



UNIVERSIDAD DE CHILE – FACULTAD DE CIENCIAS – ESCUELA DE PREGRADO

**EVALUACIÓN DE LA RELACIÓN ENTRE ASIMETRÍA
EN EL LARGO DE LAS PLUMAS RECTRICES Y ÉXITO
REPRODUCTIVO EN UNA POBLACIÓN DEL RAYADITO**

(Aphrastura spinicauda)

Seminario de Título entregado a la Universidad de Chile en cumplimiento parcial de los requisitos para optar al Título de Biólogo con mención en Medio Ambiente

Pablo Francisco Lamilla Maulén

Director del Seminario de Título: Dr. Rodrigo A. Vásquez

Co-director del Seminario de Título: Dr. Esteban Botero-Delgadillo

Diciembre 2018

Santiago – Chile

ÍNDICE DE CONTENIDOS

ÍNDICE DE TABLAS	ii
ÍNDICE DE FIGURAS.....	iii
LISTA DE ABREVIATURAS	iv
RESUMEN.....	v
ABSTRACT	vii
1. INTRODUCCIÓN	1
2. MATERIALES Y MÉTODOS	13
Sitio de estudio.....	13
Colección de los datos.....	14
Sexaje molecular	16
Paternidad.....	16
Análisis estadístico.....	17
Nota ética	21
3. RESULTADOS.....	22
Asimetría fluctuante de las plumas rectrices.....	22
Relación entre asimetría fluctuante y éxito reproductivo	24
4. DISCUSIÓN	28
Implicancia de factores de estrés biótico y abiótico sobre la relación entre la asimetría fluctuante y la adecuación biológica	29
Estabilidad del desarrollo, asimetría fluctuante y adecuación biológica	35
Selección de pareja mediada por las plumas rectrices – Evidencias complementarias de la calidad individual	37
Validación de los datos de asimetría fluctuante y robustez metodológica.....	43
5. CONCLUSIONES	47
6. GLOSARIO	48
7. BIBLIOGRAFÍA	50
ANEXO.....	66

ÍNDICE DE TABLAS

Tabla 1. Indicadores de éxito reproductivo incorporados como variable respuesta en los modelos generales. Todos los modelos incluyeron medidas de asimetría fluctuante como variable predictora. Los análisis incluyeron co-variables adicionales que se detallan abajo	15
Tabla 2. Análisis exploratorio de los datos de la asimetría fluctuante (AF) de rayaditos (<i>Aphrastura spinicauda</i>) hembras y machos en Fray Jorge, Chile. Las desviaciones de cero y el valor esperado de la media para una distribución normal se analizaron con pruebas de <i>t</i> de una muestra, tal como se describe en Palmer (1994). La asimetría y la curtosis se analizaron con pruebas de <i>z</i> . La media de la AF con signo está en mm.	23
Tabla 3. Las mediciones morfológicas (media \pm SE, <i>n</i> en paréntesis) de rayaditos (<i>Aphrastura spinicauda</i>) se muestran para la longitud y asimetría fluctuante (AF) de la cola (mm) y para la masa corporal (g), en hembras y en machos de Fray Jorge, Chile. .	24
Tabla 4. GLMM y LMM adecuado mínimo para probar efectos de la asimetría fluctuante (AF) sobre variables indicadoras del éxito reproductivo en una población del rayadito (<i>Aphrastura spinicauda</i>) en Fray Jorge, Chile.....	27

ÍNDICE DE FIGURAS

Figura 1. Distribuciones de frecuencia para las diferencias entre los valores del lado izquierdo y el derecho de un rasgo bilateral en tres principales tipos de asimetría (modificado de Klingenberg, 2015). **(a)** Asimetría fluctuante; **(b)** Asimetría direccional; **(c)** Antisimetría. Las unidades de los ejes de los gráficos son arbitrarias.....3

Figura 2. Rayadito con su cola graduada característica, mostrando principalmente las dos plumas rectrices centrales más largas de la cola (r_1 ; véase Pyle y col., 2015). Modificado de Moreno y col. (2007).10

Figura 3. Mapa mostrando la ubicación del Parque Nacional Fray Jorge, Región de Coquimbo, centro-norte de Chile. Modificado de Botero-Delgadillo (2017).....14

Figura 4. Correlación entre asimetría fluctuante (AF) en la rectriz de machos y hembras de cada pareja reproductiva del *Aphrastura spinicauda* (rayadito). Para el análisis se utilizó un LMM. La banda sombreada muestra el rango probable de valores, en función del número de mediciones recopiladas y la precisión de los métodos utilizados.25

Figura 5. Desempeño reproductivo en respuesta a la asimetría fluctuante (AF) **(A)** y tamaño de la rectriz rectificado por el peso **(B)** en el *Aphrastura spinicauda* (rayadito). Un GLMM binomial con función de enlace logit se ajusta a los datos. La banda sombreada muestra el rango probable de valores, en función del número de mediciones recopiladas y la precisión de los métodos utilizados.26

Figura 6. Inicio de eclosión en respuesta a la asimetría fluctuante (AF) de la rectriz del rayadito (*Aphrastura spinicauda*). Un LMM con función de enlace identidad se ajusta a los datos. La banda sombreada muestra el rango probable de valores, en función del número de mediciones recopiladas y la precisión de los métodos utilizados.26

LISTA DE ABREVIATURAS

AF: Asimetría Fluctuante

ED: Estabilidad del Desarrollo

RD: Ruido del Desarrollo

AD: Asimetría Direccional

LMM: Modelos Lineales Mixtos

GLMM: Modelos Lineales Generalizados Mixtos

AICc: Criterio de Información de Akaike de segundo orden

ADN: Ácido desoxirribonucleico

i.e.: Es decir

e.g.: Por ejemplo

obs. pers.: Observación personal

ca.: Alrededor de

REML: Máxima verosimilitud restringida

ML: Máxima verosimilitud

w_i : Pesos de akaike

n : Tamaño muestral

gl: Grados de libertad

SAG: Servicio Agrícola y Ganadero

CONAF: Corporación Nacional Forestal

CV: Coeficiente de variación

SE: Error estándar

pp.: páginas

Vol.: Volumen

RESUMEN

La herramienta de medición más utilizada para estimar la estabilidad del desarrollo ha sido la asimetría fluctuante (AF), la cual se refiere a pequeñas desviaciones aleatorias respecto a la simetría de un carácter bilateral en poblaciones de organismos. Los factores de estrés que supuestamente causan la AF pueden ser genéticos y/o ambientales. Por consiguiente, la asimetría de un organismo usualmente se ha utilizado como un indicador de su calidad general, propiciando que la AF sea empleada como un índice de ventaja selectiva. En aves, uno de los grupos más estudiados, la longitud de las rectrices es un rasgo ampliamente explorado en dicho contexto. En este trabajo, se cuantificó la AF de las plumas rectrices de adultos del rayadito (*Aphrastura spinicauda*) y su relación con el éxito reproductivo individual y la conformación de parejas, para determinar el papel potencial de la cola como rasgo indicador de calidad individual en esta especie. Para ello, se midieron diversas variables de éxito reproductivo de 74 aves capturadas y marcadas durante tres temporadas reproductivas consecutivas en el Parque Nacional Fray Jorge, Región de Coquimbo, Chile. Los resultados obtenidos en este estudio sugieren que las plumas rectrices podrían ser un rasgo indicador de calidad individual en el rayadito, debido a que adultos reproductivos con rectrices más largas presentaron un mayor desempeño reproductivo (medido como el número de volantones producidos en relación al tamaño de puesta). También se observó que machos cuyas parejas sociales iniciaron primero la puesta, presentaron rectrices más simétricas que los machos con intentos de anidación tardíos. Contrario a estos hallazgos, no se encontró un efecto significativo de la AF sobre las medidas directas del éxito reproductivo, lo que podría

sugerir que la simetría de las plumas rectrices en el rayadito no está asociada a la fertilidad de los individuos. Aunque la relación entre el inicio de la puesta y la asimetría de las rectrices y entre el largo de la cola y el desempeño reproductivo sugerirían que la cola del rayadito puede ser un rasgo involucrado en la selección de pareja, no se encontró evidencia de apareamiento selectivo en torno a estos rasgos entre los miembros de las parejas reproductivas. Estudios futuros deberían utilizar las plumas rectrices como una estructura compuesta con todos los aspectos de la variación de la forma y no solo mediciones lineales, para determinar si los rayaditos pueden evaluar la asimetría y/o el tamaño de la cola como señalización en la selección sexual mutua.

ABSTRACT

Fluctuating asymmetry (FA) is the most used measurement to estimate developmental stability, which refers to small, random deviations from symmetry in a bilateral trait in populations of organisms. Factors causing FA can be either genetic and/or environmental stressors. Therefore, asymmetry of an organism has been used as an indicator of its overall quality, favoring the use of FA as an index of selective advantage. In birds, one of the most studied groups, the tail length is a trait frequently studied in such a context. To determine the potential role of the tail as an indicator of individual quality in the Thorn-tailed Rayadito (*Aphrastura spinicauda*), we quantified FA of adult rectrices and their relationship with individual reproductive success and mating patterns. To this end, different variables of reproductive success were measured for 74 captured and marked birds during three consecutive breeding seasons in Fray Jorge National Park, Coquimbo Region, Chile. The results obtained in this study suggest that rectrices could be an indicator of individual quality in rayaditos, as breeding adults with longer tails had higher reproductive performance (measured as the proportion of eggs that successfully fledged). It was also evidenced that males whose social mates started laying earlier had more symmetrical rectrices than males whose mates laid their clutches later in the season. Contrary to these findings, there was no evidence of an effect of FA on the measures of reproductive success, which might imply that tail symmetry in rayaditos may not be associated with individual fertility. Although the relationship between laying date and tail asymmetry, and between rectrix length and breeding success could point at the rayadito's tail as a trait involved in mate choice, there was no evidence of assortative

mating between breeding individuals based on these traits. Future studies should use rectrices as a composite structure with all aspects of form variation and not just linear measurements, to determine whether rayaditos can evaluate tail asymmetry and/or size, and use it as a cue in mutual sexual selection.

1. INTRODUCCIÓN

La simetría es una característica fundamental de los planes corporales de los organismos vivos (Crow, 1928; Weyl, 1952; Mainzer, 1996), en parte porque requiere menos energía que las alternativas asimétricas (Graham y col., 2010). La simetría puede ser definida como la conservación balanceada de la forma en la rotación o de la transformación isomórfica en las interacciones, reteniendo uno o varios parámetros invariables en la transformación (García-Bellido, 1996; Manuel, 2009). En la naturaleza pueden encontrarse diversas formas de simetría, tales como simetría bilateral, radial, rotacional, diedral, helicoidal, traslacional y fractal (para una descripción general de los planos corporales, véase Gerhart y Kirschner, 1997; Graham y col., 2010), las cuales, en los diferentes organismos donde ocurren, son a menudo asumidas como un producto de su adaptación (e.g., Beklemishev, 1964; Weibel, 1991; Grabowsky, 1994; Farnsworth y Niklas, 1995; Banavar y col., 1999; Davis y Patel, 1999; West y col., 2000; Enquist, 2002; Couso, 2009; Holló y Novák, 2012; véase también Graham y col., 2010).

La simetría bilateral se asocia con la repetición de partes como pares, como los lados izquierdo y derecho, que serían una imagen especular entre sí (Weyl, 1952; Manuel, 2009; Graham y col., 2010; Klingenberg, 2015). Este tipo de simetría ocurre en más del 99% de las especies animales (Holló y Novák, 2012), especialmente vertebrados, platelmintos y artrópodos, donde la locomoción eficiente es importante (Beklemishev, 1964; Grabowsky, 1994; García-Bellido, 1996; véase además Holló y Novák, 2012). Por ejemplo, se ha propuesto que la simetría bilateral influye en la eficiencia de vuelo de las aves (Thomas, 1993b; Brown y Brown, 1998).

En teoría, la simetría bilateral perfecta sería posible solamente en el caso que el desarrollo fuera un proceso completamente determinista y homogéneo, dónde los órganos correspondientes sobre los diferentes lados del organismo se desarrollaran como una copia idéntica del otro, dando como resultado un “fenotipo objetivo” (Auffray y col., 1999; Klingenberg, 2003; Nijhout y Davidowitz, 2003; Van Dongen, 2006). Este escenario dista bastante de la realidad, ya que el proceso natural del desarrollo de un organismo está sometido a pequeñas perturbaciones aleatorias en los mecanismos que ocurren al interior de las células, pudiendo afectar tasas de crecimiento, división o elongación celular (e.g., McAdams y Arkin, 1999; Fiering y col., 2000; Smolen y col., 2000). El origen de estas perturbaciones, interpretadas como ruido del desarrollo (RD), aún no se comprende del todo, pero probablemente tiene que ver con el bajo número de copias de ADN y de muchas otras macromoléculas (Losick y Desplan, 2008; Raj y van Oudenaarden, 2008; Huh y Paulsson, 2011; Coulon y col., 2013; Marinov y col., 2014). A su vez, procesos homeostáticos intrínsecos del organismo que amortiguan los efectos disruptivos del RD durante la ontogenia, generalmente provocan una disminución en la magnitud de las asimetrías de rasgos bilaterales (e.g., Swaddle y Witter, 1997) y a menudo son utilizados como indicadores de la estabilidad del desarrollo (ED; Waddington, 1942; Zakharov, 1992; Møller, 1997). La expresión visible a nivel morfológico de estos dos mecanismos opuestos (i.e., RD y ED) corresponderían a las pequeñas desviaciones no direccionales de la simetría perfecta, ocasionando variabilidad acumulada en el desarrollo de tejidos y órganos (Klingenberg, 2003).

La herramienta de medición más utilizada para estimar la ED ha sido la asimetría fluctuante (AF; Mather, 1953; Van Valen, 1962; Soulé, 1967; Palmer y

Strobeck, 1986; Palmer, 1994; Møller y Swaddle, 1997; Clarke, 1998; Palmer y Strobeck, 2003; Polak, 2003; Van Dongen, 2006; Graham y col., 2010; Klingenberg, 2015). La AF hace referencia a pequeñas desviaciones aleatorias de la simetría perfecta, y usualmente, se mide como la diferencia absoluta entre el lado izquierdo y derecho de rasgos morfológicos bilateralmente simétricos (Van Valen, 1962; véase también Pearson, 1901; Astaurov, 1930; Ludwig, 1932). En general, la variación inter-individual de la AF dentro de una población suele seguir una distribución normal (Figura 1a). La base argumental del uso de la AF como medida de la ED supone que las estructuras correspondientes sobre los dos lados de un organismo bilateral son réplicas independientes de un mismo desarrollo, el cual se ha llevado a cabo bajo el control de un mismo genoma y bajo un mismo ambiente (Klingenberg, 2003). Esto sugiere que la asimetría visible y cuantificable de distintas estructuras morfológicas sería la expresión de las perturbaciones que se han acumulado durante el desarrollo y de la capacidad genotípica y ontogenética del organismo para hacer frente a dichas alteraciones (Auffray y col., 1999; Klingenberg, 2003).

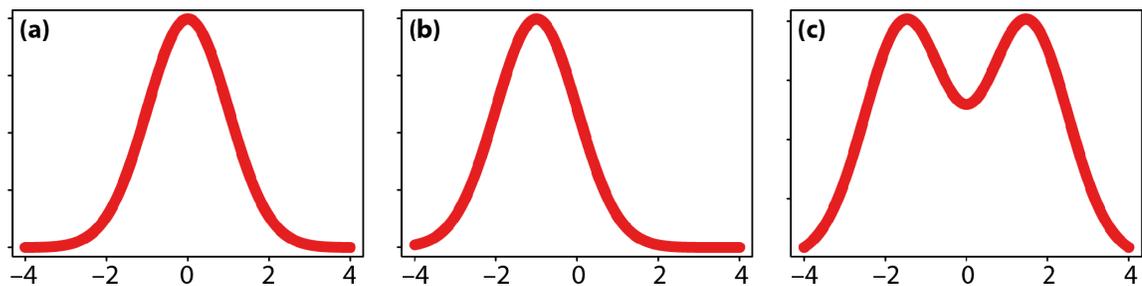


Figura 1. Distribuciones de frecuencia para las diferencias entre los valores del lado izquierdo y el derecho de un rasgo bilateral en tres principales tipos de asimetría (modificado de Klingenberg, 2015). (a) Asimetría fluctuante; (b) Asimetría direccional; (c) Antisimetría. Las unidades de los ejes de los gráficos son arbitrarias.

Además de la AF, existen otras dos formas de asimetría que también han sido distinguidas de acuerdo a la distribución de la diferencia entre el lado izquierdo y derecho de organismos en una población: la asimetría direccional (AD) y la antisimetría (Van Valen, 1962; Palmer y Strobeck, 1986). La AD se caracteriza por el desarrollo de un rasgo que es consistentemente más grande en un lado en particular, ya sea en el lado izquierdo o derecho (e.g., el corazón en mamíferos; Van Valen, 1962; Figura 1b). La antisimetría ocurre cuando hay diferencias morfológicas significativas entre lados, pero con una extremidad de mayor magnitud que varía aleatoriamente en la población, tal que hay una mezcla de individuos “izquierdos” y “derechos” (e.g., las pinzas de señalización del cangrejo violinista macho; Palmer, 2005; Figura 1c). Existe discrepancia dentro de la literatura respecto a si solo la AF o también los otros tipos de asimetría puedan ser indicadores importantes de la ED. Algunos autores sugieren que solo debiese tenerse en cuenta la AF (Palmer y Strobeck, 1986, 1992), mientras que otros estudios indican que las otras formas de asimetría también pueden reflejar diferencias o heterogeneidades en la ED (McKenzie y Clarke, 1988; Leary y Allendorf, 1989; Markow, 1992; Graham y col., 1993a; Møller, 1994a; Møller y Swaddle, 1997). De cualquier forma, estos tres tipos de asimetría no son medidas mutuamente excluyentes, ya que todas pueden ocurrir en un mismo rasgo (Van Valen, 1962). Sin embargo, la AF parece gozar de mayor aceptación para la medición de la ED en poblaciones, debido a su simplicidad de manejo, su conocido óptimo teórico, rapidez en la obtención de resultados y factibilidad de integrarse en un marco estadístico y analítico (véase Leamy, 1984; Palmer y Strobeck, 1986, 2003; Palmer, 1994; Van Dongen y col., 1999; Van Dongen y col., 2003).

Los factores de estrés que supuestamente causan la AF pueden ser genéticos y/o ambientales (Palmer y Strobeck, 1986; Parsons, 1990; Møller y Pomiankowski, 1993a). Dentro de los factores genéticos de estrés se puede reconocer la depresión por exogamia y/o endogamia (Clarke y col., 1986; Gomendio y col., 2000; Kurbalija y col., 2010; Lovatt y Hoelzel, 2011), la hibridación (Leary y col., 1985; Wilsey y col., 1998) y la incorporación de nuevas mutaciones al genoma (Fisher y Holt, 1944; Clarke y McKenzie, 1987). Las causas ambientales incluyen las deficiencias nutricionales (Swaddle y Witter, 1994; Nosil y Reimchen, 2001), el efecto de parásitos (Møller, 1992b; Polak, 1993; Møller, 1996b; Brown y Brown, 2002), el estrés audiogénico (i.e., ruido fuerte; Doyle y col., 1977; Siegel y Mooney, 1987), las temperaturas extremas (Savage y Hogarth, 1999; Mpho y col., 2002), la exposición a contaminantes (Valentine y Soulé, 1973; Graham y col., 1993b; Eeva y col., 2000), factores denso-dependientes (e.g., Møller y col., 1995; Rettig y col., 1997), y muchas otras condiciones ambientales que provocan algún tipo de estrés durante el desarrollo (Parsons, 1991).

En general, la AF ha sido empleada como un indicador de la condición física y salud de los organismos, así como de su adecuación biológica (Møller y Hoglund, 1991; Møller, 1997; Møller, 1999a; Carbonell y col., 2003; Leamy y Klingenberg, 2005). Por consecuencia, varios autores estudian la AF en un contexto evolutivo (Møller y Swaddle, 1997), como por ejemplo, en relación a la competencia por acceso a parejas y la selección de pareja (Møller y Pomiankowski, 1993a; Møller y Thornhill, 1998; Uetz y Smith, 1999; Brown y col., 2008; véase además Møller y Cuervo, 2003; Tomkins y Simmons, 2003 para revisiones). Numerosos estudios documentan una asociación negativa entre la adecuación biológica y la asimetría de los individuos (Møller, 1997;

Møller y Swaddle, 1997), e incluso, entre el éxito de apareamiento de machos y la AF en distintas estructuras morfológicas (Møller, 1990; Møller, 1992a; Harvey y Walsh, 1993; Arcese, 1994; Thornhill y Gangestad, 1994). Por ejemplo, en el pinzón cebrado (*Taeniopygia guttata*) y en el pez cola de espada (*Xiphophorus cortezi*), las hembras prefieren machos que presentan patrones de pigmentación simétricos (Swaddle y Cuthill, 1994; Morris, 1998), mientras que en humanos, las mujeres prefieren a hombres con cuerpos y rostros más simétricos (Brown y col., 2008).

A pesar del soporte empírico de algunos estudios, el uso de la AF como medida de la ED y predictor de la calidad individual y de los componentes de la adecuación biológica ha sido y sigue siendo objeto de debate (véase Leung y Forbes, 1996; Tomkins y Simmons, 1998; Clarke, 1998; Palmer, 2000; Lens y col., 2002b; Tracy y col., 2003). Dicha controversia se deriva de la incongruencia entre los resultados empíricos obtenidos hasta el momento, ya que otro importante número de estudios han obtenido una relación nula o débil entre la AF y la adecuación biológica individual, particularmente en el contexto de la selección sexual (Markow y Ricker, 1992; Fiske y col., 1994; Simmons y col., 1999; Stige y col., 2005).

Uno de los problemas que ha incrementado el escepticismo sobre la fiabilidad de la AF radica en la robustez metodológica utilizada para el análisis de la información (véase Palmer y Strobeck, 1986, 1992, 2003; Merilä y Björklund, 1995). Por ejemplo, en el caso de un rasgo bilateralmente simétrico, el hecho de disponer de sólo dos lados, deja disponible sólo un grado de libertad y un tamaño muestral $n = 2$ para estimar la varianza (Graham y col., 2010). Por consiguiente, la estimación de la ED es susceptible de imprecisión (Whitlock, 1996, 1998; Van Dongen, 1998), siendo afectada también por

errores de medición, efectos de otros tipos de simetría (AD o antisimetría) o efectos de escala (Simmons y col., 1999; Palmer, 2000). Un inconveniente adicional radica en la pobre capacidad para inferir relaciones entre AF y adecuación biológica a nivel individual (e.g., en el contexto de la selección sexual), lo cual resulta un problema significativo considerando que la mayoría de estudios han investigado dicha relación a nivel poblacional (véase Clarke, 1998). Incluso, un análisis crítico realizado por Clarke (1998), reveló que más de la mitad de los trabajos revisados por Møller (1997) que apoyan una relación positiva entre la ED y la adecuación biológica, no estudian específicamente las relaciones que pretenden demostrar y, además, muchos de los estudios son equívocos y no proporcionan evidencias concluyentes. Estos inconvenientes, sumados a un eventual sesgo de publicación hacia resultados “positivos” (véase Møller, 1999; Simmons y col., 1999; Palmer, 2000; Tomkins y Simmons, 2003), resaltan la necesidad de seguir llevando a cabo estudios sobre AF y sobretodo, realizarlos a escala individual, con el fin de contribuir a dilucidar su relación con la adecuación biológica.

Uno de los grupos ampliamente estudiados respecto a la AF son las aves (Goddard y Lawes, 2000). En aves, es común encontrar AF en el largo de plumas, la cual puede ser fijada tempranamente en el desarrollo y persistir a través del tiempo (i.e., independientemente de las mudas; e.g., Møller, 1996a; Stige y col., 2005), o bien, presentar fluctuaciones entre mudas (e.g., Swaddle y Witter, 1994; McGraw y col., 2002; Kellner y Alford, 2003). El primer caso sugeriría que la AF es determinada por el genotipo y/o condiciones ambientales experimentadas durante el desarrollo temprano (Kellner y Alford, 2003), afectando permanentemente los folículos de las plumas (Stige

y col., 2005). En cambio, el segundo caso es consistente con la idea de que la AF sería un indicador del estrés durante diferentes periodos a lo largo de la vida (Kellner y Alford, 2003). Sin embargo, lo más probable es que en la mayoría de los casos, la AF sea determinada por una combinación entre genotipo y problemas durante el desarrollo (i.e., problemas de tipo ambiental; e.g., Leclaire y col., 2013), expresando diferentes magnitudes entre rasgos, individuos, poblaciones y/o especies (véase e.g., Grammer y col., 2003; Møller y Cuervo, 2003; Kellner y Alford, 2003; Polak, 2003; Pigliucci y Preston, 2004, entre otros).

Las plumas rectrices (i.e., la cola) de las aves han sido uno de los rasgos más estudiados, debido a su papel potencial en la selección sexual (Andersson y Iwasa, 1996; véase además comentario en Goddard y Lawes, 2000). Gran parte de estos estudios han evaluado indirectamente distintas hipótesis de selección sexual, utilizando para ello, correlaciones entre indicadores del éxito reproductivo y la AF de un carácter sexual secundario (Møller y Pomiankowski, 1993a; Møller, 1994b; Tomkins y Simmons, 2003). Un problema de la investigación sobre selección sexual y AF es que la gran mayoría de estudios han sido realizados en aves del hemisferio norte, generando un sesgo sobre la información publicada hasta la fecha (e.g., Møller y Hoglund, 1991; Møller, 1992a; Møller, 1994b; Stige y col., 2005; Leclaire y col., 2013). El presente trabajo pretende evaluar la potencial relación entre el éxito reproductivo individual (i.e., un componente de la adecuación biológica de los individuos) y la AF de las rectrices en una población del *Aphrastura spinicauda* (rayadito) (Furnariidae: Passeriformes), un ave nidificadora secundaria de cavidades (Johnson y Goodall, 1967) que se distribuye en los bosques templados del sur de Sudamérica (Jaramillo, 2005; Martínez y González, 2017).

El rayadito es una especie insectívora, pequeña y activa que se reproduce desde finales de septiembre hasta principios de febrero a lo largo de un extenso gradiente latitudinal (aproximadamente 30-55°S) (Hellmayr, 1932; Remsen, 2003), y altitudinal (0-2400 m s. n. m en los Andes) (Housse, 1945; Altamirano, 2015), tanto en Chile como en Argentina. Esta es un ave socialmente monógama que se caracteriza por la ausencia de un evidente dimorfismo sexual y por presentar cuidado parental compartido entre ambos padres (Moreno y col., 2005, 2007; Espíndola-Hernández y col., 2017). Durante la época reproductiva, los rayaditos concentran la mayor parte de sus actividades en un radio de 30 m alrededor de sus nidos (van Dongen y col., 2009) y muestran una alta territorialidad intra e interespecífica (Ippi, 2009). La nidificación ocurre naturalmente en cavidades de árboles (Moreno y col., 2005, 2007), colocando sus nidos de 0 a 29 m sobre el nivel del suelo, dependiendo de la población (Cornelius, 2008; McGehee y col., 2010; Altamirano y col., 2012). Las parejas reproductoras pueden llegar a utilizar cavidades artificiales (i.e., cajas nido), haciendo posible la investigación con métodos rigurosos y estandarizados en una población (véase e.g., Moreno y col., 2005; Tomasevic y Estades, 2006; Quilodrán y col., 2012; Quirici y col., 2014). En consecuencia, el rayadito se constituye como un excelente modelo para estudios sobre selección sexual y su posible relación con la AF.

De acuerdo a lo sugerido para especies con cuidado biparental y ausencia de dimorfismo sexual (véase Trivers, 1972; Jones y Hunter, 1993; Amundsen, 2000; Kokko y Johnstone, 2002; Kraaijeveld y col., 2007; Rowe y Weatherhead, 2011), se esperaría que la selección de pareja en el rayadito tuviera lugar en ambos sexos, posiblemente mediada por rasgos indicadores de calidad presentes en hembras y machos (i.e.,

selección sexual mutua; véase Tarvin y Murphy, 2012). De acuerdo a Moreno y col. (2007), las rectrices largas, graduadas y con ápices a modo de espinas (Figura 2), podrían ser una señal de calidad individual. Estos autores sugieren que dicho rasgo podría estar seleccionado sexualmente en machos y hembras, pues presenta un coeficiente de variación ligeramente alto en comparación con otros caracteres morfológicos, lo que es característico de rasgos epigámicos (Møller y Pomiankowski, 1993b; Fitzpatrick, 1997), y ya se han realizado estudios en otras especies de aves que indican que este tipo de rasgo parece estar sujeto a presiones selectivas asociadas al éxito de apareamiento (e.g., Andersson, 1982; Grafen, 1990; Johnstone, 1995), pese a la desventaja que implicaría poseer rectrices alargadas y graduadas que involucran un coste aerodinámico generado por el aumento de la resistencia (Thomas, 1993a).

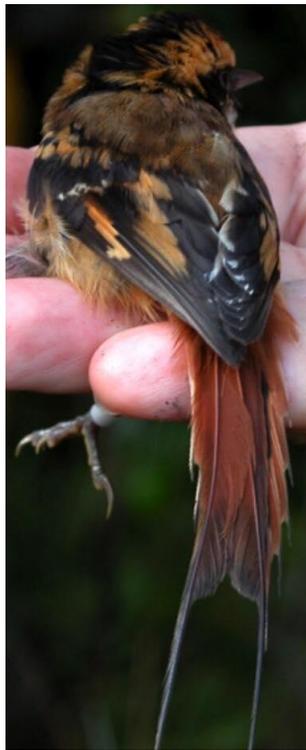


Figura 2. Rayadito con su cola graduada característica, mostrando principalmente las dos plumas rectrices centrales más largas de la cola (r1; véase Pyle y col., 2015). Modificado de Moreno y col. (2007).

Si bien hay investigaciones que han evaluado los costos aerodinámicos generados por la AF en las retrices (Møller, 1991; Balmford y col., 1993; Thomas, 1993b; Evans y col., 1994; Rowe y col., 2001; González-Jaramillo y de la Cueva, 2012), algunas de ellas sugiriendo una potencial reducción en sobrevivencia, hay pocos estudios enfocados en el papel de la asimetría de las plumas retrices (de la cola) y el éxito de apareamiento de sus portadores (Møller, 1992; Safran y McGraw, 2004; Stige y col., 2005; Krištín y col., 2007; González-Jaramillo y de la Cueva, 2010).

Hipótesis

La ausencia de dimorfismo sexual en el plumaje y en los roles parentales del rayadito están relacionadas al uso de las plumas retrices como un rasgo indicador de calidad individual de los adultos reproductores.

Predicciones:

1. Apareamiento selectivo que refleje una correspondencia en el grado de asimetría de la cola entre los miembros de las parejas reproductivas.
2. Relación negativa entre la asimetría de la cola y las distintas medidas de éxito reproductivo.

Objetivos

Objetivo general:

Determinar el rol potencial de las plumas rectrices como rasgo indicador de calidad individual de adultos reproductores en una población del rayadito (*Aphrastura spinicauda*) en el Parque Nacional Fray Jorge.

Objetivos específicos:

1. Determinar la relación entre la asimetría de las rectrices y el éxito reproductivo individual.
2. Evaluar la conformación de parejas respecto a la asimetría de las rectrices.

2. MATERIALES Y MÉTODOS

Sitio de estudio

Este estudio se llevó a cabo durante tres temporadas reproductivas consecutivas, desde comienzos de octubre hasta finales de diciembre en los años 2013 a 2015, en una población del rayadito (*Aphrastura spinicauda*) habitando cajas nido instaladas en el Parque Nacional Fray Jorge (30°38'S, 71°40'O), Región de Coquimbo, en el centro-norte de Chile (Figura 3). Un total de 101-157 cajas nido se dispusieron a 1.5-3.0 m del suelo en bosques relictos del P. N. Fray Jorge, siendo repartidas de forma regular (cada 25-35 m entre una y otra) y georreferenciadas con un error de medición de 2 m. La disposición espacial de las cajas nido se definió después de considerar estimaciones previas de densidad de las aves reproductoras (véase Vergara y Marquet, 2007). El área de este estudio en Fray Jorge abarca 5.3 km² en un paisaje predominantemente semiárido, dominado por hábitat de “matorral desértico mediterráneo costero” y “matorral desértico mediterráneo interior” (Luebert y Plissock, 2017), en el cual se encuentra inmerso el bosque relicto, compuesto de varios fragmentos localizados en un rango de la cordillera de la costa que alcanza hasta 630 m s. n. m. (Villagrán y col., 2004; del-Val y col., 2006).



Figura 3. Mapa mostrando la ubicación del Parque Nacional Fray Jorge, Región de Coquimbo, centro-norte de Chile. Modificado de Botero-Delgadillo (2017).

Colección de los datos

En cada año, las cajas nido se monitorearon diariamente hasta que los volantones abandonaron el nido, registrando en detalle indicadores del éxito reproductivo (Tabla 1; Botero-Delgadillo, 2017). Los ocupantes de las cajas nido (adultos y crías) fueron capturados cuando los polluelos tenían entre 12 y 14 días de edad, y posteriormente marcados con anillos de aluminio numerados (véase Moreno y col., 2005). Para la captura, se utilizó una trampa activada manualmente que selló el agujero de entrada cuando los adultos ingresaban a alimentar a los pollos (véase Quirici y col., 2014).

Tabla 1. Indicadores de éxito reproductivo incorporados como variable respuesta en los modelos generales. Todos los modelos incluyeron medidas de asimetría fluctuante como variable predictora. Los análisis incluyeron co-variables adicionales que se detallan abajo

Variables indicadoras de éxito reproductivo

- Inicio de eclosión*: Número de días respecto a la primera pareja registrada.
- Tamaño de puesta: Número de huevos puestos.
- Éxito de eclosión: Número de eclosiones/número de huevos.
- Éxito de crianza: Número de volantones/número de crías.
- Desempeño reproductivo: Número de volantones/número de huevos. Para los análisis se utilizó el desempeño reproductivo como variable binaria, donde valores iguales a 1 (o 100) se asignaron a una categoría óptima de éxito, mientras que todos aquellos que presentaron alguna reducción, sin importar la magnitud, se dejaron en una categoría de éxito reducido o nulo.
- Número de pichones.
- Número de volantones.
- Volumen de puesta: Suma del volumen de cada huevo.
- Desviación estándar del peso de los pichones en la caja nido.
- Ganancia de paternidad en nido propio: Porcentaje de la nidada engendrada por el macho en su nido.
- Éxito de apareamiento de la hembra: Número mínimo de parejas de la hembra.

Co-variables adicionales usadas como predictores en los modelos

- Experiencia de la pareja: Experiencia reproductiva previa de la pareja (0/1). Si la unidad social conformada por la pareja ya tuvo una experiencia reproductiva en el área de estudio en años anteriores, el valor es 1. Si la pareja es nueva y no tiene experiencia conjunta, el valor es 0.
- Peso de adultos

*También fue contemplado como co-variable en los modelos de éxito reproductivo y asimetría

Luego de la captura, se realizaron mediciones de asimetría fluctuante sobre las dos plumas rectrices centrales más largas en ambos lados de la cola (± 0.05 mm; véase Moreno y col., 2005, 2007; Figura 2). Se les midió la longitud total, desde el punto de inserción de las plumas (determinado empujando una regla fija al punto de resistencia) hasta su extremo, considerando las espinas en ambas rectrices. Para incrementar la precisión, todos los rasgos fueron medidos tres veces, aunque sólo el valor promedio de cada lado fue registrado en terreno para ser usado posteriormente en los análisis. No se pudieron obtener mediciones de las plumas de la cola para los polluelos por no estar lo suficientemente desarrolladas. Como todos los individuos se capturaron en la misma etapa de nidificación, no fue necesario controlar por los cambios de muda (ocurren

principalmente entre diciembre y febrero; Pyle y col., 2015). Las mediciones de plumas visiblemente desgastadas o dañadas no fueron consideradas en los análisis. Estos criterios excluyeron un total de 43 mediciones de la cola. Por último, las aves se pesaron empleando la misma técnica tanto para adultos como pichones (± 0.1 g; véase Moreno y col., 2005, 2007), y antes de la liberación, se obtuvo una muestra de sangre de ca. 17 μ l por punción de la vena braquial con una aguja estéril (Quirici y col., 2014). Las muestras de sangre se almacenaron en FTA™ Classic Cards (Whatman™) para sexaje molecular y análisis de parentesco (Botero-Delgadillo y col., 2017).

Sexaje molecular

Dada la ausencia de dimorfismo sexual evidente en rayaditos (Moreno y col., 2007), el sexo fue determinado usando un marcador ligado a los cromosomas sexuales (P2/P8; Griffiths y col., 1998). Una descripción detallada sobre la extracción de DNA y amplificación/análisis de microsatélites se puede revisar en otra parte (Botero-Delgadillo y col., 2017). En resumen, los individuos fueron genotipados en 13 loci microsatélites polimórficos, usando ocho marcadores especie-específicos (véase Yáñez y col., 2015), y cinco marcadores amplificadores de especies cruzadas (véase Slate y col., 2007; Olano-Marín y col., 2010; van Oosten y col., 2016).

Paternalidad

El número de parejas (para las hembras) y la pérdida de paternidad (para los machos) se estimaron después de realizar un análisis de paternidad. Una descripción detallada de esto se puede revisar en el estudio de Botero-Delgadillo y col. (2017). En resumen, se

utilizaron 12 loci de microsatélites con el logaritmo de probabilidades (puntuación LOD) y el Delta crítico para asignar paternidad. Los resultados de estos análisis se comprobaron posteriormente para confirmar/excluir la paternidad de cada uno de los posibles candidatos. La asignación se confirmó cada vez que el padre más probable no mostró ningún desajuste en los 12 loci con la descendencia putativa y había un 95% de confianza en torno a la asignación basada en puntuaciones LOD o Delta (i.e., confianza estricta; Kalinowski y col., 2007). Si el padre social era el candidato más probable y no mostraba ningún desajuste, la asignación de igual forma fue confirmada.

Análisis estadístico

Análisis de Asimetría Fluctuante

La asimetría fluctuante (AF) individual del rasgo en estudio se calculó como la diferencia en la longitud de las plumas rectrices entre los lados izquierdo (L) y derecho (R) ($AF = L - R$; Palmer, 1994), mientras que su tamaño se definió como el promedio (media aritmética) entre el lado izquierdo y derecho ($(L - R)/2$). Antes de realizar cualquier análisis de AF, se removieron los valores atípicos, ya que estos pueden tener un efecto desproporcionadamente grande en el análisis de la simetría y ser el resultado probable de grandes errores de medición, errores de registro, o lesiones (Palmer y Strobeck, 2003). Para la significancia de los valores atípicos se realizó el test de Grubb (Palmer y Strobeck, 2003), usando el paquete “outliers” (Komsta, 2015) en R versión 3.4.1 (R Development Core Team, 2017). Se identificaron dos outliers significativos de AF en el año 2013 ($P < 0.01$), cuatro en el 2014 ($P < 0.01$) y dos en el 2015. Estos

outliers se excluyeron de todos los análisis posteriores, sin observar cambios en los patrones predichos.

La AF con signo ($L - R$) debiera mostrar una distribución de frecuencias aproximadamente normal en torno a una media de cero, aunque también podría seguir una distribución leptocúrtica (Leung y Forbes, 1997; Gangestad y Thornhill, 1999). La normalidad se probó usando la prueba de Shapiro-Wilk. La significancia de la asimetría y la curtosis se obtuvieron usando las pruebas de D'Agostino y de Anscombe-Glynn, respectivamente, empleando el paquete “moments” (Komsta y Novomestky, 2015). Los valores de curtosis se utilizaron para probar la presencia de platicurtosis, una indicación de antisimetría (Palmer y Strobeck, 1992; Palmer, 1994; Møller, 1999b).

Debido a la falta de normalidad de los valores ($P < 0.05$), se realizaron transformaciones de poder (e.g., transformación Box-Cox; véase Peltier y col., 1998) para reducir la heterogeneidad del error (Graham y col., 2010). Para probar la presencia de asimetría direccional (promedio de $L - R$ diferente de cero) se utilizó la prueba t de Student para una muestra (Swaddle y col., 1988). La dependencia del tamaño del rasgo se examinó mediante una correlación de Pearson entre valores de AF sin signo ($(|L - R|)$ y $(R+L)/2$). Debido a la falta de una correlación clara entre AF de la cola y la longitud de la cola (véase “Resultados”), no se corrigió la AF para el tamaño del rasgo (Palmer, 1994; Palmer y Strobeck, 2003). Las comparaciones de AF sin signo entre ambos sexos se realizaron independientemente de las parejas reproductivas (usando pruebas de t) y dentro de las parejas (pruebas de t pareadas). Los valores de AF sin signo se utilizaron en todas las comparaciones.

Para evitar una influencia excesiva de los valores extremos de AF, los análisis también se realizaron con AF sin signo calculada a partir de valores transformados en una escala de 0 a 1 (sin remoción de outliers). La transformación consistió en remplazar cada valor de AF por el cuantil de su rango entre todos los valores de AF (agrupado por años y por sexo). El mismo procedimiento se aplicó para los valores de asimetría con signo (escala = -0.5 , $+0.5$). Los resultados (no mostrados) fueron cualitativamente los mismos que los presentados.

Simetría en relación al éxito reproductivo y apareamiento selectivo

La relación entre la asimetría fluctuante (AF) de las plumas rectrices y el éxito reproductivo de los individuos se evaluó usando modelos lineales mixtos (LMM) y modelos lineales generalizados mixtos (GLMM; Bolker y col., 2008), incluyendo distintas variables indicadoras de éxito reproductivo (Tabla 1) como variable dependiente y la asimetría como variable predictora. El modelo general consideró la AF y el tamaño de la rectriz y su interacción con el sexo como efectos fijos. La identidad de cada individuo y de cada pareja reproductiva y el año de captura de las aves se incluyeron como efectos aleatorios. Además, para evaluar la relación entre la asimetría de las rectrices y el éxito de apareamiento de hembras y machos, se ajustaron modelos para cada sexo por separado, los cuales incluyeron la identidad individual y el año como efectos aleatorios. Los análisis sobre el éxito reproductivo se hicieron para cada variable en forma separada. Para el tamaño de puesta, tamaño de nidada y número de volantones, se utilizó una distribución de errores tipo poisson con función de enlace logarítmica; para el volumen de puesta se usó una distribución normal con función de enlace

identidad; para el éxito de eclosión, éxito de crianza y desempeño reproductivo, se utilizó una distribución binomial con función de enlace logit (Quinn y Keough, 2002). Antes de probar los efectos de la AF, otras co-variables fueron consideradas para ser introducidas en los modelos (véase Tabla 1). La elección definitiva de dichas co-variables se llevó a cabo mediante la comparación de distintos modelos y empleando el criterio de información de Akaike de segundo orden (AICc) para seleccionar el modelo mínimo más adecuado (Crawley, 1993; Anexo S1: Tabla S1). En los modelos sólo se incluyeron los términos de interacción considerados biológicamente relevantes.

Los modelos con funciones de enlace identidad fueron ajustados por estimación de máxima verosimilitud restringida (REML por sus siglas en inglés; Pinheiro y Bates, 2000), mientras que los modelos con funciones de enlace logarítmica o logit se ajustaron por estimación de máxima verosimilitud (ML; Broström, 2003). Los efectos de la AF y otros efectos fijos se probaron mediante pruebas de F (modelos con función de enlace identidad) o pruebas χ^2 (modelos con función de enlace logarítmica o logit). Además, los efectos de la AF se probaron mediante permutaciones con 1000 remuestreos de los individuos. Los errores estándar y los valores P fueron similares con bootstrap y con modelos lineales sin remuestreo, con algunas excepciones que se indican en los Resultados.

Para probar apareamiento selectivo por la AF de la rectora, se utilizó un LMM que relacionó las asimetrías de machos y hembras dentro de las parejas. La identidad y el año de captura de cada individuo se incluyeron como efectos aleatorios.

Todas las pruebas estadísticas se realizaron en el programa R, utilizando un nivel crítico del 5%. Para los GLMMs y LMMs se utilizaron los paquetes lme4 (Bates y

col., 2015), MASS (Venables y Ripley, 2002), MuMIn (Bartoń, 2014) y minque (Wu, 2015).

Nota ética

Todas las aves fueron capturadas y marcadas bajo la autoridad del Servicio Agrícola y Ganadero (SAG; permisos 5193/6295) y la Corporación Nacional Forestal (CONAF), Chile. La investigación se realizó con la aprobación del Comité de Ética de la Facultad de Ciencias, Universidad de Chile.

3. RESULTADOS

Asimetría fluctuante de las plumas rectrices

Se encontró asimetría significativa y curtosis positiva (leptocurtosis), lo que no indica evidencia de antisimetría (Tabla 2). La asimetría direccional no fue significativa (prueba de Wilcoxon de una muestra; $V = 1167.5$, $P = 0.108$) y tampoco hubo evidencia de AD cuando el análisis se realizó para cada sexo durante todo el período de estudio (macho: $t = 1.78$, $P = 0.0818$; hembra: $t = 1.15$, $P = 0.257$) y para cada año (en todo $P > 0.05$ después del ajuste de Bonferroni). Esto en conjunto con la inspección visual de los datos, sugiere que las desviaciones de la normalidad pueden ser producto de colas largas en las distribuciones de L – R, que pueden ser atribuibles a errores de medición o a valores extremos de AF. Si bien no se integraron medidas repetidas en los análisis como para cuantificar la magnitud del error de medición, su efecto se asumió nulo o probablemente poco representativo en la distribución de los datos al considerar que las mediciones repetidas de la rectriz no mostraron variación evidente según la escala o resolución del instrumento de medición utilizado (Botero-Delgadillo obs. pers.) y que se realizaron procedimientos para minimizar sus efectos potenciales (promedio de las réplicas, transformaciones de poder y remoción de valores atípicos de AF; Palmer y Strobeck, 2003; Graham y col., 2010; Klingenberg, 2015).

Los análisis no obtuvieron una asociación significativa entre la AF y el tamaño del rasgo (Tabla 2), ya sea contemplando el conjunto de todos los datos o los datos agrupados por sexo y por año, por lo que la AF no debió ser corregida (Palmer, 1994; Palmer y Strobeck, 2003). No hubo diferencias significativas de AF en la rectriz en las

comparaciones generales entre sexos (Tabla 3) y en las comparaciones entre los miembros de las parejas reproductivas (pruebas de t pareadas: en todo $P > 0.05$). Se encontró que los machos tuvieron colas más largas que las hembras para toda la muestra (Tabla 3), así como al interior de las parejas ($t_{36} = 4.77$, $P < 0.0001$). La interacción significativa entre año y tamaño de la rectora sugiere que dicha diferencia fue más acentuada para los individuos capturados en 2013. La masa corporal de los individuos no se correlacionó significativamente con la AF de la rectora (en todo $P > 0.05$). De igual forma, no se correlacionó con el tamaño de la rectora cuando el análisis se realizó para cada sexo (Hembra: $r = -0.0696$, $P = 0.635$; Macho: $r = 0.226$, $P = 0.14$) y para cada sexo por año (en todo $P > 0.05$ antes y después del ajuste de Bonferroni). No obstante, se obtuvo una correlación significativa entre el tamaño de la rectora y la masa corporal, cuando se contempló el conjunto completo de datos ($t_{91} = 3.69$, $P < 0.0001$).

Tabla 2. Análisis exploratorio de los datos de la asimetría fluctuante (AF) de rayaditos (*Aphrastura spinicauda*) hembras y machos en Fray Jorge, Chile. Las desviaciones de cero y el valor esperado de la media para una distribución normal se analizaron con pruebas de t de una muestra, tal como se describe en Palmer (1994). La asimetría y la curtosis se analizaron con pruebas de z . La media de la AF con signo está en mm.

Sexo	Año	N	Media tamaño (SE)	Pearson r^a	(R - L)		
					Media (SE)	Asimetría	Curtosis
Hembra	<i>Todos</i>	49	71.8 (0.629)	-0.0918	0.245 (0.213)	1.02**	5.02*
	2013	17	72.1 (1.22)	-0.148	0.0882 (0.262)	-0.273	2.52
	2014	15	71.2 (0.768)	-0.203	0.3 (0.585)	0.889	2.93
	2015	17	72.0 (1.2)	0.116	0.353 (0.242)	1.2	4.3
Macho	<i>Todos</i>	44	75.8 (0.692)	-0.306	0.386 (0.217)	1.17**	4.63*
	2013	14	78.6 (0.69)	-0.534	0.393 (0.268)	0.245	1.96
	2014	14	73.1 (1.24)	-0.184	0.321 (0.49)	1.22	4.32
	2015	16	75.6 (1.18)	-0.352	0.438 (0.365)	1.19	3.57
<i>Ambos</i>	<i>Todos</i>	93	73.7 (0.507)	-0.182	0.312 (0.152)	1.08***	4.85**

Nota: Corrección de Bonferroni se llevó a cabo para todos los efectos de interacción entre sexo y año.

^a Coeficiente de correlación de Pearson entre |R-L| y (R+L)/2.

* $P < 0.05$, ** $P < 0.01$, *** $P < 0.001$

SE: Error estándar; N: Tamaño muestral

Tabla 3. Las mediciones morfológicas (media \pm SE, n en paréntesis) de rayaditos (*Aphrastura spinicauda*) se muestran para la longitud y asimetría fluctuante (AF) de la cola (mm) y para la masa corporal (g), en hembras y en machos de Fray Jorge, Chile.

	Año	Hembra	CV	Macho	CV	t^*	P
Adultos							
AF rectriz (mm)	<i>Todos</i>	0.98 \pm 0.164 (49)	1.17	0.954 \pm 0.171 (44)	1.19	-0.106	0.916
	2013	0.794 \pm 0.172 (17)	0.892	0.821 \pm 0.178 (14)	0.813	0.11	0.913
	2014	1.63 \pm 0.398 (15)	0.943	1.11 \pm 0.393 (14)	1.33	-0.941	0.355
	2015	0.588 \pm 0.211 (17)	1.48	0.938 \pm 0.295 (16)	1.26	0.962	0.344
Largo rectriz (mm)	<i>Todos</i>	71.8 \pm 0.629 (49)	0.0613	75.8 \pm 0.692 (44)	0.0606	4.24	<0.001
	2013	72.1 \pm 1.22 (17)	0.0697	78.6 \pm 0.69 (14)	0.0329	4.58	<0.001
	2014	71.2 \pm 0.768 (15)	0.0418	73.1 \pm 1.24 (14)	0.0632	1.36	0.566
	2015	72.0 \pm 1.2 (17)	0.0688	75.6 \pm 1.18 (16)	0.0623	2.14	0.122
Masa (g)	<i>Todos</i>	11.1 \pm 0.0862 (49)	0.0544	12.7 \pm 0.0854 (44)	0.0445	-358.0	<0.001
	2013	10.9 \pm 0.152 (17)	0.0575	12.7 \pm 0.111 (14)	0.0328	9.67	<0.001
	2014	11.1 \pm 0.0844 (15)	0.0295	12.6 \pm 0.14 (14)	0.0418	8.99	<0.001
	2015	11.3 \pm 0.17 (17)	0.0618	12.9 \pm 0.172 (16)	0.0532	-214.9	<0.001
Pollos							
Largo rectriz (mm)	2015	13.2 \pm 1.09 (27)	0.429	13.7 \pm 1.29 (21)	0.432	9.66	<0.001

Nota: Corrección de Bonferroni secuencial se llevó a cabo para todos los efectos de interacción entre sexo y año. Las diferencias significativas entre sexos después de la corrección de Bonferroni se indican con un asterisco.

*Se utilizaron pruebas de t para el largo de la rectriz, masa corporal y AF de la rectriz.

CV: coeficiente de variación; SE: Error estándar.

Relación entre asimetría fluctuante y éxito reproductivo

No hubo apareamiento selectivo en relación a la simetría ($r = 0.137$, $t_{35} = 0.819$, $P = 0.418$; Figura 4) y al tamaño de las plumas rectrices ($r = 0.154$, $t_{35} = 0.922$, $P = 0.363$).

Tampoco hubo asociaciones significativas luego de agrupar los datos por año (en todo $P > 0.05$). Machos o hembras que tuvieron un desempeño reproductivo mayor no tuvieron rectrices más simétricas que las aves con menor desempeño reproductivo ($z = -0.748$, P

= 0.455; Figura 5A), pero sí un mayor largo en la rectriz ($z = 2.79$, $P < 0.01$; Figura 5B). Machos o hembras que pusieron temprano en la época reproductiva fueron más simétricos que las aves que pusieron más tarde ($t = 3.02$, $P < 0.01$; Figura 6). Sin embargo, no se encontraron efectos significativos al realizar la prueba basada en remuestreos (en todo $P > 0.05$). No hubo asociación significativa entre algunas de las variables restantes que contribuyen al éxito reproductivo (véase Tabla 1 para explicación de variables) y la AF y el tamaño de las rectrices del macho o la hembra (Tabla 4). Resultados similares se obtuvieron cuando el análisis contempló solo a los individuos cuya pareja también fue capturada y medida (en todo $P > 0.05$).

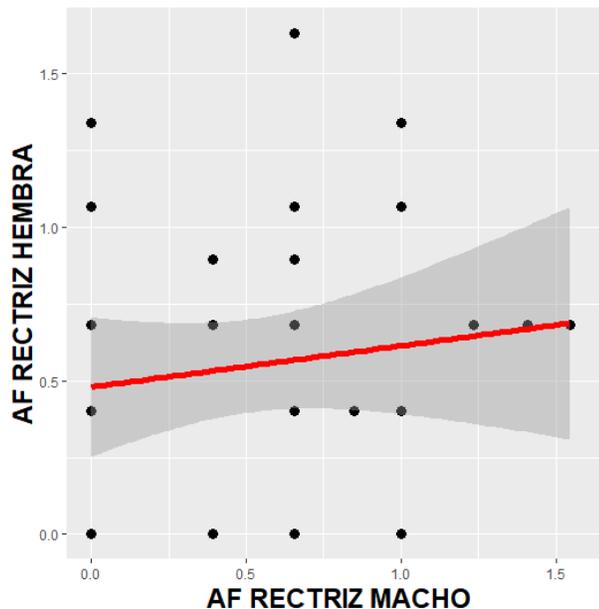


Figura 4. Correlación entre asimetría fluctuante (AF) en la rectriz de machos y hembras de cada pareja reproductiva del *Aphrastura spinicauda* (rayadito). Para el análisis se utilizó un LMM. La banda sombreada muestra el rango probable de valores, en función del número de mediciones recopiladas y la precisión de los métodos utilizados.

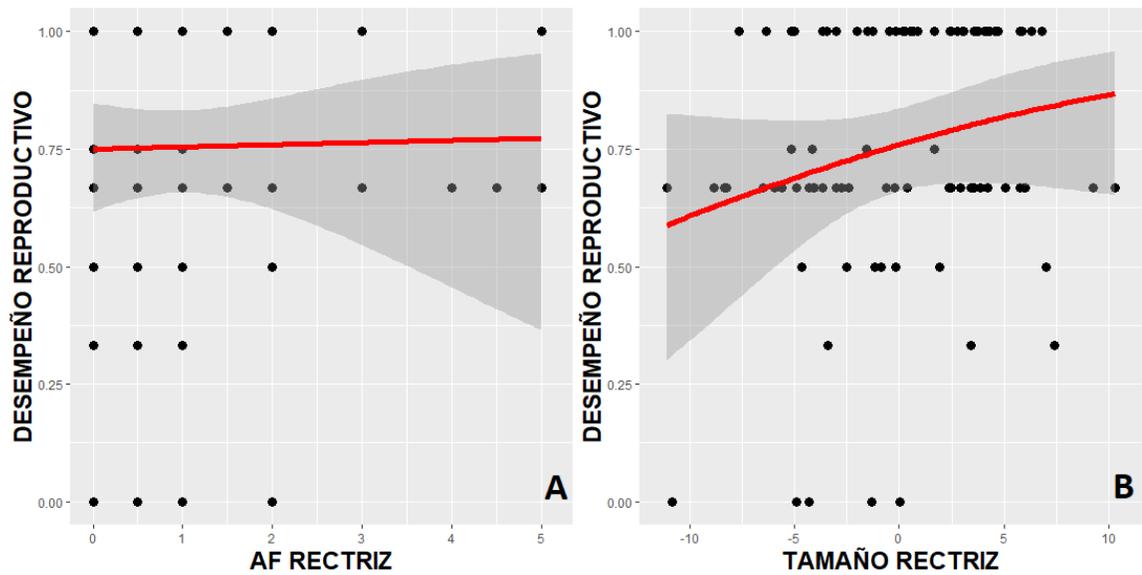


Figura 5. Desempeño reproductivo en respuesta a la asimetría fluctuante (AF) (A) y tamaño de la rectriz rectificado por el peso (B) en el *Aphrastura spinicauda* (rayadito). Un GLMM binomial con función de enlace logit se ajusta a los datos. La banda sombreada muestra el rango probable de valores, en función del número de mediciones recopiladas y la precisión de los métodos utilizados.

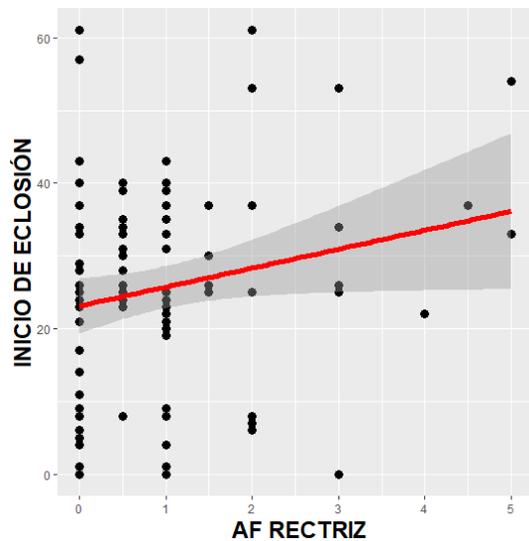


Figura 6. Inicio de eclosión en respuesta a la asimetría fluctuante (AF) de la rectrix del rayadito (*Aphrastura spinicauda*). Un LMM con función de enlace identidad se ajusta a los datos. La banda sombreada muestra el rango probable de valores, en función del número de mediciones recopiladas y la precisión de los métodos utilizados.

Tabla 4. GLMM y LMM adecuado mínimo para probar efectos de la asimetría fluctuante (AF) sobre variables indicadoras del éxito reproductivo en una población del rayadito (*Aphrastura spinicauda*) en Fray Jorge, Chile.

Respuesta	Términos explicativos	Estimación	SE	Test [‡]	Pred.	Var [†]	link
Inicio de eclosión	AF	4.64	1.54	$t_{85}=3.02$	+**		identidad
	AF:Tamaño Año	0.003	0.292	$t_{64}=0.012$		84.7	
Tamaño de puesta	AF	-0.00486	0.0804	$z=-0.060$	-		log
	AF:Tamaño	-0.00170	0.0128	$z=-0.132$			
Éxito de crianza	AF	0.0625	0.26	$z=0.241$	-		logit
	Tamaño	0.145	0.068	$z=2.14$	+*		
	AF*Tamaño	-0.0393	0.0587	$z=-0.67$			
	Individuo Año					0.819 0.597	
Desempeño reproductivo	AF	-0.212	0.284	$z=-0.748$	-		logit
	Tamaño	0.240	0.0859	$z=2.79$	+**		
	AF:Tamaño	-0.0953	0.0661	$z=-1.44$			
Volumen de puesta	AF	-251.8	378.6	$t=-0.665$	-		identidad
	AF:Tamaño	-65.0	67.5	$t=-0.963$			
SD peso pichones	AF	0.15	0.133	$t=-1.13$	+		identidad
	AF:Tamaño	-0.0136	0.0192	$t=-0.711$			
Éxito de apareamiento de la hembra	AF	-51.9	60.2	$z=-0.862$	-		logit
	AF:Tamaño	-14.5	10.3	$z=-1.41$			
Ganancia de paternidad	AF	-141.5	205.2	$z=-0.690$	-		logit
	AF:Tamaño	1.09	37.4	$z=-0.029$			
	Individuo					62	

Nota: Factores aleatorios incluyeron: identidad del individuo o año (cuando corresponda). Pred. = signo predicho del efecto. Si no se indica lo contrario, los efectos no son significativos ($P > 0.05$). Véase Tabla 1 para explicación de variables.

[‡] El estadístico z corresponde a la prueba de Wald.

[†] Varianza aleatoria explicada por cada efecto aleatorio.

* $P < 0.05$, ** $P < 0.01$.

SE: Error estándar.

4. DISCUSIÓN

Los resultados evidenciaron que la mayoría de las relaciones evaluadas entre asimetría fluctuante (AF) y los indicadores de éxito reproductivo fueron débiles y no significativas. Nueve de los efectos estimados fueron en la dirección esperada (asociación negativa entre el éxito reproductivo y la asimetría de la cola; Møller, 1997; Møller y Swaddle, 1997), mientras que solo dos en la dirección opuesta a la esperada. La relación entre la AF y la estacionalidad de la puesta (inicio de eclosión) fue la única estadísticamente significativa y en la dirección esperada ($t = 3.02$, $P < 0.01$; Figura 6). Este resultado se dio principalmente por los machos, es decir, machos cuyas parejas sociales iniciaron la puesta tempranamente, presentaban rectorices más simétricas que los machos con intentos de anidación tardíos.

Este estudio se corresponde con la ausencia de asociación entre la simetría compuesta y las variables reproductivas medidas en machos y hembras del papamoscas cerrojillo (*Ficedula hypoleuca*; Stige y col., 2005). Sin embargo, a diferencia de lo reportado en *F. hypoleuca* y en otro estudio en el rabihorcado (*Fregata magnificens*; González-Jaramillo y de la Cueva, 2010), la presente investigación obtuvo una relación significativa entre la asimetría de las rectorices y la estacionalidad de la puesta. Esta evidencia es esperable si es que la baja AF refleja la calidad del ave, la que podría asociarse a la capacidad de movimiento o vuelo de los individuos (e.g., Swaddle, 1997; Swaddle y Witter, 1998; véase además Cuervo, 2000), que permitiría establecer un territorio reproductivo antes que otros individuos de menor calidad (Stige y col., 2005).

Sin embargo, estos resultados no se mantuvieron luego de realizar la prueba de Bootstrap, y tampoco cuando el análisis se realizó contemplando solo a las parejas.

Implicancia de factores de estrés biótico y abiótico sobre la relación entre la asimetría fluctuante y la adecuación biológica

Estrés ambiental

Varios factores pueden afectar la intensidad de las asociaciones entre la AF y la adecuación biológica, ya sea por el impacto en una o en ambas variables. Lens y col. (2002a) sugieren que en un ambiente más estresante se puede esperar que la adecuación biológica sea un indicador más confiable de la calidad individual. Además, se ha documentado extensamente que las diferencias fenotípicas y de costos/beneficios percibidos entre individuos de baja y alta calidad son menores en ambientes relativamente homogéneos y poblaciones no saturadas, mientras que ambientes más competitivos y/o estresantes pueden promover diferencias más acentuadas (e.g., Spinks y col., 2000; Aragón y col., 2006; Botero-Delgadillo, 2017). En consecuencia, las relaciones entre la AF y la adecuación biológica pueden ser difíciles de detectar en contextos poco estresantes (véase además Van Dongen y Lens, 2000). Esto se ha evidenciado empíricamente en el tordo Taita (*Turdus helleri*), donde se observó que la AF del tarso se relaciona más fuertemente de forma negativa con la sobrevivencia individual en los hábitats más perturbados por fragmentación (Lens y col., 2002a). En el caso del rayadito, si bien no se han llevado a cabo estudios que evalúen estas variables, se ha documentado que las poblaciones que habitan en ambientes más prístinos y de mayor productividad primaria presentan menor estrés (Quirici y col., 2014, 2016).

Contrario a lo anterior, la población de estudio se caracteriza por ser aislada, representando un ambiente fragmentado, saturado y estresante (Botero-Delgadillo, 2017). Por lo tanto, si es que efectivamente existe una relación entre la AF de las plumas rectrices y el éxito reproductivo en el rayadito, se esperaría que esta fuese más acentuada en Fray Jorge, lo que se contradice con las relaciones débiles y no significativas documentadas por este estudio.

Sin embargo, dado que no se ha investigado la AF en otras poblaciones del rayadito habitando ambientes contrastantes al de Fray Jorge, se desconoce si un análisis comparativo que evalué el contexto-dependiente de la relación entre AF y éxito reproductivo (predicha con mayor intensidad para ambientes más estresantes), pudiese revelar que las relaciones débiles y no significativas documentadas por este estudio, aun así se encuentran presentes y son más acentuadas que en poblaciones con menores niveles de estrés. De esta forma, se podría dilucidar si dichas relaciones son producto de factores de estrés que pueden enmascarar asociaciones acentuadas entre la AF de rasgos morfológicos y los componentes de la adecuación biológica (véase esta Discusión), debido a que pueden sub o sobreestimar sus valores (e.g., Møller y col., 1995; Savage y Hogarth, 1999; Nosil y Reimchen, 2001; Sergio y col., 2018).

La denso-dependencia en la población del rayadito en Fray Jorge es un factor de estrés ambiental preponderante (Botero-Delgadillo, 2017), que podría estar afectando directamente a la AF de la rectriz de los individuos, y que sería relevante si dicha AF presenta fluctuaciones entre mudas (e.g., Swaddle y Witter, 1994; McGraw y col., 2002; Kellner y Alford, 2003), ya que estaría reflejando niveles de estrés de la estación reproductiva anterior por sobre los de la condición actual en que se midió el éxito

reproductivo, generando desajustes en la correspondencia entre las mediciones de AF de las plumas rectrices y los indicadores de éxito reproductivo.

En el rayadito, si bien aun no se han llevado a cabo estudios que evalúen de forma exhaustiva la ontogenia de la AF en las plumas rectrices y su relación con el estrés ambiental, resultados complementarios obtenidos aquí, basados en un ANOVA de medidas repetidas tomadas a lo largo de los tres años en que se realizó este estudio (datos no mostrados), desestimarían potenciales fluctuaciones de asimetría entre las mudas (e.g., Swaddle y Witter, 1994; McGraw y col., 2002; Kellner y Alford, 2003). Por lo tanto, estas no estarían generando desajustes entre la AF de la rectriz y el éxito reproductivo de los individuos. De hecho, resultados complementarios establecieron que valores promedio de la AF en los adultos de rayadito fueron significativamente más altos al de los polluelos (que no presentaron diferencias evidentes entre las dos rectrices para datos registrados en 2015), lo que en su conjunto sugeriría que la AF en la población de Fray Jorge está determinada por las condiciones ambientales experimentadas durante el desarrollo temprano (Kellner y Alford, 2003), afectando permanentemente los folículos de las plumas (Stige y col., 2005). Sin embargo, es necesario considerar con cautela esta información, dada la falta de robustez de ambos análisis. Podría argumentarse que la falta de significancia estadística obtenida en el ANOVA de medidas repetidas es producto del reducido tamaño muestral con que se llevó a cabo el análisis (individuos con dos recapturas entre años diferentes: $n = 3$; individuos con una recaptura entre años diferentes: $n = 19$), y que la diferencia en AF entre adultos y pichones podría deberse a impresiones en las mediciones de rasgos pequeños, dadas por la incapacidad del instrumento de medición para detectar diferencias menores a 0.05 mm entre un lado y

otro de la recria. Además, la evidencia sobre el efecto del estrés ambiental en la AF de rasgos morfológicos aun es controversial. En páridos (Paridae; hemisferio norte), descritos por Johnson y Goodall (1967) como ecológicamente equivalentes a los rayaditos, hay estudios que no revelan asociaciones significativas entre la exposición a contaminantes y el desarrollo de las plumas (e.g., Talloen y col., 2008). En cambio, otros revelan una asociación significativa de contaminantes y deficiencias nutricionales con la AF (e.g., Grieco, 2003; Sillanpää y col., 2010).

Factores de estrés ambiental también podrían generar desajustes en las relaciones entre la AF de la recria y el éxito reproductivo del rayadito, a través de cambios en el comportamiento, fisiología y respuesta demográfica de los organismos, que repercutirían en la adecuación biológica (Sergio y col., 2018). Esto sería particularmente relevante en la población del rayadito en Fray Jorge, debido a las agresiones físicas y mortalidad de los polluelos dentro del nido (véase Botero-Delgadillo y col., 2015; Botero-Delgadillo, 2017), que podrían subestimar las mediciones reales de las variables indicadoras del éxito reproductivo de los adultos.

Factores biológicos

Factores intrínsecos a la biología reproductiva del rayadito pueden representar una dificultad al momento de evaluar un efecto de la AF en algún componente de la adecuación biológica. En general, los estudios ya contradictorios que relacionan estas dos variables se han realizado en especies con ciclos de vida bastante disímiles a los del rayadito y que presentan mayor variabilidad en las variables de historia de vida usadas para cuantificar el éxito reproductivo (i.e., tamaño de puesta, productividad, entre otros;

véase Goddard y Lawes, 2000). Esta variabilidad relativamente baja, pudiese limitar la detección de diferencias en el éxito reproductivo entre las parejas con mayor grado de simetría y aquellas que no exhiben tal magnitud, ya que esto impide obtener el gradiente de variación necesario para evidenciar una correlación entre la AF y el éxito reproductivo. Si bien en este estudio se buscaron otros subrogantes del éxito reproductivo que presentaran mayor variabilidad inter-individual (e.g., desempeño reproductivo, volumen de puesta; para un mayor detalle véase Tabla 1), en términos comparativos con otras especies, sigue existiendo una desventaja para detectar eventuales diferencias de calidad entre individuos. De hecho, la mayor variabilidad de la estacionalidad de la puesta en comparación a la de las medidas directas de éxito reproductivo podría explicar, en parte, la relación significativa entre el inicio de eclosión y la AF de la rectoriz (Tabla 4).

Se desconocen estudios de AF en furnáridos y en otros nidificadores de cavidades neotropicales, como para dar mayor sustento a la evidencia obtenida. Es más, según expone Remsen (2003), para la vasta mayoría de especies de la familia Furnariidae, los datos de biología reproductiva son nulos. Sin embargo, se podrían esperar tendencias parecidas a las obtenidas acá, debido a la similaridad en la variabilidad de las variables de historia de vida usadas para cuantificar el éxito reproductivo y sobre todo si se considera la posibilidad de que las predicciones realizadas en los primeros estudios sobre AF hayan subestimado la importancia de considerar la biología de las especies, que involucra diferenciación en los costos y beneficios de los diferentes sistemas de apareamiento (e.g., véase nota de Goddard y Lawes, 2000).

Diferencias notorias entre individuos de alta y de baja calidad en cuanto a la AF de sus plumas rectrices también pueden haberse visto reducidas, si es que las aves asimétricas se encontraban bajo una intensa presión de la selección natural que provocara que los más asimétricos fuesen muy escasos o ausentes en la población. Según Goddard y Lawes (2000), la cola en aves está bajo fuerte presión de la selección natural, incluso en el caso que fuese un carácter epigámico, dado que estructuras que son aerodinámicamente funcionales, tales como la superficie generadora del vuelo de la cola (Thomas, 1993b), están condicionadas en tamaño y forma al óptimo aerodinámico (Evans, 1993). Por ejemplo, manipulación experimental del largo y simetría de la cola en el Colibrí Portacintas Piquirrojo (*Trochilus polytmus*) sugirió que individuos con colas largas pueden ser forzados a una mayor simetría por las restricciones mecánicas de la AF, que predicen que los costos de una cantidad determinada de asimetría deberían aumentar con la longitud de la rectriz (Evans, 1993; Evans y col., 1994). De hecho, algunos autores plantean que los costos de la asimetría son suficientes para que la selección natural por sí sola determine los patrones de AF en las plumas rectrices de las aves (Palmer y Strobeck, 1986; Thomas, 1993b; Goddard y Lawes, 2000). En otro estudio, se observó un fuerte efecto de la selección natural sobre los individuos asimétricos en el ala y las rectrices externas de la golondrina grande (*Petrochelidon pyrrhonota*) durante perturbaciones extremas del clima (Brown y Brown, 1998). Según los autores, las golondrinas con baja asimetría se vieron favorecidas probablemente debido a que la baja asimetría en el ala y la cola provocaba que el forrajeo fuera más eficiente y menos costoso, confiriendo ventajas de supervivencia.

Estabilidad del desarrollo, asimetría fluctuante y adecuación biológica

En resumen, los resultados obtenidos aquí no demuestran que la AF esté predeciblemente asociada con el éxito reproductivo en esta población del rayadito. Por lo general, se espera un bajo poder estadístico en los estudios que investigan la relación entre la AF y la adecuación biológica individual (Leung y Forbes, 1996; véase además revisión por Lens y col., 2002b). Una de las razones puede ser su relación indirecta que es mediada por la estabilidad del desarrollo (ED), y la incertidumbre de la AF para estimar la ED (Palmer, 1994; Stige y col., 2005; Bartoš y col., 2007; Cárcamo y col., 2008; Mateos y col., 2008). Sin embargo, es limitado el conocimiento que se tiene sobre las bases del desarrollo de la AF (Klingenberg, 2003; Van Dongen, 2006), como para identificar si la causa de la ausencia de efectos significativos en este y otros estudios se debe a relaciones débiles entre la AF y la ED o a relaciones débiles entre la ED y la adecuación biológica (Stige y col., 2005). Según la interpretación que hace el modelo de Gangestad y Thornhill (1999), las correlaciones entre las diferencias individuales en la precisión del desarrollo y la adecuación biológica se pueden considerar altas, a pesar de que las correlaciones entre la adecuación biológica y la AF de caracteres individuales sean moderadas o inexistentes.

Si la heredabilidad de la ED y de la AF es baja (véase e.g., Leamy y Klingenberg, 2005; Johnson y col., 2008), al igual que su relación, es altamente probable que la AF de las plumas rectrices del rayadito no sea un buen indicador de la calidad genética individual, limitando así su asociación con las medidas directas de éxito reproductivo (fertilidad) evaluadas en este estudio. Por ejemplo, en el caso contrario del cangrejo de río (*Austropotamobius italicus*) y el de las gacelas (*Gazella* spp.; Gomendio

y col., 2000; Galeotti y col., 2012), en donde la simetría fue considerada un indicador de la calidad espermática de los individuos (que podría ser atribuible a su calidad genética), se encontraron tamaños de puesta más bajos o un fracaso de eclosión más alto en machos asimétricos. Esto podría indicar que relaciones entre la AF y los componentes de la adecuación biológica son más factibles de ocurrir cuando se ha evidenciado la fiabilidad de la AF como un indicador de la calidad genética individual.

Pese a lo expuesto anteriormente, el efecto de la asimetría sobre los diversos componentes de la adecuación biológica de los individuos puede tener un origen no necesariamente atribuible a su calidad genética, y que de igual forma indique propiedades intrínsecas del individuo relacionadas con su desempeño reproductivo o sobrevivencia (Cuervo, 2000). Esta alternativa podría explicar de mejor forma los resultados esperados sobre una menor asimetría en aves que pusieron temprano en la época reproductiva con respecto a las que pusieron más tarde (aunque véase resultado posterior a la prueba de Bootstrap), y que sugieren una mayor capacidad de los individuos más simétricos de establecer un territorio reproductivo antes que otros individuos de menor calidad.

Evidencia complementaria en el rayadito podría apoyar la relevancia de las propiedades mecánicas de la rectriz en la estacionalidad de la puesta, ya que además de presentar plumas alargadas, exhibe una forma graduada, que sería considerada aerodinámicamente desfavorable (Thomas, 1993a). Esto, a su vez, cobraría mayor relevancia en un contexto como el de Fray Jorge, en donde existe una mayor competencia intra e inter-específica por acceder a las cavidades secundarias (Botero-Delgadillo y col., 2015), que podría acentuar las diferencias en los costos de transporte

entre individuos de alta y de baja calidad respecto a la asimetría de sus plumas rectrices (Aparicio y col., 2003). Además, estudios previos sobre el rayadito no son concluyentes sobre la función de las rectrices como soporte durante el forrajeo o como locomoción en otros aspectos de su conducta (e.g., búsqueda de refugio o de pareja, esfuerzo parental, entre otros; Moreno y col., 2007; Castaño-Villa, 2015), por lo que no se podría descartar la relevancia de este rasgo en el desempeño aerodinámico del ave.

Selección de pareja mediada por las plumas rectrices – Evidencias complementarias de la calidad individual

Este estudio evidenció machos con pesos corporales más grandes que las hembras (3.6% para pichones y 12.6% para adultos) y coeficientes de variación ligeramente más altos en las longitudes de las dos plumas rectrices centrales (6.1%), característico de rasgos epigámicos (Møller y Pomiankowski, 1993b; Fitzpatrick, 1997; Regosin y Pruett-Jones, 2001). Además, los machos mostraron longitudes de las rectrices centrales levemente más grandes que las hembras (dimorfismo sexual macho/hembra = 1.06, $P < 0.001$; aunque véase resultado obtenido al corregir las medidas por peso corporal), evidencia ampliamente documentada en otras especies de aves, en donde los rasgos ornamentales son sujetos a selección sexual, aumentando el atractivo sexual del portador (e.g., Andersson, 1982; Møller, 1995; Cuervo y col., 1996; Barbosa y Møller, 1999; Regosin y Pruett-Jones, 2001; véase además Apéndice en Aparicio y col., 2003). Resultados similares se han obtenido en otros estudios en el rayadito (Moreno y col., 2007; Castaño-Villa, 2015), aunque con resultados contrastantes en cuanto a la longitud de las plumas rectrices, debido a que en dichas investigaciones fueron las hembras las que presentaron longitudes levemente más grandes que los machos (dimorfismo sexual macho/hembra =

0.978, $P = 0.22$ [Moreno y col., 2007]; dimorfismo sexual macho/hembra₂₀₁₀₋₂₀₁₁ = 0.981, $P = 0.44$ [Castaño-Villa, 2015]).

La diferencia en los valores de dimorfismo sexual en el largo de la rectriz entre este y otros estudios del rayadito podría ser producto de la variación latitudinal de las poblaciones analizadas (Fray Jorge [30°38'S, 71°40'O] en esta investigación, Isla de Chiloé [41°52'S, 73°39'W] e Isla Navarino [54°55'S, 67°40'W] en otras investigaciones; Moreno y col., 2007; Castaño-Villa, 2015). Investigaciones en otras especies de aves han encontrado un patrón similar (e.g., Barbosa y Møller, 1999), en donde poblaciones que habitan en latitudes más bajas, presentan un mayor grado de dimorfismo sexual en la longitud de la cola que las presentes en latitudes más altas. Según Barbosa y Møller (1999), este dimorfismo sexual sería marcado en los machos, que al presentar menores costos de forrajeo, generarían mayores ventajas para que se presente la selección sexual. Esto deberá ser estudiado con mayor detalle en el rayadito.

Resultados obtenidos en este estudio apoyan la hipótesis sobre la potencialidad de las plumas rectrices del rayadito como un rasgo indicador de calidad individual, debido a que individuos con rectrices más largas presentaron un mayor desempeño reproductivo que los de menor longitud y que machos que iniciaron primero la puesta, presentaron rectrices más simétricas que los machos con intentos de anidación tardíos. En este sentido, si la rectriz es efectivamente un indicador de calidad individual o parental en el rayadito, esta podría ser un rasgo involucrado en la elección de pareja, ya que las hembras podrían preferir aparearse con estos individuos, provocando que los machos con colas más largas y simétricas tuvieran mayor éxito de apareamiento y éxito reproductivo. Por ejemplo, la especie altamente poligínica *Euplectes ardens* (obispo

acollarado), que mostró una fuerte presión de la selección sexual sobre el largo de las plumas rectrices, evidenció al igual que este estudio una relación significativa entre el tamaño de la rectriz y el éxito reproductivo de los machos (Pryke y col., 2001). De hecho, se ha documentado extensamente que caracteres sexuales grandes se deberían expresar en individuos de alta calidad, si es que el rasgo es proporcional a sus costos de producción (Tomkins y Simmons, 1998; Møller y Cuervo, 2003).

La evidencia que sustenta la idea de las plumas rectrices como rasgo indicador de calidad individual en el rayadito, no ha sido reportada en otros estudios de la especie que obtuvieron una ausencia de relaciones significativas entre la longitud de la rectriz y el éxito reproductivo, el color de las plumas y el cuidado parental (Moreno y col., 2007; Castaño-Villa, 2015). Sin embargo, la divergencia en los resultados podría asociarse al dimorfismo sexual presente en las plumas rectrices de la población de Fray Jorge analizada por este estudio (véase más arriba), con rectrices más grandes en machos que en hembras, lo que se atribuiría a rasgos ornamentales sujetos a selección sexual (Andersson, 1982; Møller, 1995; Cuervo y col., 1996; Barbosa y Møller, 1999; Regosin y Pruett-Jones, 2001). En este aspecto, si la rectriz del rayadito fuese un rasgo involucrado en la elección de pareja, la variación espacio-temporal que afecta la expresión de la selección sexual (Chaine y Lyon, 2008; Tarvin y Murphy, 2012; Fargevieille y col., 2017) podría explicar la discrepancia entre los resultados obtenidos aquí y los reportados por Moreno y col. (2007) y Castaño-Villa (2015).

Sin embargo, de acuerdo a lo sugerido para especies con cuidado biparental y ausencia de dimorfismo sexual (véase Trivers, 1972; Jones y Hunter, 1993; Amundsen, 2000; Kokko y Johnstone, 2002; Kraaijeveld y col., 2007; Rowe y Weatherhead, 2011) y

si es que efectivamente las plumas rectrices son una señal confiable de la calidad individual en el rayadito y esta es utilizada en la selección de pareja, la relación entre la longitud y el desempeño reproductivo se debería haber reflejado en un apareamiento selectivo en torno al tamaño o asimetría de las rectrices entre los miembros de las parejas reproductivas (i.e., selección sexual mutua; véase Tarvin y Murphy, 2012), lo que se contradice con las relaciones débiles y no significativas reportadas por este estudio. Además, análisis que han evaluado apareamiento selectivo en otras variables que podrían estar ligadas a selección sexual mutua en el rayadito, como el cuidado parental, tampoco muestran resultados favorables para esta hipótesis (Moreno y col., 2007). Por lo tanto, no es posible concluir que la cola sea un rasgo sujeto a presiones asociadas con el acceso a pareja.

Por otra parte, tampoco puede descartarse que la cola del rayadito sea un mecanismo utilizado en la selección de pareja. La falta de significancia estadística en este y otros estudios podría ser producto del bajo tamaño muestral contemplado para realizar los análisis de apareamiento selectivo ($n = 37$ en este estudio y $n = 27$ en Moreno y col., 2007), a diferencia de los que relacionan variables de la biología reproductiva con rasgos morfológicos. Además, es plausible que en algunas parejas los ornamentos hayan sido similares entre los compañeros en el apareamiento inicial, pero divergieron posteriormente (Tarvin y Murphy, 2012), o que algunas parejas se hayan formado en condiciones en las que la selección de pareja estaba altamente restringida (e.g., después de la muerte de una pareja anterior o tras el divorcio; Culina y col., 2014), provocando una ruptura en la correlación entre machos y hembras (Tarvin y Murphy, 2012). Sobre todo, no podría descartarse la posibilidad que la rectora esté involucrada en

la selección de pareja, debido a que se encontró que machos con colas más simétricas iniciaban el intento reproductivo más temprano que los menos simétricos, lo que podría sugerir que el rasgo es un indicador de calidad (individual y/o parental) y puede ser usado por las hembras al escoger una pareja para iniciar la puesta rápidamente. Es decir, si las hembras prefieren machos más simétricos, estos serán quizás los más exitosos en encontrar pareja, y por ende, los primeros en iniciar un intento reproductivo. Esto requiere ser evaluado en futuros estudios, que controlen por el estatus social de las parejas (i.e., divorciados, viudos y reunidos), porque es posible que las parejas reunidas tengan una ventaja en términos de tiempo en relación a los individuos solteros/viudos que deben invertir tiempo en buscar una nueva pareja.

En este contexto, puede tener especial relevancia considerar las tendencias levemente positivas encontradas para la correspondencia en el grado de asimetría entre los miembros de las parejas reproductivas ($r = 0.137$), las cuales serían esperables si es que las plumas rectrices fuesen una señal de calidad individual. Este nivel general de apareamiento selectivo es inferior al encontrado para aves en un meta-análisis reciente en poblaciones naturales ($r = 0.25$ con intervalos de confianza del 95% [0.20; 0.29] y $n = 132$ para todos los rasgos; véase Apéndice B: Tabla B1 en Jiang y col., 2013). Sin embargo, debido al sesgo de publicación existente en ciencias hacia resultados significativos (Palmer, 1999), estos efectos probablemente estén sobreestimados. Además, la gran variación temporal observada en las correlaciones de AF puede ayudar a explicar por qué los valores medios fueron relativamente bajos, a pesar de alcanzar un máximo de 0.3. Es probable que la inclusión de más años disminuya el efecto de la

variación individual, resultando en valores promedio más representativos de la variación natural.

Se desconoce si los rayaditos pueden detectar directamente la simetría de sus congéneres. En general, la habilidad de las aves para discriminar entre pequeñas diferencias en la simetría ha sido debatida. Por ejemplo, estorninos europeos (*Sturnus vulgaris*) no son capaces de discriminar exactamente la simetría de la asimetría en un patrón complejo de puntos que se parece a su plumaje (Swaddle y Ruff, 2004). Por el contrario, experimentos en los pinzones cebrá (*Taeniopygia guttata*) han mostrado que las hembras prefieren machos con plumaje del pecho simétrico, en vez de asimétrico (Swaddle y Cuthill, 1994). Es probable que la contradicción en los resultados sea producto del error perceptual de las señales (Johnstone y Grafen, 1992; Johnstone, 1994b), lo que determina que los receptores no evalúen solo la asimetría de los organismos, sino que varias señales más que reflejen una misma información (Goddard y Lawes, 2000). Además, la preferencia por la simetría no necesariamente es el resultado de la selección para la elección de la pareja (Cuervo, 2000), ya que podría ser un efecto secundario de la arquitectura neuronal, la cual responde más intensamente ante la información redundante que proporcionan los caracteres simétricos (Johnstone, 1994a). Del mismo modo, la ausencia de estas preferencias no necesariamente indica una falta de selección actuando sobre el ornamento (véase Tarvin y Murphy, 2012). Por lo tanto, resulta interesante utilizar metodologías propias de la morfometría geométrica que consideren a la rectriz del rayadito como una estructura compuesta, con el tamaño y el grado de AF como componentes interdependientes del diseño del rasgo.

Validación de los datos de asimetría fluctuante y robustez metodológica

Tamaños muestrales grandes en estudios de AF son utilizados para incrementar la precisión en la estimación de la ED (Cuervo, 2000; Graham y col., 2010; Benítez y Parra, 2011). En este estudio, el número de individuos es más alto que el mínimo recomendado (véase Benítez y Parra, 2011) y más alto que el utilizado en la mayoría de los estudios incluidos en el meta-análisis de Leung y Forbes (1996) sobre la relación de la AF con la adecuación biológica y el estrés. Esto resulta aún más relevante si en dicha investigación se consideraran solo los estudios realizados en aves, pues más del 90% consideró un tamaño muestral menor a 40 individuos. Además, la precisión del presente estudio también se incrementó midiendo la AF en varios años consecutivos (2013-2015) para algunos de los individuos muestreados y por la evaluación de una serie de variables indicadoras del éxito reproductivo durante estos años, que maximiza la capacidad de detectar eventuales compensaciones entre los componentes de la adecuación biológica (Clarke, 2003) y aumenta la probabilidad de detectar efectos de la adecuación biológica que solo son evidentes en condiciones de estrés (Lens y col., 2002a,b; Hendrickx y col., 2003).

Una deficiencia del diseño muestral de este estudio sería el uso de un único rasgo morfométrico individual (Palmer y Strobeck, 1986) y una sola medición lineal a cada lado izquierdo y derecho de las plumas rectrices del rayadito. Esto otorga más imprecisión en la estimación de la ED y de la adecuación biológica del organismo que incluir caracteres correlacionados (Leung y col., 2000; Polak y Starmer, 2001; Palmer y Strobeck, 2003), al igual como estimar una varianza considerando solo dos puntos de datos (Whitlock, 1996, 1998; Van Dongen, 1998; Houle, 2000; Van Dongen, 2006). Si

bien los estudios de AF se han basado generalmente en mediciones tradicionales de uno o dos rasgos (Graham y col., 2010; Klingenberg, 2015), tal como se ha hecho aquí, combinar la medición de asimetría de rasgos múltiples y estandarizarlos en un solo índice compuesto de AF (véase Windig y Nylin, 2000) podría haber incrementado el poder predictivo de los modelos, ya que al ser un indicador completo de la asimetría del individuo (Woods y col., 1999), representa de mejor forma la ED (Graham y col., 2010). Así mismo, el uso de morfometría geométrica también habría sido una alternativa factible a los métodos estadísticos desarrollados con mediciones tradicionales, ya que se obtienen índices de AF de estructuras completas considerando todos los aspectos de la variación de la forma y no solo mediciones particulares (Klingenberg y McIntyre, 1998; Klingenberg y col., 2002; Klingenberg, 2015).

Pese a lo anterior, es necesario considerar que la morfometría geométrica no es un método efectivo en todos los casos. Una condición para que este o cualquier otro de integración morfológica funcione, es que debe existir un desarrollo independiente entre los rasgos involucrados en el análisis (Palmer y Strobeck, 2003). Esto es complejo de determinar *a priori*, pues las estructuras morfológicas al estar desarrolladas de manera coordinada, dificultan determinar el grado de independencia entre estas (Klingenberg, 2015). Por otro lado, índices compuestos pueden enmascarar la información específica de cada carácter, y generar problemas cuando los costos y beneficios relativos de la asimetría no son lo suficientemente homogéneos entre los caracteres que se incluyen (Møller y Swaddle, 1997). En el caso de las plumas retrices del rayadito esto resulta especialmente relevante, pues dada su aparente relevancia como señal en el contexto de señalización sexual o social (Moreno y col., 2007), la AF podría ser afectada de forma

diferente a otros rasgos. Por lo tanto, si es que el objetivo solo es verificar calidad del individuo, las medidas completas del organismo deberían ser cuidadosas al momento de considerar la rectriz. Si el objetivo es evaluar algún tipo de señalización de la rectriz en un contexto sexual o social, la utilización de morfometría geométrica (sin considerar otros rasgos) resultaría ideal para considerar todos los aspectos de su forma.

Si bien el error de medición y el desgaste o daño de las plumas del rayadito son limitaciones que pueden dificultar la obtención de mediciones reales de la AF, generando todo tipo de asociaciones erróneas (Graham y col., 2003), o correlaciones más débiles entre la AF y la ED (Palmer, 1996; Van Dongen y Lens, 2000), estas se asumieron nulas o probablemente poco representativas en la distribución de los datos. En el caso del desgaste o daño de las plumas se intentó disminuir su efecto excluyendo de los análisis las que presentaban signos visibles de ello, además de realizar los registros fuera del período de muda que ocurre principalmente entre diciembre y febrero (Pyle y col., 2015). En el caso del error de medición (estocástico), que puede ser particularmente problemático en los estudios de AF (véase e.g., Greene, 1984; Swaddle y col., 1994, Fields y col., 1995; Merilä y Björklund, 1995; Palmer y Strobeck, 2003; Fumi, 2008; Muñoz-Muñoz y Perpiñan, 2010; Klingenberg, 2015), su efecto en los análisis fue descartado al considerar que las mediciones repetidas de la rectriz no mostraron variación evidente según la escala o resolución del instrumento de medición utilizado (Botero-Delgadillo obs. pers.) y que se realizaron procedimientos para minimizar sus efectos potenciales (promedio de las réplicas, transformaciones de poder y remoción de valores atípicos de AF; Palmer y Strobeck, 2003; Graham y col., 2010; Klingenberg, 2015). Pese a esto, siempre puede estar presente el error de medición

sistemático que depende directamente de la exactitud, preparación y calibración del instrumento de medición utilizado para las mediciones de AF (véase Klingenberg, 2015), que en este estudio correspondió a una regla que no permite una exactitud por sobre 0.05 mm.

5. CONCLUSIONES

- Resultados obtenidos en este estudio sugieren que las plumas rectrices son un rasgo indicador de calidad individual en el rayadito, debido a que adultos reproductivos con rectrices más largas presentaron un mayor desempeño reproductivo y que machos cuyas parejas sociales iniciaron primero la puesta, presentaron rectrices más simétricas que los machos con intentos de anidación tardíos.
- La evidencia que vincula la estacionalidad de la puesta con la asimetría de las rectrices podría estar relacionada a la capacidad de movimiento o vuelo de los individuos, que permitiría que los más simétricos establezcan un territorio reproductivo antes que otros individuos de menor calidad.
- Contrario a estos hallazgos, no se encontró un efecto significativo de la AF sobre las medidas directas del éxito reproductivo, lo que indicaría que la asimetría de las plumas rectrices en el rayadito no está asociada a la fertilidad de los individuos.
- La relación entre el inicio de la puesta y la asimetría de las rectrices y entre el largo de la cola y el desempeño reproductivo, junto a la evidencia que caracteriza a la rectriz con un coeficiente de variación más alto que otros rasgos y un dimorfismo sexual sesgado por los machos, sugieren que la cola del rayadito puede ser un rasgo involucrado en la selección de pareja.
- Sin embargo, resultados obtenidos hasta el momento en este y otros estudios sobre apareamiento selectivo en el rayadito aun no son concluyentes sobre el papel de las plumas rectrices como señal utilizada en la selección sexual mutua.

6. GLOSARIO

adaptación: Carácter que aumenta la capacidad de un individuos para sobrevivir o reproducirse en comparación con individuos sin el carácter.

adecuación biológica: fenotipo fundamental en biología evolutiva que resume los componentes de sobrevivencia y fecundidad y que permite la evolución poblacional.

ADN: molécula central para el desarrollo y funcionamiento de todos los seres vivos y responsable de la transmisión hereditaria.

apareamiento exogámico: Apareamiento entre individuos no relacionados.

asimetría fluctuante: Pequeñas desviaciones aleatorias respecto a la simetría de un carácter bilateral en poblaciones de organismos.

carácter adaptativo: Carácter que aumenta la eficacia de su portador.

coeficiente de parentesco: Probabilidad de que los alelos de un locus dado de dos individuos distintos sean idénticos por ascendencia a partir de un antecesor común.

cuidado parental: Componente de la inversión parental que comienza desde la construcción del nido hasta la producción de huevos y la incubación, siguiendo con la defensa y alimentación de las crías y extendiéndose, en algunos casos, más allá de la independencia nutricional.

desviación estándar: Medida de la variación entre los números de una lista; es igual a la raíz cuadrada de la varianza.

dimorfismo sexual: Diferencia fenotípica entre machos y hembras de una misma especie.

error estándar: Tamaño probable del error, debido a efectos aleatorios, en un valor estimado, como por ejemplo el fenotipo promedio de una población.

especie: estado del proceso evolutivo mediante el cual un grupo de individuos con la capacidad real o potencial de cruzarse entre sí dan descendiente fértiles.

estabilidad del desarrollo: capacidad intrínseca de un individuo (i.e., calidad individual) para amortiguar accidentes y perturbaciones durante su crecimiento y desarrollo sin provocar una respuesta morfológica.

éxito reproductivo: El número de descendientes viables y fértiles que produce un individuo.

fecundidad: Número de gametos producidos por un individuo; normalmente se utiliza en referencia al número de óvulos producidos por una hembra.

fenotipo: conjunto de características identificables de un organismo (estructural, bioquímica, fisiológica y conductual) determinada por la interacción del genotipo, el desarrollo y el ambiente.

hipótesis: Idea o proposición sobre el mundo natural que puede ser comprobada por medio de observaciones o experimentos.

heredabilidad: Índice que indica cuanto de la variación fenotípica poblacional es atribuible a factores genéticos.

historia: Patrón de asignación de tiempo y energía que un individuo hace, a lo largo de la vida, a diversas tareas fundamentales, como el crecimiento, la reparación del daño celular o tisular y la reproducción.

inversión parental: Cualquier esfuerzo realizado por parte de los padres que permite aumentar el potencial reproductivo de su descendencia, comprometiendo sus propias perspectivas de sobrevivencia y reproducción futuras.

monogamia social: Sistema de apareamiento en el cual existe una pareja social, donde el cuidado de las crías es biparental, y ocurren cópulas extra-pareja.

morfología: forma estructural, o fenotipo físico.

ontogenia: Desarrollo y crecimiento somático de un organismo desde la concepción hasta la muerte, tiempo conocido como historia de vida.

población: Para especies sexuales, un grupo de individuos que se aparean y sus descendientes. Para especies asexuales, un grupo de individuos que viven en la misma área.

poliginia: Sistema de apareamiento en el que al menos algunos machos aparean con más de una hembra.

ruido del desarrollo: pequeñas perturbaciones aleatorias en los procesos que ocurren al interior de las células, y que generan variabilidad acumulada independiente sobre los lados izquierdo y derecho en los tejidos y órganos en desarrollo.

selección intersexual: Éxito en el apareamiento diferencial entre individuos de un sexo debido a las interacciones con miembros del otro sexo; por ejemplo, variación en el éxito de apareamiento entre machos debido a la elección de la hembra.

selección intrasexual: Éxito en el apareamiento diferencial entre individuos de un sexo debido a las interacciones con miembros del mismo sexo; por ejemplo, diferencias en el éxito de apareamiento de los machos debido a la competencia entre ellos por acceder a una hembra.

selección natural: Diferencia, en promedio, entre la supervivencia o fecundidad de los individuos con cierto fenotipo en comparación con individuos de otros fenotipos.

selección sexual: Diferencia, entre los miembros del mismo sexo, entre el éxito reproductivo promedio de los individuos de un mismo fenotipo y los de otros fenotipos.

significancia estadística: Describe una afirmación para la que hay evidencia en los datos; por convenio, un resultado se considera estadísticamente significativo si la probabilidad de que la violación observada de la hipótesis nula debida al azar sea menor o igual que 0,05.

significativo: En discusiones científicas, normalmente es sinónimo de significancia estadística.

valor P: Estima del apoyo estadístico para una afirmación sobre ciertos datos. Valores pequeños indican un mayor apoyo; una estima de la probabilidad de que las violaciones de la hipótesis nula se deban al azar.

varianza: medida de la variación entre los números de una lista.

7. BIBLIOGRAFÍA

- Abraham, E.R. 2001. The fractal branching of an arborescent sponge. *Mar. Biol.* **138**: 503-510. doi: 10.1007/s002270000479
- Altamirano, T.A., Ibarra, J.T., de la Maza, M., Navarrete, S.A. y Bonacic, C. 2015. Reproductive life-history variation in a secondary cavity-nester across an elevational gradient in Andean temperate ecosystems. *Auk* **132**: 826-835. doi: 10.1642/AUK-15-28.1
- Altamirano, T.A., Ibarra, J.T., Hernández, F., Rojas, I., Laker J., y Bonacic C. 2012. Hábitos de nidificación de las aves del bosque templado Andino de Chile. Fondo de Protección Ambiental, Ministerio del Medio Ambiente. Serie Fauna Australis, Facultad de Agronomía e Ingeniería Forestal, Pontificia Universidad Católica de Chile, Santiago, Chile. 116 pp. Recuperado de <https://assets.peregrinefund.org/docs/pdf/research-library/2012/2012-Chile-nidificacion-libro.pdf>
- Amundsen, T. 2000. Why are female birds ornamented?. *Trends Ecol. Evol.* **15**:149–155. doi: 10.1016/S0169-5347(99)01800-5
- Andersson, M. 1982. Female choice selects for extreme tail length in a widowbird. *Nature* **299**: 818–820. doi: 10.1038/299818a0
- Andersson, M. y Isawa, Y. 1996. Sexual selection. *Trends Ecol. Evol.* **11**: 53-58. doi: 10.1016/0169-5347(96)81042-1
- Aparicio, J., Cordero, P.J. y Bonal, R. 2003. Evolution of the structure of tail feathers: Implications for the theory of sexual selection. *Evolution* **57**: 397–405. doi: 10.1111/j.0014-3820.2003.tb00273.x
- Aragón, P., Meylan, S. y Clobert J. 2006. Dispersal status-dependent response to the social environment in the Common Lizard, *Lacerta vivipara*. *Funct. Ecol.* **20**: 900–907. doi: 10.1111/j.1365-2435.2006.01164.x
- Arcese, P. 1994. Harem size and horn symmetry in oribi. *Anim. Behav.* **48**: 1485–1488. doi: 10.1006/anbe.1994.1391
- Astaurov, B.L. 1930. Analyse der erblichen Störungsfälle der bilateralen Symmetrie im Zusammenhang mit der selbstständigen Variabilität ähnlicher Strukturen. *Z. Indukt. Abstamm. Vererbungsl.* **55**: 183-262 [véase también traducción Rusa: Astaurov B.L. 1974. Study of hereditary deviations from bilateral symmetry, associated with variation of metameric structures. En: P.F., Rokitskii (ed.), *Nasledstvennost' i razvitie*. pp. 54-109. Moscow: Nauka Press].
- Auffray, J., Debat, V. y Alibert, P. 1999. Shape asymmetry and developmental stability. In: M.A., Chaplain, G.D., Singh y J.C., McLachlan (eds.), *On growth and form: spatio-temporal pattern formation in biology*. pp. 309-324. Chichester: John Wiley & Sons Ltd.
- Balmford, A., Jones, I.L. y Thomas, A.I.R. 1993. On avian asymmetry: evidence of natural selection for symmetrical tails and wings in birds. *Proc. Biol. Sci.* **252**: 245-251. doi: 10.1098/rspb.1993.0072

- Banavar, J.R., Maritan, A. y Rinaldo, A. 1999. Size and form in efficient transportation networks. *Nature* **399**: 130-132. doi: 10.1038/20144
- Barbosa, A. y Møller, A.P. 1999. Aerodynamic costs of long tails in male barn swallows *Hirundo rustica* and the evolution of sexual size dimorphism. *Behav. Ecol.* **10**: 128–135. doi: 10.1093/beheco/10.2.128
- Bartoń, K. 2014. MuMIn: Multi-model inference. R package, version 1.40.0. Recuperado de <https://cran.r-project.org/web/packages/MuMIn/MuMIn.pdf>
- Bartoš, L., Bahbouh, R. y Vach, M. 2007. Repeatability of size and fluctuating asymmetry of antler characteristics in red deer (*Cervus elaphus*) during ontogeny. *Biol. J. Linn. Soc.* **91**: 215–226. doi: 10.1111/j.1095-8312.2007.00789.x
- Bates, D., Mächler, M., Bolker, B.M., y Walker, S.C. 2015. Fitting linear mixed-effects models using lme4. *J. Stat. Softw.* **67**: 1–48. doi: 10.18637/jss.v067.i01
- Beklemishev, V.N. 1964. *Osnovy sravnitelnoy anatomii bespozvonochnyh*. Moscow: Nauka Press [véase también traducción al inglés: Beklemishev, V.N. 1969. *Principles of comparative anatomy of invertebrates*. University of Chicago Press: Chicago, IL, USA].
- Benítez, H.A. y Parra, L.E. 2011. Asimetría fluctuante: una herramienta morfo-funcional para medir estabilidad del desarrollo. *Int. J. Morphol.* **29**: 1459–1469. doi: 10.4067/S0717-95022011000400066
- Bolker, B.M., Brooks, M.E., Clark, C.J., Geange, S.W., Poulsen, J.R., Stevens, M.H.H. y White, J.S.S. 2008. Generalized linear mixed models. *Trends Ecol. Evol.* **24**: 127–135. doi: 10.1016/j.tree.2008.10.008
- Botero-Delgado, E. 2017. Patrones, estrategias y síndromes de dispersión en poblaciones del Rayadito *Aphrastura spinicauda* (Furnariidae) en dos ambientes contrastantes del centro y sur de Chile. Tesis Doctoral. Facultad de Ciencias, Universidad de Chile, Santiago, Chile.
- Botero-Delgado, E., Poblete, Y. y Vásquez, R.A. 2015. Nestling mortality as a consequence of interspecific competition between secondary cavity nesters in the sub-Antarctic forests of Chile. *Wilson J. Ornithol.* **127**: 131–134. doi: 10.1676/14-073.1
- Botero-Delgado, E., Quirici, V., Poblete, Y., Cuevas, E., Kuhn, S., Girg, A., Teltscher, K., Poulin, E., Kempnaers, B. y Vásquez, R.A. 2017. Variation in fine-scale genetic structure and local dispersal patterns between peripheral populations of a South American passerine bird. *Ecol. Evol.* **7**: 8363–8378. doi: 10.1002/ece3.3342
- Broström, G. 2003. Generalized linear models with random intercepts. Department of Statistics, Umeå University, Sweden.
- Brown, C.R. y Brown, M.B. 1998. Intense natural selection on body size and wing and tail asymmetry in Cliff Swallows during severe weather. *Evolution* **52**: 1461–1475. doi: 10.2307/2411315
- Brown, C. R. y Brown, M.B. 2002. Ectoparasites cause increased bilateral asymmetry of naturally selected traits in a colonial bird. *J. Evol. Biol.* **15**:1067–1075. doi: 10.1046/j.1420-9101.2002.00474.x
- Brown, W.M., Price, M.E., Kang, J., Pound, N., Zhao, Y. y Yu, H. 2008. Fluctuating asymmetry and preferences for sex-typical bodily characteristics. *Proc. Natl. Acad. Sci.* **105**:12938–12943. doi: 10.1073/pnas.0710420105

- Burnham, K.P. y Anderson, D.R. 2002. Model selection and multimodel inference: a practical information-theoretic approach (2nd ed.). New York, USA: Springer. 448 pp.
- Carbonell, R., Pérez-Tris, J. y Tellería, J.L. 2003. Effects of habitat heterogeneity and local adaptation on the body condition of a forest passerine at the edge of its distributional range. *Biol. J. Linn. Soc.* **78**: 479–488. doi: 10.1046/j.0024-4066.2002.00156.x
- Cárcamo, H.A., Floate, K.D., Lee, B.L., Beres, B.L. y Clarke, F.R. 2008. Developmental instability in a stem-mining sawfly: can fluctuating asymmetry detect plant host stress in a model system?. *Oecologia* **156**: 505–513. doi: 10.1007/s00442-008-1009-y
- Castaño-Villa, G.J. 2015. Selección sexual en un ave socialmente monógama, *Aphrastura spinicauda* (Furnariidae). Tesis Doctoral. Facultad de Ciencias, Universidad de Chile, Santiago, Chile.
- Chaine, A.S. y Lyon, B.E. 2008. Adaptive plasticity in female mate choice dampens sexual selection on male ornaments in the lark bunting. *Science* **319**: 459–462. doi: 10.1126/science.1149167
- Clarke, G.M. 1998. Developmental stability and fitness: the evidence is not quite so clear. *Am. Nat.* **152**: 762–766. doi: 10.1086/286207
- Clarke, G.M. 2003. Developmental stability–fitness relationships in animals: some theoretical considerations. In: M., Polak (ed.), *Developmental Instability: Causes and Consequences*. pp. 187–195. Oxford and New York: Oxford University Press.
- Clarke, G.M. y McKenzie, J.A. 1987. Developmental stability of insecticide resistant phenotypes in blowfly; a result of canalizing natural selection. *Nature* **325**: 345–346. doi: 10.1038/325345a0
- Clarke, G.M., Brand, G.W. y Whitten, M.J. 1986. Fluctuating asymmetry: a technique for measuring developmental stress caused by inbreeding. *Aust. J. Biol. Sci.* **39**: 145–154. doi: 10.1071/BI9860145
- Cornelius, C. 2008. Spatial variation in nest-site selection by a secondary cavity-nesting bird in a human-altered landscape. *Condor* **110**: 615–626. doi: 10.1525/cond.2008.8608
- Coulon, A., Chow, C.C., Singer, R.H. y Larson, D.R. 2013. Eukaryotic transcriptional dynamics: from single molecules to cell populations. *Nat. Rev. Genet.* **14**, 572–584. doi: 10.1038/nrg3484
- Couso, J.P. 2009. Segmentation, metamerism and the Cambrian explosion. *Int. J. Dev. Biol.* **53**: 1305–1316. doi: 10.1387/ijdb.072425jc
- Crawley, M.J. 1993. *GLIM for ecologists*. Blackwell Science, Oxford, U.K.
- Crow, W.B. 1928. Symmetry in organisms. *Am. Nat.* **62**: 207–227.
- Cuervo, J.J. 2000. El estudio de la asimetría fluctuante. *Temas actuales en etología. Etología* **18**: 27–60.
- Cuervo, J.J., de Lope, F. y Møller, A.P. 1996. The function of long tails in female barn swallows (*Hirundo rustica*): an experimental study. *Behav. Ecol.* **7**: 132–136. doi: 10.1093/beheco/7.2.132

- Culina, A., Radersma, R. y Sheldon, B.C. 2014. Trading up: the fitness consequences of divorce in monogamous birds. *Biol. Rev. Camb. Philos. Soc.* **90**: 1015–1034. doi: 10.1111/brv.12143
- Davis, G.K. y Patel, N.H. 1999. The origin and evolution of segmentation. *Trends. Cell. Biol.* **9**: M68-M72. doi: 10.1016/S0962-8924(99)01663-3
- del-Val, E., Armesto, J.J., Barbosa, O., Christie, D.A., Gutiérrez, A.G., Jones, C.G., Marquet, P.A. y Weathers, K.C. 2006. Rain forest islands in the Chilean semiarid region: fog-dependency, ecosystem persistence and tree regeneration. *Ecosystems* **9**: 598–608. doi: 10.1007/s10021-006-0065-6
- Doyle, W.J., Kelley, C. y Siegel, M.I. 1977. The effects of audiogenic stress on the growth of long bones in the laboratory rat (*Rattus norvegicus*). *Growth* **41**: 183–189.
- Eeva, T., Tanhuanpää, S., Råbergh, C., Airaksinen, S., Nikinmaa, M., y Lehikoinen, E. 2000. Biomarkers and fluctuating asymmetry as indicators of pollution-induced stress in two hole-nesting passerines. *Funct. Ecol.* **14**: 235–243. doi: 10.1046/j.1365-2435.2000.00406.x
- Enquist, B.J. 2002. Universal scaling in tree and vascular plant allometry: toward a general quantitative theory linking plant form and function from cells to ecosystems. *Tree Physiol.* **22**: 1045-1064. doi: 10.1093/treephys/22.15-16.1045
- Espíndola-Hernández, P., Castaño-Villa, G.J., Vásquez, R.A. y Quirici, V. 2017. Sex-specific provisioning of nutritious food items in relation to brood sex ratios in a non-dimorphic bird. *Behav. Ecol. Sociobiol.* **71**: 65. doi: 10.1007/s00265-017-2294-4
- Evans, M.R. 1993. Fluctuating asymmetry and long tails: the mechanical effects of asymmetry may act to enforce honest advertising. *Proc. Biol. Sci.* **253**: 205–209.
- Evans, M.R., Martins, T.L.F. y Haley, M. 1994. The asymmetrical cost of tail elongation in red-billed streamertails. *Proc. Biol. Sci.* **256**: 97–103. doi: 10.1098/rspb.1994.0055
- Fargevieille, A., Grégoire, A., Charmantier, A., Granado, M.D.R. y Doutrelant, C. 2017. Assortative mating by colored ornaments in blue tits: space and time matter. *Ecol. Evol.* **7**: 2069–2078. doi: 10.1002/ece3.2822
- Farnsworth, K.D. y Niklas, K.J. 1995. Theories of optimization, form and function in branching architecture in plants. *Funct. Ecol.* **9**: 355-363. doi: 10.2307/2389997
- Fields, S., Spiers, M., Herschkovitz, I. y Livshits, G. 1995. Reliability of reliability coefficients in the estimation of asymmetry. *Am. J. Phys. Anthropol.* **96**: 83–87. doi: 10.1002/ajpa.1330960109
- Fiering, S., Whitelaw, E. y Martin, D.I.K. 2000. To be or not to be active: the stochastic nature of enhancer action. *BioEssays* **22**: 381–387. doi: 10.1002/(SICI)1521-1878(200004)22:4<381::AID-BIES8>3.0.CO;2-E
- Fisher, R.A. y Holt, S.B. 1943. The experimental modification of dominance in Danforth's short-tailed mutant mice. *Ann. Hum. Genet.* **12**: 102-120. doi: 10.1111/j.1469-1809.1943.tb02313.x
- Fiske, P., Kålås, J.A. y Saether, S.A. 1994. Correlates of male mating success in the lekking great snipe (*Gallinago media*): results from a four-year study. *Behav. Ecol.* **5**: 210–218. doi: 10.1093/beheco/5.2.210

- Fitzpatrick, S. 1997. Patterns of morphometric variation in birds' tails: length, shape and variability. *Biol. J. Linn. Soc.* **62**: 145–162. doi: 10.1006/bijl.1997.0147
- Fumi, M. 2008. Distinguishing between *Leptidea sinapis* and *L. reali* (Lepidoptera: Pieridae) using a morphometric approach: impact of measurement error on the discriminative characters. *Zootaxa* **1819**: 40–54.
- Galeotti, P., Bernini, G., Locatello, L., Sacchi, R., Fasola, M. y Rubolini, D. 2012. Sperm traits negatively covary with size and asymmetry of a secondary sexual trait in a freshwater crayfish. *PLoS ONE* **7**: e43771. doi: 10.1371/journal.pone.0043771
- Gangestad, S.W. y Thornhill, R. 1999. Individual differences in developmental precision and fluctuating asymmetry: a model and its implications. *J. Evol. Biol.* **12**: 402–416. doi: 10.1046/j.1420-9101.1999.00039.x
- García-Bellido, A. 1996. Symmetries throughout organic evolution. *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A.* **93**: 14229–14232. doi: 10.1073/pnas.93.25.14229
- Gerhart, J. y Kirschner, M. 1997. *Cells, embryos and evolution*. Blackwell Science, Boston, MA.
- Goddard, K.W. y Lawes, M.J. 2000. Should polygynous birds have long symmetrical tails?. *Ostrich* **71**: 425-437. doi: 10.1080/00306525.2000.9639846
- Gomendio, M., Cassinello, J. y Roldan, E.R.S. 2000. A comparative study of ejaculate traits in three endangered ungulates with different levels of inbreeding: fluctuating asymmetry as an indicator of reproductive and genetic stress. *Proc. Biol. Sci.* **267**: 875–882. doi: 10.1098/rspb.2000.1084
- González-Jaramillo, M. y De La Cueva, H. 2010. Natural tail streamer asymmetry in male Magnificent Frigatebirds *Fregata magnificens*: influence on mate selection and male parental care performance. *Mar. Ornithol.* **38**: 85-90.
- González-Jaramillo, M. y De La Cueva, H. 2012. Influencia de la asimetría de las rectrices exteriores en la eficiencia de vuelo del Rabihorcado (*Fregata magnificens*). *Huitzil* **13**: 6-16.
- Grabowsky, G.L. 1994. Symmetry, locomotion, and the evolution of an anterior end: a lesson from sea urchins. *Evolution* **48**: 1130-1146. doi: 10.1111/j.1558-5646.1994.tb05300.x
- Grafen, A. 1990. Biological signals as handicaps. *J. Theor. Biol.* **144**: 517–546. doi: 10.1016/S0022-5193(05)80088-8
- Graham, J.H., Freeman, D.C. y Emlen, J.M. 1993a. Antisymmetry, directional asymmetry, and dynamic morphogenesis. *Genetica* **89**: 121-137. doi: 10.1007/BF02424509
- Graham, J.H., Roe, K.E. y West, T.B. 1993b. Effects of lead and benzene on the developmental stability of *Drosophila melanogaster*. *Ecotoxicology* **2**: 185-195. doi: 10.1007/BF00116423
- Graham, J.H., Raz, S., Hel-Or, H. y Nevo, E. 2010. Fluctuating asymmetry: methods, theory, and applications. *Symmetry* **2**: 466–540. doi: 10.3390/sym2020466
- Graham, J.H., Shimizu, K., Emlen, J.M., Freeman, D.C. y Merkel, J. 2003. Growth models and the expected distribution of fluctuating asymmetry. *Biol. J. Linn. Soc.* **80**: 57–65. doi: 10.1046/j.1095-8312.2003.00220.x

- Grammer, K., Fink, B., Møller, A.P. y Thornhill, R. 2003. Darwinian aesthetics: sexual selection and the biology of beauty. *Biol. Rev. Camb. Philos. Soc.* **78**: 385–407. doi: 10.1017/S1464793102006085
- Greene, D.L. 1984. Fluctuating dental asymmetry and measurement error. *Am. J. Phys. Anthropol.* **65**: 283–289. doi: 10.1002/ajpa.1330650308
- Grieco, F. 2003. Greater food availability reduces tarsus asymmetry in nestling Blue Tits. *The Condor* **105**: 599–603. doi: 10.1650/7177
- Griffiths, R., Double, M.C., Orr, K. y Dawson, R.J.G. 1998. A DNA test to sex most birds. *Mol. Ecol.* **7**: 1071–1075. doi: 10.1046/j.1365-294x.1998.00389.x
- Harvey, I.F. y Walsh, K.J. 1993. Fluctuating asymmetry and lifetime mating success are correlated in males of the damselfly *Coenagrion puella* (Odonata: Coenagrionidae). *Ecol. Entomol.* **18**: 198–202. doi: 10.1111/j.1365-2311.1993.tb01090.x
- Hellmayr, C.E. 1932. The birds of Chile. (Vol.19). Field Museum of Natural History, Zoological Series, Chicago, U.S.A. Recuperado de <https://www.biodiversitylibrary.org/item/20866#page/12/mode/1up>
- Hendrickx, F., Maelfait, J.-P. y Lens, L. 2003. Relationships between fluctuating asymmetry and fitness within and between stressed and unstressed populations of the wolf spider *Pirata piraticus*. *J. Evol. Biol.* **16**: 1270–1279. doi: 10.1046/j.1420-9101.2003.00633.x
- Holló, G. y Novák, M. 2012. The manoeuvrability hypothesis to explain the maintenance of bilateral symmetry in animal evolution. *Biol. Direct.* **7**: 22. doi: 10.1186/1745-6150-7-22
- Houle, D. 2000. A simple model of the relationship between asymmetry and developmental stability. *J. Evol. Biol.* **13**: 720–730. doi: 10.1046/j.1420-9101.2000.00195.x
- Housse, R. 1945. Las aves de Chile en su clasificación moderna: su vida y sus costumbres. Ediciones Universidad de Chile, Santiago, Chile. 390 pp.
- Huh, D. y Paulsson, J. 2011. Non-genetic heterogeneity from stochastic partitioning at cell division. *Nat. Genet.* **43**: 95–100. doi: 10.1038/ng.729
- Ippi, S. 2009. Conducta antidepredatoria y territorial en el rayadito (*Aphrastura spinicauda*): comparaciones interpoblacionales en conducta vocal y de defensa. Tesis Doctoral, Facultad de Ciencias, Universidad de Chile, Santiago, Chile. Recuperado de <http://repositorio.conicyt.cl/handle/10533/171806>
- Jaramillo, A. 2005. Aves de Chile. Barcelona, España: Lynx Ediciones. 240 pp.
- Jiang, Y., Bolnick, D.I. y Kirkpatrick, M. 2013. Assortative mating in animals. *Am. Nat.* **181**: E125–E138. doi: 10.1086/670160
- Johnson, A.W. y Goodall, J.D. 1967. The birds of Chile and adjacent regions of Argentina, Bolivia and Peru. (Vol.2). Platt Establecimientos Gráficos S.A, Buenos Aires, Argentina. 447 pp.
- Johnson, W., Gangestad, S.W., Segal, N.L. y Bouchard, T.J., Jr. 2008. Heritability of fluctuating asymmetry in a human twin sample: the effect of trait aggregation. *Am. J. Hum. Biol.* **20**: 651–658. doi: 10.1002/ajhb.20788
- Johnstone, R.A. 1994a. Female preference for symmetrical males as a by-product of selection for mate recognition. *Nature* **372**: 172–175. doi: 10.1038/372172a0

- Johnstone, R.A. 1994b. Honest signaling, perceptual error and the evolution of 'all-or-nothing' displays. *Proc. Biol. Sci.* **256**: 169–175. doi: 10.1098/rspb.1994.0066
- Johnstone, R.A. 1995. Sexual selection, honest advertisement and the handicap principle: reviewing the evidence. *Biol. Rev. Camb. Philos. Soc.* **70**: 1–65. doi: 10.1111/j.1469-185X.1995.tb01439.x
- Johnstone, R.A. y Grafen, A. 1992. Error-prone signalling. *Proc. Biol. Sci.* **248**: 229–233. doi: 10.1098/rspb.1992.0066
- Jones, I.L. y Hunter, F.M. 1993. Mutual sexual selection in a monogamous seabird. *Nature* **362**: 238–239. doi: 10.1038/362238a0
- Kalinowski, S.T., Taper, M.L. y Marshall, T.C. 2007. Revising how the computer program CERVUS accommodates genotyping error increases success in paternity assignment. *Mol. Ecol.* **16**: 1099–1106. doi: 10.1111/j.1365-294X.2007.03089.x
- Kellner, J.R. y Alford, R.A. 2003. The ontogeny of fluctuating asymmetry. *Am. Nat.* **161**: 931–947. doi: 10.1086/375177
- Klingenberg, C.P. 2003. A developmental perspective on developmental instability: theory, models, and mechanisms. In: M., Polak (ed.), *Developmental Instability: Causes and Consequences*. pp. 13–34. Oxford and New York: Oxford University Press.
- Klingenberg, C.P. 2015. Analyzing fluctuating asymmetry with geometric morphometrics: concepts, methods, and applications. *Symmetry* **7**: 843–934. doi: 10.3390/sym7020843
- Klingenberg, C.P. y McIntyre, G.S. 1998. Geometric morphometrics of developmental instability: analyzing patterns of fluctuating asymmetry with Procrustes methods. *Evolution* **52**: 1363–1375. doi: 10.2307/2411306
- Klingenberg, C.P., Barluenga, M. y Meyer, A. 2002. Shape analysis of symmetric structures: quantifying variation among individuals and asymmetry. *Evolution* **56**: 1909–1920. doi: 10.1111/j.0014-3820.2002.tb00117.x
- Kokko, H. y Johnstone, R.A. 2002. Why is mutual mate choice not the norm? Operational sex ratios, sex roles and the evolution of sexually dimorphic and monomorphic signalling. *Philos. Trans. R. Soc. Lond., B, Biol. Sci.* **357**: 319–330. doi: 10.1098/rstb.2001.0926
- Komsta, L. 2015. Outliers: tests for outliers. 15 pp. Recuperado de <https://cran.r-project.org/web/packages/outliers/outliers.pdf>
- Komsta, L., y Novomestky, F. 2015. Moments: moments, cumulants, skewness, kurtosis and related tests. 15 pp. Recuperado de <https://CRAN.R-project.org/package=moments>
- Kraaijeveld, K., Kraaijeveld-Smit, F.J.L. y Komdeur, J. 2007. The evolution of mutual ornamentation. *Anim. Behav.* **74**: 657–677. doi: 10.1016/j.anbehav.2006.12.027
- Krištín, A., Valera, F., Hoi, C., y Hoi, H. 2007. Do melanin-based tail patterns predict individual quality and sex in Lesser Grey Shrikes *Lanius minor*?. *J. Ornithol.* **148**: 1–8. doi: 10.1007/s10336-006-0091-3
- Kurbalija, Z., Stamenkovic-Radak, M., Pertoldi, C. y Andjelkovic, M. 2010. Outbreeding causes developmental instability in *Drosophila subobscura*. *Evol. Ecol.* **24**: 839–864. doi: 10.1007/s10682-009-9342-0

- Leamy, L. 1984. Morphometric studies in inbred and hybrid house mice. V. Directional and fluctuating asymmetry. *Am. Nat.* **123**: 579–593. doi: 10.1086/284225
- Leamy, L.J. y Klingenberg, C.P. 2005. The genetics and evolution of fluctuating asymmetry. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* **36**: 1–21. doi: 10.1146/annurev.ecolsys.36.102003.152640
- Leary, R. y Allendorf, F.W. 1989. Fluctuating asymmetry as an indicator of stress: implications for conservation biology. *Trends Ecol. Evol.* **4**: 214–217. doi: 10.1016/0169-5347(89)90077-3
- Leary, R., Allendorf, F.W. y Knudsen, K.L. 1985. Developmental instability and high meristic counts in interspecific hybrids of salmonid fishes. *Evolution* **39**: 1318–1326. doi: 10.1111/j.1558-5646.1985.tb05697.x
- Leclaire, S., Blanchard, P., White, J., Hatch, S.A. y Danchin, É. 2013. Symmetry of black wingtips is related to clutch size and integument coloration in Black-legged Kittiwakes (*Rissa tridactyla*). *Auk* **130**: 541–547. doi: 10.1525/auk.2013.13044
- Lens, L., van Dongen, S. y Matthysen, E. 2002a. Fluctuating asymmetry as an early warning system in the critically endangered Taita Thrush. *Conserv. Biol.* **16**: 479–487. doi: 10.1046/j.1523-1739.2002.00516.x
- Lens, L., Van Dongen, S., Kark, S. y Matthysen, E. 2002b. Fluctuating asymmetry as an indicator of fitness: can we bridge the gap between studies?. *Biol. Rev. Camb. Philos. Soc.* **77**: 27–38. doi: 10.1017/S1464793101005796
- Leung, B., y Forbes, M.R. 1996. Fluctuating asymmetry in relation to stress and fitness: effects of trait type as revealed by meta-analysis. *Écoscience* **3**: 400–413. doi: 10.1080/11956860.1996.11682357
- Leung, B., y Forbes, M.R. 1997. Modelling fluctuating asymmetry in relation to stress and fitness. *Oikos* **78**: 397–405. doi: 10.2307/3546309
- Leung, B., Forbes, M.R. y Houle, D. 2000. Fluctuating asymmetry as a bioindicator of stress: comparing efficacy of analyses involving multiple traits. *Am. Nat.* **155**: 101–115. doi: 10.1086/303298
- Losick, R. y Desplan, C. 2008. Stochasticity and cell fate. *Science* **320**: 65–68. doi: 10.1126/science.1147888
- Lovatt, F.M. y Hoelzel, A.R. 2011. The impact of population bottlenecks on fluctuating asymmetry and morphological variance in two separate populations of reindeer on the island of South Georgia. *Biol. J. Linn. Soc.* **102**: 798–811. doi: 10.1111/j.1095-8312.2011.01600.x
- Ludwig, W. 1932. *Das Rechts-Links-Problem im Tierreich und beim Menschen*. Springer: Berlin, Germany.
- Luebert, F. y Pliscoff, P. 2017. *Sinopsis bioclimática y vegetacional de Chile (2da ed.)*. Editorial Universitaria, Santiago, Chile. 384 pp.
- Mainzer, K. 1996. *Symmetries of nature: A handbook for philosophy of nature and science*. Berlin; New York: de Gruyter.
- Manuel, M. 2009. Early evolution of symmetry and polarity in metazoan body plans. *C. R. Biol.* **332**: 184–209. doi: 10.1016/j.crv.2008.07.009
- Mardia, K.V., Bookstein, F.L. y Moreton, I.J. 2000. Statistical assessment of bilateral symmetry of shapes. *Biometrika* **87**: 285–300. doi: 10.1093/biomet/87.2.285

- Marinov, G.K., Williams, B.A., McCue, K., Schroth, G.P., Gertz, J., Myers, R.M. y Wold, B.J. 2014. From single-cell to cell-pool transcriptomes: stochasticity in gene expression and RNA splicing. *Genome Res.* **24**: 496–510. doi: 10.1101/gr.161034.113
- Markow, T.A. 1992. Genetics and developmental stability: an integrative conjecture on aetiology and neurobiology of schizophrenia. *Psychol. Med.* **22**: 295–305. doi: 10.1017/S0033291700030233
- Markow, T.A. y Ricker, J.P. 1992. Male size, developmental stability, and mating success in natural populations of three *Drosophila* species. *Heredity* **69**: 122–127. doi: 10.1038/hdy.1992.104
- Martínez, D. y González, G. 2017. Aves de Chile: Guía de campo y breve historia natural. Santiago, Chile: Ediciones del Naturalista. 540 pp.
- Mateos, C., Alarcos, S., Carranza, J., Sánchez-Prieto, C.B. y Valencia, J. 2008. Fluctuating asymmetry of red deer antlers negatively relates to individual condition and proximity to prime age. *Animal Behav.* **75**: 1629–1640. doi: 10.1016/j.anbehav.2007.10.016
- Mather, K. 1953. Genetical control of stability in development. *Heredity* **7**: 297–336. doi: 10.1038/hdy.1953.41
- McAdams, H.H. y Arkin, A. 1999. It's a noisy business! Genetic regulation at the nanomolecular scale. *Trends Genet.* **15**: 65–69.
- McGehee, S., Eitniear, J., y Glickman, B. 2010. Unusual ground level tree cavity nesting in the Thorn-tailed Rayadito (*Aphrastura spinicauda*). *Boletín SAO* **20**: 12–17. Recuperado de [http://www.sao.org.co/publicaciones/boletinsao/20\(1\)/NC3_20\(1\)_2010.pdf](http://www.sao.org.co/publicaciones/boletinsao/20(1)/NC3_20(1)_2010.pdf)
- McGraw, K.J., Mackillop, E.A., Dale, J. y Hauber, M.E. 2002. Different colors reveal different information: how nutritional stress affects the expression of melanin- and structurally based ornamental plumage. *J. Exp. Biol.* **205**: 3747–3755. Recuperado de <http://jeb.biologists.org/content/jexbio/205/23/3747.full.pdf>
- McKenzie, J.A. y Clarke, G.M. 1988. Diazinon resistance, fluctuating asymmetry and fitness in the Australian sheep blowfly, *Lucilia cuprina*. *Genetics* **120**: 213–220.
- Merilä, J. y Björklund, M. 1995. Fluctuating asymmetry and measurement error. *Syst. Biol.* **44**: 97–101. doi: 10.2307/2413486
- Møller, A.P. 1990. Fluctuating asymmetry in male sexual ornaments may reliably reveal male quality. *Anim. Behav.* **40**: 1185–1187. doi: 10.1016/S0003-3472(05)80187-3
- Møller, A.P. 1991. Sexual ornament size and the cost of fluctuating asymmetry. *Proc. Biol. Sci.* **243**: 59–62. doi: 10.1098/rspb.1991.0010
- Møller, A.P. 1992a. Female swallow preference for symmetrical male sexual ornaments. *Nature* **357**: 238–240. doi: 10.1038/357238a0
- Møller, A.P. 1992b. Parasites differentially increase the degree of fluctuating asymmetry in secondary sexual characters. *J. Evol. Biol.* **5**: 691–699. doi: 10.1046/j.1420-9101.1992.5040691.x
- Møller, A.P. 1994a. Directional selection on directional asymmetry: testes size and secondary sexual characters in birds. *Proc. Biol. Sci.* **258**: 147–151. doi: 10.1098/rspb.1994.0155

- Møller, A.P. 1994b. Sexual selection in the barn swallow (*Hirundo rustica*). IV. Patterns of fluctuating asymmetry and selection against asymmetry. *Evolution* **48**: 658–670. doi: 10.1111/j.1558-5646.1994.tb01351.x
- Møller, A.P. 1995. Sexual selection in the barn swallow (*Hirundo rustica*). V. Geographic variation in ornament size. *J. Evol. Biol.* **8**: 3–19. doi: 10.1046/j.1420-9101.1995.8010003.x
- Møller, A.P. 1996a. Development of fluctuating asymmetry in tail feathers of the barn swallow *Hirundo rustica*. *J. Evol. Biol.* **9**: 677–694. doi: 10.1046/j.1420-9101.1996.9060677.x
- Møller, A.P. 1996b. Parasitism and developmental instability of hosts: a review. *Oikos* **77**: 189–196. doi: 10.2307/3546057
- Møller, A.P. 1997. Developmental stability and fitness: a review. *Am. Nat.* **149**: 916–932. doi: 10.1086/286030
- Møller, A.P. 1999a. Asymmetry as a predictor of growth, fecundity and survival. *Ecol. Lett.* **2**: 149–156. doi: 10.1046/j.1461-0248.1999.00059.x
- Møller, A.P. 1999b. Condition-dependent asymmetry is fluctuating asymmetry. *J. Evol. Biol.* **12**: 450–459. doi: 10.1046/j.1420-9101.1999.00047.x
- Møller, A.P. y Höglund, J. 1991. Patterns of fluctuating asymmetry in avian feather ornaments: implications for models of sexual selection. *Proc. Biol. Sci.* **245**: 1–5. doi: 10.1098/rspb.1991.0080
- Møller, A.P. y Pomiankowski, A. 1993a. Fluctuating asymmetry and sexual selection. *Genetica* **89**: 267–279. doi: 10.1007/BF02424520
- Møller, A.P. y Pomiankowski, A. 1993b. Why have birds got multiple sexual ornaments? *Behav. Ecol. Sociobiol.* **32**: 167–176. doi: 10.1007/bf00173774
- Møller, A.P. y Swaddle, J.P. 1997. *Asymmetry, developmental stability, and evolution*. Oxford, UK: Oxford University Press. 291 pp.
- Møller, A.P. y Thornhill, R. 1998. Bilateral symmetry and sexual selection: a meta-analysis. *Am. Nat.* **151**: 174–192. doi: 10.1086/286110
- Møller, A.P. y Cuervo, J.J. 2003. Asymmetry, size, and sexual selection: factors affecting heterogeneity in relationships between asymmetry and sexual selection. In: M., Polak (ed.), *Developmental Instability: Causes and Consequences*. pp. 262–275. Oxford and New York: Oxford University Press.
- Møller, A.P., Sanotra, G.S. y Vestergaard, K.S. 1995. Developmental stability in relation to population density and breed of chickens *Gallus gallus*. *Poult. Sci.* **74**: 1761–1771. doi: 10.3382/ps.0741761
- Moreno, J., Merino, S., Vásquez, R.A. y Armesto, J.J. 2005. Breeding biology of the Thorn-tailed Rayadito (Furnariidae) in southtemperate rainforests of Chile. *Condor* **107**: 69–77. doi: 10.1650/7602
- Moreno, J., Merino, S., Lobato, E., Rodríguez-Gironés, M.A. y Vásquez, R.A. 2007. Sexual dimorphism and parental roles in the Thorn-tailed Rayadito (Furnariidae). *Condor* **109**: 312–320. doi: 10.1650/0010-5422(2007)109[312:SDAPRI]2.0.CO;2
- Morris, M.R. 1998. Female preference for trait symmetry in addition to trait size in swordtail fish. *Proc. Biol. Sci.* **265**: 907–911. doi: 10.1098/rspb.1998.0377

- Mpho, M., Callaghan, A. y Holloway, G.J. 2002. Temperature and genotypic effects on life history and fluctuating asymmetry in a field strain of *Culex pipiens*. *Heredity* **88**: 307–312. doi: 10.1038/sj.hdy.6800045
- Muñoz-Muñoz, F. y Perpiñan, D. 2010. Measurement error in morphometric studies: comparison between manual and computerized methods. *Ann. Zool. Fenn.* **47**: 46–56. doi: 10.5735/086.047.0105
- Nijhout, H.F. y Davidowitz, G. 2003. Developmental perspectives on phenotypic variation, canalization, and fluctuating asymmetry. In: M., Polak (ed.), *Developmental Instability: Causes and Consequences*. pp. 3–13. Oxford and New York: Oxford University Press.
- Nosil, P. y Reimchen, T.E. 2001. Tarsal asymmetry, nutritional condition, and survival in water boatmen (*Callicorixa vulnerata*). *Evolution* **55**: 712–720. doi: 10.1111/j.0014-3820.2001.tb00807.x
- Olano-Marin, J., Dawson, D.A., Girg, A., Hansson, B., Ljungqvist, M., Kempnaers, B. y Mueller, J.C. 2010. A genome-wide set of 106 microsatellite markers for the blue tit (*Cyanistes caeruleus*). *Mol. Ecol. Resour.* **10**: 516–532. doi: 10.1111/j.1755-0998.2009.02777.x
- Palmer, A.R. 1994. Fluctuating asymmetry analyses: a primer. In: T.A., Markow (ed.), *Developmental Instability: Its Origins and Evolutionary Implications*. pp. 335–364. Dordrecht, The Netherlands: Kluwer Academic Publishers.
- Palmer, A.R. 1996. Waltzing with asymmetry: is fluctuating asymmetry a powerful new tool for biologists or just an alluring new dance step?. *BioScience* **46**: 518–532. doi: 10.2307/1312930
- Palmer, A.R. 1999. Detecting publication bias in meta-analyses: a case study of fluctuating asymmetry and sexual selection. *Am. Nat.* **154**: 220–233. doi: 10.1086/303223
- Palmer, A.R. 2000. Quasireplication and the contract of error: lessons from sex ratios, heritabilities and fluctuating asymmetry. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* **31**: 441–480. doi: 10.1146/annurev.ecolsys.31.1.441
- Palmer, A.R. 2005. Antisymmetry. In: B. Hallgrímsson y B.K. Hall (eds.), *Variation: a central concept in biology*. pp. 359–397. Amsterdam: Elsevier Academic Press.
- Palmer, A.R. y Strobeck, C. 1986. Fluctuating asymmetry: measurement, analysis, patterns. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* **17**: 391–421. doi: 10.1146/annurev.es.17.110186.002135
- Palmer, A.R. y Strobeck, C. 1992. Fluctuating asymmetry as a measure of developmental stability: implications of non-normal distributions and power of statistical tests. *Acta Zool. Fenn.* **191**: 57–72. Recuperado de http://www.biology.ualberta.ca/palmer.hp/pubs/92P+S/Palmer92_ActZoFenn_FA.pdf
- Palmer, A.R. y Strobeck, C. 2003. Fluctuating asymmetry analyses revisited. In: M. Polak (ed.), *Developmental Instability: Causes and Consequences*. pp. 279–319. Oxford and New York: Oxford University Press.
- Parsons, P.A. 1990. Fluctuating asymmetry: an epigenetic measure of stress. *Biol. Rev. Camb. Philos. Soc.* **65**: 131–145. doi: 10.1111/j.1469-185X.1990.tb01186.x

- Parsons, P.A. 1991. Evolutionary rates: stress and species boundaries. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* **22**: 1–18. doi: 10.1146/annurev.es.22.110191.000245
- Pearson, K. 1901. VIII. Mathematical contributions to the theory of evolution. IX. On the principle of homotyposis and its relation to heredity, to the variability of the individual, and to that of the race. Part I. Homotyposis in the vegetable Kingdom. *Phil. Trans. R. Soc. Lond. A* **197**: 285–379. doi: 10.1098/rsta.1901.0020
- Pigliucci, M. y Preston, K. (eds). 2004. Phenotypic integration: studying the ecology and evolution of complex phenotypes. New York, USA: Oxford University Press.
- Pinheiro, J.C. y Bates, D.M. 2000. Mixed-effects models in S and S-PLUS. New York, USA: Springer.
- Polak, M. 1993. Parasites increase fluctuating asymmetry of male *Drosophila nigrospiracula*: implications for sexual selection. *Genetica* **89**: 255–265. doi: 0.1007/BF02424519
- Polak, M. (ed.). 2003. Developmental instability: causes and consequences. Oxford and New York: Oxford University Press.
- Polak, M. y Starmer, W.T. 2001. The quantitative genetics of fluctuating asymmetry. *Evolution* **55**: 498–511. doi: 10.1111/j.0014-3820.2001.tb00784.x
- Pryke, S.R., Andersson, S. y Lawes, M.J. 2001. Sexual selection of multiple handicaps in the Red-collared Widowbird: female choice of tail length but not carotenoid display. *Evolution* **55**: 1452–1463. doi: 10.1111/j.0014-3820.2001.tb00665.x
- Pyle, P., Engilis Jr., A. y Kelt, D.A. 2015. Manual for ageing and sexing landbirds of Bosque Fray Jorge National Park and North-central Chile, with notes on occurrence and breeding seasonality. Baton Rouge, USA: Special Publication of the Occasional Papers of the Museum of Natural Science. 155 pp. Recuperado de <https://sites01.lsu.edu/wp/mnspapers/files/2015/02/Manual-for-Ageing-and-Sexing-Birds-at-Fray-Jorge-National-Park-Pyle-et-al-2Feb2015.pdf>
- Quilodrán, C.S., Vásquez, R.A. y Estades, C.F. 2012. Nesting of the Thorn-tailed Rayadito (*Aphrastura spinicauda*) in a pine plantation in Southcentral Chile. *Wilson J. Ornithol.* **124**: 737–742. doi: 10.1676/1559-4491-124.4.737
- Quinn, G.P. y Keough, M.J. 2002. Experimental design and data analysis for biologists. New York, USA: Cambridge University Press. 537 pp. Recuperado de <https://www2.ib.unicamp.br/profs/fsantos/apostilas/Quinn%20&%20Keough.pdf>
- Quirici, V., Guerrero, C.J., Krause, J.S., Wingfield, J.C. y Vásquez, R.A. 2016. The relationship of telomere length to baseline corticosterone levels in nestlings of an altricial passerine bird in natural populations. *Front. Zool.* **13**: 1. doi: 10.1186/s12983-016-0133-5
- Quirici, V., Venegas, C.I., González-Gómez, P.L., Castaño-Villa, G.J., Wingfield, J.C. y Vásquez, R.A. 2014. Baseline corticosterone and stress response in the Thorn-tailed Rayadito (*Aphrastura spinicauda*) along a latitudinal gradient. *Gen. Comp. Endocrinol.* **198**: 39–46. doi:10.1016/j.ygcen.2013.12.010.
- R Development Core Team. 2017. R: a language and environment for statistical computing, version 3.4.1. Vienna, Austria: R Foundation for Statistical Computing. <http://www.R.project.org>

- Raj, A. y van Oudenaarden, A. 2008. Nature, nurture, or chance: stochastic gene expression and its consequences. *Cell* **135**: 216–226. doi: 10.1016/j.cell.2008.09.050
- Regosin, J.V. y Pruett-Jones, S. 2001. Sexual selection and tail-length dimorphism in Scissor-Tailed Flycatchers. *Auk* **118**: 167–175. doi: 10.2307/4089766
- Remsen, J.V. 2003. Family Furnariidae (ovenbirds). In: J. del Hoyo, A. Elliott y D.A. Christie (eds.), *Handbook of the Birds of the World*. (Vol.8). pp. 162–357. Barcelona, Spain: Lynx Edicions.
- Rettig, J.E., Fuller, R.C., Corbett, A.L. y Getty, T. 1997. Fluctuating asymmetry indicates levels of competition in an even-aged poplar clone. *Oikos* **80**: 123–127. doi: 10.2307/3546523
- Rowe, K.M.C. y Weatherhead, P.J. 2011. Assortative mating in relation to plumage traits shared by male and female American Robins. *Condor* **113**: 881–889. doi: 10.1525/cond.2011.100207
- Rowe, L.V., Evans, M.R. y Buchanan, K.L. 2001. The function and evolution of the tail streamer in hirundines. *Behav. Ecol.* **12**: 157–163. doi: 10.1093/beheco/12.2.157
- Safran, R.J. y McGraw, K.J. 2004. Plumage coloration, not length or symmetry of tail-streamers, is a sexually selected trait in North American barn swallows. *Behav. Ecol.* **15**: 455–461. doi: 10.1093/beheco/arh035
- Savage, A. y Hogarth, P.J. 1999. An analysis of temperature-induced Fluctuating Asymmetry in *Asellus aquaticus* (Linn.). *Hydrobiologia* **411**: 139–143. doi: 10.1023/A:1003857919472
- Sergio, F., Blas, J. y Hiraldo, F. 2018. Animal responses to natural disturbance and climate extremes: a review. *Glob. Planet. Change* **161**: 28–40. doi: 10.1016/j.gloplacha.2017.10.009
- Siegel, M.I. y Mooney, M.P. 1987. Perinatal stress and increased fluctuating asymmetry of dental calcium in the laboratory rat. *Am. J. Phys. Anthropol.* **73**: 267–270. doi: 10.1002/ajpa.1330730213
- Sillanpää, S., Salminen, J.P. y Eeva, T. 2010. Fluctuating asymmetry in great tit nestlings in relation to diet quality, calcium availability and pollution exposure. *Sci. Total Environ.* **408**: 3303–3309. doi: 10.1016/j.scitotenv.2010.03.024
- Simmons, L.W., Tomkins, J.L., Kotiaho, J.S. y Hunt, J. 1999. Fluctuating paradigm. *Proc. Biol. Sci.* **266**: 593–595. doi: 10.1098/rspb.1999.0677
- Slate, J., Hale, M.C. y Birkhead, T.R. 2007. Simple sequence repeats in zebra finch (*Taeniopygia guttata*) expressed sequence tags: a new resource for evolutionary genetic studies of passerines. *BMC Genom.* **8**: 52. doi: 10.1186/1471-2164-8-52
- Smolen, P., Baxter, D.A. y Byrne, J.H. 2000. Modeling transcriptional control in gene networks—methods, recent results, and future directions. *Bull. Math. Biol.* **62**: 247–292. doi: 10.1006/bulm.1999.0155
- Soulé, M. 1967. Phenetics of natural populations. II. Asymmetry and evolution in a lizard. *Am. Nat.* **101**: 141–160. doi: 10.1086/282480
- Spinks, A.C., Jarvis, J.U.M. y Bennett, N.C. 2000. Comparative patterns of philopatry and dispersal in two common mole-rat populations: implications for the evolution of mole-rat sociality. *J. Animal Ecol.* **69**: 224–234. doi: 10.1046/j.1365-2656.2000.00388.x

- Stige, L.C., Slagsvold, T. y Vøllestad, L.A. 2005. Individual fluctuating asymmetry in Pied Flycatchers (*Ficedula hypoleuca*) persists across moults, but is not heritable and not related to fitness. *Evol. Ecol. Res.* **7**: 381–406. Recuperado de <http://www.avibirds.com/pdf/B/Bonte%20Vliegenvanger7.pdf>
- Swaddle, J.P. 1997. Within-individual changes in developmental stability affect flight performance. *Behav. Ecol.* **8**: 601–604. doi: 10.1093/beheco/8.6.601
- Swaddle, J.P. y Witter, M.S. 1994. Food, feathers and fluctuating asymmetries. *Proc. Biol. Sci.* **255**: 147–152. doi: 10.1098/rspb.1994.0021
- Swaddle, J.P. y Cuthill, I.C. 1994. Preference for symmetric males by female zebra finches. *Nature* **367**: 165–166. doi: 10.1038/367165a0
- Swaddle, J.P., Witter, M.S. 1997. On the ontogeny of developmental stability in a stabilized trait. *Proc. Biol. Sci.* **264**: 329–334. doi: 10.1098/rspb.1997.0047
- Swaddle, J.P. y Witter, M.S. 1998. Cluttered habitats reduce wing asymmetry and increase flight performance in European starlings. *Behav. Ecol. Sociobiol.* **42**: 281–287. doi: 10.1007/s002650050
- Swaddle, J.P. y Ruff, D.A. 2004. Starlings have difficulty in detecting dot symmetry: implications for studying fluctuating asymmetry. *Behaviour* **141**: 29–40. doi: 10.1163/156853904772746583
- Swaddle, J.P., Witter, M.S. y Cuthill, I.C. 1994. The analysis of fluctuating asymmetry. *Anim. Behav.* **48**: 986–989. doi: 10.1006/anbe.1994.1327
- Talloon, W., Lens, L., van Dongen, S. y Matthysen, E. 2008. Feather development under environmental stress: lead exposure effects on growth patterns in Great Tits *Parus major*. *Bird Study* **55**: 108–117. doi: 10.1080/00063650809461511
- Tarvin, K.A. y Murphy, T.G. 2012. It isn't always sexy when both are bright and shiny: considering alternatives to sexual selection in elaborate monomorphic species. *Ibis* **154**: 439–443. doi: 10.1111/j.1474-919X.2012.01251.x
- Thomas, A.L.R. 1993a. On the aerodynamics of birds' tails. *Philos. Trans. R. Soc. Lond., B, Biol. Sci.* **340**: 361–380. doi: 10.1098/rstb.1993.0079
- Thomas, A.L.R. 1993b. The aerodynamic costs of asymmetry in the wings and tail of birds: asymmetric birds can't fly round tight corners. *Proc. Biol. Sci.* **254**: 181–189. doi: 10.1098/rspb.1993.0144
- Thornhill, R. y Gangestad, S.W. 1994. Human fluctuating asymmetry and sexual behavior. *Psychol. Sci.* **5**: 297–302. doi: 10.1111/j.1467-9280.1994.tb00629.x
- Tomasevic, J.A. y Estades, C.F. 2006. Stand attributes and the abundance of secondary cavity-nesting birds in southern beech (*Nothofagus*) forests in south-central Chile. *Ornitología Neotropica* **17**: 1–14. Recuperado de <https://sora.unm.edu/sites/default/files/journals/on/v017n01/p0001-p0014.pdf>
- Tomkins, J. L. y Simmons, L.W. 1998. Female choice and manipulations of forceps size and symmetry in the earwig *Forficula auricularia* L. *Anim. Behav.* **56**: 347–56. doi: 10.1006/anbe.1998.0838
- Tomkins, J.L. y Simmons, L.W. 2003. Fluctuating asymmetry and sexual selection: paradigm shifts, publication bias, and observer expectation. In: M., Polak (ed.), *Developmental Instability: Causes and Consequences*. pp. 231–261. Oxford and New York: Oxford University Press.

- Tracy, M., Freeman, D.C., Duda, J.J., Miglia, K.J., Graham, J.H. y Hough, A. 2003. Developmental instability: an appropriate indicator of plant fitness components? In: M., Polak (ed.), *Developmental Instability: Causes and Consequences*. pp. 196–212. Oxford and New York: Oxford University Press.
- Trivers, R.L. 1972. Parental investment and sexual selection. In: B., Campbell (ed.), *Sexual Selection and The Descent of Man*, pp. 136–179. Aldine, Chicago: Transaction Publishers.
- Uetz, G.W. y Smith, E.I. 1999. Asymmetry in a visual signaling character and sexual selection in a wolf spider. *Behav. Ecol. Sociobiol.* **45**: 87–93. doi: 10.1007/s002650050542
- Valentine, D.W. y Soulé, M.E. 1973. Effect of *p,p'*-DDT on developmental stability of pectoral fin rays in the grunion, *Leuresthes tenuis*. *Fishery Bull.* **71**: 920–921.
- Van Dongen, S. 1998. How repeatable is the estimation of developmental stability by fluctuating asymmetry?. *Proc. Biol. Sci.* **265**: 1423–1427. doi: 10.1098/rspb.1998.0452
- Van Dongen, S. 2006. Fluctuating asymmetry and developmental instability in evolutionary biology: past, present and future. *J. Evol. Biol.* **19**: 1727–1743. doi: 10.1111/j.1420-9101.2006.01175.x
- Van Dongen, S. y Lens, L. 2000. The evolutionary potential of developmental instability. *J. Evol. Biol.* **13**: 326–335. doi: 10.1046/j.1420-9101.2000.00169.x
- Van Dongen, S., Molenberghs, G. y Matthysen, E. 1999. The statistical analysis of fluctuating asymmetry: REML estimation of a mixed regression model. *J. Evol. Biol.* **12**: 94–102. doi: 10.1046/j.1420-9101.1999.00012.x
- Van Dongen, S., Lens, L. y Molenberghs, G. 2003. Recent developments and shortcomings in the analysis of individual asymmetry: A review and introduction of a Bayesian statistical approach. In: M., Polak (ed.), *Developmental Instability: Causes and Consequences*. pp. 320–342. Oxford and New York: Oxford University Press.
- van Dongen, W.F.D., Lazzoni, I. y Vásquez, R.A. 2009. Behavioral experiments in a wild passerine cause short-term reductions in parental provisioning and nestling mass. *Rev. Chil. Hist. Nat.* **82**: 223–231.
- van Oosten, H.H., Mueller, J.C., Ottenburghs, J., Both, C., y Kempnaers, B. 2016. Genetic structure among remnant populations of a migratory passerine, the Northern Wheatear *Oenanthe oenanthe*. *Ibis* **158**: 857–867. doi: 10.1111/ibi.12393
- Van Valen, L. 1962. A study of fluctuating asymmetry. *Evolution* **16**: 125–142. doi: 10.2307/2406192
- Venables, W.N. y Ripley, B.D. 2002. *Modern applied statistics with S* (4th ed.). New York, USA: Springer. 495 pp. Recuperado de http://www.bagualu.net/wordpress/wp-content/uploads/2015/10/Modern_Applied_Statistics_With_S.pdf
- Vergara, P.M. y Marquet, P.A. 2007. On the seasonal effect of landscape structure on a bird species: the Thorn-tailed Rayadito in a relict forest in northern Chile. *Landsc. Ecol.* **22**: 1059–1071. doi: 10.1007/s10980-007-9091-9
- Villagrán, C., Armesto, J.J., Hinojosa, L.F., Cuvertino, J., Pérez, C. y Medina, C. 2004. El enigmático origen del bosque relicto de Fray Jorge. En: F.A. Scheo, J.R.

- Gutiérrez y I.R. Hernández (eds.), Historia natural del Parque Nacional Bosque Fray Jorge. pp. 3–43. La Serena, Chile: Ediciones Universidad de La Serena.
- Waddington, C.H. 1942. Canalization of development and the inheritance of acquired characters. *Nature* **150**: 563–565. doi: 10.1038/150563a0
- Weibel, E.R. 1991. Fractal geometry: a design principle for living organisms. *Am. J. Physiol. Lung Cell Mol. Physiol.* **261**: L361–L369. doi: 10.1152/ajplung.1991.261.6.L361
- West, G.B., Brown, J.H y Enquist, B.J. 2000. The origin of universal scaling laws in biology. In: J.H. Brown y G.B. West (eds.), *Scaling in Biology: Patterns and Processes, Causes and Consequences*. New York, USA: Oxford University Press. 368 pp.
- Weyl, H. 1952. *Symmetry*. Princeton, New York, USA: Princeton University Press. 168 pp.
Recuperado de <https://pdfs.semanticscholar.org/0512/91a3a0b351c3da83a96e40b48c7fb4778157.pdf>
- Whitlock, M.C. 1996. The heritability of fluctuating asymmetry and the genetic control of developmental stability. *Proc. Biol. Sci.* **263**: 849–853. doi: 10.1098/rspb.1996.0125
- Whitlock, M.C. 1998. The repeatability of fluctuating asymmetry: a revision and extension. *Proc. Biol. Sci.* **265**: 1429–1431. doi: 10.1098/rspb.1998.0453
- Wilsey, B.J., Haukioja, E., Koricheva, J. y Sulkinoja, M. 1998. Leaf fluctuating asymmetry increases with hybridization and elevation in tree-line birches. *Ecology* **79**: 2092–2099. doi: 10.1890/0012-9658(1998)079[2092:LFAIWH]2.0.CO;2
- Windig, J. y Nylin, S. 2000. How to compare fluctuating asymmetry of different traits. *J. Evol. Biol.* **13**: 29–37. doi: 10.1046/j.1420-9101.2000.00143.x
- Woods, R.E., Sgro, C.M., Hercus, M.J. y Hoffmann, A.A. 1999. The association between fluctuating asymmetry, trait variability, trait heritability, and stress: a multiply replicated experiment on combined stresses in *Drosophila melanogaster*. *Evolution* **53**: 493–505. doi: 10.2307/2640785
- Wu, J. 2015. *Minque: Linear Mixed Model Analyses*. R package, version 1.1. Recuperado de <https://cran.r-project.org/web/packages/minque/minque.pdf>
- Yáñez, D.I., Quirici, V., Castaño-Villa, G.J., Poulin, E. y Vásquez, R.A. 2015. Isolation and characterisation of eight microsatellite markers of the Thorn-tailed Rayadito *Aphrastura spinicauda*. *Ardeola* **62**: 179–183. doi: 10.13157/arla.62.1.2015.179
- Zakharov, V.M. 1992. Population phenogenetics: analysis of developmental stability in natural populations. *Acta Zool. Fenn.* **191**: 7–30.

ANEXO

Tabla S1. Selección de modelo para probar efectos de la asimetría fluctuante (AF) sobre variables del éxito reproductivo en una población del rayadito en Fray Jorge, Chile. La bondad de ajuste de los modelos se evaluó usando valores de Criterio de Información de Akaike corregido para muestras pequeñas (AICc), donde valores más bajos representan el mejor compromiso entre un ajuste máximo y un número mínimo de variables explicativas (i.e., parsimonia estadística). Se muestran los modelos con el mejor soporte ($\Delta AIC < 2$; Burnham y Anderson, 2002); los otros son ejemplos de modelos que probaron variables independientes pero no fueron compatibles. Se calcularon los pesos de Akaike (ω_i) para evaluar el poder explicativo de los mejores modelos seleccionados.

Respuesta	No.	Estructura del modelo	AICc	$\Delta AICc$	ω_i
Desempeño reproductivo	1	AF + Tamaño + AF:Tamaño + Ex. Pareja + (1 Año) + (1 Individuo)	203.11	0	0.217
	2	AF + AF:Tamaño + Ex. Pareja + (Tamaño Año)	202.68	-0.43	0.268
	3	AF + Tamaño + AF:Tamaño + Ex. Pareja + (1 Año)	203.73	0.62	0.159
	4	AF + AF:Tamaño + Ex. Pareja + (1 Individuo) + (Tamaño Año)	203.16	0.05	0.212
	5	AF + AF:Tamaño + Ex. Pareja + (1 Año) + (Tamaño Año)	205.08	1.97	0.081
Tamaño de puesta	1	AF + AF:Tamaño	290.82	0	0.540
	2	AF + AF:Tamaño + (1 Año)	293.0	2.18	0.181
	3	AF + Tamaño + AF:Tamaño + Ex. Pareja + (1 Individuo)	293.0	2.18	0.181
Éxito de crianza	1	AF + Tamaño + AF:Tamaño + Ex. Pareja + Inicio eclosión + (1 Año) + (1 Individuo)	170.85	0	0.158
	2	AF + Tamaño + AF:Tamaño + Ex. Pareja + (1 Individuo) + (Tamaño Año)	168.58	-2.27	0.493
	3	AF + Tamaño + AF:Tamaño + Ex. Pareja + Inicio eclosión + (1 Año)	172.29	1.44	0.077
	4	AF + AF:Tamaño + (1 Año) + (Tamaño Año)	171.99	1.14	0.090
	5	AF + AF:Tamaño + (1 Individuo) + (Tamaño Año)	172.38	1.53	0.074
	6	AF + Tamaño + AF:Tamaño + (1 Individuo)	172.38	1.52	0.074

Respuesta	No.	Estructura del modelo	AICc	Δ AICc	ω_i
Inicio de eclosión	1	AF + AF:Tamaño + AF:Sexo + Peso + Ex. Pareja + (Tamaño Año)	726.79	0	0.604
	2	AF + AF:Tamaño + Ex. Pareja + (1 Año)	734.85	8.06	0.011
	3	AF + AF:Tamaño + AF:Sexo + Peso + Ex. Pareja + (1 Año) + (Tamaño Año)	729.36	2.58	0.167
Volumen de puesta	1	AF + AF:Tamaño	1748.03	0	0.477
	2	AF + AF:Tamaño + (1 Año)	1749.43	1.4	0.237
	3	AF + AF:Tamaño + (1 Individuo)	1750.27	2.24	0.156
SD peso pichones	1	AF + AF:Tamaño	124.62	0	0.998
	2	AF + AF:Tamaño + (1 Año)	139.24	14.6	0.001
Éxito de apareamiento de la hembra	1	AF + AF:Tamaño	42.69	0	0.589
	2	AF + AF:Tamaño + (1 Año)	45.07	2.38	0.180
Ganancia de paternidad	1	AF + AF:Tamaño + (1 Individuo)	61.61	0	0.762
	2	AF + AF:Tamaño + (1 Año) + (1 Individuo)	63.94	2.33	0.238

Nota: Los términos en entreparéntesis representan la estructura aleatoria del modelo.

No.= Número; Ex. Pareja= Experiencia de la pareja reproductiva