

EFECTO DEL HABITAT SOBRE TAMAÑO DE NIDADA Y SOBREVIVENCIA EN AVES GRANIVORAS DE CHILE CENTRAL

IVAN LAZO

Departamento de Ecología, Pontificia Universidad Católica de Chile, Casilla 114-D, Santiago, Chile.

Fax: 56 2 2225515; e-mail: eilazo@genes.bio.puc.cl

RESUMEN.

Numerosas hipótesis, tanto de carácter filogenético como ecológicas, explican el tamaño de nidada en aves, entre las últimas, la disponibilidad de recursos alimentarios y la hipótesis de depredación constituyen los factores más recurrentes para explicar la variabilidad en el tamaño de nidada. En este trabajo pongo a prueba hipótesis ecológicas para explicar posibles diferencias en el tamaño de nidada, usando como modelo a dos especies de aves granívoras de Chile central (*Diuca diuca* y *Zonotrichia capensis*), con poblaciones localizadas en dos sitios (matorral y espinal) que presentan disponibilidades diferenciales de recursos alimentarios. Resultados preliminares indican que existen diferencias significativas según la especie analizada y en clases de edad temprana. En las posteriores clases de edad, las diferencias de mortalidad inter-sitio se minimizan.

ABSTRACT.

Several hypotheses (phylogenetics and ecologicals) seem to explain the clutch size in birds. Among the last ones, the availability of food resources and the predation hypothesis are the most relevant factors that explain the variability in clutch size. In this study, I test an ecological hypothesis for to explain differences in clutch size. I used as a model, two granivorous species of birds (*Diuca diuca* and *Zonotrichia capensis*) in Central Chile, with both populations localized in two sites ("matorral" and "espinal"). These habitats exhibit differential availabilities of food resources. Preliminary results indicate that there are significant differences, according to both the species and early class of age. In rear age class, the differences in mortality inter-sites decreased.

PALABRAS CLAVES.

"Clutch size", aves granívoras, *Diuca diuca*, *Zonotrichia capensis*, matorral, sabana de espinos, Chile.

INTRODUCCION.

La teoría de rasgos de historia de vida considera el tamaño y número de crías producidas en un simple evento reproductivo, como resultado de un proceso evolutivo tendiente a optimizar la adecuación biológica individual, incluyendo respuestas a cambios en las condiciones ambientales (Stearns, 1992). En este contexto, Murray (1985) distinguió dos grupos de hipótesis generales y alternativas que podrían explicar la evolución del tamaño de nidada. La

primera, desarrollada por Lack (1947, 1954), propone que el tamaño de nidada ("clutch-size") en aves altriciales, está determinado por el número máximo de volantones que los padres pueden criar exitosamente. El excedente reproductivo es eliminado a través de mecanismos de mortalidad denso-dependiente. El segundo grupo de ideas, se puede sintetizar como el concepto de reproducción ajustada ("adjusted reproduction"), en que el tamaño de nidada se ajusta a la tasa de mortalidad de la especie (Murray 1985). Es decir, para aquellas especies que tienen una

gran esperanza de vida se espera que sus tamaños de nidada sean pequeños y vice versa (véase a Yom-Tov et al., 1994).

Algunos estudios indican que el patrón de tamaño de nidada puede variar geográficamente (Young 1994). Hay numerosos ejemplos de la variación del tamaño de nidada en función de la latitud (Johnston, 1954; Hussell, 1972; Koenig, 1984, 1986). La latitud refleja hábitats diferentes, con condiciones ambientales distintas (e.g., nivel de producción primaria, número de refugios), factores que podrían determinar respuestas a nivel del tamaño de nidada y sobrevivencia de la prole. Sin embargo, esta tendencia se atenúa cuando se analizan amplios grupos taxonómicos (Klomp, 1970). La variación del tamaño de nidada también puede ser afectada por la estacionalidad. Algunos autores (Murphy, 1986; Stutchbury y Robertson, 1988; Perrins y McCleery, 1989; Hochachka, 1990; Smith, 1993) han mostrado que el tamaño de nidada decrece hacia el final de la temporada reproductiva.

La variabilidad en los patrones de tamaños de nidada puede ser explicada a través de factores filogenéticos (Yom-Tov et al., 1994) y ecológicos (i.e., disponibilidad de recursos alimentarios, depredación, véase a Perrins y Birkhead, 1983).

En función de los factores ecológicos, Briskie y Sealy (1989), señalaron que la habilidad de los padres en proveer alimento para el desarrollo de la prole, es uno de los factores más importantes en determinar el tamaño de nidada en aves altriciales. Sin embargo, hay una hipótesis alternativa que ha sido extensamente estudiada: el riesgo de depredación (Slagsvold, 1982). Esta hipótesis supone selección positiva sobre tamaños reducidos de nidada (véase a Briskie y Sealy, 1989). Así, grandes nidadas serían altamente depredadas (véase Slagsvold 1982), principalmente porque la crianza de proles grandes implica aumentar el ciclo de nidificación y, en consecuencia, aumentar el período de exposición a depredadores. Por otro lado, grandes nidadas ocupan nidos de gran tamaño, que son muy conspicuos y por lo tanto se constituyen en atractores de depredadores (Snow, 1978). Aún más, los padres deben realizar más viajes hacia y desde el nido, acciones que también contribuyen a crear el centro de atención (Skutch, 1949). Ricklefs (1969) tabuló las causas de mortalidad para individuos en los

estados de huevo y pollo. Las causas de pérdida fueron comunes a ambos estados (falla en la incubación, parasitismo, competencia por el sitio de nidificación, muerte de los padres, abandono, depredación y clima), excepto hambre en el caso de los pollos. Lazo et al. (1990) y Lazo y Anabalón (1992), incluyeron la perturbación humana como una causa de mortalidad en juveniles en el nido en el matorral de Chile central.

En Chile central, Lazo et al. (1990) y Lazo y Anabalón (1992) han postulado que en ambientes donde hay disponibilidad diferencial de recursos (i.e., matorral versus espinal), se producen reordenamientos tróficos, leves cambios en los componentes de ensamblajes nidificantes y aumentos en la densidad de gremios nidificantes, de acuerdo a los recursos más abundantes. Por otra parte, Lazo y Anabalón (1991, 1992), para algunos ambientes presentes en Chile central, han establecido un importante efecto de la depredación sobre los individuos nidificantes y su prole.

Diuca diuca y *Zonotrichia capensis*, dos Passeriformes nidificantes en Chile central, componentes del gremio de las aves granívoras, ofrecen un escenario en donde comparten dos ambientes: el matorral y el espinal. Ambos hábitat generan recursos diferentes y son utilizados indistintamente por ambas especies para reproducirse y residir permanentemente. Estas características permiten poner a prueba la hipótesis del "Lack clutch size", que postula como tamaño óptimo de nidada a aquel que produce el mayor número de volantones exitosos, pero que puede variar frente a un cambio ambiental. Complementariamente, el aumento del tamaño de nidada parece estar fuertemente correlacionado con el aumento en la mortalidad de polluelos (Stearns, 1992). Por lo tanto, cualquier variación en el tamaño de nidada en hábitat diferentes, debería reflejarse en variaciones de sobrevivencias.

El objetivo de este trabajo es poner a prueba la hipótesis de variabilidad en tamaño de nidada de dos poblaciones de aves granívoras en función de ambientes distintos. Y como objetivo secundario, determinar si un aumento o disminución del tamaño de nidada se refleja en cambios de mortalidad, predichos por la hipótesis de tamaño de nidada óptima.

AREA DE ESTUDIO

El primer sitio de estudio se localizó en el fundo San Carlos de Apoquindo ($33^{\circ}24'S$, $70^{\circ}30'W$), ca 20 km al E de Santiago. El lugar se caracteriza por un matorral arbustivo (Rundel, 1981), dominado por *Quillaja saponaria* y *Lithrea caustica*, con alturas máximas de seis a ocho metros. También está representado por *Trevoa trinervis*, *Colliguaya odorifera*, *Baccharis linearis* y *Colletia spinosissima*. El segundo sitio se encuentra en la localidad de Montenegro ($32^{\circ}58'S$, $70^{\circ}50'W$), ca 80 km al N de Santiago. La formación vegetacional presente en el sector se denomina Sabana de Espinos o "espinal" (Fuentes et al., 1990; Rundel, 1981), que se caracteriza por una matriz homogénea de espinos (*Acacia caven*) y un denso estrato herbáceo (Gulmon, 1977; Villaseñor, 1980).

Ambos sitios se encuentran en Chile central y están bajo la influencia del clima mediterráneo, con lluvias y bajas temperaturas en invierno, sequía y altas temperaturas durante el período estival (di Castri y Hajek, 1976).

METODOS

Para poner a prueba las hipótesis propuestas, he considerado dos especies de Passeriformes pertenecientes al gremio de los granívoros, *Diuca diuca* y *Zonotrichia capensis*, ambas son altriciales e iterópatas y pueden llegar a producir dos nidadas en una temporada (Goodall et al., 1946), aunque en terreno es difícil determinarlo. De acuerdo a Lazo et al. (1990) y Lazo y Anabalón (1992), ambas especies comparten hábitat de matorral y de espinal, se reproducen en un amplio período reproductivo comprendido entre agosto y enero.

En áreas de alrededor de tres ha por sitio, se muestrearon y monitorearon 48 nidos activos

correspondientes a las poblaciones de las dos especies de aves involucradas (Tabla N° 1), 24 por cada sitio propuesto. En las temporadas 1987-88, 1989-90, se siguieron 125 huevos, 68 pollos y 44 volantones, compartidos entre ambas especies tanto en el matorral como en el espinal. El monitoreo de los nidos comenzó desde su descubrimiento y no necesariamente desde el mismo día de la puesta. Los nidos que se encontraron en estados avanzados de edad (pollo o volantón) fueron descartados para este análisis.

Realicé exámenes cuidadosos de nidos y huevos destruidos, análisis de restos de plumas, patrones de ataque y observaciones *in situ*, lo que me permitió conocer algunas de las causas de mortalidad de las especies nidificantes y su prole.

Para determinar si existen diferencias entre tamaños promedios de nidada entre sitios, sometí los datos a la prueba de Kruskal-Wallis (Steel y Torrie 1992), para comparar el efecto del sitio en las distintas clases de edad de las especies analizadas. También estimé el porcentaje de sobrevivencia de individuos en el estado de pollo y volantón con referencia al número inicial de huevos.

Finalmente, realicé un transecto vegetacional de 500 m en ambos sitios, con el fin de determinar coberturas absolutas de los distintos estratos vegetales.

RESULTADOS

De acuerdo a los resultados obtenidos, aparentemente existe una tendencia general hacia el aumento del tamaño de nidada y de una mayor sobrevivencia de pollos y volantones (Tabla N° 1) en ambientes de espinal, tanto para *D. diuca* como para *Z. capensis*. Sin embargo, el aumento del tamaño de nidada en ambientes de sabana de espinos sólo es estadísticamente significativo en el caso de *Z. capensis* (Tabla N° 2). No hay diferencias estadísticamente significativas

Tabla N° 1. Tamaño y sobrevivencia promedio (\pm DE) de la nidada de *Diuca diuca* y *Zonotrichia capensis* en las localidades de San Carlos de Apoquindo y Montenegro.

Localidad	Especie	Nidos	Huevos/Nido	Pollos/Nido	Volantones/Nido
San Carlos	<i>D. diuca</i>	12	2,3 \pm 0,8	1,1 \pm 0,8	0,5 \pm 0,7
	<i>Z. capensis</i>	12	2,3 \pm 0,5	1,3 \pm 1,0	1,1 \pm 1,0
Montenegro	<i>D. diuca</i>	12	2,8 \pm 0,9	1,3 \pm 1,0	0,7 \pm 1,0
	<i>Z. capensis</i>	12	3,1 \pm 0,8	1,8 \pm 1,2	1,3 \pm 1,0

en el caso de *D. diuca*, a pesar del incremento del tamaño de la nidada en ambiente de espinal. Al comparar números promedios de pollos y volantones de *D. diuca* y *Z. capensis*, estos no fueron significativamente diferentes entre ambiente de matorral y espinal (Tabla N° 2).

Tabla N° 2. Comparación de tamaños de nidadas y sobrevivencia de granívoros en ambientes de matorral (San Carlos de Apoquindo) y sabana (Montenegro), a través de la prueba de Kruskal-Wallis con k muestras.

Clases de Edad	<i>D. diuca</i>	<i>Z. capensis</i>
Huevos	H=2,54; P=0,11	H=7,04; P=0,008**
Pollos	H=0,38; P=0,54	H=0,96; P=0,33
Volantones	H=0,3 ; P=0,58	H=0,41; P=0,52

El porcentaje de sobrevivencia entre el estado huevo y volantón, varía entre sitios (Tabla N° 3). Aunque sólo en el caso de *D. diuca*, donde se presenta un aumento del tamaño de la nidada (no significativo estadísticamente), hay un leve aumento de la mortalidad. Para *Z. capensis* ocurre todo lo contrario aunque, en este caso, si hubo una diferencia significativa en el tamaño de nidada.

Tabla N° 3. Porcentajes (%) de sobrevivencia en las distintas clases de edad de *Diuca diuca* y *Zonotrichia capensis* nidificando en localidad de San Carlos de Apoquindo y Montenegro, en referencia a los individuos (huevos) iniciales.

Localidad	Especie	Huevos	Sobrevivencia(%)	
			Pollos	Volantones
San Carlos	<i>D. diuca</i>	27	48,1	22,1
	<i>Z. capensis</i>	27	63,0	48,1
Montenegro	<i>D. diuca</i>	34	47,1	26,5
	<i>Z. capensis</i>	37	59,5	43,2

Las observaciones realizadas indican que una de las principales causas de muerte de individuos, en todas las clases de edad involucradas en este estudio (i.e., huevo, pollo y volantón), es la depredación (Lazo y Anabalón, 1991, 1992), seguidas por parasitismo (Lazo y Anabalón, 1992; Lazo, observación personal) y perturbación antrópica. Los principales depredadores corresponden a los Strigiformes *Glaucidium nanum*, *Bubo*

virginianus, un marsupial *Thylamys elegans* y dos reptiles *Callopistes palluma* y *Philodryas chamissonis*. Por otro lado, la perturbación antrópica implicó la destrucción de nidos y el cambio en la oferta de recursos adecuados (Lazo et al., 1990).

La cobertura vegetal de ambos sitios (Tabla N° 4) indica diferencias importantes: 1) una menor cobertura arbustiva en ambientes de espinal que en ambientes de matorral; 2) hay un importante estrato herbáceo en el espinal; y 3) aunque hay un estrato herbáceo en el matorral, este es compensado respecto al del espinal, por amplias zonas de suelo desnudo, no productivo en términos de granos.

Tabla N° 4. Cobertura vegetal absoluta promedio en San Carlos de Apoquindo y Montenegro. Transectos de 500 m.

Estado	San Carlos Apoquindo	Montenegro
Cobertura arbustiva (%)	61	52,3
Cobertura herbácea (%)	19	47,7
Suelo desnudo (%)	20	0,0

En consecuencia, se podría esperar que existan diferencias entre los ambientes escogidos (hábitat de matorral y espinal) en cuanto al tipo de producción primaria (e.g., frutos, granos), que no sólo caractericen los sitios, sino que además puedan determinar respuestas de las especies que sustentan.

DISCUSION

La existencia de poblaciones de granívoros en dos ambientes de Chile central configuró un virtual experimento natural, que me permitió registrar respuestas a nivel específico, en lo que se refiere a tamaño de nidada (número de huevos) y posterior sobrevivencia de la prole (pollos y volantones). Los resultados indican un efecto favorable del medio, en este caso el espinal, sobre el tamaño de nidada, particularmente importante en *Z. capensis* y en menor grado en *D. diuca*. Este aparente efecto positivo parece diluirse en las posteriores clases de edad, donde el impacto del hábitat no se traduciría en diferencias realmente significativas en cuanto a la sobrevivencia de estas especies.

La respuesta de los granívoros a nivel de tamaño de nidada, podría estar asociada a la disponibilidad de mayores recursos alimentarios (granos) generados en el espinal (Lazo y Anabalón, 1992). El fenómeno observado en Chile central y su posible causa, parece ser concordante con hipótesis generadas a partir del enfoque clásico de Lack (1947, 1954) sobre tamaño de nidada, donde el suplemento alimentario y la facilidad de obtenerlo, se traduce en energía extra que puede ser asignada a reproducción. Y consecuentemente un aumento en el tamaño de nidada.

Sin embargo, la respuesta de ambos granívoros respecto a la mortalidad en las clases de edad posterior a la de huevo, tienden a ser parecidas en ambos ambientes. En términos relativos, este resultado expresa que los individuos presentes en el espinal podrían efectivamente ser sometidos a una mayor presión de depredación que en el matorral. Este resultado es predicho por la teoría de tamaño óptimo de nidada (Stearns, 1992), donde a mayor tamaño de nidada aumenta el riesgo de predación. Esta diferencia del efecto de la depredación en ambos ambientes, a mi juicio, podría ser explicado a través de la conducta reproductiva de *D. diuca* y *Z. capensis*. Los sitios de nidificación generados en ambientes de espinal implican un alto grado de conspicuidad (Lazo y Anabalón, 1992), situación que no ocurre en el matorral (Lazo et al., 1990; Lazo y Anabalón, 1991), pues hay una gran diversidad de sitios de nidificación. Así, el ambiente de matorral es propicio para desplegar la gran plasticidad en el uso de estructuras de nidificación observadas en ambas especies (Lazo et al., 1990; Lazo y Anabalón, 1991, 1992), de manera que la estrategia de conspicuidad en la ubicación de algunos nidos se compensa con el material de "nest-lining" y con estrategias de crípsis en otros (véase a Lazo y Anabalón, 1991). La razón entre conspicuidad y crípsis del nido, es considerablemente más alta en el espinal, y por lo tanto, sería esperable que las poblaciones reproductivas presentes en este ambiente fuesen sometidas a una mayor presión de depredación que en el matorral (véase a Slagsold, 1982). Se debe considerar que los depredadores son los mismos en ambos ambientes, por lo tanto, la habilidad de las especies nidificantes de escapar a la muerte parece residir en la capacidad de

ocultamiento de los nidos (al menos en este caso).

Hipótesis no evaluadas en este trabajo, pero que podrían estar involucradas en el conjunto de explicaciones para este sistema, es el eventual aumento en la biomasa de los individuos exitosos (véase a Briskie y Saely, 1989) del espinal en comparación con la de individuos exitosos en el matorral, debido al exceso de recursos alimentarios existentes en el primero de los hábitats mencionados. Esta y las anteriores hipótesis sobre tamaño óptimo de nidada son más bien complementarias y bien podrían corresponder a respuestas múltiples de los organismos frente a un cambio ambiental.

Evidentemente, las hipótesis relacionadas con tamaño de nidada, no se agotan sólo con la puesta a prueba de factores ecológicos como determinantes del tamaño de nidada. El aspecto genético, entre otros (e.g., fisiológico, filogenético), no mencionado en la introducción, también podría constituir un factor importante y que merece ser explorado. Así es como en principio, los resultados obtenidos sugieren en forma indirecta el grado de heredabilidad del tamaño de nidada para las especies involucradas en este estudio. Interesante, parece ser la variabilidad en el tamaño de nidada que presentan las dos poblaciones de *Z. capensis* (San Carlos de Apoquindo y Montenegro), la que podría ser considerada como parte de la norma de reacción de esta especie frente a dos situaciones ambientales distintas. Sugiriendo así, que el tamaño de nidada aún no sería un rasgo de historia de vida con heredabilidad cero, al menos en *Zonotrichia capensis*.

En síntesis, el sistema propuesto en Chile central para poner a prueba la teoría de tamaño óptimo de nidada, inicialmente parece ajustarse a las predicciones de dicha teoría. Al menos, en el caso de los granívoros involucrados en este trabajo.

Los resultados obtenidos en este estudio son de carácter preliminar, y por lo mismo, las conclusiones deben ser consideradas con cuidado y apoyadas en el futuro con un mayor volumen de datos. Aún así, los resultados producidos por este tipo de estudio, inexplorado en Chile, indican que podría ser un promisorio campo de investigaciones.

AGRADECIMIENTOS

Agradezco a Ruben Soto y a Sergio Silva su desinteresada ayuda en la elaboración de este manuscrito. Este trabajo es producto del curso Tópicos avanzados en ecología de poblaciones (BIO461), impartido por P. Marquet en el Programa de Doctorado en Ecología de la Pontificia Universidad Católica de Chile. También agradezco a la A. Mellon Fund, cuya beca me permitió desarrollar este trabajo.

LITERATURA CITADA

- BRISKIE, J.V. Y S.G. SEALY. 1989. Determination of clutch size in the Least Flycatcher. *Auk* 106:269-278.
- DI CASTRI, F. Y E. HAJEK. 1976. Bioclimatología de Chile. Ediciones de la Pontificia Universidad Católica de Chile, Santiago.
- FUENTES, E.; R. AVILÉS Y A. SEGURA. 1990 The natural vegetation of a heavily man-transformed landscape: the Savanna of Central Chile. *Interciencia* 15:293-295.
- GOODALL, J.; A. JOHNSON Y R. PHILIPPI. 1946. Las aves de Chile. Tomo I, Platt Establecimientos Gráficos S.A., Buenos Aires.
- GULMON, S.L. 1977. A comparative study of the grassland of California and Chile. *Flora* 166:261-278.
- HOCHACHKA, W.M. 1990. Seasonal decline in reproductive performance of Song Sparrows. *Ecology* 71:1279-1288.
- HUSSELL, D.J.T. 1972. Factors affecting clutch size in arctic passerines. *Ecological Monograph* 42:317-364.
- JOHNSTON, R.F. 1954. Variation in breeding season and clutch size in Song Sparrows of the Pacific coast. *Condor* 56:268-273.
- KLOMP, H. 1970. The determination of clutch size in birds. *Ardea* 58:1-124.
- KOENIG, W.D. 1984. Geographic variation in clutch size in the Northern Flicker (*Colaptes auratus*): support for Ashmole's hypothesis. *Auk* 101:698-706.
- KOENIG, W.D. 1986. Geographical ecology of clutch size variation in North American woodpeckers. *Condor* 88:499-504.
- LACK, D. 1947. The significance of clutch-size in the Partridge (*Perdix perdix*). *Journal of Animal Ecology* 16:19-25.
- LACK, D. 1954. The natural regulation of animal numbers. Oxford, Clarendon Press.
- LAZO, I. Y J.J. ANABALÓN. 1991. Nesting of the Common Diuca Finch in the Central Chile. *Wilson Bulletin* 103:143-146.
- LAZO, I. Y J.J. ANABALÓN. 1992. Dinámica reproductiva de un conjunto de aves Passeriformes de la Sabana de Espinos de Chile Central. *Ornitología Neotropical* 3:57-64.
- LAZO, I.; A. SEGURA Y J.J. ANABALÓN. 1990. Perturbación humana del matorral y su efecto sobre un ensamble de aves nidificantes de Chile central. *Revista Chilena de Historia Natural* 63:293-297.
- MURPHY, M.T. 1986. Temporal components of reproductive variability in Eastern Kingbirds (*Tyrannus tyrannus*). *Ecology* 67:1483-1492.
- MURRAY, B.J. 1985. Evolution of clutch size in tropical species of birds. *Ornithological Monographs* 36:505-519.
- PERRINS, C.M. Y T.R. BIRKHEAD. 1983. Avian ecology. Blackie, Glasgow.
- PERRINS, C.M. Y R.H. MCCLEERY. 1989. Laying dates and clutch size in the Great Tit. *Wilson Bulletin* 101:236-253.
- RICKLEFS, R.E. 1969. An analysis of nesting mortality in birds. *Smithsonian Contributions to Zoology* 9:1-48.
- RUNDEL, P. 1981. The matorral zone of Chile. pp:175-210, en di Castri F, D. Goodall y R.

- Specht (eds): Mediterranean type shrublands. Elsevier, Amsterdam.
- SKUTCH, A.F. 1949. Do tropical birds rear as many young as they can nourish? *Ibis* 91:430-458.
- SLAGSVOLD, T. 1982. Clutch size variation in passerine birds: the nest predation hypothesis. *Oecologia* 54:159-169.
- SMITH, H.G. 1993. Seasonal decline in clutch size of the March Tit (*Parus palustris*) in relation to date-specific survival of offspring. *Auk* 110:889-899.
- SNOW, D.W. 1978. The nest as a factor determining clutch-size in tropical birds. *Journal of Ornithology* 119:227-230.
- STEARNS, S.C. 1992. The evolution of life histories. Oxford University Press, New York.
- STEEL, R.G.D. Y J.H. TORRIE. 1992. Bioestadística: principios y procedimientos. Segunda edición, McGraw-Hill/Interamericana de México, Ciudad de México, D.F.
- STUTCHBURY, B.J. Y R.J. ROBERTSON. 1988. Within-season and age-related patterns of reproductive performance in female Tree Swallows (*Tachycineta bicolor*). *Canadian Journal of Zoology* 66:827-834.
- VILLASEÑOR, R. 1980. Unidades fisionómicas y florísticas del Parque Nacional La Campana. *Anales del Museo de Historia natural de Valparaíso* 13:65-70.
- YOM-TOV, Y.; M.I. CHRISTIE Y G.J. IGLESIAS. 1994. Clutch size in passerines of southern South America. *Condor* 96:170-177.
- YOUNG, B.E. 1994. Geographic and seasonal patterns of clutch-size variation in House Wrens. *Auk* 11:545-555.