaea*. *Ardea*, 80:71-81.
- Monaghan, P., Uttley, J.D., Burns, M.D., Thaine, C. y J. Blackwood. 1989 The relationship between food supply, reproductive effort and breeding success in Arctic Terns *Sterna paradiaea*. *Journal of Animal Ecology*, 58:261-274.
- Moreno, J., Cowie, R.J., Sanz, J.J. y S.R.S. Willians. 1995. Differential response by males and females to brood manipulations in the pied flycatcher: energy expenditure and nestling diet. *Journal of Animal Ecology*, 64:721-732.
- Moreno, J., Merino, S., Potti, J., de Leon, A. y R. Rodriguez. 1999. Maternal energy expenditure does not change with flight costs or food availability in the Pied Flycatcher *Ficedula hypoleuca*: costs and benefits for nestlings. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 46:244-251.
- Morton, E.S., Forman, L. y M. Braun. 1990. Extrapair fertilizations and the evolution of colonial breeding in Purple Martins. *The Auk*, 107:275-283.
- Morton, M.L., Orejuela, J.E. y S.M. Budd. 1972. The biology of immature Mountain Whitecrowned Sparrows *Zonotrichia leucophrys oriantha* on the breeding ground. *The Condor*, 74:423-430.
- Mountjoy, D.J. y R.J. Robertson. 1988. Why are waxwings “waxy”? Delayed plumage maturation in the Cedar Waxwing. *The Auk*, 105:61-69.
- Muehter, V.R., Greene, E. y L. Ratcliffe. 1997. Delayed plumage maturation in Lazuli Buntings, tests of the female mimicry and status signalling hypotheses. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 41:281-290.
- Nager, R.G. y H.S. Zandt. 1994. Variation in egg size in Great Tits. *Ardea*, 82:315-328.
- Nagy, L.R. y R.T. Holmes. 2005. To double-brood or not? Individual variation in the reproductive effort in Blackthroated Blue Warblers *Dendroica caerulescens*. *The Auk*, 122:902-914.
- Narosky, T. y A.G. Di Giácomo. 1993. Las Aves de la Provincia de Buenos Aires: distribución y estatus. Vazquez Mazzini Eds., L.O.L.A., Asociación Ornitológica del Plata.
- Narosky, T. y D. Yzurieta. 1987. Guía para la identificación de las aves de Argentina y Uruguay. Vazquez Mazzini Eds.
- Nilsson, J. y E. Svensson. 1993. Energy constraints and ultimate decisions during egg-laying in the Blue Tit. *Ecology*, 74:244-251.
- Nolan, P.M., Hill, G.E. y A.M. Stoehr. 1998. Sex, size, and plumage redness predict House Finch survival in an epidemic. *Proceedings of the Royal Society of London B*, 265:961-965.
- Nolan, P.M., Stoehr, A., Hill, G.E. y K.J. McGraw. 2001. The number of provisioning visits by house finches predicts the mass of food delivered. *The Condor*, 103:851-855.

- Nur, N., Jones, S.L. y G.R. Geupel. 1999. A statistical guide to data analysis of avian monitoring programs. Biological Technical Publication BTP-R6001-1999. Fish and Wildlife Service, U.S. Department of the Interior.
- Ojanen, M., Orell, M. y R.A. Vaisanem. 1979. Role of heredity in egg size variation in the Great Tit *Parus major* and Pied Flycatcher *Ficedula hypoleuca*. *Ornis Scandinavica*, 10:22-28.
- Ojanen, M., Orell, M. y R.A. Vaisanem. 1981. Egg size variation within passerine clutches: effects of ambient temperature and laying sequence. *Ornis Fennica*, 58:93-108.
- Olsson, O. 1997. Clutch abandonment: a state dependent decision in King Penguins. *Journal of Avian Biology*, 28:264-267.
- Palmerio, A. y V. Massoni. 2009. Reproductive biology of female Saffron Finches does not differ by the plumage of the mate. *The Condor*, 111:715-721.
- Palmerio, A. y V. Massoni. 2011. Parental care does not vary with age-dependent plumage in male Saffron Finches *Sicalis flaveola*. *The Ibis*, 153:421-424.
- Parker, T.H., Becker, C.D., Sandercock, B.K. y A.E. Agreda. 2006. Apparent survival estimates for five species of tropical birds in an endangered forest habitat in western Ecuador. *Biotropica*, 38:764-769.
- Parker, T.H., Knapp, R. y J.A. Rosenfield. 2002. Social mediation of sexually selected ornamentation and steroid hormone levels in male Junglefowl. *Animal Behaviour*, 64:291-298.
- Pärt, T. 2001. Experimental evidence of environmental effects on age-specific reproductive success: the importance of resource quality. *Proceedings of the Royal Society of London B*, 268:2267-2271.
- Partridge, L. y P.H. Harvey. 1988 The ecological context of life history evolution. *Science*, 241:1449-1455.
- Payne, R.B. 1982. Ecological consequences of song matching: Breeding success and intraspecific song mimicry in indigo buntings. *Ecology*, 63:401-411. Peach, W.J., Hanmer, D.B. y T.B. Oatley. 2001. Do southern African songbirds live longer than their European counterparts? *Oikos*, 93:235-249.
- Pennycuik, C.J. 1989. Bird flight performance: a practical calculation manual. Oxford University Press, Oxford.
- Pereyra, M.A. y M.L. Morton. 2001. Nestling growth and thermoregulatory development in Subalpine Dusky Flycatchers. *The Auk*, 118:116-136.
- Petrie, M. y A. Williams. 1993. Peahens lay more eggs for peacocks with larger trains. *Proceedings of the Royal Society of London B*, 251:127-131.
- Pettifor, R.A., Perrins, C.M. y R.H. McCleery. 2001. The individual optimization of fitness: variation in reproductive output, including clutch size, mean nestling mass and offspring recruitment, in manipulated broods of Great Tits *Parus major*. *Journal of Animal Ecology*, 70:62-

79.

Potti, J. 2000. Causes and consequences of age-assortative pairing in pied flycatchers *Ficedula hypoleuca*. *Etología*, 8:29-36.

Powlesland, R.G. 2002. Delayed plumage maturation in the male North Island Robin *Petroica longipes*. *Notornis*, 49:263-265.

Préault, M., Chastel, O., Cézilly, F. y B. Faivre. 2005. Male bill colour and age are associated with parental abilities and breeding performance in Blackbirds. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 58:497-505.

Procter-Gray, E. y R.T. Holmes. 1981. Adaptive significance of delayed attainment of plumage in male American Redstarts: tests of two hypotheses. *Evolution*, 35:742-751.

Promislow, D.E.L. y P.H. Harvey. 1990 Living fast and dying young: a comparative analysis of life-history variation among mammals. *Journal of Zoology*, 220:417-437.

Prum, R.O. 1999. Development and evolutionary origin of feathers. *Journal of Experimental Zoology*, 285:291-306.

Radunzel, L.A., Muschitz, D.M., Bauldry, V. y P. Arcese. 1997. A long-term study of the breeding success of Eastern Bluebirds by year and cavity type. *Journal of Field Ornithology*, 68:7-18.

Reid, W.V. 1987. The cost of reproduction in the Glaucous-Winged Gull. *Oecologia*, 74:458-467.

Remes, V.R. 2007. Avian growth and development rates and age specific mortality: the roles of nest predation and adult mortality. *Journal of Evolutionary Biology*, 20:320-325.

Remes, V.R. y T. Martin. 2002. Environmental influences on the evolution of growth and developmental rates in passerines. *Evolution*, 56:2505-2518.

Reznick, D.N. 1985. Costs of reproduction: an evaluation of the empirical evidence. *Oikos*, 44:257-267.

Ricklefs, R.E. 1968. Patterns of growth in birds. *The Ibis*, 110:419-451.

Ricklefs, R.E. 1973. Patterns of growth in birds, II. Growth rate and mode of development. *The Ibis*, 115:173-201.

Ricklefs, R.E. 1987. Response of adult Leach's Storm-Petrels to increased food demand at the nest. *The Auk*, 104:750-756

Ricklefs, R.E. 1996. Avian energetics, ecology, and evolution. En *Avian Energetics*. Chapman and Hall, New York.

Ricklefs, R.E. 2001. *The Economy of Nature* (fifth edition). W.H. Freeman, New York.

Ricklefs, R.E. y F.R. Hainsworth. 1968. Temperature regulation in nestling Cactus Wrens: the development of homeothermy. *The Condor*, 70:121-127.

Ricklefs, R.E. y J.M. Starck. 1998. Embryonic growth and development. En Avian growth and development. Evolution within the altricial-precocial spectrum. Oxford University Press, Oxford, UK.

Ricklefs, R.E. y S.C. White. 1981. Growth and energetics of chicks of the sooty tern *Sterna fuscata* and common tern *S. hirundo*. *The Auk*, 98:361-378.

Rintamaki, P.T., Lundberg, A., Alatalo, R.V. y J. Hoglund. 1998. Assortative mating and female clutch investment in Black Grouse. *Animal Behaviour*, 56:1399-1403.

Robertson, R.J., Stutchbury, B.J. y R.R. Cohen. 1992. Tree Swallows, *Tachycineta bicolor*. The Birds of North America , nro. 11. Academy of Natural Sciences, Philadelphia, American Ornithologists Union, Washington, D.C.

Roff, D.A., 1992. The evolution of life histories: theory and analysis. Chapman and Hall, New York.

Rohwer, F.C. y D.I. Eisenhauer. 1989. Egg mass and clutch size relationships in geese, eiders, and swans. *Ornis Scandinavica*, 20:43-48.

Rohwer, S. y F.C. Rohwer. 1978. Status signaling in Harris Sparrows experimental deceptions achieved. *Animal Behaviour*, 26:1012-1022.

Rohwer, S. y G.S. Butcher. 1988. Winter versus summer explanations of delayed plumage maturation in temperate passerine birds. *American Naturalist*, 131: 556-572.

Rohwer, S., Fretwell, D. y D.M. Niles. 1980. Delayed maturation in passerine plumages and the deceptive acquisition of resources. *American Naturalist*, 115:400-437.

Russell, E.M., Yom-Tov, Y. y E. Geffen. 2004. Extended parental care and delayed dispersal: northern, tropical, and southern passerines compared. *Behavioral Ecology*, 15:831-838.

Sæther, B.E. 1987: Patterns and processes in the population dynamics of the Scandinavian moose *Alces alces*: some suggestions. *Swedish Wildlife Research Supplement*, 2:525-537.

Sæther, B.E. 1989. Survival rates in relation to body weight in European birds, *Ornis Scandinavica*, 20:13-21.

Sæther, B.E. 1990. Age-specific variation in reproductive performance of birds. *Current Ornithology*, 7:251-28.

Sæther, B.E., Andersen, R. y H.C. Pedersen. 1993. Regulation of parental effort in a long-lived seabird: an experimental manipulation of the cost of reproduction in the Antarctic Petrel *Thalassoica antarctica*. *Behavior Ecology and Sociobiology*, 33:147-150

- Saetre, G.P., Fossnes, T. y T. Slagsvold. 1995. Food provisioning in the pied flycatcher: do females gain direct benefits from choosing bright-coloured males? *Journal of Animal Ecology*, 64:21-30.
- Saks, L., Ots, I. y P. Hõrak. 2003. Carotenoid-based plumage coloration of male Greenfinches reflects health and immunocompetence. *Oecologia*, 134:301-307.
- Sanz, J.J., Kranenbarg, S. y J.M. Tinbergen. 2000. Differential response by males and females to manipulation of partner contribution in the Great Tit *Parus major*. *Journal of Animal Ecology*, 69:74-84.
- Schekkerman, H., Nehls, G., Hotker, H., Tomkovich, P.S., Kania, W., Chylarecki, P., Soloviev, M. y M. van Roomen. 1998a. Growth of little stint *Calidris minuta* chicks on the Taimyr Peninsula, Siberia. *Bird Study*, 45:77-84.
- Schekkerman, H., Tulp, I., Piersma, T. y G.H. Visser. 2003. Mechanisms promoting higher growth rate in arctic than in temperate shorebirds. *Oecologia*, 134:332-342.
- Schekkerman, H., van Roomen, M.W.J. y L.G. Underhill. 1998b. Growth, behaviour of broods and weather-related variation in breeding productivity of Curlew Sandpipers *Calidris ferruginea*. *Ardea*, 86:153-168.
- Schifferli, L. 1973. The effect of egg weight on the subsequent growth of nestling Great Tit *Parus major*. *The Ibis*, 115:549-558.
- Schmoll, T., Mund, V., Dietrich-Bischoff, V., Winkel, W. y T. Lubjuhn. 2007. Male age predicts extra pair and total fertilization success in the socially monogamous Coal Tit. *Behavioral Ecology*, 18:1073-1081.
- Seavy, N.E., Quader, S., Alexander, J.D. y C.J. Ralph. 2005. Generalized linear models and point count data: statistical considerations for the design and analysis of monitoring studies. En Bird conservation implementation and integration in the Americas. U.S.D.A. Forest Service General Technical Report, PSW-GTR-191.
- Senar, J.C. 2006 Color displays as intrasexual signals of aggression. En Bird coloration: function and evolution, vol. 2. Harvard University Press, Cambridge, MA.
- Senar, J.C., Domenech, J. y M. Camerino. 2005. Female siskins choose mates by the size of the yellow wing stripe. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 57:465-469.
- Shall, R. 1991. Estimation in generalised linear models with random effects. *Biometrika*, 78:719-727.
- Sheldon, B.C. 2000. Differential allocation: tests, mechanisms and implications. *Trends in Ecology and Evolution*, 15:397-402.
- Siefferman, L. y G.E. Hill. 2003. Structural and melanin coloration indicate parental effort and reproductive success in male Eastern Bluebirds *Sialia sialis*. *Behavioral Ecology*, 14:855-861.
- Slagsvold, T. y J.T. Lifjeld. 1990. Influence of male and female quality on clutch size in tits *Parus* spp.. *Ecology*, 71:1258-1266.

- Slagsvold, T. y J.T. Lifjeld. 1988. Ultimate adjustment of clutch size to parental feeding capacity in a passerine bird. *Ecology*, 69:1918-1922.
- Smith, H.G. y M. Bruun. 1998. The effect of egg size and habitat on starling nestling growth and survival. *Oecologia*, 115:59-63.
- Smith, H.G., Ohlsson, T. y K.J. Wettermark. 1995. Adaptive significance of egg size in the European Starling: experimental tests. *Ecology*, 76:1-7.
- Soler, J.J., Cuervo, J.J., Møller, A.P. y F. de Lope. 1998a. Nest building is a sexually selected behaviour in the Barn Swallow. *Animal Behaviour*, 56:1435-1442.
- Soler, J.J., Møller, A.P. y M. Soler. 1998b. Nest-building, sexual selection and parental investment. *Evolutionary Ecology*, 12:427-441.
- Soriano, O. 1991. Río de La Plata grassland. En *Natural Grasslands. Introduction and Western Hemisphere*. Elsevier, Amsterdam.
- Starck, J.M. y R.E. Ricklefs. 1998. *Avian Growth and Development: Evolution within the Altricial - Precocial Spectrum*. Oxford University Press, New York.
- Stearns, S.C. 1992. *The evolution of life histories*. Oxford University Press, Oxford, UK.
- Stein, L.R., Oh, K.P. y A.V. Badyaev. 2010. Fitness consequences of male provisioning of incubating females in a desert passerine bird. *Journal of Ornithology*, 151:227-233.
- Stenhouse, I.J. y G.J. Robertson. 2005. Philopatry, site tenacity, mate fidelity and adult survival in Sabine's Gulls. *The Condor*, 107:416-423.
- Studd, M.V. y R.J. Robertson. 1985. Life span competition and delayed plumage maturation in male passerines: the breeding threshold hypothesis. *American Naturalist*, 126:101-115.
- Stutchbury, B.J. 1991. Floater behaviour and territory acquisition in male Purple Martins. *Animal Behaviour*, 42:435-443.
- Styrsky, J.D., Ecklerle, K.P. y C.F. Thompson. 1999. Fitness-related consequences of egg mass in nestling House Wrens. *Proceedings of the Royal Society of London B*, 266:1253-1258.
- Sundberg, J. 1995. Female Yellowhammers *Emberiza citronella* prefer yellower males: a laboratory experiment. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 37:275-282.
- Sundberg, J. y A. Dixon. 1996. Old, colourful male yellowhammers *Emberiza citronella* benefit from extra-pair copulations. *Animal Behaviour*, 52:113-122.
- Takagi, M. 2003. Seasonal change in egg-volume variation within a clutch in the Bull-headed Shrike *Lanius bucephalus*. *Canadian Journal of Zoology*, 81:287-293.
- Trivers, R.L. 1972. Parental investment and sexual selection. En *Sexual Selection and the descent of man*. Chicago, IL: Aldine Publishing Company

Tveraa, T., Lorentsen, S.H. y B.E. Sæther. 1997. Regulation of foraging trips and costs of incubation shifts in the Antarctic Petrel *Thalassoica antarctica*. *Behavioral Ecology*, 8:465-469.

Valle, C.A., De Vries, T. y C. Hernández. 2006. Plumage and sexual maturation in the Great Frigatebird *Fregata minor* in the Galápagos Islands. *Marine Ornithology*, 34:51-59.

van Noordwijk, A.J. y G. de Jong. 1986. Acquisition and allocation of resources: their influence on variation in life history tactics. *American Naturalist*, 128:137-142.

Velando, A., Beamonte-Barrientos, A.R. y R. Torres. 2006. Pigment-based skin colour in the Blue-footed Booby: An honest signal of current condition used by females to adjust reproductive investment. *Oecologia*, 149:535-542.

Verspoor, J.J., Love, O.P., Rowland, E., Chin, E.H. y T.D. Williams. 2007. Sex-specific development of avian flight performance under experimentally altered rearing conditions. *Behavioral Ecology*, 18:967-973.

Viñuela, J. 1997. Adaptation vs. constraint: intraclutch egg-mass variation in birds. *Journal of Animal Ecology*, 66:781-792.

Visser, G.H. 1998. Development of temperature regulation en Avian Growth and Development: Evolution within the Altricial - Precocial Spectrum. Oxford University Press, New York.

Wardrop, S.L. y R.C. Ydenberg. 2003. Date and parental quality effects in the seasonal decline in reproductive performance of the Tree Swallow *Tachycineta bicolor*: interpreting results in light of potential experimental bias. *The Ibis*, 145:439-447.

Weathers, W.W. 1992. Scaling nestling energy requirements. *The Ibis*, 134:142-150.

Webster, M.S., Varian, C.W. y J. Karubian. 2008. Plumage color and reproduction in the Red-backed Fairy-wren: why be a dull breeder? *Behavioural Ecology*, 19:517-524.

Wegglar, M. 2001. Age-related reproductive success in dichromatic male Black Redstarts *Phoenicurus ochruros*: Why are yearlings handicapped? *The Ibis*, 143:264-272.

Weimerskirch, H., Mougey, T. y X. Hindermeier. 1997. Foraging and provisioning strategies of Black-browed Albatrosses in relation to the requirements of the chick: natural variation and experimental study. *Behavioural Ecology*, 8:635-643.

Weimerskirch, H., Prince P.A. y L. Zimmermann. 2000. Chick provisioning by the Yellow-nosed Albatross: response of foraging effort to experimentally increased costs and demands. *The Ibis*, 142:103-110.

Weimerskirch, H., Zimmermann, L. y P.A. Price. 2001. Influence of environmental variability on breeding effort in a long-lived seabird, the Yellow-nosed Albatross. *Behavioural Ecology*, 12:22-30.

Wernham, C.V. y D.M. Bryant. 1998. An experimental study of reduced parental effort and future reproductive success in the Puffin *Fratercula arctica*. *Journal of Animal Ecology*, 67:25-40.

Whitman, A.A., Hagan, J.M. y N.V.L. Brokaw. 1998. Effects of selection logging on birds in northern Belize. *Biotrópica*, 30:449-457.

Whittingham, L.A., Dunn, P.O. y L.T. Lifjeld. 2007. Egg mass influences nestling quality in Tree Swallows, but there is no differential allocation in relation to laying order or sex. *The Condor*, 109:585-594.

Whittingham, L.A., Dunn, P.O. y R.J. Robertson. 1994. Female response to reduced male parental care in birds: an experiment in Tree Swallows. *Ethology*, 96:260-269.

Williams, G.C. 1966. *Adaptation and Natural Selection*; Oxford University Press; Oxford.

Winkler, D.W. 1987. A general model for parental care. *American Naturalist*, 130:526-543.

Wright, J. y I. Cuthill. 1989. Manipulation of sex differences in parental care. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 25:171-181.

Wright, J. y I. Cuthill. 1990. Biparental care: short-term manipulation of partner contribution and brood size in the Starling *Sturnus vulgaris*. *Behavioral Ecology*, 1:116-124.

Yosef, R. y P. Zduniak. 2008. Variation in clutch size, egg size variability and reproductive output in the Desert Finch *Rhodospiza obsoleta*. *Journal of Arid Environments*, 72:1631-1635.

Zduniak, P. y M. Antczak. 2003. Repeatability and within-clutch variation in egg dimensions in a Hooded Crow *Corvus corone* population. *Biological Letters*, 40:37-42.