

MUDA Y CRIANZA:
ANÁLISIS COMPARATIVO DE LA
TEMPORALIDAD DE LA MUDA DE
ZONOTRICHIA CAPENSIS EN FUNCIÓN DEL
SEXO

Tesis

Entregada a la Universidad de Chile

En cumplimiento parcial de los requisitos para optar al grado de

Magíster en Ciencias Biológicas

Facultad de Ciencias

Por:

TOMÁS FELIPE ZAMORANO ESCALONA

Mayo, 2023

Director de tesis:

Dr. Rodrigo Alfonso Vásquez Salfate

**FACULTAD DE CIENCIAS
UNIVERSIDAD DE CHILE**

**INFORME DE APROBACION
TESIS DE MAGÍSTER**

Se informa a la Escuela de Postgrado de la Facultad de Ciencias que la Tesis de Doctorado presentada por la candidata.

TOMÁS FELIPE ZAMORANO ESCALONA

Ha sido aprobada por la comisión de Evaluación de la tesis como requisito para optar al grado de Magíster en Ciencias Biológicas, en el examen de Defensa Privada de Tesis rendido el día

Director de Tesis:

Dr. Rodrigo A. Vásquez Salfate

Comisión de Evaluación de Tesis

Dr. Pablo Sabat

Dr. Cristian Estades

RESUMEN BIOGRÁFICO



Desde pequeño me han apasionado las formas de vida que pueblan nuestro planeta, aspecto que me llevó a convertirme en profesor de biología, carrera a la que me dedico al momento de publicarse este documento. La curiosidad es mi motor, y quiero enseñar a otros a ser curiosos también, a dejarse sorprender por aquello que nos rodea y de lo que depende nuestra existencia, es decir, la vida misma.

A comienzos del año 2020, ingresé al Magíster en la Universidad de Chile, donde incursionaría junto al profesor Rodrigo Vásquez en el estudio de la ecología del comportamiento. Pese a que el transcurso del programa estuvo eclipsado por una terrible pandemia, lo finalizo con gusto, sabiendo que era lo que quería hacer, y con un nuevo propósito, el de continuar investigando más y más, compartiendo conocimientos y experiencias con todo aquel interesado en saber un poco más, pues sólo a partir del conocimiento se pueden tomar decisiones de protección y conservación del mundo que nos rodea y en el que se encuentra la fuente de la curiosidad de toda mi vida.

AGRADECIMIENTOS

Quisiera agradecer al profesor Rodrigo Vásquez, quien sin dudarlo me aceptó como integrante de su laboratorio y me enseñó acerca de la ecología del comportamiento, y a quien le debo mi ingreso al programa de Magíster en Ciencias Biológicas.

También, agradezco a Carlos Valeris por el semestre que dedico a enseñarme R, herramienta fundamental en el desarrollo de esta tesis, y por los datos de *Zonotrichia capensis* que me entregó para el desarrollo de los análisis, que, de otro modo, y dadas las circunstancias de pandemia, no habría sido posible realizar.

En tercer lugar, agradezco a Ramiro Bustamante por sus valiosas enseñanzas y consejos en el campo de la bioestadística, me dieron la confianza y herramientas necesarias para abordar los análisis matemáticos realizados.

A mi pareja, Bárbara Pino, quien me mostró por primera vez el magnífico mundo de las aves, enseñándome a identificar zorzales, gorriones y chincoles. Que yo las esté estudiando hoy te lo debo en primera instancia a ti.

A mi familia, por apoyarme en todas mis decisiones.

Al programa de becas de la Escuela de Posgrado, por posibilitar mis estudios.

A todas las aves del mundo, por motivar mis estudios.

Y a todo aquel que lea este documento, pues le otorga sentido a la investigación.

Gracias.

ÍNDICE DE MATERIAS

Resumen	viii
Summary.....	x
1. Introducción	1
2. Antecedentes teóricos y empíricos	7
2.1. Aspectos generales	7
2.2. Origen y distribución.....	8
2.3. Ciclo anual.....	11
2.4. Reproducción, nidificación y crianza	11
2.5. Muda.....	13
3. hipótesis y objetivos	15
Hipótesis	15
Predicciones.....	15
Objetivo general	16
Objetivos específicos.....	16

4.	. Materiales y métodos	17
5.1.	Área de estudio	17
5.2.	Colección de datos.....	18
5.3.	Análisis estadístico	19
6.	Resultados.....	22
6.1.	Aplicación del modelo UZ tipo I.....	22
6.2.	Fecha de inicio de la muda	23
6.3.	Desviación estándar de la fecha de inicio de la muda	24
6.4.	Duración de la muda.....	23
7.	Discusión	25
7.1.	Diferencias intersexuales	25
7.2.	Limitaciones del estudio y consideraciones	28
7.	Conclusiones.....	30
8.	Referencias	33

LISTA DE TABLAS

Tabla 1 – Masa de primarias de <i>Z. capensis</i> macho utilizado para la estimación del porcentaje de masa de plumas crecida.	19
Tabla 2 – Selección de individuos con muda iniciada, junto a los resultados de las pruebas verificación de supuestos de normalidad de Shapiro-Wilk y de homocedasticidad de Bartlett	20
Tabla 3 – Selección de individuos con muda finalizada, junto a los resultados de las pruebas de verificación de supuestos de normalidad de Shapiro-Wilk y de homocedasticidad de Levene.	21
Tabla 4 – Variación temporal en la muda de <i>Z. capensis</i> de Quebrada de La Plata.	22

LISTA DE FIGURAS

Figura 1 – Aspecto típico del adulto de <i>Z. capensis</i>	8
Figura 2 – Mapa de distribución de <i>Z. capensis</i>	10
Figura 3 – Representación de la trayectoria de muda llevada a cabo a cabo por machos y hembras, en función del tiempo	23
Figura 4 – diagrama caja con las fechas de inicio de la muda de <i>Z. capensis</i> , utilizando la selección de individuos con muda mayor a cero y menor o igual a cincuenta por ciento	24

RESUMEN

La muda, el reemplazo de plumas, corresponde a un estado de historia de vida crucial para la supervivencia de las aves en el largo plazo. Altamente demandante, la expresión y desarrollo de la muda depende de una alta disponibilidad de nutrientes, compitiendo con otros estados de historia de vida, como la crianza o la migración, llevando al surgimiento de estrategias sexo-dependientes de compensación y abandono de un estado de historia de vida en función del desarrollo de otro, como propone la hipótesis de diferenciación de sexos.

En el presente estudio, se compararon parámetros temporales de la muda de *Zonotrichia capensis* (Statius Müller, 1776) con el objetivo de evaluar la temporalidad de la muda en una especie con cuidado biparental y lazos de pareja estrechos, para poner a prueba la hipótesis de diferenciación de sexos en una especie de paseriforme Neotropical.

Los resultados revelaron diferencias significativas entre la variabilidad de fecha de inicio de machos y hembras. No obstante, no se presentaron diferencias significativas entre la fecha de inicio y la duración de este proceso entre ambos sexos, aspecto que podría estar relacionado con similitud de inversión de machos y hembras en roles asociados al cuidado parental.

Palabras clave: sobreposición muda-crianza, cuidado parental, aves neotropicales, historia de vida, variación intersexual.

SUMMARY

Molting, the replacement of feathers, corresponds to a crucial life history stage for the survival of birds in the long term. Highly demanding, the expression and development of molting depends on a high availability of nutrients, competing with other life history stages, such as breeding or migration, leading to the emergence of sex-dependent compensation strategies and abandonment of molt. life history based on the development of another, as proposed by the hypothesis of differentiation of the sexes.

In the present study, temporal parameters of the moult of *Zonotrichia capensis* (Statius Müller, 1776) were compared with the aim of evaluating the temporality of molting in a species with biparental care and close pair ties, to test the differentiation hypothesis. of sexes in a Neotropical passerine species.

The results revealed significant differences between the male and female start date options. However, there were no significant differences between the start date and the duration of this process between both sexes, an aspect that could be related to the similarity of investment of males and females in roles associated with parental care.

Keywords: molt-breeding overlap, parental care, neotropical birds, *Zonotrichia capensis*, life history, intersex variation.

1. INTRODUCCIÓN

Las aves, dinosaurios terópodos vivientes, han fascinado a los seres humanos desde la antigüedad, principalmente por su colorida apariencia y habilidad para volar, ambas características relacionadas estrechamente con un tipo de integumento epidérmico exclusivo de estos animales, la pluma, estructura que representa el derivado de la piel morfológicamente más complejo y diverso de todos los vertebrados (Foth & Rauhut, 2020) y cuya evolución sería anterior al del vuelo, durante el período Mesozoico (Norell & Xu, 2005; Xu & Guo, 2009; Rauhut et al., 2012).

Las plumas son una característica que permite diferenciar a las aves modernas de todos los demás reptiles no aviares existentes en la actualidad (Murphy, 1996; Foth & Rauhut, 2020). Estas estructuras desempeñan una gran variedad de funciones asociadas a la termorregulación, protección, comunicación, locomoción, vuelo e incluso reproducción (Achache, Sapir & Elimelech, 2018; Delhey et al., 2020). Dependiendo de la especie, la multifuncionalidad del plumaje se verá determinada en gran medida por la distribución, forma y patrones de las plumas que lo constituyen (Brush, 1996; Guallar & Jovani, 2020; Scott 2020).

De manera constante, las plumas de un ave se encuentran expuestas a la acción de diversos factores que ocasionan su deterioro (Jenni & Winkler, 1994; Bergman, 1982; Test, 1940), tales como la lucha (Kamtaeja et al., 2015), la abrasión mecánica durante el vuelo o al roce con suelo y vegetación, así como por la exposición a la radiación ultravioleta, contaminación, lluvia, polvo (Echeverry-Galvis & Córdoba-Córdoba, 2008) y la acción de patógenos de tipo ectoparásitos, bacterias u hongos (Burt & Ichida, 1999). Todos estos factores tienen en común la degradación de la molécula estructural principal de las plumas, la queratina, aumentando el riesgo de rompimiento o pérdida, llevando a que sea necesario el constante reemplazo del plumaje (Guallar & Jovani, 2020), proceso que todas las aves llevan a cabo a través de la muda (Payne, 1972; Prince, Weimerskirch & Rodwell, 1997; Brush, 1996; Serra, 2001; Grubb, 2006; Saino et al., 2013).

La mayoría de los passeriformes reemplazan su plumaje completamente al menos una vez al año (Kiat & Sapir, 2021). A través de dicho proceso ocurren los cambios de plumajes característicos de cada etapa de vida del animal, pasando así del plumaje natal al juvenil, y de este al adulto que, tras ser alcanzado, podrá presentar variaciones sexuales y/o estacionales dependiendo de la especie (Brush, 1996; Scott 2020).

El proceso de formación de un nuevo plumaje tras el período reproductivo (Jenni & Winkler, 1994), denominado muda pre-básica o post-nupcial, representa uno de los estados de historia de vida más demandantes del ciclo anual de las aves (Grubb, 2006; Cueva, 2018; Achache, Sapir & Elimelech, 2018; Echeverría et al., 2018). Este proceso puede llevar a cambios significativos en el metabolismo y gasto energético diario llevado a cabo por el animal, especialmente en aves pequeñas (Murphy & King, 1992), las que

pueden aumentar hasta tres veces su tasa metabólica basal (Lindström, Visser & Daan, 1993). Puesto que la constitución principal de las plumas consiste en proteínas, durante la muda es posible la redistribución de una cuarta parte o más de la masa proteica corporal total presente en el animal hacia la producción de nuevas plumas (Chilgren, 1977; Lindström et al., 1993; Murphy, 1996). Adicionalmente, debido a que una pluma no puede ser renovada continuamente desde la base como si ocurre con otras estructuras de queratina (e.g., pelo, garras), sino que sólo puede ser reemplazada tras la caída de sus antecesoras (Kiat & Sapir, 2021), se crea una brecha temporal en la que se reduce la eficiencia del vuelo (Pennycuik, 1975; Hedenström, 2003), la capacidad aislante y de termorregulación ofrecida por el plumaje (Ginn & Melville, 1983; Achache et al., 2018), originándose un compromiso energético o *trade-off* entre la supervivencia inmediata y a futuro del ave.

Debido a las demandas fisiológicas y de comportamiento asociadas a la muda, la temporalidad de este estado de historia de vida ha evolucionado (Cornelius et al., 2011; Delhey et al., 2020) siguiendo secuencias definidas dentro del ciclo anual (Barta et al., 2006) que responden a variaciones ambientales de fotoperíodo, clima, depredación y disponibilidad de alimento (Bojarinova, Lehikoinen & Eeva, 1999; Freed & Cann, 2012; Cardona-Salazar et al., 2021), segregándose temporalmente de otros estados de historia de vida fisiológico y conductualmente demandantes, como ocurre con la crianza y la migración (Grubb, 2006; Hemborg, 1999; Miller, 1961; Saino et al., 2013; Mumme, 2018). Temporalmente, la muda suele tener lugar tras la crianza, en el verano tardío e incluso el otoño temprano, cuando los recursos siguen siendo abundantes y las aves tienen

labores de cuidado parental limitadas (Kamtaeja et al., 2015; Engebretsen & Slagsvold, 2022). Pese a la demanda energética y nutricional que conlleva muda y crianza, es frecuente la presencia de sobreposición de estos dos estados de historia de vida en una amplia diversidad de especies y ambientes (Foster, 1975; Williams, 2012; González-Gómez et al., 2018).

La presencia de sobreposición entre estos dos estados de historia de vida fuerza al individuo a un *trade-off* (Williams, 1966; Mumme, 2018; Engebretsen & Slagsvold, 2022) que lleva a la adopción de estrategias cuyas repercusiones merman uno de ellos en pro del desarrollo del otro (Vega, 2017). Esto ha sido evidenciado a través del retardo y las interrupciones temporales de la muda (Jenni & Winkler, 1994; Howell, 2010; Saino et al., 2014), así como a través de la disminución de tiempo y gasto de energía asociados al cuidado parental (Morton & Morton, 1990; Amat, 1995; Nilsson & Svensson, 1997; Swaddle & Witter, 1997; Siikamäki, 1998; Hemborg, 1998; Feare, 2015; Gow & Stutchbury, 2013; Saino et al., 2013), que puede llegar incluso a la deserción (Mumme, 2018). Al respecto, se han documentado casos de abandono de la crianza en pro de la muda en múltiples especies de aves, los que suelen repetirse mayoritariamente en machos de las especies con este tipo de estrategia (Jenni & Winkler, 1994; Morton & Morton, 1990; Hemborg, 1999; Newton & Rothery, 2005), sobre todo entre especies de paseriforme con sobreposición de muda y crianza (Engebretsen & Slagsvold, 2022).

Las diferencias intersexuales de inversión en el desarrollo de estos dos estados de historia de vida ocasionan conflictos sexuales (Williams, 1996; Trivers, 1972; Clutton-Brock, 1991; Echeverry-Galvis & Hau, 2013; Engebretsen & Slagsvold, 2022)

relacionados con los recursos que cada sexo destina a su propio mantenimiento, a través de la muda, versus el dedicado a la reproducción, a través del cuidado parental, comprometiendo la probabilidad de supervivencia de los individuos de un sexo por sobre el otro (Perrins, 1996; Monaghan & Nager, 1997; Bonnevie & Oschadleus, 2010; Gow & Stutchbury, 2013), o el de los polluelos (Hemborg & Merilä, 1998). En algunos casos, el inicio de la muda puede estar restringido más por la temporalidad de la crianza que por el calendario, siendo este patrón más restrictivo para las hembras, mientras que los machos tendrían mayor flexibilidad en este proceso, pudiendo reaccionar a cambios en sus responsabilidades parentales, ajustando la distribución de recursos acorde al estado de historia de vida en proceso (Engerbretsen & Salgs vold, 2022).

Las diferencias de muda a nivel intersexual pueden ser explicadas a través de la hipótesis de diferenciación entre sexos de Bonnevie & Oschadleus (2010), en la que se plantea que, en las especies de paseriformes en las que el macho provee de poco o nulo cuidado parental, se presentarán diferencias en los patrones de muda prebásica entre sexos, comenzando antes y durando más tiempo en los machos. Adicionalmente, predice la existencia de una mayor variabilidad temporal en el comienzo de la muda de las hembras por sobre la de los machos. Dichas predicciones ya han sido comprobadas en otras especies de aves paseriformes con este tipo de comportamiento presente en los machos (Siikamäki et al., 1994; Svensson & Nilsson, 1997; Newton & Rothery, 2005). De igual manera, Feare (2015) sugiere la sincronización de tiempos de muda en especies con vínculos de pareja prolongados.

Pese a que el análisis de la muda permite comprender cómo las aves ajustan esta etapa con el resto de su ciclo anual (Erni et al., 2013), la información sobre los patrones y procesos de muda del plumaje en las aves del Neotrópico es casi inexistente (Stutchbury & Morton 2001; Kennedy et al., 2018). Esto se debe a que suele adaptarse la información obtenida de especies de sectores templados de Europa y Norteamérica a aquellas de sectores tropicales (Vega, 2017), pero no existen los suficientes datos tomados en especies de la zona tropical (véase e.g., Echeverry-Galvis & Córdoba-Córdoba, 2008; Moreno-Palacios, 2013; Moreno-Palacios, Losada-Prado, & Echeverry-Galvis, 2013), lo que disminuye el poder predictivo de los modelos de cambio demográfico y de distribución prevista frente a los modelos actuales de cambio climático (Lovejoy & Hannah, 2005; Chevin et al., 2010).

La búsqueda de información acerca de los patrones de muda de las aves del Neotrópico se convierte en el motor que impulsa el presente estudio, en el que se evalúa la relación entre sexo y muda de *Zonotrichia capensis* (chicol) (Statius Müller, 1776), especie neotropical de amplia distribución, a partir de muestreos realizados durante dos años en el Santuario la Naturaleza Quebrada de La Plata, ubicado en La Región Metropolitana de Chile.

2. ANTECEDENTES TEÓRICOS Y EMPÍRICOS

2.1. Aspectos generales

Zonotrichia capensis (Statius Müller, 1776) (Passeriformes, Emberizidae), cuyo nombre común en Chile es Chicol, es una especie generalista, principalmente granívora pero que también forrajea en la búsqueda de frutas e insectos, dependiendo de la disponibilidad ambiental (Lopez-Calleja, 1995). Posee plumaje monomórfico (Chapman, 1940; Miller & Miller, 1968). El juvenil es claramente diferenciable por el aspecto moteado de su plumaje (Pyle et al., 2015), mientras que el adulto se caracteriza por la presencia de un anillo o collar de plumas rojizas o acaneladas rodeando la nuca (Figura 1).

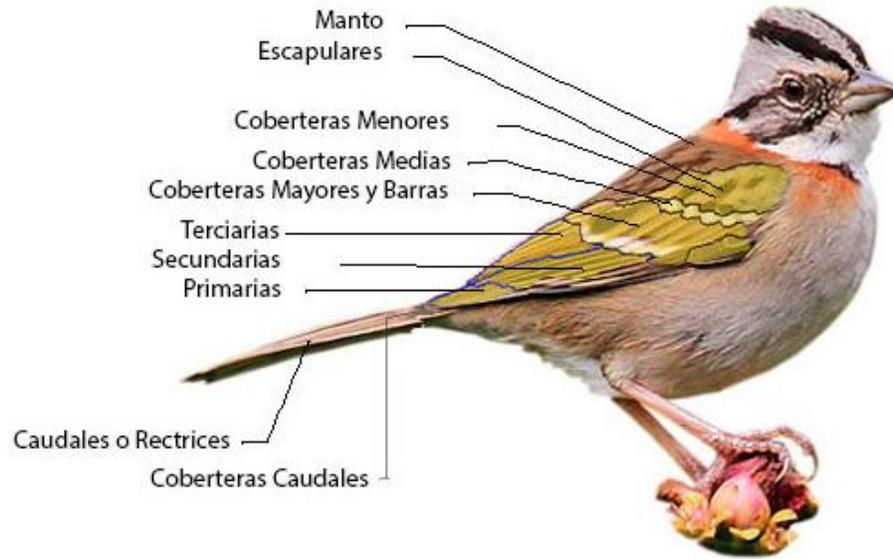


Figura 1 – Aspecto típico del adulto de *Z. capensis*. La Figura presenta además la topología de las plumas de la especie (Begazo, 2022)

2.2. Origen y distribución

El género *Zonotrichia* es un taxón incluido dentro de la familia Emberizidae, cuyo origen, presumiblemente Sudamericano, se remonta a entre 1,3 y 6,6 millones de años atrás, siendo por lo tanto anterior a las últimas glaciaciones del Pleistoceno (Tubaro, 1990). De este linaje surgen cinco especies actuales: *Z. albicollis*, *Z. querula*, *Z. atricapilla*, *Z. leucophrys* y *Z. capensis* (Zink, 1982). De todas ellas, *Z. capensis* es la especie filogenéticamente basal, y la única especie tropical dentro del género (Zink & Blackwell, 1996). Como otras especies de *Zonotrichia*, *Z. capensis* ocupa diversos hábitats, incluyendo desierto costero, desierto de altura, pastizales, bosque húmedo y sectores urbanos, distribuyéndose desde Chiapas, México (10°N), hasta el extremo sur de Suramérica, en Tierra del Fuego, Argentina (55°S) e isla Navarino y archipiélago Cabo de Hornos, en Chile (Chapman, 1940; Chester, 2008; Class

et al., 2011; Jaramillo, 2005; Rising & Jaramillo, 2020) (Figura 2), ocupando una amplia gama de pisos altitudinales, que van desde el nivel del mar hasta los 5.300 m s.n.m., aproximadamente (véase Chapman, 1940; Chester, 2008; Class et al., 2011). Cabe mencionar que se han descrito más de 20 subespecies de *Z. capensis*, con características de historia de vida variables considerablemente entre sí: algunas pueden ser migratorias o sedentarias, consumen una variedad de semillas, insectos y frutas, y poseen diferentes temporalidades en lo que respecta al inicio y duración de sus diferentes etapas de historia de vida (véase Class et al., 2011). Por su parte, en Chile se ha descrito la presencia de cinco subespecies: *Z.c. peruviensis*, *pulacayensis*, *chilensis*, *sanborni* y *australis* (Hellmayr, 1932). De ellas, *Z.c. chilensis* es la más ampliamente distribuida, pudiendo evidenciarse en la costa sur y el centro de Chile, hasta los 2.200 m s.n.m. (Pyle, Engilis, & Kelt, 2015).



Figura 2 – Mapa de distribución de *Z. capensis*. Adaptado del original de Rising & Jaramillo (2020).

2.3. Ciclo anual

De la misma manera en que se ha descrito para otras especies de vertebrados, el ciclo de vida de *Z. capensis* se compone de una serie de etapas, cada una de ellas con una combinación única de características morfológicas, fisiológicas y de comportamiento y cuya duración y transición dependen de la acción combinada de genes y señales ambientales (Wingfield, 2005; Wingfield et al., 2017; González-Gómez et al., 2018). De todas estas señales, se estima que el fotoperíodo (extensión de luz de día y oscuridad de la noche) es la preponderante en la regulación del ciclo anual de la mayoría de especies de aves (Wingfield, 2005; Barta et al., 2006), incluyendo *Z. capensis* (Tubaro, 1990).

En su forma más simple, el ciclo anual de *Z. capensis* incluye dos etapas: reposo reproductivo y crianza. Durante la etapa de reposo, *Z. capensis* se agrupa en bandadas de hasta 150 individuos, mudan y, en algunos casos, migran (Tubaro, 1990). Sin embargo, el grupo se disuelve con el desprendimiento de los machos una vez llegado el período reproductivo, típicamente a fines del invierno. Al comienzo de este período, *Z. capensis* se vuelve territorial (Moore et al., 2004), comportamiento que mantiene hasta el término de la crianza, proceso marcado por el comienzo de la muda prebásica (Tubaro, 1990), aspecto bien conservado en gran cantidad de aves, incluidas las especies de zonas tropicales (Vega, 2017).

2.4. Reproducción, nidificación y crianza

Zonotrichia capensis es una especie territorial y socialmente monógama (Moore et al., 2004; Poblete et al., 2020; Cardona-Salazar et al., 2021) con lazos de pareja que pueden permanecer durante más de una temporada reproductiva, e incluso a través de períodos sin reproducción (Miller & Miller, 1968).

Durante el período reproductivo, tras la formación de la pareja, se define el área de incubación, la que suele ser recurrente durante más de una temporada reproductiva (Tubaro, 1990). Una vez definida el área, la hembra se encarga de la construcción del nido, que toma aproximadamente 3 días, y la incubación, que realiza de forma ininterrumpida durante gran parte del día y durante toda la noche (Miller & Miller, 1968), sin recibir alimento y sin intercambiar de lugar con el macho durante los 11–12 días de duración de este proceso (Kennedy et al., 2018; Cardona-Salazar et al., 2021). Los nidos suelen ser construidos directamente sobre el suelo, aunque existen algunos registros de nidos construidos en arbustos bajos (Fraga, 1978). La cantidad de huevos puestos suele ser de tres por nidada (Miller & Miller, 1968), con un rango de variaciones que oscila entre dos y cuatro (Fraga, 1978, 1983; Mason, 1985). Mientras ocurre la construcción del nido y la incubación, el macho se encarga de mantener un territorio de uso exclusivo para él y su pareja durante todo el período reproductivo, dentro de la que se encuentra el sitio de construcción del nido y varias perchas de canto, las que son utilizadas por el macho para la protección del territorio definido (Tubaro, 1990).

Los riesgos principales para el éxito de una nidada corresponden a la depredación y parasitismo ocasionado por otras aves (Fernández & Duré, 2007), siendo *Z. capensis* hospedadora mayor de *Molothrus bonariensis* (mirlo) (Carro & Fernández, 2013). Siguiendo un intento de nidada exitoso, la pareja puede realizar un segundo e incluso un tercer intento de nidada dentro de la temporada (Davis, 1971; King, 1973; Fraga, 1978). En caso de una nidada fallida, la renidificación puede ocurrir, ejecutándose más rápida que el intento anterior (Miller & Miller, 1968).

Una vez ocurrida la eclosión, ambos sexos participan activamente en la alimentación de los pichones (Poblete et al., 2020), aprovisionándolos de materia vegetal y una amplia variedad de insectos (Tubaro, 1990), siendo recurrentes de este último tipo las polillas (Miller & Miller, 1968). Durante los primeros cuatro días de cuidado parental, la tasa de alimentación es de alrededor de una vez por hora, aumentando progresivamente hasta alcanzar una tasa máxima de una entrega cada 10 minutos alrededor del día siete (Miller & Miller, 1968). Posterior al abandono del nido, los volantones comienzan a buscar e ingerir alimentos por cuenta propia posterior a los 18 días de vida, pero pueden seguir solicitando y recibiendo alimento de sus padres hasta los 40 días, tras lo que se produce su independencia completa (Tubaro, 1990).

2.5. Muda

La estrategia de muda de *Z. capensis* corresponde a la muda alterna compleja según Mandujano (2016), con la ocurrencia de la muda prebásica entre enero-marzo y la prealterna entre agosto-octubre en el centro-norte de Chile (Pyle et al., 2015). En base a los hallazgos de Miller (1961), la muda prebásica del adulto tiene una duración aproximada de dos meses.

Pese a que no es común el solapamiento entre muda y crianza en general dentro de la familia Emberizidae (Repenning & Fontana, 2011), se han documentado diferentes grados de solapamiento entre estos dos estados de historia de vida en *Z. capensis*, describiendo, por ejemplo, solapamiento nulo en Colombia (Miller & Miller, 1968), bajo en Costa Rica (Wolfe, 1969) y elevado en Perú (Davis, 1971). En Chile, González-Gómez et al. (2018) hallaron mayor sobreposición de muda y crianza en poblaciones de sectores con baja estacionalidad, en los que el cambio en fotoperíodo, temperatura y precipitación es bajo, en comparación

con poblaciones de sectores altamente estacionales, donde la sobreposición de estos estados de historia de vida fue menor.

3. HIPÓTESIS Y OBJETIVOS

3.1. Hipótesis

Si bien *Z. capensis* es una especie monógama y con cuidado biparental, se han descrito diferencias intersexuales en la crianza. Estas diferencias están asociadas a la protección del territorio en los machos y a la nidificación en las hembras, diferencias que ocasionarían compromisos de inversión entre muda y crianza, conllevando a diferencias intersexuales en la temporalidad de la muda en esta especie.

3.2. Predicciones

1. Los machos de *Z. capensis* iniciarán su muda más tempranamente, debido a que su rol durante el período de crianza no limita su acceso a alimento como si lo hace la nidificación-incubación en el caso de las hembras, las que iniciarán su muda más tardíamente.
2. El término del período de productividad ambiental limita la muda para ambos sexos, ocasionando que su duración sea mayor en los machos que en comparación con las hembras.
3. Las hembras presentarán mayor variabilidad de fechas de inicio que los machos.

3.3. Objetivo general

Evaluar la temporalidad de la muda en función del sexo en una población de *Zonotrichia capensis* (Statius Müller, 1776) que habita en el Santuario de la Naturaleza Quebrada de La Plata, Santiago, Chile.

3.4. Objetivos específicos

1. Comparar la fecha de inicio de la muda de machos y hembras de *Z. capensis*.
2. Comparar la duración de la muda de machos y hembras de *Z. capensis*.
3. Comparar la variabilidad de la fecha de inicio de la muda de machos y hembras de *Z. capensis*.

4. MATERIALES Y MÉTODOS

4.1. Área de estudio

El Santuario de la Naturaleza Quebrada de La Plata (33°30'S, 70°54'O) se ubica a 30 km del suroeste de la ciudad de Santiago (Lopez-Calleja, 1995), en la microcuenca hidrográfica de la Quebrada de La Plata que forma parte de la Estación Experimental Germán Greve Silva de Facultad de Ciencias Agronómicas de la Universidad de Chile, ubicada en el cordón montañoso de la Cordillera de la Costa, en el sector Rinconada de Maipú, en la Región Metropolitana de Chile (Uribe, 2007). El clima del sector coincide con la clasificación bioclimática de “Región Mediterránea Semiárida”, que se caracteriza por tener precipitaciones medias de 330 mm anuales (concentrada en el invierno) y una temperatura media anual de 13,9°C, con una máxima y una mínima de 23 y 7°C, respectivamente (Di Castri, 1975). Su vegetación corresponde a la zona mesomórfica o zona de los matorrales arborescentes esclerófilos y xerófilos (Etienne & Contreras, 1981), con remanentes de bosque esclerófilo asociado a quebradas y valles, compuesta principalmente de *Acacia caven*, *Cryptocarya alba* y *Prosopis chilensis*, además de matorral *Trevoa quinquenervia* y *Colliguaja odorifera* (Luebert & Pliscoff, 2006). Durante el mes de noviembre de 2016 fue declarada como Santuario de la Naturaleza al ser uno de los 34 hotspots de biodiversidad a

nivel mundial (MMA, 2016a). En esta misma fecha, tuvo lugar un incendio que afectó aproximadamente el 70% de la superficie de la quebrada (MMA, 2016b).

4.2. Colección de datos

El período de muestreo abarcó desde el 19 de enero de 2018 hasta el 10 de enero de 2020, obteniéndose un total de 176 registros de adultos de *Z. capensis* ($N_{\text{total}} = 176$; $N_{\text{machos}} = 120$; $N_{\text{hembras}} = 56$).

Los especímenes fueron capturados utilizando redes de niebla y anillados con bandas de aluminio numeradas individualmente. Se identificó el sexo en base a la observación de parches de incubación y protuberancia cloacal, y se registraron las variables morfométricas estándar, las que corresponden a: largo de ala, cola, cabeza, culmen y tarso, y masa corporal. También se determinó la edad de cada ave a través del sistema de clasificación W-R-P (Wolfe, Ryder, & Pyle, 2010). El estado de la muda fue determinado a través de la puntuación del estado de avance de las primarias (Figura 1) con valores entre 0 (antigua) a 5 (nueva) para cada una de las nueve plumas, con los valores intermedios de 1 a 4 representando diferentes estadios del avance de la muda según el sistema de puntuación desarrollado por Ginn & Melville (1983). Sólo se midió el estado de avance del ala derecha, debido a que la muda suele ser simétrica (Pyle et al., 1997). Una vez obtenidos, los puntajes fueron convertidos a Porcentaje de Masa de Plumas Crecida (por sus siglas en inglés: PFMG) utilizando la masa de las plumas de un ejemplar de *Z. capensis* macho (Tabla 1) que fue encontrado fallecido en las redes de niebla. Debido a la ausencia de dimorfismo sexual en esta especie, los valores de masa de las plumas del ejemplar fueron utilizadas para la estimación del porcentaje de

masa de plumas crecida para ambos sexos. El PFMG se relacionó linealmente con la fecha de captura de los individuos ($r = 0,9$, p -valor $< 0,0001$).

Tabla 1 – Masa de primarias de *Z. capensis* macho utilizado para la estimación del porcentaje de masa de plumas crecida.

N° de pluma primaria	1	2	3	4	5	6	7	8	9
Masa (miligramos)	7,36	7,95	8,31	9,16	10,24	10,78	10,98	10,76	10,16

4.3. Análisis estadístico

El análisis fue realizado con el modelo de regresión (UZ) desarrollado por Underhill & Zucchini (1988), el que fue incorporado a través del paquete “Moult” (Erni et al., 2013) para el software R (R Development Core Team, 2020). A partir de su aplicación, el modelo UZ provee de los siguientes valores relacionadas con la temporalidad de la muda: fecha de inicio, desviación estándar de la fecha de inicio (una medida de la dispersión de las fechas de inicio de la muda en la población), duración y los errores estándar para cada una de ellas.

De las cinco variantes del modelo UZ, se seleccionó el tipo I a partir de los resultados de AIC (AIC tipo I = 90,13; AIC tipo II = 522,75; AIC tipo III = 413,65; AIC tipo IV = 469,56; AIC tipo V = 451,53). Este modelo considera dentro del análisis a los individuos que están comenzando la muda, aquellos que están en proceso de muda activa y a aquellos que ya la han finalizado. Los individuos que presentaron muda interrumpida fueron excluidos del análisis.

Para la comparación de fecha de inicio de muda, se seleccionó al conjunto de individuos que tuvieron un desarrollo de muda mayor a cero y menor o igual a cincuenta por ciento (es decir, $0 < \text{PFMG} \leq 0,5$) considerándose a este grupo como aquel con muda iniciada

($N_{\text{machos}} = 12$; $N_{\text{hembras}} = 9$). Posteriormente, se aplicó una prueba-t de dos muestras con corrección de Welch tras comprobar los supuestos de normalidad y homocedasticidad de este grupo con las pruebas de Shapiro-Wilk y de F, respectivamente (Tabla 2). Los resultados de la prueba de F fueron utilizados para la comparación de las varianzas entre fechas de inicio de machos y hembras.

Tabla 2 – Selección de individuos con muda iniciada, junto a los resultados de las pruebas verificación de supuestos de normalidad de Shapiro-Wilk y de homocedasticidad de Bartlett. Valores de P con resultados significativos se marcan en asterisco (*).

	Machos	Hembras
N° de ind. con $0 < \text{PFMG} \leq 0,5$	12	9
Prueba de Shapiro-Wilk	W = 0,93; P-valor = 0,40	W = 0,96; P-valor = 0,82
Prueba de F	F = 0,107 ; P-valor = 0,001*	

Para la comparación de fecha de finalización de la muda, se seleccionó al conjunto de individuos que tuvieran un desarrollo de muda mayor a cincuenta y menor o igual a cien por ciento (es decir, $0,5 < \text{PFMG} \leq 1$) considerándose a este grupo como aquel con muda finalizada ($N_{\text{machos}}=48$; $N_{\text{hembras}}=9$). Posteriormente, se aplicó una prueba de suma de rangos de Wilcoxon debido al incumplimiento de normalidad con prueba de Shapiro-Wilk y el cumplimiento del supuesto de homocedasticidad con prueba de Levene basado en la mediana (Tabla 3).

Tabla 3 – Selección de individuos con muda finalizada, junto a los resultados de las pruebas de verificación de supuestos de normalidad de Shapiro-Wilk y de homocedasticidad de Levene. Valores de P con resultados significativos se marcan en asterisco (*)

	Machos	Hembras
N° de ind. con $0,5 < \text{PFMG} \leq 1$	48	9
Prueba de Shapiro-Wilk	W = 0,94; P-valor = 0,02*	W = 0,91; P-valor = 0,34
Prueba de Levene	F = 1,39 ; P-valor = 0,244	

5. RESULTADOS

5.1. Aplicación del modelo UZ tipo I

A través del análisis de los individuos comenzando la muda, junto a aquellos en muda activa y los que ya la han finalizado, la aplicación del modelo UZ tipo 1 estimó para cada sexo tres parámetros relacionados con la temporalidad de la muda: fecha de inicio media, desviación estándar de la fecha de inicio y duración (Tabla 4). En su conjunto, estos parámetros permitieron graficar la trayectoria de muda que cada sexo lleva a cabo a través del tiempo (Figura 3).

Tabla 4 – Variación temporal en la muda de *Z. capensis* de Quebrada de La Plata.

Sexo	Macho	Hembra
Fecha de inicio media	1 de diciembre (8,001)	24 de noviembre (5,93)
s.d. de la fecha de inicio media (días)	11,98 (2,3)	21,38 (4,18)
Duración (días)	69,38 (13,25)	86,46 (11,62)

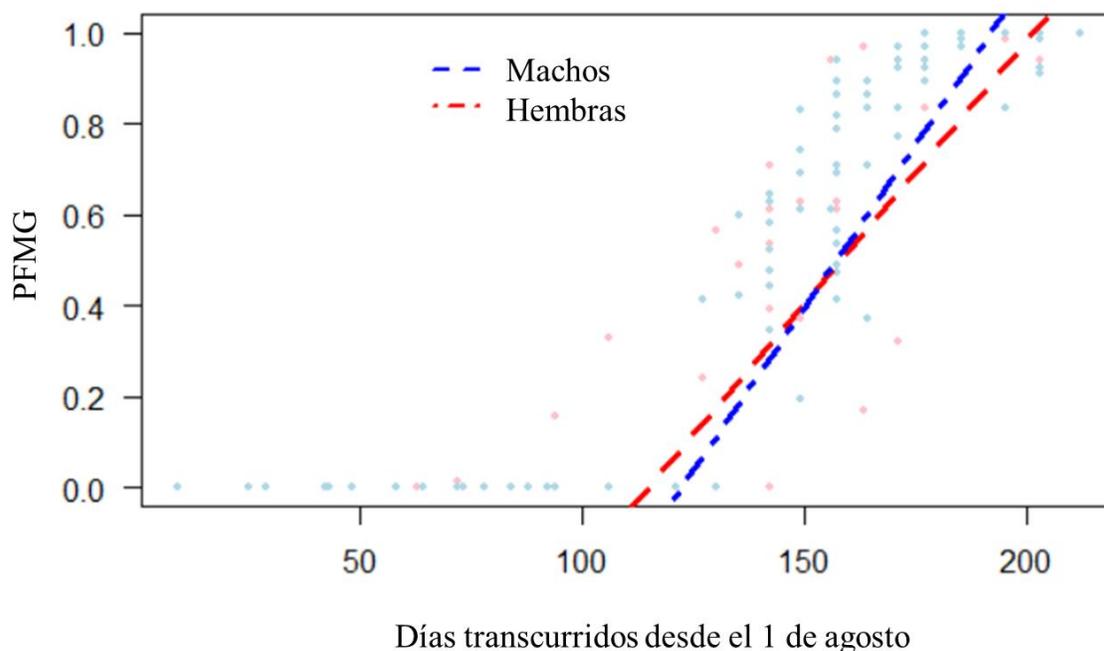


Figura 3 – Representación de la trayectoria de muda (expresada en PFMG) llevada a cabo por machos (N = 120) y hembras (N = 56), en función del tiempo (expresado en días transcurridos desde el 1 de agosto) según el modelo UZ tipo I. Los puntos de color celeste representan a los machos, mientras que los puntos rosados representan a las hembras.

5.2. Fecha de inicio de la muda

La media de la fecha de inicio de la muda de los machos, obtenida mediante la aplicación del modelo UZ tipo I, corresponde al 1 de diciembre, mientras que la de hembras corresponde al 24 de noviembre (Tabla 4). La evidencia obtenida respecto del efecto del sexo sobre la fecha de inicio de la muda es débil ($t = 1,54$; P-valor = 0,16).

5.3. Duración de la muda

Según la aplicación del modelo UZ tipo I, la muda de machos tiene una duración de 69,38 días, mientras que la de las hembras corresponde a 86,46 días. No se evidencian diferencias entre las duraciones de la muda a nivel intersexual ($W = 241,5$; P-valor = 0,58).

5.4. Desviación estándar de la fecha de inicio de la muda

Tras la aplicación de la prueba de F, se halló evidencia fuerte del efecto del sexo sobre la desviación estándar de la fecha de inicio de la muda ($F = 0,107$; $P\text{-valor} = 0,001$), siendo este parámetro mayor para las hembras (s.d. = 21,38) que para los machos (s.d. = 11,98, Figura 4).

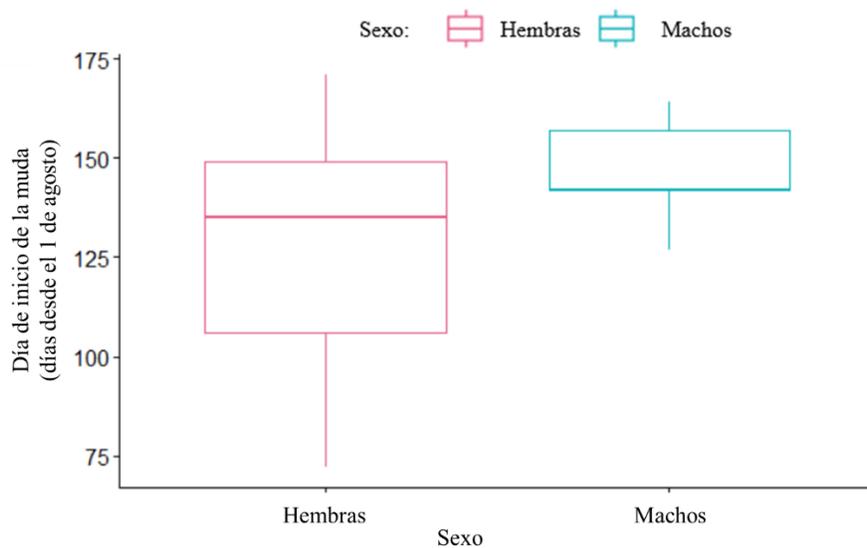


Figura 4 – diagrama caja con las fechas de inicio de la muda de *Z. capensis*, utilizando la selección de individuos con muda mayor a cero y menor o igual a cincuenta por ciento ($N_{\text{hembras}} = 9$; $N_{\text{machos}} = 12$).

6. DISCUSIÓN

6.1. Diferencias intersexuales

Los resultados obtenidos para la fecha en que *Z. capensis* inicia la muda señalan que este parámetro es afectado sólo en baja medida por el sexo de los individuos (P-valor = 0,16), siendo levemente más temprana para hembras (24 de noviembre) que para machos (1 de diciembre), con una separación aproximada de 6 días. Estos resultados no permiten apoyar la predicción N°1, donde se planteaba que los machos comenzarían su muda antes que las hembras, no siendo consistente con estudios similares en otras especies de aves monomórficas en las que machos mudan más tempranamente que las hembras (Kamtaeja et al., 2015), lo que indica que, posiblemente, la diferencia de roles no acarree diferencias de inversión que limiten los recursos que cada sexo puede disponer para comenzar su muda dentro de un patrón temporal sexo-dependiente. Adicionalmente, podría ser que el comienzo de la muda sea determinado por una variable de mayor impacto y que afecta a ambos sexos por igual, como el fotoperíodo, como se ha sugerido para la especie (Tubaro, 1990), al igual que para otras especies de aves (Wingfield, 2005; Barta et al., 2006).

La fecha de inicio estimada a partir del análisis para ambos sexos coincide con la finalización del período reproductivo descrita para la especie por Pyle et al. (2015), en donde

se establece la presencia de machos con protuberancia cloacal hinchada y hembras con parche de incubación desarrollado hasta finales de noviembre, tras lo que comienza la muda. Este patrón de comienzo de la muda tras la finalización de la crianza es típico entre paseriformes (Engebretsen & Slagsvold, 2022) y se ha evidenciado en especies sedentarias de zonas templadas y árticas, al igual que en algunas especies migratorias (Oschadleus, 2005), lo que permite establecer un punto de similitud entre la temporalidad de la muda de estos sectores con una especie neotropical como *Z. capensis*. Al respecto, el comienzo de la muda tras el período reproductivo da suficiente tiempo para que los individuos muden antes del comienzo del invierno, aprovechando la disponibilidad de alimento del verano (Kiat, Vortman & Sapir, 2019).

Respecto a la duración de la muda de la muestra analizada, los resultados obtenidos señalan que el sexo no es un factor que afecte a la duración de muda en *Z. capensis*, sino que podría verse determinado, al igual que el inicio de la muda, de otras variables que afecten de manera similar a ambos sexos, no pudiendo sustentar a la predicción N°2. Es posible evidenciar un alto grado de sincronización de muda entre machos y hembras de *Z. capensis*, aspecto que no necesariamente estaría modulado por el monomorfismo ni la diferencia de roles durante la crianza, puesto que se han documentado casos de especies de paseriformes monomórficas con distribución de roles similar a los presentados por *Z. capensis* (machos defienden territorios, hembras incuban y construyen nidos). Por ejemplo, los machos de la especie asiática *Pycnonotus finlaysoni* mudan primero que las hembras (Kamtaeja et al., 2015), mientras que las hembras de la especie africana *Onychognathus naboroupp* comienzan a mudar primero que los machos (Craig et al., 2015). En tercer lugar, la especie

monomórfica *Acridotheres tristis* presenta una sincronización de muda elevada entre machos y hembras, aunque, a diferencia de las especies antes mencionadas, ambos sexos participan de la incubación de los huevos en *A. tristis* (Feare, 2015).

Al igual que otras especies de passeriformes, *Z. capensis* es una especie socialmente monógama que genera lazos de pareja con la particularidad de ser duraderos durante más de una temporada reproductiva. Al respecto, se ha evidenciado que las parejas de *A. tristis* tienden a sincronizar mayormente la muda entre sí, al punto de tener mayor sincronía de muda entre machos y hembras de una misma pareja que entre estos individuos y el resto de la población de la que forman parte (Feare, 2015). Si es que existen diferencias entre la sincronización de muda entre parejas de *Z. capensis* versus la población en la que habita la pareja es un aspecto desconocido, pero cuya profundización podría ayudar a comprender la modulación de comienzo y duración de la muda en esta especie, y la relevancia que tiene la formación de lazos de pareja a lo largo de varios ciclos anuales, más allá de la importancia que conlleva a nivel reproductivo.

Las diferencias intersexuales encontradas entre la variabilidad de fecha de inicio apoyan a la predicción N°3 en la que se plantea que habrá mayor variabilidad de fecha de inicio en hembras que en machos. Lo anterior podría asociarse a la variabilidad de huevos que ponen las hembras durante la crianza. Comúnmente son tres huevos, pero puede haber casos de dos a cuatro (Carro & Fernández, 2013). Dado que la puesta de huevos de por sí requiere de una alta inversión por parte de la hembra, y su incubación requiere de gasto energético destinado a la producción de calor (Svensson & Nilsson, 1997), la variabilidad de la cantidad de huevos por nidada podría liberar o restringir el momento en el que una hembra

puede comenzar a mudar (Engebretsen & Slagsvold, 2022), afectando a la variabilidad de fecha de inicio de la muda observado para este sexo. Adicionalmente, debido a la fuerte correlación existente entre el comienzo de la muda prebásica y la finalización de la temporada de crianza (Morrison et al., 2014), es posible que aquellos factores que incidan sobre la finalización de la temporada de crianza, tales como el éxito de los intentos de anidación (Powell et al., 1999; Jenni & Winkler, 2020), la depredación y el parasitismo nidos (Carro & Fernández, 2013) estén afectando mayoritariamente a las hembras que en lugar de los machos. No obstante, de ser este el caso, sería esperable encontrar hembras mudando antes que los machos. Por lo tanto, se debe continuar con la investigación de la muda y la crianza en *Z. capensis*.

Los resultados obtenidos permiten sustentar una de las tres predicciones planteadas para la hipótesis de diferencias de la temporalidad de muda en función del sexo de *Z. capensis*, y presentan el caso de una especie neotropical monomórfica con lazos de pareja duraderos y cuidado biparental con roles definidos entre sexos cuya temporalidad de la muda se desarrolla de forma sincrónica, salvo por la variabilidad de fecha de inicio.

7.2. Limitaciones del estudio y consideraciones

Debido a la separación de la muestra según avance de muda (iniciando y finalizando), se considera que la muestra es demasiado pequeña como para ser representativa de la población, por lo que se estima necesario aumentar la cantidad de individuos muestreados en investigaciones a futuro. Llama la atención la diferencia de proporción de individuos machos ($N_{\text{machos}} = 120$; 68,18%) y hembras ($N_{\text{hembras}} = 56$; 31,82%) obtenidos en el muestreo. Las diferencias de proporción pueden deberse a la presencia de patrones de comportamiento

diferentes entre machos y hembras, puesto que los machos tienden a movilizarse más entre perchas de canto y ser más exploratorios de territorios (Tubaro, 1990; Poblete et al., 2020), lo que los llevaría a caer en mayor proporción dentro de las redes de niebla que en comparación con las hembras, quienes tienden a permanecer dentro de un área establecida (Miller & Miller, 1968; Kennedy et al., 2018) y por lo tanto caer en menor cantidad. Esta explicación resulta la más plausible para el caso de estudio actual, pues el monomorfismo de *Z. capensis* evitaría la existencia de presiones selectivas diferenciadas entre sexos, llevando a que la probabilidad de supervivencia sea similar entre individuos de un sexo u otro (Donald, 2007; Lehikoinen et al., 2008), como es el caso de especies con dimorfismo sexual marcado, en las que es más posible evidenciar desigualdad de proporción entre sexos (Diniz, 2011).

Se debe tener en consideración que, si bien el método de identificación del sexo de los individuos a partir de la observación de parches de incubación y protuberancia cloacal puede ser útil en algunos casos, existen otros métodos moleculares más convenientes, sobre todo frente al muestreo de individuos de especies monomórficas durante períodos de muda y de reposo reproductivo (Cerit & Avanus, 2007; Kamtaeja et al., 2015), dado el retroceso de rasgos de identificación tales como el parche de incubación (Hammer, Boersch-Supan & Robinson, 2022). Por limitaciones temporales y de pandemia, no fue posible realizar la identificación del sexo utilizando dichos métodos dentro de este estudio. Sin embargo, actualmente se encuentra en desarrollo la identificación del sexo a través de la genética de las aves en el Laboratorio de Ecología del Comportamiento de la Universidad de Chile.

En esta investigación se utilizaron antecedentes cualitativos que describen la inversión que cada sexo realiza a la crianza, a partir de lo cual se establecieron hipótesis y

predicciones relacionando el rol de cada sexo en la crianza con la temporalidad de la muda que desarrollado por machos y hembras. Sin embargo, podría profundizarse más en el poder de análisis integrando datos relacionados con la crianza en la muestra de interés, como por ejemplo el grado de retroceso de los rasgos relacionados con la crianza (ej.: protuberancia cloacal), así como la cantidad de huevos, nidadas realizadas y cópulas extra pareja presentadas por la población de interés, junto a los datos asociados a la muda.

La amplitud de distribución de *Z. capensis* y los diferentes grados de estacionalidad a los que se someten estos animales a través del gradiente altitudinal y latitudinal (Chapman, 1940; Chester, 2008; Class et al., 2011; Jaramillo, 2005; Rising & Jaramillo, 2020), ocasionan diferencias poblacionales entre los patrones temporales de estados de historia de vida a lo largo del ciclo anual (Class et al., 2011), como ha sido evidenciado con *Z. capensis* que habitan en sectores con diferentes grados de intensidad estacional (González-Gómez et al., 2018). Por lo tanto, es posible que existan diferencias en los niveles de sincronización de la muda y la crianza a nivel intersexual entre poblaciones de *Z. capensis* que habitan sectores con diferentes patrones estacionales, como ha sido documentado por Craig et al. (2015) en estudios realizados con especies del género *Onychognathus* en África, quienes evidenciaron menor sincronía de muda intersexual entre aves que habitan en sectores áridos versus aquellas que habitan sectores húmedos y de mayor productividad. Es más, se ha sugerido que el cambio climático también puede estar afectando a la fenología de las aves, como es el caso de la especie *Phylloscopus trochilus*, cuyas poblaciones habitantes de sectores más cálidos tenían retroceso temprano de parche de incubación, mudas más tempranas y más cortas que en comparación con poblaciones de sectores más fríos (Hammer, Boersch-Supan &

Robinson, 2020). Por lo tanto, frente al escenario de cambio climático actual, se sugiere continuar la investigación de la muda de *Z. capensis*, especie de amplia distribución y representatividad del Neotrópico.

7. CONCLUSIONES

- Los resultados obtenidos sustentan la idea de que *Z. capensis* es una especie con similitud de inversión energética y nutricional destinada al cuidado parental, lo que se evidencia a través de fecha de inicio y duración de muda similar entre machos y hembras. Lo anterior se relacionaría con la participación de ambos sexos en la crianza.
- Pese a una mayor variabilidad en la fecha de inicio de hembras, *Z. capensis* desarrolla estrategias de muda similares entre machos y hembras, como permiten evidenciar la fecha de inicio y la duración de este estado de historia de vida en ambos sexos.

8. REFERENCIAS

- Achache, Y., Sapir, N. & Elimelech, Y. 2018. Hovering hummingbird wing aerodynamics during the annual cycle. II. Implications of wing feather moult. *R. Soc. Open sci.* 5: 171766.
- Arévalo, J. 2019. Variación morfológica y del canto en poblaciones de *Zonotrichia capensis* (Aves: Emberizidae) de ambientes urbanos y silvestres en Chile Central. Tesis de magíster. Facultad de Ciencias, Universidad de Chile.
- Amat, J. 1995. Parents-offspring feeding relationship of coots (*Fulica atra*) in a varying environment. *Behaviour* 132, 519–527.
- Barta, Z., Houston, A. I., McNamara, J. M., Welham, R. K., Hedenström, A., Weber, T. P., & Feró, O. 2006. Annual routines of non-migratory birds: Optimal moult strategies. *Oikos*, 112(3), 580–593.
- Begazo, A. 2020. Peru Aves. *Zonotrichia capensis*, CORBIDI, Lima, Peru. Disponible en: <https://www.peruaves.org/>
- Bergman, G. 1982. Why are the wings of *Larus f. fuscus* so dark? *Ornis Fennica*, 59, 77-83.

- Bojarinova, J. G., Lehtikoinen, E., & Eeva, T. 1999. Dependence of Postjuvenile Molt on Hatching Date, Condition and Sex in the Great Tit. *Journal of Avian Biology*, 30(4), 437–446.
- Bonnevie, B. T., & Oschadleus, H. D. 2010. Timing of primary wing molt in sexually dimorphic passerines from the Western Cape, South Africa. *Ostrich: Journal of African Ornithology*, 81(1), 63–67.
- Brush, H. 1996. On the origin of feathers. *Journal of Evolutionary Biology*, 9, 131–142.
- Burt, E. & Ichida, J. 1999. Occurrence of feather-degrading bacilli in the plumage of birds. *Auk*, 116, 364-372.
- Cardona-Salazar, L., Busi, A., Gómez Castillo, D., Ossa-López, P., Rivera-Páez, F., Vásquez, R. & Castaño-Villa, G. Breeding biology in a population of Rufous-collared Sparrow (*Zonotrichia capensis*, Statius Müller, 1776) at different elevations in the Tropical Andes. *Biota Neotropica*, 21(1).
- Carro, M. & Fernández, G. 2013. Can Nest Predation Explain the Lack of Defenses Against Cowbird Brood Parasitism in the Rufous-Collared Sparrow (*Zonotrichia capensis*)?. *Auk*, 130, 408-416.
- Chapman, F. 1940. The Post-Glacial History of *Zonotrichia capensis* (Vol. 77).
- Chester, S. 2008. A wildlife guide to Chile: Continental Chile, Chilean Antarctica, Easter Island, Juan Fernandez Archipelago. New Jersey: Princeton University Press.

- Chilgren, J. 1977. Body Composition of captive white-crowned sparrows during postnuptial molt. *Auk*, 94, 677-688.
- Class, A. M., Wada, H., Lynn, S. E., & Moore, I. T. 2011. The timing of life-history stages across latitudes in *Zonotrichia* sparrows. *Condor*, 113(2), 438–448.
- Clutton-Brock, T. 1991. The evolution of parental care. Princeton University Press, Princeton, NJ.
- Craig, A., Hausberger, M., Bonnevie, B. & Henry, L. 2015. The timing of moult in males and females of the monomorphic Pale-winged Starling *Onychognathus nabouroup*. *African Zoology*, 50(1), 69–71.
- Cornelius, J. M., Perfito, N., Zann, R., Breuner, C. W., & Hahn, T. P. 2011. Physiological trade-offs in self-maintenance: Plumage molt and stress physiology in birds. *Journal of Experimental Biology*, 214(16), 2768–2777.
- Cueva, D. 2018. Molt strategy and aging of Rufous-collared sparrow (*Zonotrichia capensis*) in Bogotá, Colombia. *Caldasia*, 40(1), 18–26.
- Davis, D. 1971. Breeding and molt schedules of the Rufous-collared Sparrow in coastal Peru. *Condor*, 73, 127–146.
- Delhey, K., Guallar, S., Rueda-Hernández, R., Valcu, M., Wang, D., & Kempenaers, B. 2020. Partial or complete? The evolution of post-juvenile moult strategies in passerine birds. *Journal of Animal Ecology*, 89, 2896–2908.
- Diniz, P. 2011. Sex-dependent foraging effort and vigilance in coal-crested finches,

- Charitospiza eucosma* (Aves: Emberizidae) during the breeding season: evidence of female-biased predation? *Zoologia*, 28(2), 165–176.
- Di Castri, F. 1975. Esbozo ecológico de Chile. Centro de Perfeccionamiento, Experimentación e Investigaciones Pedagógicas. Lo Barnechea, Chile. 64 p.
- Donald, P. 2007. Adult sex ratios in wild bird populations. *Ibis*, 149, 671–692.
- Echeverría, V., Estades, C., Botero-Delgadillo, E., Wingfield, J. & González-Gómez, P. 2018. Pre-basic Molt, Feather Quality, and Modulation of the Adrenocortical Response to Stress in Two Populations of Rufous-collared Sparrows, *Zonotrichia capensis*. *Journal of Avian Biology*, 49: e01892.
- Echeverry-Galvis, M. A., & Córdoba-Córdoba, S. 2008. Una visión general de la reproducción y muda de aves en el neotrópico. *Ornitología Neotropical*, 19 (SUPPL.).
- Echeverry-Galvis, M. A. & Hau, M. 2013. Flight Performance and Feather Quality: Paying the Price of Overlapping Molt and Breeding in a Tropical Highland Bird. *PLoS ONE*. 8(5): e61106.
- Engebretsen, S. & Slagsvold, T. 2022. An experiment study of trade-offs between brood size and molt in the blue tit (*Cyanistes caeruleus*). *Ibis*
- Erni, B., Bonnevie, B. T., Oschadleus, H. D., Altwegg, R., & Underhill, L. G. 2013. Molt: An R package to analyze molt in birds. *Journal of Statistical Software*, 52(8), 1–23.
- Etienne, M. & Contreras, D. 1981. Cartografía de la vegetación y sus aplicaciones en Chile. *Boletín Técnico, Universidad de Chile*. 46, 1-80.

- Feare, C. J. 2015. Synchrony of primary moult in pairs of Common Mynas *Acridotheres tristis*. *Bulletin of the British Ornithologists' Club*. 135(2), 185–187.
- Fernández, G. & Duré, N. 2007. Éxito reproductivo y productividad del chingolo (*Zonotrichia capensis*) en un área de monte de la Provincia de Buenos Aires (Argentina). *Ornitología Neotropical*. 18, 481–492.
- Foster, M. 1975. The overlap of molting and breeding in some tropical birds. *Condor*. 77, 304–314.
- Foth, C. & Rauhut, O. 2020. *The Evolution of Feathers*. Fascinating Life Sciences. © Springer Nature Switzerland AG.
- Fraga, R. 1978. The Rufous-collared Sparrow as a host of Shiny Cowbird. *Wilson Bulletin*. 90, 271–284.
- Fraga, R. 1983. Parasitismo de cría del Renegrido, *Molothrus bonariensis*, sobre el Chingolo, *Zonotrichia capensis*: Nuevas observaciones y conclusiones. *Hornero*, 12 (SUPP), 245-255.
- Freed, L. A., & Cann, R. L. 2012. Changes in timing, duration, and symmetry of molt of Hawaiian forest birds. *PLoS ONE*, 7(1).
- Ginn, H., & Melville, D. 1983. *Moult in birds*. British Trust for Ornithology, Norfolk.
- González-Gómez, P., Echeverría, V., Estades, C., Perez, J., Krause, J., Sabat, P., Li, J., Kültz, D. & Wingfield, J. 2018. Contrasting seasonal and aseasonal environments across stages of the annual cycle in the rufous-collared sparrow, *Zonotrichia capensis*: Differences in

endocrine function, proteome and body condition. *Journal of Animal Ecology*, 87 (5), 1364–1382.

Gow, E., & Stutchbury, B. 2013. Understanding sex differences in parental effort in a migratory songbird: examining a sex-specific trade-off between reproduction and molt. *Condor*, 115(3), 640–649.

Grissot, A., Graham, I., Quinn, L., Brathen, V. & Thompson, P. 2020. Breeding status influences timing but not duration of moult in the Northern Fulmar *Fulmarus glacialis*. *Ibis*, 162, 446–459.

Grubb, T. C. 2006. *Ptilochronology*. Oxford Ornithology Press.

Guallar, S. & Jovani, R. 2020. Molt nestedness and its imperfections: insights to unravel the nature of passerine wing-feather moult rules. *Journal of Avian Biology*, 51.

Hammer, H., Boersch-Supan, P. & Robinson, R. 2022. Differential changes in life cycle-event phenology provide a Window into regional population declines. *Biology Letters*, 18: 20220186.

Hedenström, A. 2003. Flying with holey wings. *Journal of Avian Biology*, 34, 324–327.

Hellmayr, C. 1932. *The birds of Chile*. Field Museum of Natural History Zoological Series. 10(1), 1-472.

Hemborg, C. 1999. Sexual differences in moult-breeding overlap and female reproductive costs in pied flycatchers, *Ficedula hypoleuca*. *Journal of Animal Ecology*, 68, 429–436.

Hemborg, C. 1998. Sexual differences in the control of postnuptial moult in the pied

flycatcher. *Anim. Behav.* (In the press.)

Hemborg, C. & Merilä, J. 1998. A sexual conflict in collared flycatchers, *Ficedula albicollis*: early male moult reduces female fitness. *Proc. R. Soc. Lond. B*, 265, 2003–2007.

Hulley, P., Craig, A., Underbill, G., Bonnevie, B., Nuttall, R. & de Swardt, D. 2004. Timing of moult and breeding in the Cape White-eye, *Zosterops pallidus*, from three different geographical regions in South Africa. *Emu – Austral Ornithology*, 104(4), 353–358.

Jenni, L. & Winkler, R. 1994. Molt and ageing of European passerines. Academic Press, New York, USA.

Jenni, L. & Winkler, R. 2020. The biology of moult in birds. London, UK: Helm.

Jaramillo, A. 2005. Aves de Chile. Lynx Edicions p. 214–215.

Kamtaeja, S., Suwannapoom, C., Sitasuwan, N. & Chomdej, S. 2015. Molt in the Stripe-throated Bulbul, *Pycnonotus finlaysoni*: Sexual Differences and Timing. *Chiang Mai J. Sci.* 42(2), 339–348.

Kennedy, J., Heavyside, J., Jankowski, J., & Scholer, M. 2018. Molt patterns and sexing and aging criteria for ten species of high elevation landbirds from southeastern Peru. *Ornitologia Neotropical*, 29, S63–S73.

Kiat, Y. & Sapir, N. 2021. Sex-dependent elevational effects on bird feather moult. *Evolutionary Ecology*, 35, 643–653.

Kiat, Y., Vortman, Y. & Sapir, N. 2019. Feather moult and bird appearance are correlated with global warming over the last 200 years. *Nature Communications*, 10, 2540 (2019).

- King, J. 1973. The annual cycle of the Rufous-collared sparrow (*Zonotrichia capensis*) in three biotopes in north-western Argentina. *Journal of Zoology*, 170, 163-188.
- Lehikoinen, A., Öst, M., Hollmén, T. & Kilpi, M. 2008. Does sex-specific duckling mortality contribute to male bias in adult Common Eiders. *Condor*, 110(3), 574–578.
- Lindström, A., Visser, G. & Daan, S. 1993. The energetic cost of feather synthesis is proportional to basal metabolic rate. *Physiol. Biochem. Zool*, 66, 490-510.
- Luebert, F., & Plischoff, P. 2006. Sinopsis bioclimática y vegetacional de Chile. Santiago, Chile: Editorial Universitaria.
- Lopez-Calleja, V. 1995. Dieta de *Zonotrichia capensis* (Emberizidae) y *Diuca diuca* (Fringillidae): efecto de la variación estacional de los recursos tróficos y la riqueza de aves granívoras en Chile central.
- Newton, I. & Rothery, P. 2005. The timing, duration and pattern of moult and its relationship to breeding in a population of the European Greenfinch *Carduelis chloris*. *Ibis*, 147, 667–679.
- Nilsson, J. & Svensson, E. 1996. Dynamics of postnuptial molt in free-living mountain white-crowned sparrows. *Condor*, 92, 813–828.
- Norell, M. & Xu, X. 2005. Feathered dinosaurs. *Annu RevEarth Planet Sci*, 33, 277–299
- Maly, E. 1970. The influence of predation on the adult sex ratios of two copepod species. *Limnology and Oceanography*, 15(4), 566–573.
- Mandujano, J. 2016. Patrones de muda de *Zonotrichia capensis* (Müller, 1776) (Aves:

- Emberezidae) en el bosque montano tropical de la provincia de Huarochirí – Departamento de Lima. Facultad de Ciencias Biológicas, Universidad Nacional de La Amazonia Peruana.
- Mason, P. 1985. The nesting biology of some passerines of Buenos Aires, Argentina. *Neotropical Ornithology*, 36, 954-972.
- McKellar, A.; Turcotte, M. & Hendry, A. 2009. Environmental factors influencing adult sex ratio in Trinidadian guppies. *Oecologia*, 159, 735–745.
- Miller, A. 1961. Molt Cycles in Equatorial Andean Sparrows. *Condor*, 63(2), 143–161.
- Miller, A., & Miller, V. 1968. The behavioral ecology and breeding biology of the andean sparrow, *Zonotrichia Capensis*. *Caldasia*, 10(47), 83–154.
- Ministerio del Medio Ambiente (MMA). 2016a. Declara santuario de la naturaleza Quebrada de La Plata, comuna de Maipú, Región Metropolitana. 19 de diciembre de 2016.
- Ministerio del Medio Ambiente (MMA). 2016b. Autoridades dan a conocer daño ecológico por incendio en Santuario de la naturaleza Quebrada de la Plata. Portal MMA.
- Moore, I., Wada, H., Perfito, N., Busch, D. & Wingfield, J. 2004. Territoriality and testosterone in an equatorial population of Rufous-collared Sparrows, *Zonotrichia capensis*. *Anim. Behav.* 67, 411–420.
- Moreno-Palacios, M. 2013. Patrones de muda de *Volatinia jacarina* y *Sporophila intermedia* (Aves: Thraupidae) en un matorral secundario del bosque seco tropical de Departamento de Tolima.

- Moreno-Palacios, M., Losada-Prado, S., & Echeverry-Galvis, M. Á. 2013. Ciclos de reproducción y muda del volatinero negro (*Volatinia jacarina*) y el semillero gris (*Sporophila intermedia*) en un matorral secundario al norte del Tolima, Colombia. *Ornitología Neotropical*, 24(4), 421–431.
- Morrison, C., Braille, S., Clark, J., Johnston, A., Leech, D. & Robinson, R. 2014. Flexibility in the timing of post-breeding moult in passerines in the UK. *Ibis* “Accepted Article”.
- Morton, G., Morton, M. 1990. Dynamics of postnuptial molt in free-living Mountain White-crowned Sparrows. *Condor*, 92, 813–828.
- Mumme, R. 2018. The trade-off between molt and parental care in Hooded Warblers: Simultaneous rectrix molt and uniparental desertion of late-season young. *Auk*, 135, 427–438.
- Murphy, M. E. & King, J. R. 1992. Energy and nutrient use during moult by White-crowned Sparrows *Zonotrichia leucophrys gambelii*. *Ornis Scandinavica*, 23, 304–313.
- Murphy, M. E. 1996. Energetics and Nutrition of Molt. In *Avian Energetics and Nutritional Ecology*. New York: Chapman & Hall.
- Oschadleus, H. 2005. Patterns of primary moult in the weavers, ploceidae. Department of Statistical Sciences, University of Cape Town.
- Payne, R. B. 1972. Mechanisms and control of molt. In ‘*Avian Biology*. Vol. 2’. (Eds D. S. Farner and J. R. King) pp. 103–155. New York: Academic Press.

- Pennycuik, C. 1975. Mechanics of flight. In 'Avian biology, Vol. 5'. (Eds D. S. Farner and J. R. King) pp. 1-75. New York: Academic Press.
- Poblete, Y., Gutierrez, V., González-Gómez, P., Wingfield, J. & Vásquez, R. 2020. Differences in circulating corticosterone levels associated with elevation of breeding sites in Rufous-collared Sparrows *Zonotrichia capensis*. *Journal of Ornithology*, 162, 487–496.
- Prince, P., Weimerskirch, H. & Rodwell, N. 1997. Molt, maturation of plumage and ageing in the wandering albatross. *Condor*, 99, 58-72.
- Pyle, P., Engilis, A., & Kelt, D. A. 2015. Manual for Ageing and Sexing the Landbirds of Bosque Fray Jorge National Park and North-central Chile, with Notes on Occurrence and Breeding Seasonality. Special Publication of the Occasional Papers of the Museum of Natural Science.
- Rauhut, O., Foth, C., Tischlinger, H. & Norell, M. 2012. Exceptionally preserved juvenile megalosauroid theropod dinosaur with filamentous integument from the late Jurassic of Germany. *Proc Natl Acad Sci USA*, 109, 11746–11751
- R Development Core Team. 2020. R: A Language and Environment for Statistical Computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. ISBN 3-900051-07-0, URL <http://www.R-project.org>
- Repenning, M., & Fontana, C. S. 2011. Seasonality of breeding, moult and fat deposition of birds in subtropical lowlands of southern Brazil. *Emu*, 111(3), 268–280.
- Rising, J. & Jaramillo, A. 2020. Rufous-collared Sparrow (*Zonotrichia capensis*), version

1.0. In *Birds of the World*. Cornell Lab of Ornithology, Ithaca, NY, USA.

Saino, N., Romano, M., Caprioli, M., Lardelli, R., Micheloni, P., Scandolara, C., ... Fasola, M. 2013. Molt, feather growth rate and body condition of male and female Barn Swallows. *Journal of Ornithology*, 154, 537–547.

Saino, N., Romano, M., Rubolini, D., Ambrosini, R., Romano, A., Caprioli, M., Costanzo, S & Bazzi, G. 2014. A trade-off between reproduction and feather growth in the Barn Swallow (*Hirundo rustica*). *PLoS ONE*, 9(e96428).

Scott, G. 2020 *Essential ornithology*, 2nd edition. Oxford University Press.

Siiikamäki, P., Hovi, M. & Rätti, O. 1994. A trade-off between current reproduction and molt in the Pied Flycatcher – an experiment. *Functional Ecology*, 8, 587–593.

Siiikamäki, P., Hovi, M. & Rätti, O. 1997. Low male return rate due to clutch enlargements in the pied flycatcher (*Ficedula hypoleuca*). *Écoscience*, 4, 24–28.

Stutchbury, B. J. M., & E. S. Morton. 2001. *Behavioral ecology of tropical birds*. Academic Press, New York, New York.

Svensson, E. & Nilsson, J. 1997. The trade-offs between molt and parental care: a sexual conflict in the Blue Tit? *Behavioral Ecology*, 8, 92–98.

Swaddle, J. & Witter, M. 1997. The effect of molt on flight performance, body mass, and behavior of European starlings (*Sturnus vulgaris*): an experimental approach. *Can. J. Zool*, 75, 1135–1146.

- Test, H. 1940. Effects of natural abrasion and oxidation on the coloration of flickers. *Condor*, 42, 76-80.
- Trivers, R. 1972. Parental investment and sexual selection. P. 136–179. In B. Campbell (ED.), *Sexual selection and the descent of man*. Aldine, Chicago.
- Tubaro, P. L. 1990. Aspectos causales y funcionales de los patrones de variación del canto del chingolo (*Zonotrichia capensis*). Universidad de Buenos Aires.
- Underhill, L. & Zucchini, W. 1988. A model for avian primary moult. *Ibis*, 130, 358–372.
- Uribe, S. 2007. Evaluación del uso de refugios artificiales para micromamíferos y reptiles en la Quebrada de la Plata, Rinconada de Maipú.
- Vega, N. A. 2017. Identificación de los eventos de muda y reproducción en aves passeriformes y su relación con las épocas climáticas, en el bosque seco tropical del norte de Tolima. Universidad de Tolima.
- Wolf, L. 1969. Breeding and molting periods in a Costa Rican population of the Andean Sparrow. *Condor*, 71, 212–219.
- Wolfe, J. D., Ryder, T. B., & Pyle, P. 2010. Using molt cycles to categorize the age of tropical birds: An integrative new system. *Journal of Field Ornithology*, 81(2), 186–194.
- Williams, G. 1966. Natural selection, the costs of reproduction, and a refinement of Lack's principle. *American Naturalist*, 100, 687–690.
- Williams, T. 2012. *Physiological Adaptations for Breeding in Birds*. Princeton University Press, Princeton, NJ, USA.

- Wingfield, J. 2005. Flexibility in annual cycles of birds: implications for endocrine control mechanisms. *J Ornithol*, 146, 291–304.
- Wingfield, J., Pérez, J., Krause, J., Word, K., González-Gómez, P., Lisovski, S. & Chmura, H. 2017. How birds cope physiologically and behaviourally with extreme climatic events. *Phil. Trans. R. Soc. B.* 372, 20160140.
- Xu, X. & Guo, Y. 2009. The origin and early evolution of feathers: insights from recent paleontological and neontological data. *Vertebrata Palasiatica*, 47, 311–329.
- Zink, R. 1982. Patterns of genic and morphologic variation among sparrows in the genera *Zonotrichia*, *Melospiza*, *Junco* and *Passerella*. *Auk*, 99, 632-649.
- Zink, R. & Blackwell, C. 1996. Patterns of allozyme mitochondrial DNA, and morphometric variation in four sparrow genera. *Auk*, 113, 59-67