

VARIABLES QUE AFECTAN EL PESO DE LOS HUEVOS EN LA GOLONDRINA CEJA BLANCA (*TACHYGINETA LEUCORRHOA*)

MELINA BARRIONUEVO^{1,2}, FLORENCIA BULIT¹ Y VIVIANA MASSONI^{1,3}

¹ Departamento de Ecología, Genética y Evolución, Facultad de Ciencias Exactas y Naturales, Universidad de Buenos Aires. Piso 4, Pabellón 2, Ciudad Universitaria, C1428EHA Buenos Aires, Argentina.

² Dirección actual: Centro de Investigaciones de Puerto Deseado, Universidad Nacional de la Patagonia Austral. Avenida Prefectura s/n, CC 238, 9050 Puerto Deseado, Santa Cruz, Argentina.

³ massoni@ege.fcen.uba.ar

RESUMEN.— Los recursos que asignan las hembras a sus huevos pueden tener importantes consecuencias en la vida de los pichones. La condición física de las hembras, la abundancia de alimento, las condiciones ambientales, la cantidad de huevos por puesta y la fecha de puesta son variables que suelen afectar el tamaño de los huevos en aves passeriformes. En este trabajo se estudió el efecto de estas variables sobre el peso de los huevos de la Golondrina Ceja Blanca (*Tachycineta leucorrhoa*). La abundancia de insectos aéreos se estimó usando trampas cono y trampas de acrílico. El peso de los huevos fue mayor para las hembras de mejor condición física y cuanto mayor fue la temperatura promedio durante los días previos a la puesta. Estos resultados concuerdan con los obtenidos para la Golondrina Bicolor (*Tachycineta bicolor*), un congénere del Hemisferio Norte.

PALABRAS CLAVE: *condición física, Golondrina Ceja Blanca, insectos aéreos, peso de los huevos, Tachycineta leucorrhoa.*

ABSTRACT. VARIABLES AFFECTING EGG MASS OF WHITE-RUMPED SWALLOW (*TACHYGINETA LEUCORRHOA*).— Resource allocation by female birds into their eggs may have important consequences on nestlings' life. Female's body condition, food abundance, environmental conditions, clutch size and lay date are some of the variables described to affect egg mass in Passeriformes. We studied the effect of those variables on egg mass of White-rumped Swallow (*Tachycineta leucorrhoa*). Aerial insect abundance was estimated using cone and acrylic traps. Egg mass was positively related to female body condition and to mean ambient temperatures during egg formation. These results are in agreement with those found for Tree Swallow (*Tachycineta bicolor*), a North Hemisphere congeneric species.

KEY WORDS: *aerial insects, body condition, egg mass, Tachycineta leucorrhoa, White-rumped Swallow.*

Recibido 30 abril 2009, aceptado 30 marzo 2010

Se considera como inversión parental a todo comportamiento que aumenta la probabilidad de supervivencia y reproducción de las crías (Trivers 1972). Estos comportamientos consumen tiempo, energía y aumentan el riesgo de predación (Clutton-Brock 1991), y se espera que la asignación de recursos destinados a la reproducción esté bajo fuerte presión de selección natural (Williams 1966). La inversión en la calidad de los huevos tiene un efecto decisivo en el desarrollo y crecimiento de los pichones (Williams 1994, Styrsky et al. 1999), ya que huevos más grandes poseen mayor contenido energético del cual se alimentan los embriones (Ojanen 1983). Dichos huevos poseen un mayor éxito de eclosión, producen pichones con mayores tasas de crecimiento

(Hipfner y Gaston 1999) e individuos con mayor éxito reproductivo (Williams 1994).

Varios factores pueden influir en el tamaño de los huevos de las aves, entre ellos la abundancia de alimento, la temperatura y la precipitación, la condición física de las hembras y el tamaño y fecha de la puesta (Ardia et al. 2006). En su revisión de los trabajos que evalúan las variables que afectan el tamaño de los huevos en aves passeriformes, Christians (2002) encontró que la abundancia de alimento no tiene un efecto contundente: en el 64% de los experimentos en los que se ofreció alimento suplementario a los adultos aumentó el número de huevos puestos (pero no su tamaño) y se adelantó la fecha de puesta; en el restante 36% la mayor abundancia de alimento

se tradujo en un mayor tamaño de los huevos. Este autor también señaló que el efecto de la abundancia de alimento depende del tipo de alimento: los que son ricos en proteínas tienen un mayor efecto sobre el tamaño de los huevos que los ricos en lípidos, tanto en especies granívoras (Williams 1996) como insectívoras (Ramsay y Houston 1997).

El efecto de las condiciones climáticas sobre el tamaño de los huevos también es variable (Christians 2002). La temperatura podría afectar la capacidad de termorregulación de las hembras reproductivas (Ojanen 1983) y esto, a su vez, influir en el tamaño de los huevos puestos. Así, por ejemplo, los huevos del Carbonero Común (*Parus major*) son 14% más pequeños cuando se enfría experimentalmente el nido antes del inicio de la puesta (Nager y Van Noordwijk 1992). Además, las condiciones ambientales podrían afectar la abundancia y actividad de los insectos aéreos que consumen las aves (Taylor 1962, Eeva et al. 2000), por lo que se espera que el éxito reproductivo de éstas sea afectado, al menos parcialmente, por las condiciones ambientales.

La mayor parte de los estudios revisados por Christians (2002) muestra una relación positiva entre el peso o la condición física de las hembras y el tamaño de sus huevos. Algunos autores sugieren que las hembras son capaces de ajustar el tamaño de sus huevos en función de su condición física y así aumentar su eficacia biológica (Stryrsky et al. 1999, Hargitai et al. 2005).

También se ha encontrado evidencia de un compromiso entre el número de huevos de la puesta y su peso, debido a que los recursos para asignar a ambas variables son finitos (Bernardo 1996). La fecha de puesta de los huevos también podría afectar su tamaño. En la Golondrina Bicolor (*Tachycineta bicolor*) la fecha de puesta afecta indirectamente el peso de los huevos y yemas (Nooker et al. 2005, Ardia et al. 2006), siendo los primeros huevos de la temporada más grandes que los últimos. En esa especie la formación del huevo tarda aproximadamente cinco días (Ardia et al. 2006), mientras que en el Diamante Mandarín (*Taeniopygia guttata*) la yema se forma entre tres y cuatro días antes de la puesta, y en los dos últimos días se depositan la albúmina y la cáscara (Williams 2000). Las golondrinas son insectívoras aéreas y no acumulan nutrientes

para la formación de huevos, sino que dependen del alimento obtenido en los días previos a la puesta (Winkler y Allen 1996, Ward y Bryant 2006), de modo que la abundancia de insectos aéreos en ese corto período puede tener efectos importantes sobre el tamaño de los huevos. Sin embargo, se han obtenido distintos resultados sobre las variables que influyen en el peso de los huevos en distintos sitios de nidificación de la Golondrina Bicolor. En Nueva York Ardia et al. (2006) encontraron que la abundancia de insectos de los días previos a la puesta y la condición física de las hembras afectan el peso total de los huevos, mientras que Whittingham et al. (2007) identificaron en Wisconsin a la temperatura ambiental y a la condición física de las hembras, pero no a la abundancia de insectos aéreos, como las variables que influyen en el peso de los huevos.

La Golondrina Ceja Blanca (*Tachycineta leucorrhoa*), congénere de la Golondrina Bicolor, se distribuye en el norte y centro de Argentina, Paraguay, Bolivia, Uruguay y sur de Brasil (Narosky e Yzurieta 2003). Tiene escaso dimorfismo sexual en tamaño (Bulit datos no publicados) y a simple vista no posee dimorfismo sexual en coloración. Entre octubre y diciembre las hembras ponen en promedio unos cinco huevos, uno por día, e incuban durante 15 días (Massoni et al. 2007). La temporada reproductiva tiene la misma duración que la de la Golondrina Bicolor, pero posee un tamaño de puesta menor (un huevo menos), con huevos ligeramente más grandes y que eclosionan más sincrónicamente, sus pichones tienen una tasa de crecimiento menor y demoran dos días más en emanciparse del nido (Massoni et al. 2007). Al igual que la Golondrina Bicolor, muestra un comportamiento parental asimétrico en el que las hembras realizan mayor esfuerzo que los machos, pero esta asimetría es mayor en la Golondrina Ceja Blanca (Bulit et al. 2008). Sin embargo, es semejante en su tamaño corporal, sistema social de apareamiento, duración de la temporada reproductiva y del período de incubación, número de puestas por año y estructura del nido (Bulit y Massoni 2004, Massoni et al. 2007), así como en su dieta (Di Iorio et al. 2008). Es muy probable que, debido a su cercanía filogenética y a las semejanzas en historia de vida y dieta, los huevos tarden un período de tiempo similar en formarse.

El objetivo de este trabajo es estudiar el efecto de la abundancia de insectos aéreos, la temperatura, la precipitación, la condición física de las hembras, el número de huevos y la fecha de puesta sobre el peso de los huevos de la Golondrina Ceja Blanca.

MÉTODOS

El trabajo se llevó a cabo entre septiembre y diciembre de 2007 en una colonia reproductiva de Golondrina Ceja Blanca establecida en el campo del Instituto Tecnológico de Chascomús (InTeCh), provincia de Buenos Aires, Argentina (35°34'S, 58°01'O). Allí se iniciaron estudios sobre la biología reproductiva y el esfuerzo reproductivo de esta especie en 2002 y se encuentran actualmente distribuidas 126 cajas nido en 63 ha, separadas 20–50 m entre sí y ubicadas a 1.3–1.7 m del suelo. Durante la temporada reproductiva estudiada la temperatura promedio fue de 17.8 ± 0.4 °C, con una máxima absoluta en diciembre de 30 °C y una mínima absoluta en septiembre de 3 °C. La precipitación total durante ese período fue de 245 mm.

Los nidos, elegidos al azar, se revisaron regularmente a partir de la segunda quincena de septiembre. Cuando el nido se hallaba en una etapa avanzada de su construcción (i.e., tapizado de plumas en su interior; Bulit y Massoni 2004) se iniciaron visitas diarias con el objetivo de detectar el inicio de la puesta. En el día de su puesta cada huevo se numeró con marcador de tinta no tóxica en su polo mayor y se pesó con balanza electrónica (precisión: 0.005 g). Las hembras se capturaron a los ocho días de iniciada la incubación siguiendo un protocolo utilizado con éxito en estudios anteriores que evita la deserción de los nidos (Bulit et al. 2008), se anillaron con numeración única, se pesaron con pesola de 30 g (precisión: 0.2 g) y se midieron (cabeza más pico) con calibre (precisión: 0.01 mm). La longitud de la cabeza más el pico se utilizó como medida de tamaño corporal. La condición de un individuo se refiere a la relación entre la cantidad de reservas energéticas (medida como masa corporal) y los componentes estructurales de su cuerpo (medidos como tamaño corporal), y es una medida más representativa del estado energético o nutricional de un individuo que su peso. Como estimadores de la condición física se utilizaron los residuales de

un Análisis de Regresión entre los valores de peso y tamaño corporal.

Para estimar la abundancia de insectos se utilizaron dos tipos de trampas aéreas: redes cónicas ($n = 2$) y trampas de acrílico ($n = 2$). Estas trampas son pasivas e interceptan de manera fortuita a los insectos voladores sin atraer a ningún taxón en especial. Las trampas se sujetaron a los alambrados cercanos a las cajas nido en áreas de alimentación activa de la Golondrina Ceja Blanca, que en este sitio suele alimentarse a baja altura volando sobre el límite superior de los pastos (Massoni, obs. pers.) como ocurre con la Golondrina Bicolor, que transcurre la mitad de su tiempo de alimentación a menos de 2 m de altura (McCarty y Winkler 1999). Las redes cónicas consisten en un cono que gira libremente en la dirección del viento, con una boca de entrada de 40 cm, de malla metalizada (1 mm), en cuyo vértice se coloca un frasco con alcohol en el cual caen los insectos. Como su eficiencia de captura depende de la velocidad del viento, se estandarizó la abundancia de insectos capturados en función del promedio de viento registrado durante las horas que la trampa estuvo activa y se aplicó la corrección de Taylor (1962) para días de poco viento. Las trampas de acrílico se construyeron con un cuadrado transparente de 35×35 cm² colocado en forma perpendicular al suelo y a los alambrados, quedando camuflado con su entorno. Los insectos chocan con la superficie de acrílico y caen a una bandeja con agua y detergente. Las muestras se recolectaron todas las tardes y se contó la cantidad de insectos capturados por día en ambos tipos de trampa. Los individuos se clasificaron a nivel taxonómico de orden y se separaron en categorías de tamaño (en mm): 2–4, >4–6, >6–8, >8–10, >10–12 y >12. Para establecer si las trampas son útiles para relevar los insectos consumidos por estas golondrinas se analizó el orden taxonómico y el tamaño de los insectos encontrados en 14 bolos de alimentación extraídos del pico de adultos capturados al ingresar a las cajas nido. Para analizar el efecto de la abundancia de alimento sobre el peso de los huevos se utilizó el número acumulado de insectos, estimado a partir de la suma de los insectos capturados en ambos tipos de trampa durante los cinco días previos a la puesta de cada huevo.

Se obtuvieron los datos de temperatura, precipitación e intensidad del viento correspon-

dientes a la Estación Dolores del Servicio Meteorológico Nacional. Se utilizó el valor de precipitación acumulada durante los cinco días previos a la puesta de los huevos y el promedio de la temperatura diaria de esos mismos días; esos datos permiten una comparación directa con los del trabajo de Ardia et al. (2006) sobre la Golondrina Bicolor. Un análisis realizado con los valores diarios de precipitación y temperatura no arrojó diferencias significativas con los resultados presentados en este trabajo.

Para analizar el efecto de las variables estudiadas sobre la variable respuesta (i.e., el peso del huevo, normalizado utilizando la raíz cuadrada del logaritmo natural) se utilizaron Modelos Mixtos Lineales. Las variables (factores explicativos fijos) fueron: (1) abundancia de insectos, (2) promedio de temperatura diaria, (3) precipitación acumulada, (4) condición física de las hembras, (5) tamaño de puesta y (6) fecha de puesta. Se incluyó como factor aleatorio a la identidad de las hembras para controlar por la falta de independencia de los huevos pertenecientes a un mismo nido. Se analizaron las interacciones y los efectos principales, descartando secuencialmente aquellos que no explicaban suficiente varianza en el tamaño de los huevos ($P > 0.05$) hasta obtener un modelo mínimo (Galwey 2006). Los datos reportados son promedios \pm EE.

RESULTADOS

El 95% de las puestas de huevos de la Golondrina Ceja Blanca se distribuyó entre el 1 de octubre y el 8 de noviembre. Se obtuvo el peso de 376 huevos pertenecientes a 75 nidos. El peso promedio de los huevos fue de 2.17 ± 0.01 g (rango: 1.64–2.96 g). El peso promedio de las hembras fue de 23.2 ± 0.2 g (rango: 18.9–26.0 g, $n = 70$) y el tamaño de la cabeza más el pico de 29.5 ± 0.1 mm (rango: 27.5–30.9 mm).

Se capturaron individuos de los siguientes órdenes de insectos en ambos tipos de trampas: Diptera (Nematocera y Brachycera), Hymenoptera, Heteroptera, Odonata, Homoptera, Lepidoptera y Coleoptera (Tabla 1). Entre el 25 de septiembre de 2007 y el 14 de enero de 2008 se capturó un total de 15536 individuos con las trampas de acrílico y 3229 con las trampas de red. La abundancia de insectos capturados con las trampas de

Tabla 1. Porcentaje de individuos de distintos órdenes taxonómicos capturados con trampas de acrílico y trampas de red en Chascomús, provincia de Buenos Aires.

	Red	Acrílico
Diptera		
Nematocera	37.3	61.4
Brachycera	41.7	25.0
Hymenoptera	7.2	2.6
Heteroptera	1.4	8.1
Odonata	0.1	< 0.1
Homoptera	5.4	6.2
Lepidoptera	0.1	0.3
Coleoptera	6.6	3.5

acrílico fue mayor que la de los capturados con las trampas de red para todos los órdenes excepto para Odonata. En la tabla 1 se muestra el porcentaje de insectos pertenecientes a distintos órdenes capturados por cada tipo de trampa.

En los 14 bolos de alimentación obtenidos de los adultos se encontró un total de 234 insectos: 158 del orden Homoptera, 50 Diptera Brachycera, 24 Diptera Nematocera y 2 Hymenoptera. En total, el 92% de los insectos capturados por las trampas pertenecía a órdenes encontrados en los bolos de alimentación de los adultos. En cuanto a su tamaño, el 62% de los insectos capturados en las trampas tenía un tamaño similar al hallado en los bolos.

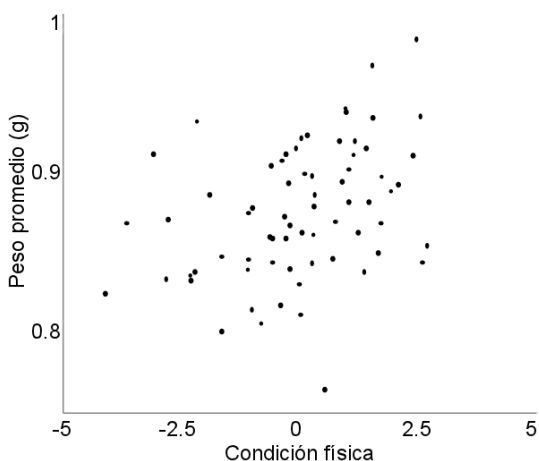


Figura 1. Relación entre el peso promedio de los huevos de cada nido y la condición física de las hembras de Golondrina Ceja Blanca en una colonia reproductiva en Chascomús, provincia de Buenos Aires.

Tabla 2. Resultados del modelo lineal mixto que evalúa el efecto de distintas variables sobre el peso de los huevos de Golondrina Ceja Blanca en una colonia reproductiva en Chascomús, provincia de Buenos Aires. No se muestran los valores no significativos de las interacciones entre variables.

Variables	$F_{\text{gh, gld}}$	P
Abundancia de insectos	0.74 _{1,386.5}	0.39
Temperatura	11.96 _{1,317.4}	<0.001
Precipitación	0.00 _{1,361.4}	0.98
Condición física de las hembras	9.07 _{1,74}	0.003
Tamaño de puesta	1.51 _{3,72.1}	0.68
Fecha de puesta	0.99 _{1,317.4}	0.32

El peso de los huevos fue mayor para las hembras de mejor condición física (Fig. 1, Tabla 2) y cuanto mayor fue la temperatura promedio durante los días previos a la puesta (Tabla 2). El tamaño del efecto, sin embargo, fue pequeño (0.009 ± 0.003 y 0.006 ± 0.002 , respectivamente). En cambio, la abundancia de insectos durante los días anteriores a la puesta de los huevos, la precipitación, el número de huevos puestos, la fecha de puesta y todas las interacciones entre las variables estudiadas no influyeron en el peso de los huevos (Tabla 2).

DISCUSIÓN

El peso de los huevos dependió significativamente de la condición física de las hembras de Golondrina Ceja Blanca: hembras en mejor condición física pusieron huevos más pesados. Este resultado está en concordancia con estudios realizados en la Golondrina Bicolor (Wiggins 1990, Ardia et al. 2006) y en otras especies de passeriformes (Murphy 2004, Hargitai et al. 2005, Potti 2008). Las hembras en mejor condición física al momento de la puesta suelen llegar más temprano a la colonia (Bulit datos no publicados), tal como ocurre con la Golondrina Bicolor (Winkler y Allen 1996, Bowlin y Winkler 2004) y la Golondrina Tijerita (*Hirundo rustica*) (Gil et al. 2006). Es probable que las primeras hembras en llegar a la colonia hayan sufrido menor desgaste físico durante la migración o sean más eficaces en recuperar la condición óptima necesaria para reproducirse (Perrins 1970). Al respecto, en la Golondrina Bicolor se observó que las

hembras en buena condición física son más eficientes en el vuelo y la captura de alimento aún en períodos de escasez de alimento (Bowlin y Winkler 2004).

El peso de los huevos también aumentó con el promedio de temperatura ambiental de los días previos a la puesta, tal como ocurre con la Golondrina Bicolor en Wisconsin (Whittingham et al. 2007) y con otras especies (Saino et al. 2004, Hargitai et al. 2005, Pendlebury y Bryant 2005). Esto podría deberse al efecto directo de la temperatura sobre la capacidad de termorregulación de las hembras, ya que, dentro del rango de temperaturas registrado en Chascomús, a mayor temperatura menor es el costo energético de termorregulación y mayor es la energía disponible para invertir en huevos más pesados, tal como se observó en el Papamoscas Cerrojillo (*Ficedula hypoleuca*) (Murphy 2004). Alternativamente, podría existir un efecto indirecto de la temperatura sobre el peso de los huevos a través de la abundancia o actividad de los insectos (Whittingham et al. 2007). Esa relación entre la temperatura y la abundancia de insectos fue reportada por Lifjeld et al. (2002) en su estudio sobre la Golondrina Bicolor en Wisconsin, pero no fue hallada en Chascomús durante la temporada analizada (Bulit datos no publicados).

Las trampas para insectos aéreos fueron útiles para relevar la abundancia de las presas consumidas por la Golondrina Ceja Blanca. Existen diversos indicios de que las trampas capturaron los componentes de la dieta de esta golondrina. Los análisis de contenido estomacal de la Golondrina Ceja Blanca realizados por Aravena (1928) y Zotta (1936) revelan que las principales presas consumidas son Diptera, Hymenoptera, Coleoptera y Orthoptera, las cuales coinciden con los órdenes de insectos capturados por las trampas. En un análisis de los artrópodos asociados a los nidos realizado en esta misma colonia se encontró que los restos de presas llevadas a los pichones (claramente distinguibles de otros insectos asociados al nido) incluyen mayoritariamente a Diptera (84%), así como Hymenoptera, Hemiptera, Lepidoptera, Coleoptera, Odonata y Blattaria (Di Iorio et al. 2008), los mismos órdenes capturados por las trampas. En los 14 bolos de alimentación extraídos de los adultos también se encontró a Homoptera y Diptera como los componentes principales. Además, los ítems colectados en las trampas

son los descriptos como parte de la dieta de la Golondrina Bicolor (Beal 1918, Quinney y Ankney 1985, McCarty y Winkler 1999). Sin embargo, en Chascomús no se encontró un efecto significativo de la abundancia de insectos sobre el peso de los huevos, ni de la interacción entre temperatura y abundancia de insectos sobre la variable respuesta. La ausencia de un efecto directo de la abundancia de insectos sobre el tamaño de los huevos coincide con lo hallado por Whittingham et al. (2007) para la Golondrina Bicolor estudiada en Wisconsin, pero difiere de lo reportado por Ardia et al. (2006) para esa misma especie cuando nidifica en Nueva York.

Tampoco se encontró un efecto de la precipitación, la fecha de puesta o el número de huevos sobre el peso de los huevos. En estudios previos en la Golondrina Bicolor (Ardia et al. 2006) y en el Papamoscas de Collar (*Ficedula albicollis*) (Hargitai et al. 2005) tampoco se encontró un efecto de la fecha de puesta. Martin (1987) reportó un compromiso entre el número de huevos puestos y su calidad, que no fue encontrado en este trabajo, así como en otros anteriores (Järvinen 1996, Hargitai et al. 2005).

Sería prudente extender este estudio en el tiempo para determinar si los efectos detectados son robustos, evaluar el efecto de la edad o del éxito reproductivo previo de las hembras sobre el tamaño de los huevos, así como la repetibilidad y heredabilidad de dicho carácter en las golondrinas que nidifican en Chascomús. Debe tenerse presente que puede haber diferencias en las variables que afectan el tamaño de los huevos en distintas poblaciones de una especie, por lo que los atributos observados en una población no deben ser extrapolados a la especie. Christians (2002) señala que en la mayoría de los estudios sobre variación del tamaño de los huevos la varianza observada es principalmente debida a la variación individual y permanente entre hembras (repetibilidad), mientras que es escaso y cambiante el efecto que producen las variables explicativas. Sin embargo, es importante estudiar las variables ambientales y fenotípicas de las hembras y su ambiente social, ya que pueden influir en la aparición de efectos maternos transmitidos a la progenie a través de los huevos (acción del fenotipo o ambiente materno sobre el fenotipo de la descendencia; Wolf y Wade 2009), afectando de forma permanente a las crías.

AGRADECIMIENTOS

A H. Groba, J. E. Crespo y el Grupo de Investigaciones en Ecofisiología de Parasitoides (GIEP, FCEyN) por el apoyo brindado en la identificación de los insectos, a G. Fernández y C. Facchinetti por sus valiosos comentarios, y al editor y un revisor anónimo por las correcciones sugeridas al manuscrito. Agradecemos al InTeCh-CONICET por el acceso a residencias y el apoyo logístico brindado. El trabajo fue financiado con subsidios de la Universidad de Buenos Aires (UBACYT X-140) y del CONICET (PIP 5875) a V. Massoni. M. Barrionuevo y F. Bulit son becarias doctorales del CONICET y V. Massoni es miembro del Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas (CONICET) y docente en la Facultad de Ciencias Exactas y Naturales, Universidad de Buenos Aires.

BIBLIOGRAFÍA CITADA

- ARAVENA RO (1928) Notas sobre la alimentación de las aves. *Hornero* 4:153–166
- ARDIA DR, WASSON MF Y WINKLER DW (2006) Individual quality and food availability determine yolk and egg mass and egg composition in Tree Swallows *Tachycineta bicolor*. *Journal of Avian Biology* 37:252–259
- BEAL FEL (1918) Food habits of the swallows, a family of valuable native birds. *Bulletin of the United States Department of Agriculture* 619:1–28
- BERNARDO J (1996) The particular maternal effect of propagule size, especially egg size: patterns, models, quality of evidence and interpretations. *American Zoologist* 36:216–236
- BOWLIN MS Y WINKLER DW (2004) Natural variation in flight performance is related to timing of breeding in Tree Swallows (*Tachycineta bicolor*) in New York. *Auk* 121:345–353
- BULIT F Y MASSONI V (2004) Arquitectura de los nidos de la Golondrina Ceja Blanca (*Tachycineta leucorrhoa*) construidos en cajas nidos. *Hornero* 19:69–76
- BULIT F, PALMERIO AG Y MASSONI V (2008) Sexual differences in feeding and sac-removal effort in White-rumped Swallows (*Tachycineta leucorrhoa*). *Emu* 108:181–185
- CHRISTIANS JK (2002) Avian egg size: variation within species and inflexibility within individuals. *Biological Reviews* 77:1–26
- CLUTTON-BROCK TH (1991) *The evolution of parental care*. Princeton University Press, Princeton
- DI IORIO O, BULIT F, ALDATZ F Y MASSONI V (2008) Insects found in birds' nests from Argentina: *Tachycineta leucorrhoa leucorrhoa* (Vieillot, 1817) [Aves: Hirundinidae], a new host for *Acanthocrios furnarii* (Cordero & Vogelsang, 1928) [Hemiptera: Cimicidae]. *Zootaxa* 1896:1–24
- EVA TS, VEISTOLA S Y LEHIKONEN E (2000) Timing of breeding in subarctic passerines in relation to food availability. *Canadian Journal of Zoology* 78:67–78

- GALWEY NW (2006) *Introduction to Mixed Modelling: beyond Regression and Analysis of Variance*. Wiley, Chichester
- GIL D, NINNI P, LACROIX A, DE LOPE F, TIRARD C, MARZAL A Y MØLLER AP (2006) Yolk androgens in the Barn Swallow (*Hirundo rustica*): a test of some adaptive hypotheses. *Journal of Evolutionary Biology* 19:123–131
- HARGITAI R, TÖRÖK J, TÓTH L, HEGYI G, ROSIVALL B, SZIGETI B Y SZÖLLOSI E (2005) Effects of environmental conditions and parental quality on inter- and intraclutch egg-size variation in the Collared Flycatcher (*Ficedula albicollis*). *Auk* 122:509–522
- HIPFNER JM Y GASTON AJ (1999) The relationship between egg size and post hatching development in the Thick-billed Murre. *Ecology* 80:1289–1297
- JÄRVINEN A (1996) Correlation between egg size and clutch size in the Pied Flycatcher (*Ficedula hypoleuca*) in cold and warm summers. *Ibis* 138:620–623
- LIJFELD JT, DUNN PO Y WHITTINGHAM LA (2002) Short-term fluctuations in cellular immunity of Tree Swallows feeding nestlings. *Oecologia* 130:185–190
- MARTIN TE (1987) Food as a limit on breeding birds: a life-history perspective. *Annual Review of Ecology and Systematics* 18:453–487
- MASSONI V, BULIT F Y REBORDA JC (2007) Breeding biology of the White-rumped Swallow (*Tachycineta leucorrhoa*) in Buenos Aires Province, Argentina. *Ibis* 149:10–17
- MCCARTY JP Y WINKLER DW (1999) Foraging ecology and diet selectivity of Tree Swallows feeding nestlings. *Condor* 101:246–254
- MURPHY MT (2004) Intrapopulation variation in reproduction by female Eastern Kingbirds (*Tyrannus tyrannus*): the impacts of age, individual performance, and breeding site. *Journal of Avian Biology* 35:252–261
- NAGER RG Y VAN NOORDWIJK AJ (1992) Energetic limitation in the egg-laying period of Great Tits. *Proceedings of the Royal Society of London, B* 249:259–263
- NAROSKY T E YZURIETA D (2003) *Guía para la identificación de las aves de Argentina y Uruguay*. Edición de oro. Vázquez Mazzini Editores, Buenos Aires
- NOOKER JK, DUNN PO Y WHITTINGHAM LA (2005) Effects of food abundance, weather, and female condition on reproduction in Tree Swallows (*Tachycineta bicolor*). *Auk* 22:1225–1238
- OJANEN M (1983) Effects of laying sequence and ambient temperature on the composition of eggs of the great tit *Parus major* and the pied flycatcher *Ficedula hypoleuca*. *Annales Zoologici Fennici* 20:65–71
- PENDLEBURY CJ Y BRYANT DM (2005) Effects of temperature variability on egg mass and clutch size in Great Tits. *Condor* 107:710–714
- PERRINS CM (1970) The timing of birds' breeding seasons. *Ibis* 112:242–255
- POTTI J (2008) Temperature during egg formation and the effect of climate warming on egg size in a small songbird. *Acta Oecologica* 33:387–393
- QUINNEY TE Y ANKNEY CD (1985) Prey size selection by Tree Swallows. *Auk* 102:245–250
- RAMSAY SL Y HOUSTON DC (1997) Nutritional constraints on egg production in the Blue Tit: a supplementary feeding study. *Journal of Animal Ecology* 66:649–657
- SAINO N, ROMANO M, AMBROSINI R, FERRARI RP Y MØLLER AP (2004) Timing of reproduction and egg quality covary with temperature in the insectivorous Barn Swallow, *Hirundo rustica*. *Functional Ecology* 18:50–57
- STYRSKY JD, ECKERLE KP Y THOMPSON CF (1999) Fitness-related consequences of egg mass in nestling House Wrens. *Proceedings of the Royal Society of London B* 266:1253–1258
- TAYLOR LR (1962) The efficiency of cylindrical sticky insect traps and suspended nets. *Annals of Applied Biology* 50:681–685
- TRIVERS RL (1972) Parental investment and sexual selection. Pp. 136–179 en: CAMPBELL B (ed) *Sexual selection and the descent of man*. Aldine, Chicago
- WARD SM Y BRYANT D (2006) Barn swallows (*Hirundo rustica*) form eggs mainly from current food intake. *Journal of Avian Biology* 37:179–189
- WHITTINGHAM LA, DUNN PO Y LIJFELD JT (2007) Egg mass influences nestling quality in Tree Swallows, but there is no differential allocation in relation to laying order or sex. *Condor* 109:585–594
- WIGGINS DA (1990) Sources of variation in egg mass of Tree Swallows (*Tachycineta bicolor*). *Ornis Scandinavica* 21:157–160
- WILLIAMS GC (1966) *Adaptation and natural selection: a critique of some current evolutionary thought*. Princeton University Press, Princeton
- WILLIAMS TD (1994) Intraspecific variation in egg size and egg composition in birds: effects on offspring fitness. *Biological Reviews* 68:35–59
- WILLIAMS TD (1996) Variation in reproductive effort in female Zebra Finches (*Taeniopygia guttata*) in relation to nutrient-specific dietary supplements during egg laying. *Physiological Zoology* 69:1255–1275
- WILLIAMS TD (2000) Experimental (tamoxifen-induced) manipulation of female reproduction in Zebra Finches (*Taeniopygia guttata*). *Physiological and Biochemical Zoology* 73:566–573
- WINKLER DW Y ALLEN PE (1996) The seasonal decline in avian clutch size: strategy or physiological constraints? *Ecology* 77:992–932
- WOLF JB Y WADE MJ (2009) What are maternal effects (and what are they not)? *Philosophical Transactions of the Royal Society B, Biological Sciences* 364:1107–1115
- ZOTTA A (1936) Sobre el contenido estomacal de algunas aves. *Hornero* 6:261–270