

UCH-FC
DOC-EBE
C346
C.1



SELECCIÓN SEXUAL EN UN AVE SOCIALMENTE MONÓGAMA,

***Aphrastura spinicauda* (Furnariidae)**

Tesis

Entregada a la

Universidad de Chile

en cumplimiento parcial de los requisitos

para optar al grado de

Doctor en Ciencias con mención en Ecología y Biología Evolutiva

Facultad de Ciencias

por

GABRIEL JAIME CASTAÑO VILLA

Director de tesis: Dr. Rodrigo A. Vásquez Salfate

Abril de 2015

FACULTAD DE CIENCIAS
UNIVERSIDAD DE CHILE

INFORME DE APROBACIÓN
TESIS DE DOCTORADO

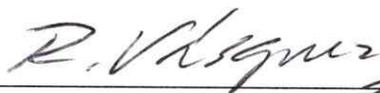
Se informa a la Escuela de Postgrado de la Facultad de Ciencias que la Tesis de Doctorado
presentada por el candidato

GABRIEL JAIME CASTAÑO VILLA

Ha sido aprobada por la Comisión Evaluadora de la Tesis como requisito para optar al
grado de Doctor en Ciencias con mención en Ecología y Biología Evolutiva, en el Examen
de Defensa de Tesis rendido el día 21 de octubre de 2014.

Director de Tesis:

Dr. Rodrigo Vásquez

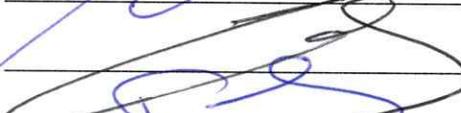


Comisión Evaluadora:

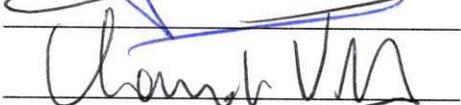
Dr. Luis Ebensperger



Dr. Cristián Estades



Dr. Elie Poulin



Dr. Claudio Veloso



A Maria Lucia Villa



Nací el 15 de noviembre de 1974 en Medellín, Colombia. En 2000 me titulé de Ingeniero Forestal y posteriormente en el 2004 de Magister en Bosques y Conservación Ambiental, ambos títulos otorgados por la Universidad Nacional de Colombia. Me he desempeñado como investigador y docente en diversos proyectos relacionados con el diagnóstico, manejo y conservación de la vida silvestre en diversas regiones de Colombia. En el año 2009 ingresé al Doctorado en Ciencias con Mención Ecología y Biología Evolutiva de la Universidad de Chile, donde mi trabajo en investigación se centró en temáticas asociadas a la ecología aplicada, conservación de la biodiversidad y conducta evolutiva.

Agradecimientos

Agradezco a mi tutor, Dr. Rodrigo Vásquez por su apoyo y orientación para el desarrollo de este proyecto. Agradezco a mis compañeros del Laboratorio de Ecología Terrestre, y de manera especial a Verónica Quirici, María Olga Bargsted, Cristóbal Venegas y Cristian Celis (team rayadito). Al Dr. Juan Moreno en el Museo Nacional de Ciencias Naturales de Madrid, quien me ayudo a mejorar sustancialmente mi proyecto de tesis. Agradezco también a la Comisión Evaluadora, conformada por el Dr. Luis Ebensperger, Dr. Cristián Estades, Dr. Elie Poulin y Dr. Claudio Veloso por sus valiosos aportes a este trabajo. Deseo también expresar mi gratitud con muchos de mis amigos que me apoyaron y alentaron en momentos difíciles para continuar con este proyecto, especialmente a Francisco Fontúrbel, Annia Rodríguez, Juan Luis Allendes, Nicolás Aravena "El Cabrito", Claudia Urrutia, Mónica Saldarriaga, Jaime Estévez, Fredy Rivera, Rogelio Castaño y Juan Alejandro Morales. Quiero expresar mi gratitud a Diana Gómez y Juliana Hernández, quienes en diferentes etapas de mi vida apoyaron la construcción de mis proyectos.

El financiamiento para esta tesis fue otorgado por los proyectos FONDECYT No 1090794, FONDECYT No 1140548; y por los proyectos del Instituto de Ecología y Biodiversidad ICM-P05-002, y PFB-23 CONICYT-Chile. Además por una beca de Estadía en el Extranjero MECESUP (UCH 0803), la cual fue otorgada por la Universidad de Chile con el apoyo del Ministerio de Educación, a través del Programa MECE Educación Superior. La realización de mis estudios de doctorado fue posible gracias a una beca para estudios de doctorado en Chile otorgada por CONICYT y al apoyo de la Universidad de

Caldas a través de una comisión de estudios doctorales. También deseo agradecer el apoyo logístico en terreno brindado por mis amigos del Parque Etnobotánico Omora, en especial a Rodrigo Molina y Sarah Ebel.

ÍNDICE

1 INTRODUCCIÓN GENERAL	1
2 EMPAREJAMIENTO REPRODUCTIVO SOCIAL EN EL RAYADITO, <i>Aphrastura spinicauda</i>.....	6
2.1 INTRODUCCIÓN.....	7
2.2 MÉTODOS	11
2.2.1 Área de estudio	11
2.2.2 Seguimiento de las aves que nidifican en cajas	11
2.2.3 Descripción y categorización de las parejas	12
2.2.4 Variables de desempeño y éxito reproductivo	12
2.2.5 Morfometría de adultos y pollos, y sexado de adultos.....	13
2.2.6 Análisis de datos	15
2.3 RESULTADOS.....	18
2.3.1 Dimorfismo sexual en tamaño y morfología	18
2.3.2 Emparejamiento concordante.....	18
2.3.3 Estacionalidad en el emparejamiento.....	21
2.3.4 Correlaciones entre variables morfológicas de las hembras y el desempeño y éxito reproductivo	22
2.3.5 Desempeño y éxito reproductivo de las parejas con emparejamiento discordante.....	23
2.3.6 Desempeño y éxito reproductivo en relación al tipo de pareja y factores estacionales	24
2.4 DISCUSIÓN.....	26
3 PATERNIDAD Y CUIDADO PATERAL EN EL RAYADITO, <i>Aphrastura spinicauda</i> 30	
3.1 INTRODUCCIÓN.....	31
3.2 MÉTODOS	35
3.2.1 Área de estudio	35
3.2.2 Seguimiento de las aves que nidifican en cajas	35
3.2.3 Morfometría de adultos y pollos, y sexado de adultos.....	36
3.2.4 Fenología reproductiva y éxito reproductivo	36
3.2.5 Análisis de paternidad.....	36
3.2.6 Cuidado parental	38
3.2.7 Análisis de datos	39
3.3 RESULTADOS.....	41
3.3.1 Proporción de paternidad	41
3.3.2 Cuidado parental en machos y hembras.....	41
3.3.3 Cuidado paternal, tamaño de nidada y morfología de los machos	42
3.3.4 Cuidado paternal y frecuencia de crías extra-pareja dentro de la nidada	43
3.4 DISCUSIÓN.....	46
4 PATERNIDAD EXTRA-PAREJA Y OPORTUNIDAD PARA LA SELECCIÓN SEXUAL EN EL RAYADITO <i>Aphrastura spinicauda</i>.....	49
4.1 INTRODUCCIÓN.....	50
4.2 MÉTODOS	54
4.2.1 Área de estudio	54
4.2.2 Seguimiento de las aves que nidifican en cajas	54

4.2.3	Morfometría y sexado de adultos.....	55
4.2.4	Análisis de paternidad.....	55
4.2.5	Análisis de datos	57
4.3	RESULTADOS.....	62
4.3.1	Niveles de paternidad extra pareja.....	62
4.3.2	Oportunidad para la selección sexual	63
4.3.3	Predictores del éxito <i>D</i> , <i>E</i> y <i>Real</i> de los machos y factores ecológicos.....	65
4.3.4	Predictores del éxito <i>D</i> , <i>E</i> y <i>Real</i> : morfología y condición corporal.....	65
4.3.5	Comparaciones entre machos parasitados (con pérdida de la paternidad) y no parasitados.....	66
4.3.6	Macho parasitado vs macho parásito de la nidada.....	68
4.4	DISCUSIÓN.....	69
5	DISCUSIÓN GENERAL	73
6	ANEXOS.....	79
7	REFERENCIAS.....	84

ÍNDICE DE TABLAS

Tabla C2- 1. Emparejamiento concordante de acuerdo al peso corporal, índices de tamaño corporal (CP1 y CP2) y condición corporal para la población del rayadito (todas las parejas) y para aquellas que iniciaron tempranamente o en forma tardía la reproducción de acuerdo con la fecha de inicio de puesta), durante las estaciones reproductivas 2010 y 2011. Índice de Correlación de Pearson, r_p . Correlaciones significativas $P < 0,05$ son denotadas con asterisco (*). Diferencias significativas entre sexos después de la corrección secuencial de Bonferroni son denotadas con asterisco (**).....	20
Tabla C2- 2. Desempeño y éxito reproductivo en parejas del rayadito con emparejamiento discordante y parejas con emparejamiento aleatorio. Durante la estación reproductiva del año 2011. Para las primeras cuatro variables se presenta la mediana y entre paréntesis (rango intercuartil) y (n). Para el peso corporal se muestra la media (DE) (n).	23
Tabla C3- 1. Correlaciones (coeficiente de correlación parcial de Spearman, r_s) entre rasgos morfométricos (peso corporal, longitud del ala e índice de tamaño corporal CP2) y condición corporal, con el cuidado paternal de <i>A. spinicauda</i> (tasa de aprovisionamiento y tasa de remoción de sacos fecales), corregidos por el tamaño de la nidada, durante las estaciones reproductivas 2010-2011. Correlaciones significativas $P < 0,05$ son denotadas con asterisco (*).....	43
Tabla C3- 2. Modelos lineales generales (transformación lineal, cuadrática, raíz cuadrada y exponencial), modelos logísticos (distribución binomial) y modelos aditivos generales (distribución cuasi Poisson) para evaluar la relación entre la proporción de la paternidad dentro de la nidada y el cuidado paternal. Para todos los modelos se presenta la significancia (P) de la variable del cuidado parental en el modelo.	43
Tabla C3- 3. Comparación entre el cuidado paternal de nidadas con paternidades del 100% de los pollos asignadas al padre social en relación a nidadas con al menos un pollo extra-pareja o con menos del 50% de los pollos del padre social.....	44
Tabla C3- 4. Comparación del cuidado paternal entre machos sin crías extra-pareja y machos con el 100% de las crías extra-pareja dentro de la nidada.....	45
Tabla C4- 1. Patrones de paternidad extra-pareja (PEP) a nivel poblacional por año	63
Tabla C4- 2. Éxito reproductivo (ER) Aparente y Real, D (dentro de la pareja), E (Extra-pareja) de los machos por año. ^a = Covarianza entre D y E	64
Tabla C4- 3. Modelos lineales generalizados mixtos entre el éxito reproductivo de los machos y factores ecológicos. Éxito reproductivo dentro de la pareja (D), extra-pareja (E) y real. Significancia de la variable de efecto fijo (P) y R^2_m (componente fijo del modelo)....	65
Tabla C4- 4. Modelos lineales generalizados mixtos (distribución Poisson) para relacionar el éxito reproductivo de los machos y rasgos morfológicos. Éxito reproductivo dentro de la pareja (D), extra-pareja (E) y real (D+E). Coeficiente (β_1), significancia de la variable de	

efecto fijo (P) y R²m (componente fijo del modelo). P < 0.05 son denotadas con asterisco (*)..... 66

Tabla C4- 5. Modelos lineales generalizados mixtos (distribución Binomial) para relacionar rasgos morfológicos de machos parasitados (con pérdida de la paternidad) y no parasitados; machos con y sin crías extra-pareja social. Durante las estaciones reproductivas 2010 y 2011. Coeficiente (β_1), significancia de la variable de efecto fijo (P), R²_m (componente fijo del modelo), R²_e (componente fijo y aleatorio del modelo). P < 0.05 son denotadas con asterisco (*)..... 67

Tabla C4- 6. Morfología de machos parasitados y parásitos, durante las estaciones reproductivas 2010 (n = 10) y 2011 (n = 9), excepto para peso corporal y longitud de la rectriz, n = 10). Diferencias significativas P < 0,05 son denotadas con asterisco (*)..... 68

ÍNDICE DE FIGURAS

- Figura C2- 1. Emparejamiento concordante negativo entre los índices de tamaño corporal CP2 (longitud del ala y peso corporal) de las parejas del rayadito (*A. spinicauda*) que inician la reproducción temprana ($r_{P,13} = -0,69$; $P = 0,008$); y emparejamiento no discordante en las parejas con inicio de la reproducción tardía ($r_{P,7} = -0,18$; $P = 0,697$). Coeficiente de Correlación de Pearson, r_P 21
- Figura C2- 2. Estacionalidad en el inicio de la reproducción (fecha de puesta) en relación a la longitud del ala en las hembras, y el peso corporal en los machos de *A. spinicauda*, durante el año 2011. Coeficiente de correlación de Spearman, r_S 22

ÍNDICE DE ANEXOS

- Anexo 1.** Peso y mediciones morfológicas (media \pm DE, n entre paréntesis) de machos y hembras adultos de *A. spinicauda*, durante las primaveras australes de 2010-2011. Coeficiente de variación (CV). Diferencias significativas entre sexos después de la corrección secuencial de Bonferroni son denotadas con asterisco (*). 79
- Anexo 2.** Puntuaciones de los componentes principales (CP) y proporción de la varianza extraída de cada variable (comunalidades, COM) para el análisis de las diferencias morfológicas entre machos y hembras, durante las estaciones reproductivas 2010-2012. .. 80
- Anexo 3.** Modelos lineales generalizados de efectos fijos y mixtos entre rasgos morfológicos de los machos (M) y los rasgos morfológicos de las hembras (H), tipo de pareja (TP), fecha de la iniciación de la reproducción (FIR), año e identidad de la pareja (ID) para los años 2010 y 2011. Peso corporal (PC), Componente Principal 1 y 2 (CP1 y CP2, respectivamente), Condición corporal (CC). 81
- Anexo 4.** Loci microsatelites utilizados para la determinación del parentesco en cada año. N_A : número de alelos observados; N_I : número de individuos usados para los cálculos; H_o : heterocigocidad observada; H_e : heterocigocidad esperada; PIC: información polimórfica contenida; HW: test de equilibrio Hardy-Weinberg (** expresan diferencias significativas aun después de Corrección secuencial de Bonferroni, NS: no significativas); NE-2P: Probabilidad media de no excluir un candidato parental, dado el genotipo de la cría y la madre. 82
- Anexo 5.** Resultados del análisis de paternidad para nidadas del rayadito durante las estaciones reproductivas 2010 ($n = 20$) y 2011 ($n = 17$). Extra paternidad (EP) 83

ABREVIATURAS

ADN: Ácido Desoxirribonucleico

ACP: Análisis de Componentes Principales

CP: Componente Principal

D: Éxito reproductivo del macho dentro de la pareja social

DST: Dimorfismo sexual en tamaño

E: Éxito reproductivo del macho extra-pareja

EP: Extra-pareja

ERA: Éxito reproductivo aparente

ERR: Éxito reproductivo real

IS_p : Índice de sincronización reproductiva

I_{ERA} : Varianza estandarizada del éxito reproductivo aparente

I_{ERR} : Varianza estandarizada del éxito reproductivo real

LOD: Logaritmo de la razón de máxima verosimilitud

MAG: Modelos aditivos generalizados

MLG: Modelos lineales generalizados

MLGM: Modelos lineales generalizados mixtos

PCR: Reacción en Cadena de Polimerasa

PEP: Paternidad Extra-Pareja

RESUMEN

Se examinaron las relaciones de la conducta de emparejamiento extra-pareja con el cuidado parental y la oportunidad para la selección sexual en un ave socialmente monógama *Aphrastura spinicauda* (Furnariidae). Adicionalmente, se examinó la relación entre la conducta de emparejamiento reproductivo social con el desempeño y éxito reproductivo de las parejas. Los casos de paternidad extra-pareja (PEP) fueron comunes en los dos años de estudio (43% de las nidadas contenían pollos EP y el 28% de todos los pollos fueron producto de fertilizaciones EP). El esfuerzo en cuidado parental de los machos no decreció al incrementarse las PEP dentro de las nidadas, como algunos modelos teóricos lo han propuesto. Es posible que este resultado se deba a que los machos no cuentan con mecanismos asociados a señales (e.g. conducta de la hembra, atractivo de los vecinos o vigilancia de la pareja) que les permitan evaluar la paternidad entre las nidadas o porque quizás aun contando con señales, al reducir el esfuerzo en cuidado paternal en respuesta a la presencia de crías extra-pareja podrían reducir la supervivencia de sus propias crías dentro de la nidada. Por otra parte, los resultados sugieren que la PEP contribuye a incrementar la varianza en el éxito reproductivo real de los machos y puede potencialmente incrementar la selección sexual en éstos. Esto posiblemente se debe a que los machos que ganan crías extra-pareja también aseguran el éxito reproductivo dentro de la pareja social (baja frecuencia de parasitismo recíproco entre los machos). Finalmente, se demostró la ocurrencia de emparejamiento social discordante en las parejas que inician tempranamente la reproducción, donde esta conducta de emparejamiento parece no afectar positivamente el desempeño o éxito reproductivo de las parejas, lo cual sugiere que esta conducta no afecta la adecuación biológica.

ABSTRACT

I examined the relationship among extra-pair mating behavior, paternal care, and sexual selection opportunity in a monogamous social bird, *Aphrastura spinicauda* (Furnariidae). Additionally, I examined the relationship between the social mating behavior and the performance and reproductive success of the pairs. Cases of extra-pair paternity (EPP) were common in both sampling years (43% of the nests contained EP chicks and 28% of the total chicks resulted from EP fertilizations). Parental care did not decrease as EPP increased within the nest, as proposed by theoretical models. It is likely that this outcome results from males lacking signaling mechanisms (e.g., female behavior, neighbors attractiveness, or partner vigilance) that would allow them to evaluate brood paternity, or perhaps even having those signals, the reduction of parental care in response to extra-pair chicks may also lower the survival of their own offspring. On the other hand, my results suggest that extra-pair paternity contributes to increase the variance of the actual reproductive success in males, potentially leading to increase sexual selection on them. It is likely that males gaining extra-pair offspring also assure their reproductive success within the social partner (low frequencies of reciprocal parasitism in males). Finally, I found social disassortative mating in early-reproducing pairs, which seems not to compromise the pair performance of reproductive success, suggesting that this behavior has no worth in terms of fitness.

1 INTRODUCCIÓN GENERAL

Durante las últimas dos décadas, la aplicación de técnicas moleculares revolució la visión acerca de los sistemas de apareamiento en aves. Contrariamente a estudios previos, en los que se consideraba al 90% de las especies como monógamas (Lack, 1968), las aves son genéticamente monógamas en muy pocas ocasiones, encontrándose crías extra-pareja en aproximadamente el 90% de las especies (Griffith et al., 2002). Incluso entre aves paseriformes socialmente monógamas (i.e., aquellas que presentan parejas estables con cuidado biparental), en promedio las crías extra-pareja ocurren en el 27% de las nidadas y corresponden al 14% de las crías, en poblaciones de diferentes especies (Griffith et al., 2002; Byers et al., 2004; Whittingham & Dunn, 2005; Carvalho et al., 2006; Dolan et al., 2007; Lindstedt et al., 2007; Balenger et al., 2009; Stewart et al., 2010).

En respuesta a las existencia de paternidades extra-pareja, diversos modelos teóricos que describen su relación con el cuidado parental, han sugerido una relación inversa entre el nivel de paternidad (proporción de crías extra-pareja dentro de la nidada) y el cuidado parental de los machos (Møller & Cuervo, 2000; Kokko & Jennions, 2008). La certeza de paternidad ha sido hipotéticamente relacionada con la evolución del cuidado parental, debido a que los machos serán seleccionados a no invertir cuidados en crías con una paternidad dudosa o porque la actividad extra-pareja del macho es una conducta que se contrapone al cuidado paternal (Trivers, 1972; Møller & Cuervo, 2000). La selección debería favorecer a los machos (en especies con altas tasas de paternidad extra-pareja) a invertir menos en el cuidado parental y más en otras actividades, como búsqueda de cópulas extra-pareja (Westneat & Sherman, 1993). Estudios comparativos en aves

concuerdan con esta idea, encontrándose una relación inversa entre los niveles de extra paternidad y el cuidado paternal (Møller & Birkhead, 1993; Schwagmeyer et al., 1999; Møller & Cuervo, 2000). Ante los ajustes en el cuidado paternal en relación a la certeza en la paternidad dentro de las nidadas, se ha sugerido que los machos pueden ser capaces de evaluar el nivel de paternidad posiblemente mediante señales relacionadas con la conducta de la pareja (e.g., hembras que participan de copulas extra-pareja), a la calidad de los machos vecinos (e.g., atractivo), o incluso al esfuerzo del macho por vigilar a su pareja durante el período fértil; éstas señales les permite ajustar el cuidado paternal acorde con ello (Lifjeld et al., 1998; Sheldon & Ellegren, 1998; Chuang-Dobbs et al., 2001).

En este mismo sentido, la presencia de paternidades extra-pareja condujo a que diversos investigadores sugirieran que este tipo de conducta de apareamiento, podría incrementar sustancialmente la varianza en el éxito reproductivo de los machos en especies socialmente monógamas. De esta forma las paternidades extra-pareja podrían potencialmente incrementar la selección sexual en los machos, al incrementar la varianza de su adecuación biológica (Webster et al., 1995; Møller & Ninni, 1998). Adicionalmente, factores ecológicos como la densidad de nidos y la sincronía reproductiva de las hembras han sido asociados con la variación en la frecuencia de paternidades extra-pareja (Yezerinac & Weatherhead, 1997; Richardson & Burke, 2001), y por lo tanto, son considerados como factores moduladores del éxito reproductivo de los machos (Dolan et al., 2007).

Además de la conducta de fertilizaciones extra-pareja observadas en aves socialmente monógamas, otras conductas de emparejamiento pueden afectar el éxito reproductivo de los

individuos en estas especies. Por ejemplo, el emparejamiento concordante social (un patrón no aleatorio de emparejamiento), el cual puede ser medido como una correlación entre los valores de rasgos fenotípicos homólogos entre los miembros de las parejas, podría afectar el éxito y desempeño reproductivo de los miembros de las parejas (Delestrade, 2001; Jiang et al., 2013). Se ha sugerido que esta conducta podría tener un valor para la adecuación biológica si conduce a un mayor éxito reproductivo entre las parejas emparejadas en forma concordante comparado con aquellas que lo hacen de manera no concordante (Johnston & Johnson, 1989).

Se ha descrito que las parejas emparejadas concordantemente pueden alcanzar un mayor éxito reproductivo debido a que los rasgos bajo los cuales se presenta el emparejamiento están asociados con la capacidad y desempeño reproductivo de uno o ambos miembros de la pareja (e.g., tamaño y número de puestas, dominancia social relacionada con mejores territorios y/o sitios de forrajeo) (Johnston & Johnson, 1989; Kraaijeveld et al., 2004; Rowe & Weatherhead, 2011). Adicionalmente, las hembras pueden ajustar el tamaño de la puesta y el cuidado maternal en relación a la calidad percibida de su pareja (Winkler, 2001; Kvarnemo, 2010), lo cual influye de manera directa en el éxito reproductivo de la pareja. El emparejamiento concordante puede resultar por la elección mutua de pareja o solamente por la elección de uno de los individuos de la pareja (Burley, 1983; McNamara & Collins, 1990).

Aunque los temas antes descritos han sido investigados ampliamente en aves en Norteamérica y Europa, muy pocos estudios se han desarrollado en Sudamérica. De hecho, y a pesar que los furnáridos constituyen una de las familias con mayor riqueza de especies

en esta región (representan el 15% de las especies de passeriformes que habitan Sudamérica, Remsen et al., 2014), es muy poco lo que se conoce acerca de la conducta reproductiva y de emparejamiento de sus especies (Remsen, 2003). En este sentido, diversas investigaciones han sugerido que la selección sexual podría presentarse en algunas de sus especies (véase Faria et al., 2007; Moreno et al., 2007; Cardoni et al., 2009), pero a la fecha no se cuenta con estudios focalizados en este tema. Teniendo en cuenta que la selección sexual afecta a numerosas facetas de la vida de los organismos en gran parte de su ciclo vital, promueve el aumento de la diversidad de los seres vivos, e influye en el riesgo de extinción de las especies (Martin-Vivaldi & Cabrero, 2002). El estudio de la conducta de emparejamiento y reproducción en el rayadito (*Aphrastura spinicauda*, familia Furnariidae) es un primer paso hacia la comprensión de los mecanismos evolutivos. Los cuales podrían estar asociados con la evolución de caracteres sexuales en esta especie, y podrían ofrecer explicaciones a diversos rasgos llamativos que existen en especies de furnáridos.

El rayadito es una especie socialmente monógama (Remsen, 2003), con dimorfismo sexual en el peso corporal, longitud del tarso y el ala (Moreno et al., 2007). Conductualmente, es una especie con similar cuidado biparental en ambos sexos (Moreno et al., 2007), pocas exhibiciones de conducta territorial entre coespecíficos (Ippi et al., 2013), emparejamiento concordante de acuerdo al peso corporal (Moreno et al., 2007), y con un 84% de nidadas con paternidades extra-pareja (Bargsted, 2013). El inicio de la puesta es asincrónico entre las parejas, las cuales solamente realizan una puesta en cada estación reproductiva, con un tamaño de nidada que oscila entre 3 y 6 huevos. Además, el período de puesta e incubación se reduce estacionalmente (Moreno et al., 2005). No

presenta sesgos en la proporción de sexos en juveniles, y existe una probabilidad de supervivencia similar en machos y hembras entre estaciones reproductivas (Quirici et al., 2011). Algunas características de la biología reproductiva (eg., una sola nidada por estación reproductiva en la isla Navarino), conductuales (eg., los machos participan en todas las actividades del cuidado parental) y otras antes descritas, hacen del rayadito un modelo interesante para indagar los efectos de la paternidades extra-pareja en el cuidado parental y en la oportunidad para la selección sexual en una especie socialmente monógama.

De acuerdo con lo anterior, en esta tesis se ponen a prueba las siguientes hipótesis en una población del rayadito que anida en la isla Navarino, Chile: (1) si la conducta de emparejamiento concordante tiene consecuencias en la adecuación biológica, entonces las parejas que se emparejan concordantemente presentarán un mayor éxito reproductivo que aquellas que se emparejan no concordantemente; (2) si el esfuerzo en el cuidado paternal covaría con la certeza de la paternidad dentro de las nidadas, se espera un menor esfuerzo en el cuidado paternal dentro de las nidadas con mayor frecuencia de crías extra-pareja; y (3) si la paternidad extra-pareja incrementa la varianza en el éxito reproductivo de los machos, entonces la paternidad extra-pareja contribuirá sustancialmente a incrementar la oportunidad para la selección sexual en los machos.

2 EMPAREJAMIENTO REPRODUCTIVO SOCIAL EN EL RAYADITO, *Aphrastura spinicauda*

Resumen. Se ha planteado que las conductas de emparejamiento social en las aves tienen consecuencias en la adecuación biológica. En particular, se ha descrito que el emparejamiento concordante (i.e., patrón no aleatorio de emparejamiento social, descrito como una correlación entre rasgos homólogos del fenotipo del macho y la hembra que conforman las parejas reproductivas) se correlaciona positivamente con el éxito reproductivo de las parejas y por lo tanto, con su adecuación biológica. En una población reproductiva del rayadito (*Aphrastura spinicauda*) en la isla Chiloé (Chile) previamente se determinó emparejamiento concordante de acuerdo al peso corporal, pero se desconoce si esta forma de emparejamiento tiene consecuencias sobre la adecuación biológica de las parejas. Para una población reproductiva en la isla Navarino (Chile), se estableció emparejamiento discordante (i.e., correlación negativa) para las parejas que se conformaron al inicio de la estación reproductiva de acuerdo a las puntuaciones del componente principal 2 (explicado por las variables longitud del ala y peso corporal). Contrariamente a la hipótesis, las parejas emparejadas de manera discordante no presentaron un mayor éxito o mejor desempeño reproductivo de aquellas sin emparejamiento discordante de acuerdo a los rasgos morfológicos evaluados. Por lo tanto, esta conducta de emparejamiento parece no tener valor en términos de adecuación biológica en esta población de rayadito. Por otra parte, teniendo en cuenta el emparejamiento discordante y la estacionalidad en el inicio de la reproducción en cada sexo de acuerdo a rasgos morfológicos diferentes (machos de menor longitud del ala y hembras de mayor peso corporal inician la reproducción en forma temprana), es posible que en el rayadito se presente selección activa de pareja social reproductiva por cada sexo.

2.1 INTRODUCCIÓN

El emparejamiento concordante es empleado para describir una variedad de patrones de emparejamiento no aleatorio (Jiang et al., 2013). El emparejamiento concordante ha sido usado para describir una forma particular de elección de pareja, en la cual los individuos seleccionan las parejas en base a la similitud fenotípica entre ellos (Regosin & Pruett-Jones, 2001; Kraaijeveld et al., 2004; Rowe & Weatherhead, 2011). En forma general el emparejamiento concordante puede ser definido como un patrón no aleatorio, el cual puede ser medido como una correlación entre los valores de rasgos fenotípicos homólogos entre los miembros de las parejas (Delestrade, 2001; Jiang et al., 2013). El emparejamiento concordante puede ser positivo, implica una tendencia a emparejarse con individuos de fenotipo similar, o negativo (también llamado discordante) que implica lo inverso (Jönsson, 1987; Sandercock, 1998; Jiang et al., 2013). La ocurrencia del emparejamiento concordante podría haber evolucionado adaptativamente en respuesta a preferencias de emparejamiento. La selección puede actuar directamente en la elección de pareja si la adecuación biológica depende de la concordancia entre los miembros de la pareja (Jiang et al., 2013) y consecuentemente conducir a diferencias en la adecuación biológica entre las parejas emparejadas en forma concordante o aleatoria (Johnston & Johnson, 1989). El emparejamiento concordante puede resultar por la selección mutua de pareja o por el comportamiento sólo de machos o de hembras (Burley, 1983; McNamara & Collins, 1990).

El emparejamiento concordante en aves se ha descrito en rasgos asociados a características del plumaje (e.g., Abraham et al., 1983; Wiebe, 2000; Kraaijeveld et al., 2004; Rowe & Weatherhead, 2011), rasgos morfológicos como la longitud del tarso

(Delestrade, 2001), longitud de la cola (e.g., Warkentin et al., 1992; Regosin & Pruett-Jones, 2001), características del pico (Coulter, 1986; Stern & Jarvis, 1991; Wagner, 1999), tamaño corporal (Chardine & Morris, 1989), índices de tamaño corporal (e.g., puntuaciones “scores” de los componentes principales, Johnston & Johnson, 1989) y la edad de los miembros de la pareja (Cézilly et al., 1997). Los rasgos en los cuales se ha descrito emparejamiento concordante funcionan como señalizadores en uno o en ambos sexos de estatus social (Abraham et al., 1983; Warkentin et al., 1992; Delestrade, 2001; Kraaijeveld et al., 2004), indicadores de calidad del individuo (Regosin & Pruett-Jones, 2001; Bridge & Nisbet, 2004), del desempeño reproductivo (Johnston & Johnson, 1989; Rowe & Weatherhead, 2011) o de cortejo (Cézilly et al., 1997). Las parejas emparejadas concordantemente pueden alcanzar un mayor éxito reproductivo debido a que los rasgos bajo los cuales se presenta el emparejamiento están asociados con la capacidad y desempeño reproductivo de uno o ambos miembros de la pareja (e.g., tamaño y número de puestas, dominancia social relacionada con mejores territorios y sitios de forrajeo) (Johnston & Johnson, 1989; Kraaijeveld et al., 2004; Rowe & Weatherhead, 2011). Adicionalmente, las hembras pueden ajustar el tamaño de la puesta y el cuidado maternal en relación a la calidad percibida de su pareja (Winkler, 2001; Kvarnemo, 2010), lo cual influye de manera directa en el éxito reproductivo de la pareja.

El emparejamiento concordante puede ocurrir en parejas al principio de la estación reproductiva, cuando se presenta una mayor disponibilidad de machos y hembras ‘atractivos’ en relación al rasgo objeto de elección de pareja (van Rooij & Griffith, 2012). Aunque el emparejamiento concordante puede ocurrir como resultado de la selección activa

de pareja, también puede ser producto de la variación en la disponibilidad de parejas (Cooke & Davies, 1983). En este último caso el emparejamiento concordante podría ser consecuencia incidental de limitaciones temporales, mecánicas y/o fisiológicas que limitan la disponibilidad de parejas en relación al arribo a los sitios de anidación (Jönsson, 1987; Jiang et al., 2013). Además, aunque el emparejamiento concordante puede asociarse positivamente con el éxito reproductivo de las parejas (Johnston & Johnson, 1989; Rowe & Weatherhead, 2011), otros factores como la estacionalidad en la reproducción, fecha de inicio de la reproducción y fidelidad de la pareja (Cézilly et al., 1997; Sandercock, 1998; Wiebe, 2000; Regosin & Pruett-Jones, 2001) pueden conducir a variaciones en éxito reproductivo de las parejas.

El rayadito (*Aphrastura spinicauda*) es un ave socialmente monógama (Remsen, 2003), con cuidado biparental, con pocas exhibiciones de conducta territorial entre coespecíficos y con emparejamiento concordante positivo de acuerdo al peso corporal (Moreno et al., 2007; Ippi et al., 2013). Aunque se ha descrito el emparejamiento concordante positivo para una población en la isla Chiloé, se desconoce si esta forma de emparejamiento tiene consecuencias sobre la adecuación biológica. La población de la isla Navarino no presenta sesgos en la proporción de sexos en juveniles, y con igual probabilidad de sobrevivencia en machos y hembras entre estaciones reproductivas (Quirici et al., 2011), lo cual sugiere una razón de sexos en adultos similar. Morfológicamente el rayadito presenta dimorfismo sexual en el peso corporal, longitud del ala y el tarso (Moreno et al., 2007). Con respecto a la fenología y biología reproductiva del rayadito, se ha descrito una baja sincronía reproductiva en el inicio de la puesta, un tamaño de puesta entre 3-6

huevos, con reducción estacional en la duración de los períodos de puesta e incubación (Moreno et al., 2005).

De acuerdo a lo anterior, si la conducta de emparejamiento concordante tiene consecuencias en la adecuación biológica, entonces las parejas que se emparejan concordantemente presentarán un mayor éxito reproductivo que aquellas que se emparejan no concordantemente.

2.2 MÉTODOS

2.2.1 Área de estudio

La isla Navarino (54°55'S, 67°40'W) se encuentra localizada en el extremo sur de Chile, 5 km al sur de la isla Grande de Tierra del Fuego, en la Reserva de la Biosfera Cabo de Hornos. La precipitación en el área alcanza los 450 mm por año, con nieve durante el invierno, humedad relativa media del 84%, y una temperatura media anual de 6° C (Ippi et al., 2011). Las 156 cajas de anidación que fueron monitoreadas durante las primaveras australes (octubre – diciembre) de los años 2010 y 2011, se encuentran localizadas a 3 km al occidente de Puerto Williams (Comuna de Cabo de Hornos). Las cajas están ubicadas en los bordes de bosques perturbados y en regeneración, dominados por tres especies del género *Nothofagus* (*N. pumilio*, *N. antarctica* y *N. betuloides*). Los parches de bosque antes descritos se encuentran inmersos en una matriz de pastos dedicados principalmente al pastoreo de vacas.

2.2.2 Seguimiento de las aves que nidifican en cajas

Durante los años 2010 y 2011 fueron seguidas en total 41 parejas reproductivas ($n_{2010} = 21$ y $n_{2011} = 20$) que nidificaron en las cajas de anidación. Las cajas de anidación durante estos meses fueron revisadas a intervalos regulares que permitieron registrar de forma precisa la fenología reproductiva de la parejas (e.g., las cajas nido se visitaron

diariamente durante la postura y los días próximos a la eclosión, para poder tomar un registro preciso sobre la duración de estos periodos) (véase Moreno et al. 2005).

2.2.3 Descripción y categorización de las parejas

Debido a que el éxito reproductivo de las parejas o la selección de pareja puede ser afectado por la continuidad de las parejas entre estaciones reproductivas (Bried et al., 2003), las parejas fueron identificadas de acuerdo con el cambio o no de pareja entre estaciones reproductivas consecutivas, como repetida (conformada por los mismos miembros durante dos estaciones reproductivas consecutivas), nueva (pareja conformada por al menos un nuevo miembro en relación a la estación reproductiva anterior); e indeterminada (parejas con las que no pueden ser categorizadas como repetida o nueva, debido a que no se cuenta con información acerca del vínculo de pareja en pasadas estaciones reproductivas). Las parejas también fueron categorizadas de acuerdo a la fecha en la que iniciaron la puesta. Se consideraron parejas tempranas (con inicio de la reproducción temprana) a aquellas parejas que iniciaron la puesta antes de la fecha media de puesta dentro de cada estación reproductiva, y parejas tardías a aquellas que iniciaron la puesta durante o después de la fecha media de puesta.

2.2.4 Variables de desempeño y éxito reproductivo

A cada pareja de rayaditos que nidificó en las cajas de anidación durante las estaciones reproductivas 2010-2011 se le registró la siguiente información relacionada con



su fenología reproductiva: (i) período de postura (número de días desde la aparición del primer huevo hasta el último huevo), (ii) tamaño de puesta (número de huevos por caja de anidación), (iii) período de incubación (número de días desde que los huevos empiezan hacer incubados hasta su eclosión), (iv) tamaño de nidada (número de pollos el día 13 de cría, siendo el día 0 la eclosión), y (v) peso de la nidada (peso corporal promedio de los pollos el día 13 en cada nidada) (Jönsson, 1987; Sanz, 1994; Moreno et al., 2005; Murphy, 2008). Adicionalmente, se estimó el éxito reproductivo de cada pareja, definido como la proporción de huevos puestos que resultan en pollos que alcanzan el día 13 de cría (Sanz, 1994). A partir del seguimiento a las cajas de anidación se estableció como fecha media de las primeras puestas del año 2010 el 23 de Octubre ($n = 21$), mientras que para el año 2011 la fecha media de puesta fue el 24 de Octubre ($n = 21$). De acuerdo a las anteriores observaciones fueron consideradas como parejas con inicio de puesta temprana a las puestas anteriores al 23 de octubre en año 2010 y del 24 de octubre en el año 2011.

2.2.5 Morfometría de adultos y pollos, y sexado de adultos

Los adultos (machos y hembras) fueron capturados dentro de las cajas de anidación, empleando una trampa de caída para el orificio de la caja. Los adultos fueron capturados cuando los pollos tenían 13 días de edad (día de eclosión = día 0; véase Moreno et al., 2005). Las aves fueron marcadas con anillos de colores y anillos metálicos numerados que permitieron su individualización. Los rasgos medidos fueron: peso (registrado con una balanza digital con una precisión 0,1 g), longitud tarso (mm) y longitud pico (desde la punta del pico hasta la base el cráneo). Estas dos mediciones fueron realizadas por medio

de calibrador digital de precisión 0,1 mm. La longitud del ala (cuerda alar, con el ala flectada), la longitud de la rectriz central de mayor longitud (incluye la espina en que termina la rectriz) y la espina de la rectriz central de mayor longitud fueron medidas con una regla de precisión 0,5 mm. La longitud del ala y tarso fue registrada para las extremidades laterales derechas (e.g., Ralph et al., 1996). A los pollos se les registró el peso corporal el día 13 de cría debido a que a esta edad el peso corporal alcanza valores asintóticos en la curva de crecimiento (Moreno et al., 2005).

Para el sexado molecular se obtuvo una muestra de sangre de todos los adultos por punción de la vena braquial (60 μ l). La sangre obtenida fue almacenada en tarjetas FTA (Whatman, General Electric, U.K.). El ADN fue extraído de la de la sangre colectada, usando digestión con proteinasa K y precipitación con etanol a través del kit de extracción "UltraClean DNA BloodSpin Kit" (MoBioLaboratories, Carlsbad, California, E.E.U.U.). Mediante la técnica de reacción en cadena de polimerasa (PCR), fueron identificados los productos sexo-dependientes CHD-W (exclusivo de hembras) y CHD-Z (exclusivo de machos), los cuales fueron visualizados en gel de agarosa al 3%. Se realizaron PCR en 20 μ l de volumen final usando 0,5 U TaqPolymerase (Biotools, Madrid, España), 200 μ l dNTP's, 1mM Taq Buffer con MgCl₂ y 10 pmol de partidores 2550F y 2718R. Se amplificó la secuencia CHD1 (proteína ligadora de ADN cromosómico) presente en los cromosomas W y Z de aves. Los productos del PCR se separaron mediante electroforesis a 90V en gel de agarosa en Buffer TAE (trishidroximetilaminometano-acetato). Los productos amplificados correspondieron a CHD1W de 450 pares de bases y CHD1Z de 600 pares de bases. Los individuos fueron sexados como hembras (heterogaméticas, WZ)

cuando ambos fragmentos fueron amplificados y como machos (homogaméticos, ZZ) cuando sólo se visualizó una banda de 600 pares de bases (véase Moreno et al. 2007, Bargsted, 2013).

2.2.6 Análisis de datos

El dimorfismo sexual en tamaño (DST) fue evaluado para cada año por separado. El DST fue establecido de acuerdo al método propuesto por Greenwood (2003). El método consiste en la comparación de rasgos morfológicos entre machos y hembras por medio de una Prueba de t para muestras independientes (21 y 20 parejas para los años 2010 y 2011 respectivamente). Fueron corroborados los supuestos de normalidad de los datos por la prueba de Shapiro-Wilk, y la homogeneidad de varianzas por la prueba de Levene. Debido a las múltiples comparaciones en dos o más pruebas asociadas, se aplicó la corrección secuencial de Bonferroni (Rice, 1989). Se determinaron las correlaciones entre rasgos morfométricos en cada sexo por medio del coeficiente de correlación de Pearson (r_P).

La variación morfológica entre cada sexo fue descrita por medio del análisis de componentes principales (ACP) (Santiago-Alarcon & Parker, 2007), ya que esta aproximación multivariada describe en forma adecuada el tamaño en aves pequeñas (Freeman & Jackson, 1990). Las puntuaciones (*scores*) asociadas a cada individuo dentro de cada componente principal fueron utilizadas como índices del tamaño corporal (Rising & Somers, 1989). Aunque todas las variables tienen la misma escala y dimensión (excepto el peso corporal), las variables fueron transformadas logarítmicamente (Rising & Somers,

1989). Se realizaron ACP por separado para cada año, con la finalidad de explorar la variación morfológica entre sexos por años. Las puntuaciones (*scores*) de los componentes principales (CP) se distribuyeron normalmente (Shapiro-Willk, $P > 0.05$). Todos los componentes con valores propios ≥ 1 fueron retenidos para su subsecuente análisis. El dimorfismo de acuerdo a los índices de tamaño corporal (CP1 y 2), se realizó por la comparación de las puntuaciones de los CPs de machos y hembras por medio de la prueba de t (Greenwood, 2003). Las varianzas de los CP scores fueron homogéneas entre sexos (prueba de Levene, $P > 0.05$). El ACP fue realizado en STATISTICA 8.0 (StatSoft Inc., 2007).

El emparejamiento concordante de acuerdo a rasgos morfológicos fue evaluado por medio de correlaciones pareadas entre rasgos de machos y hembras (parejas), para lo cual se empleó el índice de coeficiente de correlación Pearson (r_P). Las correlaciones de los rasgos morfológicos fueron realizadas por separado para cada año ($n = 21$ y $n = 20$ para cada año respectivamente) (van Rooij & Griffith, 2012). Las variables incluidas en el análisis de emparejamiento fueron el peso corporal, índices del tamaño corporal (se emplearon las puntuaciones "*scores*" de los CP1 y CP2), y la condición corporal (Boland et al., 2004; Moreno et al., 2007; Murphy, 2008). Se estableció la condición corporal de los individuos (machos y hembras) por medio de los residuales de la regresión lineal peso corporal vs. longitud del tarso (Chuang-Dobbs et al., 2001). Se evaluó el emparejamiento de acuerdo a variables morfológicas para toda la población (todas las parejas), y para dos subconjuntos de la población (definidos de acuerdo a la fecha de iniciación de la reproducción como temprana y tardía). Debido a las múltiples correlaciones en dos o más

pruebas asociadas, se aplicó la corrección secuencial de Bonferroni (Rice, 1989). Adicionalmente, se emplearon modelos lineales generalizados de efectos fijos (GLM) y mixtos (GLMM) para explorar si las relaciones entre rasgos morfológicos de machos y hembras variaron dentro y entre estaciones reproductivas en relación al tipo de pareja y fecha de inicio de la reproducción. Se presenta como resultado de los GLMM el R^2_m (marginal, sólo tiene en cuenta el componente fijo) y el R^2_c (condicional, tiene en cuenta ambos componentes del modelo) (Nakagawa & Schielzeth, 2013).

Las correlaciones entre las variables morfométricas y el desempeño - éxito reproductivo fueron evaluadas por el coeficiente de correlación de Pearson (r_p) y de Spearman (r_s) de acuerdo a la distribución de los datos. La morfología y desempeño reproductivo fueron comparadas por medio de pruebas para muestras pareadas e independientes de acuerdo a la distribución e independencia de los datos. Los análisis estadísticos fueron realizados en R versión 3.1.1 (R Development Core Team, 2011), para ello se emplearon los paquetes MASS, MuMIn, mgcv, lme4, stats, lattice y Matrix.

2.3 RESULTADOS

2.3.1 Dimorfismo sexual en tamaño y morfología

Machos y hembras difirieron en el peso corporal, longitud del tarso, ala y CP2 durante todas las estaciones reproductivas después de la corrección secuencial de Bonferroni. En la población de Navarino los machos son en promedio un 5 y 10% de mayor tamaño con respecto a la longitud del ala y el peso corporal que las hembras, respectivamente (Anexo 1). Los CPs 1 y 2 explicaron la varianza morfológica del rayadito en 70 y 65 %, respectivamente para cada año. En ambos años las variables con mayor correlación con el CP2 fueron que la longitud de ala y el peso corporal (Anexo 2). Los machos y hembras con mayor puntuación en el CP2 son aquellos de mayor tamaño en la longitud del ala y tamaño corporal. En machos y hembras la longitud de ala y la longitud de la rectriz se correlacionaron positivamente (Machos₂₀₁₀: $r_{P,21} = 0,45$; $P = 0,042$; Hembras₂₀₁₁: $r_{P,20} = 0,61$; $P = 0,004$). Adicionalmente, la longitud del ala en las hembras estuvo correlacionado positivamente con el peso corporal (Año 2010: $r_{P,21} = 0,55$; $P = 0,009$).

2.3.2 Emparejamiento concordante

Se encontró emparejamiento concordante negativo (discordante, correlación negativa entre el rasgo) de acuerdo al índice de tamaño corporal CP2 (peso corporal y

longitud del ala) únicamente para el grupo de 13 parejas que iniciaron la reproducción tempranamente en el año 2011 ($r_{P,13} = -0,69$; $P = 0,008$; Tabla C2-1, Figura C2-1). Esta correlación negativa registrada en un grupo de la población sugiere que las hembras de mayor puntuación en el índice de tamaño corporal (CP2) se emparejaron con machos de menor puntuación y viceversa (Figura C2-1). El emparejamiento discordante no se asoció dentro de cada año con el tipo de pareja o fecha de inicio de la reproducción ($P > 0,154$, Anexo 3). Al analizar los datos para los años 2010 y 2011 de manera conjunta, la concordancia en el emparejamiento para los rasgo evaluados estuvo explicada principalmente por la variación de los datos debida a los efectos aleatorios como el año y denominación de la pareja ($0,44 \leq R^2_c \leq 0,80$; Anexo 3).

No se presentó emparejamiento concordante con respecto a ningún otro rasgo morfológico al analizar toda la población para cada año o para el segmento de la población con reproducción tardía, después de realizar la corrección secuencial de Bonferroni (Tabla C2-1). El resultado anterior permitió identificar dos grupos dentro de la población reproductiva del año 2011: parejas con emparejamiento discordante (parejas con inicio de la reproducción temprana) y parejas con emparejamiento no discordante (tardías).

Tabla C2- 1. Emparejamiento concordante de acuerdo al peso corporal, índices de tamaño corporal (CP1 y CP2) y condición corporal para la población del rayadito (todas las parejas) y para aquellas que iniciaron tempranamente o en forma tardía la reproducción (de acuerdo con la fecha de inicio de puesta), durante las estaciones reproductivas 2010 y 2011. Índice de Correlación de Pearson, r_P . Correlaciones significativas $P < 0,05$ son denotadas con asterisco (*). Diferencias significativas entre sexos después de la corrección secuencial de Bonferroni son denotadas con asterisco (**).

Correlación macho vs hembra	Año	
	2010	2011
Todas las parejas		
Peso corporal	$r_{P,21} = 0,04; P = 0,856$	$r_{P,20} = -0,11; P = 0,656$
CP1	$r_{P,21} = 0,46; P = 0,037^*$	$r_{P,20} = 0,22; P = 0,344$
CP2	$r_{P,21} = 0,13; P = 0,581$	$r_{P,20} = -0,44; P = 0,051$
Condición corporal	$r_{P,21} = -0,01; P = 0,975$	$r_{P,20} = -0,13; P = 0,593$
Parejas tempranas		
Peso corporal	$r_{P,9} = -0,01; P = 0,975$	$r_{P,13} = -0,17; P = 0,579$
CP1	$r_{P,9} = 0,53; P = 0,143$	$r_{P,13} = -0,09; P = 0,771$
CP2	$r_{P,9} = -0,24; P = 0,522$	$r_{P,13} = -0,69; P = 0,008^{**}$
Condición corporal	$r_{P,9} = -0,17; P = 0,652$	$r_{P,13} = -0,22; P = 0,456$
Parejas tardías		
Peso corporal	$r_{P,12} = 0,02; P = 0,943$	$r_{P,7} = -0,40; P = 0,376$
CP1	$r_{P,12} = 0,43; P = 0,165$	$r_{P,7} = 0,70; P = 0,079$
CP2	$r_{P,12} = 0,66; P = 0,019^*$	$r_{P,7} = -0,18; P = 0,697$
Condición corporal	$r_{P,12} = 0,08; P = 0,793$	$r_{P,7} = -0,43; P = 0,329$

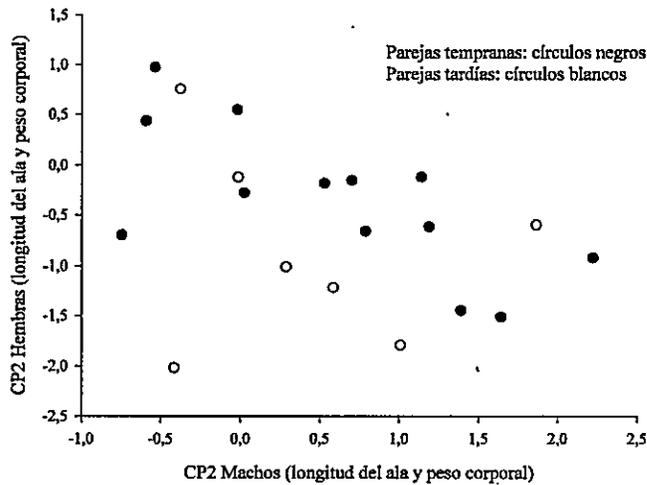


Figura C2- 1. Emparejamiento concordante negativo entre los índices de tamaño corporal CP2 (longitud del ala y peso corporal) de las parejas del rayadito (*A. spinicauda*) que inician la reproducción temprana ($r_{P,13} = -0,69$; $P = 0,008$); y emparejamiento no discordante en las parejas con inicio de la reproducción tardía ($r_{P,7} = -0,18$; $P = 0,697$). Coeficiente de Correlación de Pearson, r_P .

2.3.3 Estacionalidad en el emparejamiento

En el año 2011, se presentó estacionalidad en el inicio de la reproducción (fecha de puesta) de acuerdo a rasgos morfológicos diferentes para machos y hembras. En las hembras se presentó una correlación negativa entre la longitud del ala y la fecha de inicio de puesta ($r_{S,21} = -0,47$; $P = 0,032$; Figura C2-2), donde la longitud del ala fue mayor en las hembras con puesta temprana en relación a las hembras con puesta tardía ($t_{18} = 2,35$; $P = 0,030$). Mientras que en los machos, los individuos con menor peso corporal iniciaron la reproducción en forma temprana ($r_{S,21} = 0,47$; $P = 0,032$; Figura C2-2). Aunque el 77% de los machos que se reprodujeron tempranamente son individuos con peso corporal o longitud del ala inferior a la media registrada para estos dos rasgos ($n = 21$), los machos que inician la reproducción en forma temprana no difieren significativamente en peso

corporal ($t_{18} = -1,57$; $P = 0,134$), ni en longitud del ala ($t_{19} = 1,17$; $P = 0,257$), ni el CP2 ($t_{19} = 0,418$; $P = 0,681$), de los que se reproducen en forma tardía.

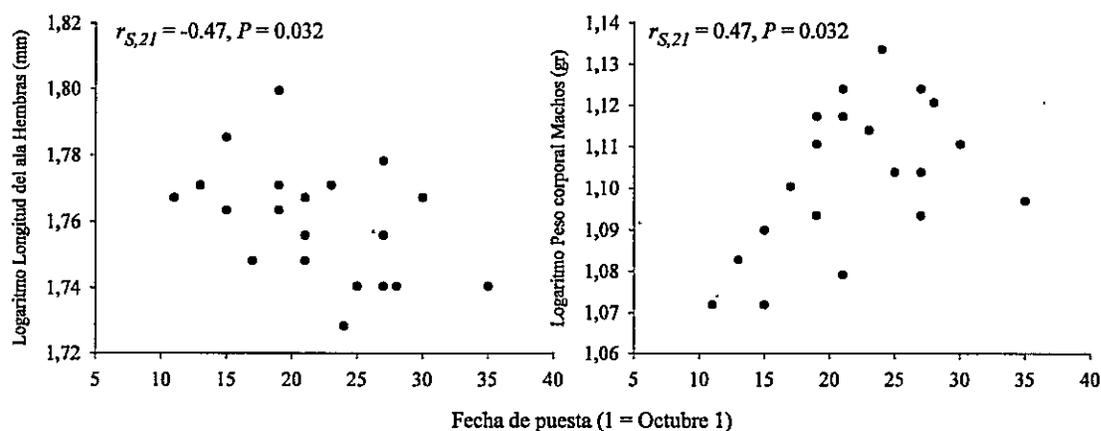


Figura C2- 2. Estacionalidad en el inicio de la reproducción (fecha de puesta) en relación a la longitud del ala en las hembras, y el peso corporal en los machos de *A. spinicauda*, durante el año 2011. Coeficiente de correlación de Spearman, r_s .

2.3.4 Correlaciones entre variables morfológicas de las hembras y el desempeño y éxito reproductivo

Debido a que el emparejamiento discordante entre machos y hembras se presentó en relación al índice de tamaño corporal CP2, el cual a su vez tiene como variables explicativas de su variación el peso corporal y la longitud del ala (Anexo 2), se tomaron únicamente estas tres variables para ser correlacionadas con las variables de desempeño y éxito reproductivo de las hembras durante la estación reproductiva 2011. No se presentaron correlaciones entre el tamaño de puesta y el CP2 ($r_{S,20} = 0,16$; $P = 0,489$), peso corporal ($r_{S,20} = -0,14$; $P = 0,550$) o longitud del ala ($r_{S,21} = 0,05$; $P = 0,812$). Resultados similares se

encontraron al correlacionar el tiempo de duración de la puesta con los rasgos morfométricos de las hembras ($r_{S,20-21} < 0,20$; $P > 0,391$).

2.3.5 Desempeño y éxito reproductivo de las parejas con emparejamiento discordante

En las parejas con emparejamiento discordante el tamaño de la puesta y nidada fue de cinco huevos y pollos respectivamente, con una mediana del éxito reproductivo del 100% (Tabla C2-2). Las parejas que presentaron emparejamiento discordante no difirieron de las parejas con emparejamiento no discordante durante el año 2011 con respecto a la duración del período puesta más incubación ($U = 32,5$; $P = 0,303$), tamaño puesta ($U = 30,0$; $P = 0,219$), tamaño nidada ($U = 25,0$, $P = 0,151$), peso medio nidada ($t_{17} = 1,53$; $P = 0,145$) y éxito reproductivo ($U = 33,5$; $P = 0,342$) (Tabla C2-2).

Tabla C2- 2. Desempeño y éxito reproductivo en parejas del rayadito con emparejamiento discordante y parejas con emparejamiento aleatorio. Durante la estación reproductiva del año 2011. Para las primeras cuatro variables se presenta la mediana y entre paréntesis (rango intercuartil) y (n). Para el peso corporal se muestra la media (DE) (n).

	Parejas		test
	Emparejamiento Discordante	Emparejamiento No discordante	
Tamaño de puesta (número de huevos)	5 (1)(13)	5(0)(7)	$U = 30,0$; $P = 0,219$
Duración (tiempo puesta + incubación) (días)	25(1)(13)	24(1)(7)	$U = 32,5$; $P = 0,303$
Tamaño de nidada día 13 (número de pollos)	5(0)(12)	5(2)(7)	$U = 25,0$; $P = 0,151$
Éxito reproductivo (%)	100(17)(13)	83(25)(7)	$U = 33,5$; $P = 0,342$
Peso medio nidada día 13 (g)	14,9± 1,1(12)	14,2± 0,6(7)	$t_{17} = 1,53$; $P = 0,145$

2.3.6 Desempeño y éxito reproductivo en relación al tipo de pareja y factores estacionales

En los años 2010 y 2011 se presentaron cuatro y ocho parejas repetidas, respectivamente. Mientras que en los años 2010 y 2011, se presentaron nueve y 13 parejas con reproducción temprana, respectivamente. Se ha descrito que el desempeño y éxito reproductivo de las parejas puede ser afectado por la experiencia de las parejas (e.g., parejas repetidas) y por la estacionalidad (e.g., Bried & Jouventin, 1999; Bried et al., 2003; Moreno et al., 2005). En relación a lo anterior las variables del desempeño y éxito reproductivo de las parejas no estuvieron relacionadas con el tipo de la pareja o fecha de inicio de la reproducción (GLM, Año: 2010, $P > 0,355$; Año: 2011, $P > 0,069$). Igual resultado se presentó al analizar los datos de ambos años de manera conjunta (GLMM, $P > 0,398$; $0,001 \leq R^2_m \leq 0,014$).

De manera puntual, la parejas de rayadito que se repitieron entre el año 2010 y 2011 ($n = 8$) no presentaron un mejor desempeño o éxito reproductivo durante el segundo año del vínculo (duración del período de puesta más incubación: Wilcoxon, $P = 0,173$; tamaño de la puesta: Wilcoxon, $P = 0,715$; tamaño de la nidada: Wilcoxon, $P = 0,686$; o al éxito reproductivo: Wilcoxon, $P = 0,402$). Por otra parte, las variables de desempeño y éxito reproductivo no presentaron estacionalidad durante el año 2011, es decir, que a medida que transcurre la estación reproductiva no se presenta disminución o incremento en el desempeño y éxito reproductivo de las parejas con respecto al período tiempo puesta más tiempo incubación ($r_{S,20} = -0,03$; $P = 0,906$), tamaño de la puesta ($r_{S,20} = 0,02$; $P = 0,927$), tamaño nidada ($r_{S,20} = -0,23$; $P = 0,345$), peso medio nidada ($r_{S,19} = -0,07$; $P = 0,789$) y éxito

reproductivo ($r_{s,20} = -0,40$; $P = 0,081$). Estos resultados sugieren que el tipo de pareja o estacionalidad no se asocian con el desempeño o éxito reproductivo de las parejas.

2.4 DISCUSIÓN

Se encontró una clara evidencia de emparejamiento social selectivo negativo (i.e., discordante) asociado a la variación en peso corporal y longitud del ala (a través del análisis de componentes principales) entre las parejas que iniciaron la puesta al inicio de la estación reproductiva. El desempeño reproductivo de las parejas en las cuales se estableció el emparejamiento discordante, no fue mejor al de las parejas sin dicho patrón de emparejamiento de acuerdo al tamaño de puesta, nidada, y éxito reproductivo, entre otras. Los resultados sugieren que la conducta de emparejamiento pudiese no tener un valor para la adecuación biológica dentro de esta población. En parte, este resultado puede asociarse a la baja variación en las variables con las que se cuantifica el éxito reproductivo en aves (e.g., tamaño de nidada), en particular en la especie estudiada donde el tamaño de nidada fluctúa normalmente entre 3 y 6 pollos. Lo anterior, limita la identificación de diferencias en el éxito reproductivo dentro de las parejas de una población con algún patrón de emparejamiento de aquellas que no exhiben dicho patrón (Sandercock, 1998). Por lo tanto, es posible que la selección de pareja pueda estar asociada con el éxito reproductivo entre las parejas, en variables que no fueron cuantificadas en el presente estudio, como podría ser, por ejemplo, tamaño de huevos, la tasa de reclutamiento de los pollos, entre otras (Sandercock, 1998; van Rooij & Griffith, 2012).

Por otra parte, el emparejamiento concordante negativo (discordante) se ha registrado en otras aves socialmente monógamas de acuerdo a rasgos morfológicos (e.g., peso corporal y longitud del pico; Jehl, 1970; Jönsson, 1987; Houtman & Falls, 1994). Al respecto, Jönsson (1987) sugirió que el emparejamiento discordante en aves socialmente

monógamas podría estar asociada a dos mecanismos: 1) Selección natural (e.g., en especies migratorias la disponibilidad de parejas puede ser mediada por el arribo diferencial de machos y hembras a los sitios de anidación de acuerdo a la condición corporal); y 2) Selección sexual (competencia intrasexual por pareja o selección activa de pareja). Debido a que el rayadito es una especie residente en el área de estudio (Jaramillo, 2003) y la condición corporal dentro de los machos y hembras que se emparejaron discordantemente o no discordantemente no difiere (Machos: $t_{19} = -1,37$; $P = 0,188$; Hembras: $t_{19} = -1,61$; $P = 0,125$), es de esperarse que la disponibilidad de parejas no se encuentre mediada por el arribo diferencial de machos y hembras al área de anidación, como ocurre en paseriformes migratorios (e.g., Osorno et al., 2006).

El patrón de emparejamiento discordante así como la estacionalidad en la conformación de parejas, sugieren la elección activa de pareja en el rayadito, como lo ha planteado Moreno et al. (2007) previamente. Jönsson (1987) mencionó que patrones de estacionalidad en el emparejamiento de acuerdo a rasgos morfológicos diferentes para cada sexo, como los registrados en el rayadito (Figura C2-2), sugieren que algún de los dos sexos o ambos puede ser activamente seleccionados por el otro. Esta conducta de selección activa de pareja en el rayadito podría ser estimulada por la similitud en la proporción de sexos en adultos (Quirici et al., 2011) y/o por el cuidado biparental similar (Moreno et al. 2007). Estos dos factores, podrían favorecer la competencia por parejas y equilibrar la balanza de la selección de pareja entre machos y hembras (Trivers, 1972; Emlen & Oring, 1977; Burley, 1986).

La estacionalidad en la conformación de las parejas, en la que se observó que los machos de menor tamaño fueron los primeros en iniciar la reproducción, podría asociarse posiblemente con una preferencia social de las hembras por este tipo de machos. Esta preferencia quizás se deba al desempeño en cuidado parental que ofrecen los machos de menor tamaño entre las aves. Al respecto, se ha descrito que un menor tamaño corporal en los machos puede ser ventajoso para el desempeño durante el cuidado paternal, ya que estos asignan más tiempo a la incubación u otras tareas del cuidado paternal que al forrajeo (Petrie, 1983; Jönsson, 1987) durante un período de estrés energético crítico como lo es la incubación y crianza de los pollos (Vleck, 1981; Aldrich & Raveling, 1983). Al respecto, en el rayadito los machos con menor longitud del ala, que son, en general, los individuos de menor tamaño corporal, presentan mayor tasa de aprovisionamiento de alimento a las crías que los machos de mayor tamaño para este rasgo (véase Tabla C3-2).

Por otra parte, las hembras de mayor tamaño fueron las primeras en iniciar la reproducción (Figura C2-2). Es posible que los machos prefieran emparejarse con hembras de mayor tamaño corporal, debido a que estas presentan una mayor capacidad reproductiva, en relación al tamaño de puesta o de los huevos (huevos de mayor tamaño presentan mayor éxito de eclosión) (Nager & Zandt, 1994; Kolm et al., 2007; Sánchez-Lafuente, 2004). Lastimosamente, no se lograron establecer correlaciones entre el tamaño de la puesta y el peso corporal de las hembras en el rayadito, tampoco se conocen asociaciones entre el volumen del huevo y el tamaño de la hembra. Por lo tanto no es posible proponer una asociación entre los rasgos morfológicos de las hembras, su capacidad reproductiva y una posible preferencia de lo machos.

En síntesis, el emparejamiento discordante detectado en un grupo de la población parece no afectar positivamente el desempeño o éxito reproductivo de las parejas, lo cual sugiere que dicha conducta de emparejamiento pudiese no tener un valor para la adecuación biológica dentro de esta población. Es posible que se logren establecer diferencias en el éxito reproductivo entre las parejas, al ser incluidas otras mediciones del éxito reproductivo no incluidas en el presente estudio, como lo es la tasa de reclutamiento de los pollos.

3 PATERNIDAD Y CUIDADO PATERNAL EN EL RAYADITO, *Aphrastura spinicauda*

Resumen. Diversos modelos teóricos y trabajos empíricos han sugerido una relación inversa entre los niveles de paternidad extra-pareja dentro de las nidadas y el cuidado paternal. En el presente estudio se puso a prueba esta relación en una población del rayadito (*Aphrastura spinicauda*), un furnárido, socialmente monógamo y con cuidado biparental. El análisis de paternidad basado en microsatélites de 37 nidadas durante dos años en la isla Navarino (Chile), reveló niveles moderados de paternidad extra-pareja dentro de las nidadas (el 43% de las nidadas contenían por lo menos una cría extra-pareja). Se indagaron las posibles relaciones entre la frecuencia de crías extra-paraje en las nidadas y dos variables del cuidado paternal (aprovisionamiento de alimento y extracción de sacos fecales). Contrariamente a la hipótesis planteada, los niveles de paternidad extra-pareja dentro de las nidadas no afectaron el esfuerzo en cuidado paternal en el rayadito. Es posible que la ausencia de ajustes en el esfuerzo en el cuidado paternal en relación a la certeza en la paternidad dentro de las nidadas en el rayadito, se deba a que los machos no cuentan con mecanismos asociados a señales (e.g., conducta de la hembra, atractivo de los vecinos o vigilancia de la pareja) que les permitan evaluar la paternidad entre las nidadas o porque quizás aun contando con señales no realicen ajustes. Lo anterior quizás se presente, porque al reducir el esfuerzo en cuidado paternal en respuesta a la presencia de crías extra-pareja podrían reducir la sobrevivencia de sus propias crías dentro de la nidada. Adicionalmente, se estableció que los machos de menor tamaño (en función a la longitud del ala) parecen ser mejores proveedores para las crías. Esta relación entre la morfología y el cuidado parental de los machos podría asociarse con la selección de pareja social por parte de las hembras.

3.1 INTRODUCCIÓN

El cuidado biparental de las crías es un atributo común en los sistemas de apareamiento monogámico (Wickler & Seibt, 1981). Se considera al cuidado biparental como un factor clave para explicar la aparición y persistencia de la monogamia en las aves, ya que ésta refleja la medida en la cual el cuidado parental es fundamental para el éxito reproductivo de los padres (Cézilly & Danchin, 2008) y la sobrevivencia de las crías (Grüter & Taborsky, 2004). En las aves, el cuidado parental es un recurso valioso, que presenta variaciones en la asignación de esfuerzo que hacen machos y hembras a sus descendientes, las cuales afectan el desarrollo y éxito de las crías; y por ende, en el éxito reproductivo de los padres (Johnson et al., 1992; Markman et al., 1996; Paredes et al., 2005; Royle et al., 2006). Aunque en el 90% de las especies de aves es común el cuidado biparental, el cuidado no es siempre compartido equitativamente entre los sexos; en general las hembras son las que participan en una mayor proporción del cuidado parental (Lack 1968).

Uno de los temas de mayor interés para la biología evolutiva es la comprensión de la relación entre la paternidad y el cuidado paternal en especies con cuidado biparental. La relación entre la paternidad y el cuidado parental se puede esperar si hay un compromiso entre la reproducción presente y futura, es decir, si la cantidad de inversión en cuidado paternal en la nidada actual afecta algún componente de la adecuación biológica del macho (Trivers, 1972; Alonzo & Klug, 2012). En general se ha argumentado que los padres deberían invertir más en el cuidado parental de las crías cuanto estas tienen una mayor probabilidad de estar emparentadas con ellos (Alonzo & Klug, 2012). Modelos teóricos han sugerido una relación inversa entre el nivel de paternidad (i.e., proporción de crías extra-

pareja dentro de la nidada) y el esfuerzo en cuidado parental de los machos, ya que se espera que los machos no inviertan en cuidado paternal en crías con paternidad dudosa (Trivers, 1972; Møller & Cuervo, 2000; Kokko & Jennions, 2008). En especies con altas tasas de paternidad extra-pareja, la selección natural debería favorecer a los machos que inviertan en menores cuidados parentales y en mayor búsqueda de cópulas extra-pareja (Westneat & Sherman, 1993).

Investigaciones empíricas han descrito correlaciones entre paternidad y cuidado paternal (Møller & Birkhead, 1993), así como una relación positiva entre las diferencias en las paternidades dentro de las nidadas y el cuidado paternal (Freeman-Gallant, 1996). Estudios comparativos en aves concuerdan con esta idea, encontrándose una relación inversa entre los niveles de extra-paternidad y el cuidado paternal (Møller & Birkhead, 1993; Schwagmeyer et al., 1999). Møller & Cuervo (2000) mencionan que los machos participan más en diferentes aspectos del cuidado parental (construcción del nido, incubación y provisión de alimento) al aumentar la certeza de su paternidad. Por lo tanto, se espera que en especies con cuidado biparental necesario para el éxito de las crías, se presenten niveles bajos de paternidad extra-pareja (Gienapp & Merilä, 2010).

En concordancia con lo anterior, Alonzo (2009) menciona que en el 47% de los estudios realizados en aves, el cuidado parental por parte de los machos decreció con la disminución en la proporción de la paternidad dentro de la nidada. Ante las variaciones en el cuidado parental en relación a la paternidad, se ha sugerido que los machos pueden ser capaces de evaluar su nivel de paternidad a partir de señales que pueden proveer información acerca de la certeza de paternidad en el intento reproductivo actual (Sheldon &

Ellegren, 1998). Dichas señales pueden estar asociadas a las conductas de la pareja (e.g., hembras que participan de copulas extra-pareja), a la calidad de los machos vecinos (e.g., atractivo) o aun al esfuerzo del macho por vigilar a su pareja durante el período fértil (Sheldon & Ellegren, 1998).

Adicionalmente, diversos factores han sido asociados con la variación en el esfuerzo que en las labores del cuidado parental (e.g., incubación y provisión de alimento) que realizan los individuos dentro de una población. Las variaciones en el cuidado parental entre los individuos han sido asociadas a características morfológicas (tamaño corporal), condición corporal características de la nidada (tamaño) (Aldrich & Raveling, 1983; Petrie, 1983; Jönsson, 1987; Clutton-Brock, 1991; Rosa & Murphy, 1994; Sheldon & Ellegren, 1998; Steinegger & Taborsky, 2007). No obstante, las variaciones en el esfuerzo del cuidado paternal, pueden también estar asociadas con el tiempo invertido en otras actividades, que en el caso de los machos podría ser la búsqueda de fertilizaciones extra-pareja (Kvarnemo, 2010).

En el rayadito (*Aphrastura spinicauda*) se han descrito algunos roles del cuidado biparental en una población en la isla Chiloé, Chile. Al respecto, machos y hembras no difieren en el cuidado parental durante la crianza (tiempo dentro de la caja de anidación, y aprovisionamiento de alimento) pero si en la limpieza del nido, ya que las hembras extraen casi el doble de sacos fecales por unidad de tiempo que los machos (Moreno et al., 2007). Aunque en este mismo estudio se indago acerca de las relaciones entre rasgos morfológicos y el cuidado parental, el reducido número de observaciones limitó los análisis y la identificación de patrones (Moreno et al., 2007). Con respecto a la biología reproductiva, se

ha descrito que la anidación del rayadito es asincrónica en relación a la fecha de puesta, la incubación se inicia cuando el último huevo es puesto. El tamaño de nidada oscila entre cuatro y seis pollos, no presenta sesgos en la proporción de sexos en los pollos (Moreno et al., 2005; Quirici et al., 2011). Para una población en la isla Navarino, se determinó que la frecuencia de crías extra-pareja dentro de las nidadas oscila entre el 0 y 100% de los pollos, adicionalmente, dentro de las nidadas no se presenta parasitismo de puesta (Bargsted, 2013). En particular se desconoce si las variaciones en el cuidado paternal que se observan a nivel poblacional están asociadas con los niveles de paternidad dentro de las nidadas. De acuerdo a lo anterior, se espera que si el esfuerzo en el cuidado paternal covaría con la certeza de la paternidad dentro de las nidadas, se espera un menor esfuerzo en el cuidado paternal dentro de las nidadas con mayor frecuencia de crías extra-pareja (EP).

3.2 MÉTODOS

3.2.1 Área de estudio

La isla Navarino (54°55'S, 67°40'W) se encuentra localizada en el extremo sur de Chile, 5 km al sur de la isla Grande de Tierra del Fuego, en la Reserva de la Biosfera Cabo de Hornos. La precipitación en el área alcanza los 450 mm por año, con nieve durante el invierno, humedad relativa media del 84%, y una temperatura media anual de 6° C (Ippi et al., 2011). Las 156 cajas de anidación que fueron monitoreadas durante las primaveras australes (octubre – diciembre) de los años 2010 y 2011, se encuentran localizadas a 3 km al occidente de Puerto Williams (Comuna de Cabo de Hornos). Las cajas están ubicadas en los bordes de bosques perturbados y en regeneración, dominados por tres especies del género *Nothofagus* (*N. pumilio*, *N. antarctica* y *N. betuloides*). Los parches de bosque antes descritos se encuentran inmersos en una matriz de pastos dedicados principalmente al pastoreo de vacas.

3.2.2 Seguimiento de las aves que nidifican en cajas

Durante los años 2010 y 2011 fueron seguidas en total 39 parejas reproductivas ($n_{2010} = 19$ y $n_{2011} = 20$) que nidificaron en las cajas de anidación. Las cajas de anidación durante el período de estudio fueron revisadas a intervalos regulares que permitieron registrar de forma precisa la fenología reproductiva de las parejas (e.g., las cajas nido se visitaron diariamente durante la incubación y los días próximos a la eclosión, para poder tomar un registro preciso sobre la fecha de eclosión).

3.2.3 Morfometría de adultos y pollos, y sexado de adultos

La técnica y fecha de captura de adultos y pollos, así como los rasgos morfométricos medidos y los procedimientos para el sexado molecular de los adultos se presentan en forma detallada en la sección 2.2.5.

3.2.4 Fenología reproductiva y éxito reproductivo

A cada pareja de rayaditos que nidificaron en las cajas de anidación durante las estaciones reproductivas 2010 y 2011, se le registró la fecha de eclosión, tamaño de nidada (número de pollos en el día 13 de cría, siendo el día de la eclosión = día 0); peso de la nidada (peso corporal promedio de los pollos el día 13).

3.2.5 Análisis de paternidad

Un total de 32 machos, 33 hembras y 176 pollos (95 y 81 pollos respectivamente para cada año) de 37 nidos fueron muestreados en el estudio durante los años 2010 y 2011. A cada individuo (adultos y pollos) se le colectó una muestra de sangre por punción de la vena braquial (60 μ l). La extracción del ADN se realizó de acuerdo al procedimiento descrito en la sección anterior. Los padres sociales fueron identificados como aquellos individuos atrapados dentro de la caja nido y que incubaron y realizaron las tareas de crianza de los pollos. Todos los individuos fueron analizados usando seis marcadores microsatélites aislados del rayadito y previamente empleados para análisis de paternidad

(*1, 3, *5, *8, *14, 18, Tabla C2-1, Bargsted 2013). Los procedimientos y técnicas empleadas para la amplificación de los loci y posterior análisis se presentan en forma detallada en Bargsted (2013).

Para determinar el parentesco entre padres sociales y pollos se empleó la aproximación basada en la máxima verosimilitud implementada en el programa CERVUS (versión 3.0.3. Marshall et al., 1998). La confianza en la asignación de los parentescos se determina a partir de criterios que se generan por simulación, en los que se tiene en cuenta el número y la proporción de padres candidatos incluidos en la muestra, la frecuencia de los alelos, el porcentaje de genotipos perdidos (datos) y los errores de muestreo (Lehtonen et al. 2009). Este programa permite comparar el genotipo de varios posibles padres con el genotipo de todos los pollos de la muestra, e incluye los genotipos de las madres para dar una mayor robustez a los análisis. Como criterio para la asignación de la paternidad se emplearon las puntuaciones Delta, que son la diferencia entre los logaritmos de la razón de máxima verosimilitud (LOD) entre la pareja de dos primeros candidatos (Gienapp & Merilä, 2010). Los análisis de paternidad fueron realizados de manera independiente para cada año. El nivel de confianza para la asignación de la paternidad oscilo entre el 85 y 95%.

Los criterios de simulación con respecto a la proporción de machos muestreados fue del 0,84 para ambos años (estos valores se estimaron al contabilizar el número de machos con nidos en cavidades naturales y en cajas de anidación dentro del área de estudio que no cuentan con información genotípica). Las proporciones de loci incluidos en los análisis para cada año fueron 0,89 y 0,86 respectivamente (valores estimados desde los datos de la muestra). El error en genotipos fue asumido como del 1% (Lehtonen et al., 2009; Gienapp

& Merilä, 2010). En los casos en el que el programa no asignó el padre social como el más probable padre de un individuo (pollo), los genotipos del pollo, del probable padre candidato y el padre social fueron examinadas en detalle antes de designar al pollo como extra-pareja. Si la puntuación Delta fue igual a cero entre el padre social y un segundo macho en la población, la cría fue siempre asignada al padre social. Para el análisis de paternidad sólo se incluyeron nidadas con el genotipo del padre social, a los pollos con menos de tres loci no se les asignó paternidad. Se estableció la proporción de extra paternidad dentro de cada nidada, como el número de pollos engendrados por el padre extra social en relación al número total de pollos con paternidad asignada dentro de la nidada.

3.2.6 Cuidado parental

Las observaciones del cuidado parental fueron obtenidas durante el día 17 después de la eclosión (Año 2010: $n = 19$, Año 2011: $n = 20$ parejas). La actividad en las cajas nido fue registrada con videocámaras Sony Handycam Full HD por períodos de 2,5 horas para ambos años. Fueron obtenidas 47,5 y 50,0 horas de observación para los años 2010 y 2011, respectivamente. El número de visitas con alimento (aprovisionamiento) y el número de veces que los sacos fecales fueron removidos (remoción de sacos fecales) fueron registrados a partir de los vídeos. Todas las variables del cuidado parental fueron expresadas por hora de observación.

3.2.7 Análisis de datos

Se comparó el cuidado parental entre machos y hembras por medio de la prueba pareada de t para cada año por separado. Se indagó la asociación entre variables del cuidado paternal y la morfología de los machos por medio del índice de correlación parcial de Spearman ($r_{xy,z}$), efectuando corrección por el tamaño de la nidada. En este análisis solo fueron incluidas variables dimórficas (peso corporal, longitud del ala y CP2, véase sección 2.2.6, 2.3.1 y Anexos 1 y 2). En este análisis también fue incluida la condición corporal de los machos, la cual fue estimada por medio de los residuales de la regresión lineal peso corporal vs. longitud del tarso (véase Chuang-Dobbs et al. 2001). El índice de correlación parcial de Spearman también fue empleado para correlacionar las variables del cuidado paternal con el tamaño y peso medio de la nidada, corrigiendo por el cuidado materno. Los análisis fueron realizados en R versión 3.1.1 (R Development Core Team, 2011), por medio del paquete ppcor.

Las asociaciones entre el cuidado paternal y la frecuencia de crías extra-pareja dentro de la nidada fueron exploradas por medio modelos lineales generalizados (MLG). Las variables del cuidado paternal fueron transformadas lineal (x), raíz cuadrada (\sqrt{x}), cuadrática (x^2) y exponencial (e^x) (Sheldon & Ellegren, 1998). De igual manera se emplearon modelos logísticos (distribución binomial) para explorar esta relación (a las nidadas con al menos una cría extra-pareja se les asignó el valor 1, mientras que a las nidadas sin crías extra-pareja el valor 0 en la variable dependiente). También se utilizaron modelos aditivos generalizados (GAM, distribución cuasi Poisson) para establecer las posibles relaciones no lineales entre el cuidado paternal y la frecuencia de crías extra-pareja

dentro de las nidadas. Estos análisis se realizaron entre y dentro cada año (para los modelos entre años, la variable año fue tomada como aleatoria, para ello se emplearon modelos lineales generalizados mixtos, GLMM). Se presenta como resultado de los GLMM el R^2_m (marginal, sólo tiene en cuenta el componente fijo) y el R^2_c (condicional, tiene en cuenta ambos componentes del modelo) (Nakagawa & Schielzeth, 2013).

Se comparo el cuidado paternal entre machos a diferentes frecuencias de crías extra-pareja dentro de la nidada por medio de la prueba de t para muestras independientes (la distribución normal de los datos fue evaluada por la prueba de Shapiro-Wilk, mientras que la homogeneidad de varianzas por la prueba de Levene). Por último, se comparó el cuidado paternal de machos sin ninguna cría extra-pareja dentro de la nidada en relación a los machos con una frecuencia de crías extra-pareja del 100%, para ello se empleó la distribución normal estándar (z). Los análisis fueron realizados en R versión 3.1.1 (R Development Core Team, 2011), para ello se emplearon los paquetes MASS, MuMIn, mgcv, lme4, lattice y Matrix.

3.3 RESULTADOS

3.3.1 Proporción de paternidad

El número observado de alelos por locus dentro de la población osciló desde 3 (loci *8) hasta 16 (loci *5) con un número medio de alelos de 10,0 y 9,2; respectivamente en cada año. La heterocigocidad observada osciló desde 0,405 hasta 0,840 (locus 18 y *5 respectivamente), con promedios de heterocigocidad de 0,66 y 0,64 para los años 2010 y 2011, respectivamente. Los locus *1 y *5 se desviaron del equilibrio de Hardy-Weinberg (Anexo 4). La frecuencia de alelos nulos por cada locus fue inferior a 0,06 y 0,08 para los años 2010 y 2011, respectivamente. La probabilidad específica de cada locus de no-exclusión cuando el segundo padre es conocido fue estimada para un rango entre 0,251 (loci *5) y 0,759 (loci 18) (Anexo 4). La probabilidad general de no-exclusión del segundo padre a partir de seis marcadores microsatélites usados fueron de 0,0097 y 0,0082 para los años 2010 y 2011, respectivamente. De los 176 pollos muestreados, al 84% ($n = 148$) le fue asignada la paternidad, correspondiendo el 72% asignado al padre social y el 28% a fertilizaciones extra-pareja social. La frecuencia crías extra-pareja dentro de las nidadas osciló entre 0,0 y 1,0 en ambos años (Anexo 5).

3.3.2 Cuidado parental en machos y hembras

En el rayadito, machos y hembras no difieren en el cuidado parental en relación a la provisión de alimento o remoción de sacos fecales. Ambos sexos visitaron el nido con alimento en tasas similares (Año 2010, ♀♀: $13,8 \pm 5,9$; ♂♂: $16,8 \pm 7,7$; $t_{18} = -2,97$; $P = 0,051$; Año 2011, ♀♀: $17,7 \pm 8,5$; ♂♂: $17,0 \pm 11,8$; $t_{18} = 0,240$; $P = 0,813$). Un resultado

similar se presentó al comparar la remoción de sacos fecales dentro de las parejas (Año 2010, ♀♀: $2,5 \pm 1,3$; ♂♂: $2,7 \pm 1,6$; $t_{18} = -0,56$; $P = 0,579$; Año 2011, ♀♀: $2,8 \pm 0,9$; ♂♂: $2,4 \pm 1,5$; $t_{18} = 0,70$; $P = 0,490$).

3.3.3 Cuidado paternal, tamaño de nidada y morfología de los machos

El aprovisionamiento de alimento por parte de los machos no estuvo correlacionado con el tamaño de la nidada (Año 2010: $r_{S,19} = 0,45$; $P = 0,054$; Año 2011: $r_{S,19} = 0,44$; $P = 0,057$) ni con el peso medio de la nidada (Año 2010: $r_{S,18} = -0,29$; $P = 0,235$; Año 2011: $r_{S,19} = 0,09$; $P = 0,723$). El aprovisionamiento tampoco presentó estacionalidad en ningún año (Año 2010: $r_{S,19} = 0,05$; $P = 0,848$; Año 2011: $r_{S,19} = -0,44$; $P = 0,056$). La tasa de remoción de sacos fecales por parte de los machos tampoco estuvo correlacionada con el tamaño de la nidada (Año 2010: $r_{S,19} = 0,05$; $P = 0,838$; Año 2011: $r_{S,19} = 0,15$; $P = 0,533$) o con el peso medio de la nidada (Año 2010: $r_{S,18} = -0,33$; $P = 0,181$; Año 2011: $r_{S,19} = -0,02$; $P = 0,944$).

Por otra parte, la longitud del ala en los machos estuvo correlacionada negativamente con la tasa de aprovisionamiento a las crías ($r_{S,19} = -0,48$; $P = 0,033$), es decir, la menor longitud del ala en los machos se asocia con un incremento en la tasa de aprovisionamiento de alimento a los pollos (Tabla C3-1).

Tabla C3- 1. Correlaciones (coeficiente de correlación parcial de Spearman, r_s) entre rasgos morfométricos (peso corporal, longitud del ala e índice de tamaño corporal CP2) y condición corporal, con el cuidado paternal de *A. spinicauda* (tasa de aprovisionamiento y tasa de remoción de sacos fecales), corregidos por el tamaño de la nidada, durante las estaciones reproductivas 2010-2011. Correlaciones significativas $P < 0,05$ son denotadas con asterisco (*).

	Aprovisionamiento	Remoción sacos fecales
Año 2010		
Peso corporal	$r_{S,19} = 0,004; P = 0,986$	$r_{S,19} = 0,01; P = 0,957$
Longitud ala	$r_{S,19} = -0,28; P = 0,252$	$r_{S,19} = -0,28; P = 0,252$
CP2	$r_{S,19} = 0,25; P = 0,304$	$r_{S,19} = 0,35; P = 0,141$
Condición corporal	$r_{S,19} = -0,14; P = 0,574$	$r_{S,19} = -0,03; P = 0,888$
Año 2011		
Peso corporal	$r_{S,19} = -0,08; P = 0,740$	$r_{S,19} = -0,14; P = 0,573$
Longitud ala	$r_{S,19} = -0,47; P = 0,030^*$	$r_{S,19} = -0,05; P = 0,829$
CP2	$r_{S,18} = -0,07; P = 0,772$	$r_{S,18} = 0,27; P = 0,282$
Condición corporal	$r_{S,19} = 0,04; P = 0,878$	$r_{S,19} = -0,12; P = 0,621$

Tabla C3- 2. Modelos lineales generales (transformación lineal, cuadrática, raíz cuadrada y exponencial), modelos logísticos (distribución binomial) y modelos aditivos generales (distribución cuasi Poisson) para evaluar la relación entre la proporción de la paternidad dentro de la nidada y el cuidado paternal. Para todos los modelos se presenta la significancia (P) de la variable del cuidado parental en el modelo.

	Transformación				Logístico	MAG
	x	\sqrt{x}	x^2	e^x		
Año 2010						
Aprovisionamiento	0,146	0,126	0,199	0,506	0,327	0,587
Remoción sacos fecales	0,544	0,591	0,435	0,287	0,356	0,623
Año 2011						
Aprovisionamiento	0,375	0,158	0,782	0,659	0,745	0,340
Remoción sacos fecales	0,627	0,372	0,882	0,942	0,854	0,371

3.3.4 Cuidado paternal y frecuencia de crías extra-pareja dentro de la nidada

La frecuencia de crías extra-pareja (EP) dentro de las nidadas no se relacionó significativamente con ninguna de las dos variables del cuidado paternal, al ser examinadas la relaciones en cada año por separado ($P > 0,126$; Tabla C3-2). No se presentaron

asociaciones entre las variables del cuidado paternal y la frecuencia de crías extra-pareja dentro de las nidadas entre años (MLGM, Aprovevisionamiento $P = 0,273$; $R^2_m = 0,10$; Remoción de sacos fecales $P = 0,497$; $R^2_m = 0,03$). Tampoco se presentó relación entre la frecuencia de crías EP y el proveionamiento de alimento al ser corregida la correlación por la longitud del ala ($r_{S,16} = -0,17$; $P = 0,523$). La tasa de proveionamiento de alimento y remoción de sacos fecales no difirió entre los machos sin crías EP dentro de la nidada de aquellos con al menos una cría EP o de aquellos machos con más del 50% de las crías EP ($P > 0,199$; Tabla C3-3). El cuidado paternal de dos machos (uno para cada año) con 100% de crías EP dentro de la nidada no difirió del cuidado paternal de machos sin crías EP (Tabla C3-4). Todos los resultados sugieren que los machos no realizan ajustes en el cuidado paternal en relación a la frecuencia de crías EP dentro de las nidadas.

Tabla C3- 3. Comparación entre el cuidado paternal de nidadas con paternidades del 100% de los pollos asignadas al padre social en relación a nidadas con al menos un pollo extra-pareja o con menos del 50% de los pollos del padre social.

	Al menos una cría extra-pareja dentro de la nidada	Frecuencia de crías extra-pareja $\geq 50\%$ dentro de la nidada
Año 2010		
Aprovevisionamiento	$t_{17} = 0,97$; $P = 0,344$	$t_{15} = 1,34$; $P = 0,199$
Extracción de sacos fecales	$t_{17} = 0,91$; $P = 0,374$	$t_{15} = 0,60$; $P = 0,555$
Año 2011		
Aprovevisionamiento	$t_{15} = 0,31$; $P = 0,762$	$t_{13} = 0,27$; $P = 0,791$
Extracción de sacos fecales	$t_{15} = 0,17$; $P = 0,865$	$t_{13} = 0,10$; $P = 0,919$

Tabla C3- 4. Comparación del cuidado paternal entre machos sin crías extra-pareja y machos con el 100% de las crías extra-pareja dentro de la nidada

	Machos sin crías extra-pareja dentro de la nidada	Macho con 100% de crías extra-pareja dentro de la nidada	<i>z</i> (<i>P</i>)
Año 2010			
Aprovisionamiento	17,97 ± 7,74 (13)	9,2	0,743
Remoción sacos fecales	2,98 ± 1,75 (13)	3,6	0,277
Año 2011			
Aprovisionamiento	18,80 ± 8,01 (9)	14,4	0,417
Remoción sacos fecales	2,53 ± 1,21 (9)	2,8	0,176

3.4 DISCUSIÓN

El estudio de la respuesta del cuidado parental de los machos ante la variación en la certeza de la paternidad dentro de la nidada, se basa en el compromiso entre el valor reproductivo presente y futuro (Sheldon & Ellegren, 1998; Alonzo & Klug, 2012). Teóricamente se espera que los machos inviertan menos cuidado paternal en crías actuales con baja certeza en la paternidad, con el fin de invertir más en una futura reproducción con mayor certeza en la paternidad, dándose ajustes en el cuidado paternal en relación a la paternidad (Alonzo, 2009). Contrariamente a la hipótesis planteada, los niveles de paternidad dentro de las nidadas de rayadito no afectaron el esfuerzo en cuidado paternal.

Se han sugerido dos causas para explicar la falta de ajustes en el esfuerzo en cuidado paternal en relación a los niveles de paternidad dentro de la nidada, donde una causa se debería a que los machos no pueden reconocer sus propias crías dentro de la nidada y otra causa correspondería a que los machos no cuentan con mecanismos que actúen como señales (e.g., conducta de la hembra, atractivo de los vecinos o vigilancia de la pareja, Sheldon & Ellegren, 1998) que les permitan evaluar la posible pérdida de la paternidad dentro de la nidada (Peterson et al., 2001). En ambos casos, cualquier reducción en el esfuerzo en cuidado paternal en respuesta a la presencia o no de crías extra-pareja, podría reducir la supervivencia de las posibles crías propias dentro de la nidada (Davies et al., 1992; Leonard et al., 1995; Westneat et al., 1995; Dickinson, 2003). Es decir, los machos al ajustar el esfuerzo en cuidado paternal podrían reducir de la supervivencia de sus propias crías (Peterson et al., 2001; Alonzo, 2009).

De igual forma también se ha sugerido que la falta de ajustes en el cuidado paternal en relación a los niveles de paternidad es independiente de las señales que permiten a los machos evaluar el nivel de paternidad dentro de la nidada, como se ha observado en el Azulejo occidental (*Sialia mexicana*), la cual es una especie socialmente monógama, con crías extra-pareja en un 45% de nidos (Alonzo & Klug, 2012). Al manipular las señales que pueden actuar como indicadores de la certeza de la paternidad dentro de la nidada, se observó que los machos no realizaron ajustes en el cuidado paternal (Dickinson, 2003). Es posible que este resultado se deba a que los machos de *S. mexicana* presentan una baja supervivencia entre estaciones reproductivas, y por lo tanto, sería potencialmente adaptativo el no reducir la provisión de cuidado paternal en respuesta a la pérdida de la paternidad, si así aseguran la supervivencia de sus crías (Dickinson, 2003).

Teniendo en cuenta que los machos del rayadito de la población estudiada participan en promedio tan sólo de dos estaciones reproductivas (datos no publicados), y que la pérdida total de la paternidad dentro de las nidadas no es frecuente (89% de las nidadas estudiadas durante los dos años contienen por lo menos una cría del padre social). Es posible que los machos del rayadito al tratar de asegurar el éxito de sus propias crías y por ende su éxito reproductivo, no realicen ajustes en el cuidado paternal.

También se ha sugerido que las variaciones en el cuidado paternal podrían asociarse con el tiempo que los machos asignan a la búsqueda de cópulas extra-pareja (Kvarnemo, 2010). En el rayadito parece no ser así, los machos que parasitaron nidadas, ganaron fertilizaciones extra-pareja con hembras sincronizadas en su período fértil con su pareja

social. Por lo tanto, no se presentó superposición entre las actividades del cuidado paternal y la búsqueda de cópulas extra-pareja.

Por otra parte, la correlación negativa entre la longitud del ala de los machos y la tasa de aprovisionamiento que éstos realizan, sugiere que los machos con menor tamaño podrían actuar como mejores proveedores de atención a las nidadas. Asociaciones entre rasgos morfológicos y el desempeño en el cuidado parental han sido previamente descritas en aves. Diversos estudios han sugerido que los machos de menor tamaño son más eficientes en el vuelo de forrajeo y en la captura de presas como alimento para las crías en relación a los machos de mayor tamaño (e.g., Aldrich & Raveling, 1983; Petrie, 1983; Jönsson, 1987). También se ha propuesto que dichos rasgos podrían estar asociadas a la selección de pareja social, en este caso por parte de las hembras.

En síntesis, las variaciones en el cuidado paternal en el rayadito parecen no encontrarse asociadas con los niveles de paternidad dentro de las nidadas. Es posible que los machos no cuenten con señales que les permitan discriminar dentro de la nidada la presencia de crías extra-pareja y por lo tanto, no se den ajustes en el esfuerzo en el cuidado paternal. Por otro lado, aun existiendo las señales, es posible que los machos no realicen ajustes en su cuidado paternal debido al riesgo de reducir la supervivencia de sus propias crías dentro de la nidada.

4 PATERNIDAD EXTRA-PAREJA Y OPORTUNIDAD PARA LA SELECCIÓN SEXUAL EN EL RAYADITO *Aphrastura spinicauda*

Resumen. Se examinó el impacto de las paternidades extra-pareja en la oportunidad para la selección sexual en el rayadito (*Aphrastura spinicauda*). El rayadito es un ave socialmente monógama con una sola nidada por estación reproductiva y con paternidad extra-pareja (PEP). Las PEPs fueron comunes en los dos años de estudio (43% de las nidadas contenían pollos extra-pareja (EP) y el 28% de todos los pollos fueron producto de fertilizaciones EP). Un total del 40% de los machos ganaron fertilizaciones extra-pareja y solo un 16% sufrieron parasitismo recíproco. La varianza estandarizada del éxito reproductivo real de los machos fue en promedio para los años de estudio 3,1 veces superior a la varianza estandarizada del éxito reproductivo aparente. El componente del éxito reproductivo extra-pareja de los machos (E) fue el de mayor contribución dentro de la descomposición de la varianza del éxito reproductivo real (represento para ambos años el 85 y 70% de la varianza estandarizada del ERR). Adicionalmente, el éxito reproductivo dentro de la pareja social (D) y real se relacionaron positivamente con el peso y condición corporal de los machos. Por otro lado, factores ecológicos (espaciales y temporales) no se relacionaron con las variables del éxito reproductivo. Finalmente, los machos con nidadas parasitadas presentaron menor peso y condición corporal que los machos no parasitados. En particular, los machos parasitados fueron de menor peso corporal que los machos que los parasitaron. Los resultados sugieren que la paternidad extra-pareja contribuye a incrementar la varianza en el éxito reproductivo real de los machos y puede potencialmente incrementar la selección sexual en estos. Esto posiblemente se debe a que los machos que ganan crías extra-pareja también aseguran el éxito reproductivo dentro de la pareja social (baja frecuencia de parasitismo recíproco entre los machos).

4.1 INTRODUCCIÓN

La selección sexual ha influenciado la historia evolutiva de las aves, y es ampliamente reconocida como la base del dimorfismo en tamaño corporal y en plumaje entre especies poligínicas y en especies que presentan sistemas reproductivos de tipo lek (Darwin, 1871; Andersson, 1994). Como tal, la fuerza de la selección sexual está directamente asociada con la diferencia en la varianza del éxito reproductivo entre sexos (Arnold & Wade, 1984a; Arnold & Wade, 1984b; Andersson, 1994). En concordancia con lo anterior, históricamente se ha considerado que la selección sexual no se presenta o es débil dentro de las especies socialmente monógamas, ya que dentro de éstas no se presentan diferencias en la varianza en el éxito reproductivo entre los sexos (Dolan et al., 2007). Aunque cerca del 90% de las especies de aves son consideradas socialmente monógamas (Lack, 1968), durante las dos últimas décadas los avances en las herramientas moleculares han permitido establecer la ocurrencia de paternidades extra-pareja (PEP) en ellas (Møller, 1998). Análisis moleculares de paternidad han revelado que la monogamia genética es poco común en muchas especies de aves, y que la PEP es un fenómeno común en muchas especies socialmente monógamas (Griffith et al., 2002). Al respecto, Webster et al. (1995) y Møller & Ninni (1998) han sugerido que la PEP puede sustancialmente incrementar la varianza en el éxito reproductivo entre los machos, y consecuentemente, incrementar la oportunidad para la selección sexual (al incrementar la varianza en la adecuación biológica de los machos). Esto se debe a que la variación en el éxito reproductivo debido a la variación en el éxito de apareamiento constituye la “materia prima” de la selección sexual (Emlen & Oring, 1977).

Sin embargo, altas tasas de PEP no necesariamente incrementan la varianza en el éxito reproductivo de los machos en especies socialmente monógamas (Webster et al., 1995; Freeman-Gallant et al., 2005; Whittingham & Dunn, 2005). Por ejemplo, si los machos que buscan fertilizaciones extra-pareja lo hacen a expensas de perder la paternidad dentro de la pareja social (*D*) (e.g., como resultado de dedicar menos tiempo a la vigilancia de la pareja social), entonces las fertilizaciones extra-pareja ganadas son negadas por la pérdida de paternidad en la pareja social, como resultado del parasitismo recíproco entre machos (Freeman-Gallant et al., 2005). Consecuentemente, la fertilizaciones extra-pareja puede llegar a tener poco efecto sobre la variación total del éxito reproductivo de los machos (Webster et al., 1995; Freeman-Gallant et al., 2005; Whittingham & Dunn, 2005). Ciertamente la oportunidad para la selección sexual sería mayor cuando una pequeña proporción de los machos engendran la mayoría de las crías (e.g., Dunn & Cockburn, 1999). El efecto de la extra paternidad en el incremento de la varianza del éxito reproductivo de los machos no es consistente entre estudios, en algunos se ha descrito el incremento de la varianza (Richardson & Burke, 2001; Dolan et al., 2007) y en otros no (Freeman-Gallant et al., 2005).

La frecuencia de PEP depende de factores ecológicos que afectan la tasa de encuentros entre hembras y machos extra-pareja, siendo la distribución temporal y espacial de las parejas un factor que influencia la frecuencia de PEP (Yezerinac & Weatherhead, 1997; Richardson & Burke, 2001; Westneat & Stewart, 2003). La densidad de nidos ha sido un factor tradicionalmente evocado para explicar la variación intraespecífica en la tasa de PEP (Mayer & Passinelli, 2013). Diversos estudios han encontrado que la proporción de

crías extra-pareja dentro de las nidadas se incrementa con la densidad de nidos (una mayor cantidad de vecinos) (Richardson & Burke, 2001; Charmantier & Perret, 2004). Al respecto, algunos estudios han identificado que los pollos extra-pareja fueron engendrados por machos vecinos al territorio de la hembra, lo cual ha sugerido que limitaciones espaciales en el movimiento podrían constreñir la selección de parejas adicionales (extra-parejas) a los machos vecinos (Kempnaers et al., 1997; Stutchbury et al., 1997).

La variación en la sincronía reproductiva de las hembras es otra explicación clásica para la variación intraespecífica en la tasa de PEP (García-Navas et al., 2014). La influencia de la sincronía reproductiva es particularmente controversial, algunos autores han sugerido que los emparejamiento extra-pareja pueden incrementarse a mayores niveles de sincronía reproductiva (ya que permite a las hembras evaluar simultáneamente a potenciales extra-parejas que están simultáneamente realizando exhibiciones de cortejo, Stutchbury & Morton, 1995) o decrecer (con muchos machos dedicados a la vigilancia de la pareja hay pocos machos disponibles para buscar extra-pareja, Thusius et al., 2001). Aun así diversas investigaciones apoyan una u otra hipótesis (Yezerinac & Weatherhead, 1997; Chuang-Dobbs et al., 1999). Pocos estudios han aportado información concluyente acerca de la relación entre la sincronía y la tasa de PEP. A la fecha, la evidencia para cualquiera de las dos hipótesis es poco concluyente (véase García-Navas et al., 2014). De acuerdo a lo anterior, estos dos factores ecológicos pueden afectar el éxito reproductivo de los machos dentro la población (Dolan et al., 2007).

El rayadito (*Aphrastura spinicauda*) es una especie socialmente monógama (Remsen, 2003), con dimorfismo sexual en el peso corporal, longitud del tarso y ala

(Moreno et al., 2007). Esta especie presenta cuidado biparental similar en ambos sexos (Moreno et al., 2007). Las parejas realizan una única puesta (entre tres y seis huevos) en cada estación reproductiva (Moreno et al., 2005). El dimorfismo sexual en el rayadito (ligeramente por encima del rango de dimorfismo encontrado en otras especies socialmente monógamas; véase Delestrade, 2001; Murphy, 2007); y algunas características conductuales como el emparejamiento concordante (Moreno et al., 2007) y la ocurrencia de paternidades extra-pareja (Bargsted, 2013) sugieren que la selección sexual podría operar en esta especie. Adicionalmente, algunas características reproductivas del rayadito como la ocurrencia de una única nidada por pareja por estación reproductiva, conlleva a que la varianza en el éxito reproductivo de los machos esté limitado a la habilidad de cada macho de asegurar el éxito dentro de la pareja social (D , con una sola hembra) y a ganar fertilizaciones EP. Especies socialmente monógamas con las características antes descritas, han sido sugeridas como modelos ideales para evaluar la influencia potencial de las paternidades EP en la oportunidad de la selección sexual (Dolan et al., 2007).

De acuerdo a lo anterior, si la paternidad extra-pareja incrementa la varianza en el éxito reproductivo de los machos del rayadito, entonces la paternidad extra-pareja contribuirá sustancialmente a incrementar la oportunidad para la selección sexual en los machos.

4.2 MÉTODOS

4.2.1 Área de estudio

La isla Navarino (54°55'S, 67°40'W) se encuentra localizada en el extremo sur de Chile, 5 km al sur de la isla Grande de Tierra del Fuego, en la Reserva de la Biosfera Cabo de Hornos. La precipitación en el área alcanza los 450 mm por año, con nieve durante el invierno, humedad relativa media del 84%, y una temperatura media anual de 6° C (Ippi et al., 2011). Las 156 cajas de anidación que fueron monitoreadas durante las primaveras australes (octubre – diciembre) de los años 2010 y 2011, se encuentran localizadas a 3 km al occidente de Puerto Williams (Comuna de Cabo de Hornos). Las cajas están ubicadas en los bordes de bosques perturbados y en regeneración, dominados por tres especies del género *Nothofagus* (*N. pumilio*, *N. antarctica* y *N. betuloides*). Los parches de bosque antes descritos se encuentran inmersos en una matriz de pastos dedicados principalmente al pastoreo de vacas.

4.2.2 Seguimiento de las aves que nidifican en cajas

Durante los años 2010 y 2011 fueron seguidas en total 37 parejas reproductivas ($n_{2010} = 20$ y $n_{2011} = 17$) que nidificaron en las cajas de anidación. Las cajas de anidación fueron visitadas diariamente durante el período de estudio para registrar de forma precisa la fenología reproductiva (fecha de puesta y duración de la puesta). Las cajas de anidación y los nidos en cavidades naturales (que se encontraban a una distancia no superior a la

distancia máxima promedio entre las tres cajas nido más cercanas, 190 m) fueron cuantificados y geo-referenciados.

4.2.3 Morfometría y sexado de adultos

La técnica y fecha de captura de los adultos, así como los rasgos morfométricos medidos y los procedimientos para el sexado molecular de los adultos se presentan en forma detallada en la sección 2.2.5.

4.2.4 Análisis de paternidad

Un total de 32 machos, 33 hembras y 176 pollos (95 y 81 pollos respectivamente para cada año) de 37 cajas de anidación fueron muestreados durante los años 2010 y 2011. La extracción del ADN se realizó de acuerdo al procedimiento antes descrito. Los padres sociales fueron identificados como aquellos individuos atrapados dentro de la caja de anidación y que incubaron y realizaron las tareas de crianza de los pollos. Todos los individuos fueron analizados usando seis marcadores microsatélites aislados del rayadito y previamente empleados para análisis de paternidad (*1, 3, *5, *8, *14, 18, Tabla C2-1, Bargsted 2013). Los procedimientos y técnicas empleadas para la amplificación de los loci y posterior análisis se presentan en Bargsted (2013).

Para determinar el parentesco entre los machos adultos y pollos se empleó la aproximación basada en la máxima verosimilitud implementada en CERVUS (versión 3.0.3. Marshall et al., 1998). La confianza en la asignación de los parentescos se determina a partir de criterios que se generan por simulación, en los que se tiene en cuenta el número

y la proporción de padres candidatos incluidos en la muestra, la frecuencia de los alelos, el porcentaje de genotipos perdidos (datos extraviados) y los errores de muestreo (Lehtonen et al., 2009). Este programa permite comparar el genotipo de varios posibles padres con el genotipo de todos los pollos de la muestra, e incluye los genotipos de las madres para dar una mayor robustez a los análisis. Los análisis de paternidad fueron realizados de manera independiente para cada año. El nivel de confianza para la asignación de la paternidad osciló entre el 85 y 95%.

Como criterio para la asignación de la paternidad se emplearon las puntuaciones Delta, que son la diferencia entre los logaritmos de la razón de máxima verosimilitud (LOD) entre la pareja de dos primeros candidatos (Gienapp & Merilä, 2010). Los análisis de paternidad fueron realizados de manera independiente para cada año. Los criterios de simulación con respecto a la proporción de machos muestreados fue del 0,84 para ambos años (estos valores se estimaron al contabilizar el número de machos adultos con nidos en cavidades naturales y en cajas de anidación dentro del área de estudio que no cuentan con información genotípica). Las proporciones de loci incluidos en los análisis para cada año fueron 0,89 y 0,86 respectivamente (valores estimados desde los datos de la muestra). El error en genotipos fue asumido como del 1% (Lehtonen et al., 2009; Gienapp & Merilä, 2010).

En los casos en el que el programa no asignó el padre social como el más probable padre de un individuo (pollo), los genotipos del pollo, del probable padre candidato y el padre social fueron examinados en detalle antes de designar al pollo como extra-pareja social. Si el genotipo de la cría concuerda tanto con el padre social y un segundo macho en

la población muestreada (puntuación Delta = 0), la cría fue siempre asignada al padre social (se presentó en dos ocasiones). Se asignó la paternidad extra-pareja al identificar cuales machos (si se presentaba alguno) coincidían en todos los loci con el pollo. Todos los machos capturados durante el mismo año, u observados durante el segundo año (no capturados) fueron considerados como posibles padres extra-pareja. Se consideró como verdadero engendrador de un pollo extra-pareja si: 1) El padre dentro de la pareja fue excluido como posible padre (no se presenta entre los dos mejores candidatos); 2) El macho extra-pareja coincidió en el 100% de los loci; 3) El primer macho extra-pareja candidato presentó puntuación Delta positiva en relación al segundo posible padre candidato. Para el análisis de paternidad sólo se incluyeron nidadas con el genotipo del padre social, a los pollos con menos de tres loci no se les asignó la paternidad. Se estableció la proporción de extra paternidad dentro de cada nidada, como el número de pollos engendrados por el padre extra social en relación al número total de pollos con paternidad asignada dentro de la nidada.

4.2.5 Análisis de datos

Se definió el éxito reproductivo de un individuo como el número de pollos que alcanzaron la edad a la cual fue tomada la muestra de sangre (día 13). Esta edad fue seleccionada debido a que el número de pollos a esta edad no difiere del número de pollos que alcanzan a ser volantones (Obs. Pers). El éxito reproductivo aparente (ERA), fue definido como el número de crías del macho genotipificadas dentro de su propio nido (sin tener en cuenta las paternidades, es decir, el número de crías de la pareja social) y el éxito

reproductivo real (I_{ERR}) como el número de pollos que un macho engendró dentro de todos los nidos (éxito reproductivo dentro de la pareja “ D ” más éxito reproductivo extra-pareja “ E ”) (Dolan et al., 2007; Balenger et al., 2009). Para establecer la influencia de la PEP en la oportunidad de la selección sexual en el rayadito se comparó la varianza estandarizada del éxito reproductivo real y aparente (I_{ERR}/I_{ERA}), por medio de una prueba de homogeneidad de varianzas de Hartley, F_{max} (Dolan et al., 2007). La I_{ERR} y I_{ERA} fueron cuantificadas como la varianza dividida por la media² (Arnold & Wade, 1984a; Arnold & Wade, 1984b). Las varianzas estandarizadas del éxito reproductivo real y aparente fueron estimadas por separado para cada año. A manera de referencia un cociente mayor a uno entre I_{ERR}/I_{ERA} es interpretado como evidencia de que la PEP puede potencialmente incrementar la selección sexual en los machos (García-Navas et al., 2014).

Subsecuentemente, para identificar cuales componentes del éxito reproductivo de los machos tienen una mayor contribución al I_{ERR} , la varianza total del éxito reproductivo fue dividida entre dos componentes aditivos que corresponden a la contribución hecha por los pollos engendrados con la pareja social (D), las crías engendradas extra-pareja social (E) y la covarianza entre D y E , de acuerdo al modelo descrito por Webster et al. (1995). Para determinar si todos los machos fueron igualmente susceptibles a ser parasitados, se comparó la distribución de pollos extra-pareja entre los nidos, con la distribución esperada de acuerdo a la frecuencia de pollos con paternidad extra-pareja en todos los nidos (Lifjeld et al., 1993).

Las variables morfológicas de los machos incluidas en los análisis fueron peso corporal, longitud del tarso, longitud del ala, CP1 y CP2 (véase sección 2.2.6, 2.3.1 y

Anexos 1 y 2). En este análisis también fue incluida la condición corporal de los machos, la cual fue estimada por medio de los residuales de la regresión lineal peso corporal vs. longitud del tarso (véase Chuang-Dobbs et al. 2001). Las variables de los factores ecológicos asociados con la distribución temporal y espacial de posibles parejas fueron la fecha de puesta, sincronización reproductiva de las hembras y distancia entre de nidos (Dolan et al., 2007; García-Navas et al., 2014). La fecha de puesta fue definida como la fecha en la cual la hembra depositó el primer huevo. Se cuantificó el índice de sincronización reproductiva (IS_p) para cada hembra (ecuación indicada más adelante), como el porcentaje promedio de hembras que son fértiles durante el período fértil de la hembra focal. El IS_p fue cuantificado para cada hembra de acuerdo con Marsden & Evans (2004). Donde, F es el número total de hembras reproductivas en la población; $f_{i,p}$ es el número de hembras fértiles (a excepción de la hembra focal p , de la población el día i); y t_p es el número de días fértiles de la hembra p . El período fértil de cada hembra fue definido de acuerdo a la información disponible para otros paseriformes (Weatherhead, 1997; Yezerinac & Weatherhead, 1997), comenzando cinco días antes de que el primer huevo fuese puesto y terminando el día que el penúltimo huevo fue colocado.

$$IS_p = \left[\frac{\sum_{i=1}^{t_p} f_{i,p}}{t_p(F-1)} \right] * 100$$

La sincronización reproductiva poblacional fue del 35,7 y 42,0% para los años 2010 y 2011, respectivamente (100% indica sincronización en la reproducción en todas las hembras). La distancia en metros entre nidos fue establecida de acuerdo al vecino más

cercano o la distancia promedio a los tres vecinos más cercanos (caja nido o nido en cavidad) (Dolan et al., 2007).

Las relaciones entre el éxito reproductivo de los machos dentro de la pareja social (D), extra-pareja (E) y real ($D+E$) y las variables de los factores ecológicos y morfológicas de los machos fueron analizadas para los años 2010 y 2011 de manera conjunta ($n = 37$), para ello se emplearon modelos lineales generalizados mixtos (GLMM, distribución Poisson). Adicionalmente, los machos fueron categorizados en las siguientes categorías en relación a la ocurrencia de pollos genéticamente ajenos a ellos en sus nidos, y en relación a si son padres genéticos de pollos de nidos ajenos: (a1) macho parasitado (pareja de una hembra adúltera, véase Soler et al., 2001) o (a2) no parasitado, y en machos (b1) sin o (b2) con crías extra-pareja (macho parásito). Las comparaciones de rasgos morfológicos de los machos de acuerdo a las categorías antes descritas se realizaron por medio de GLMM (distribución Binomial). En los GLMM fue incluido como factor aleatorio el año. Se presenta como resultado de los GLMM el R^2_m (marginal, sólo tiene en cuenta el componente fijo) y el R^2_c (condicional, tiene en cuenta ambos componentes del modelo) (Nakagawa & Schielzeth, 2013). Finalmente se realizaron comparaciones de los rasgos morfológicos entre el macho parasitado y su correspondiente macho parásito por medio de la prueba no paramétrica pareada de Wilcoxon. Los análisis fueron realizados en R versión 3.1.1 (R Development Core Team, 2011), para ello se emplearon los paquetes MASS, MuMIn, mgcv, lme4, lattice y Matrix.

Para poder incluir en los análisis las mediciones morfométricas de machos capturados en pasadas estaciones reproductivas, se estableció la repetibilidad en la medida

de cada rasgo morfométrico en los machos (consistencia entre medidas repetidas de un rasgo morfométrico en un mismo individuo) por medio del coeficiente de correlación intraclass (r_i) (Lessells & Boag, 1987). El r_i fue calculado para todos los rasgos morfométricos de los machos a partir de la medición del mismo individuo en años diferentes (Lessells & Boag, 1987). Se estableció repetibilidad en el peso corporal ($r_i = 0,71$; $F_{12,13} = 5,75$; $P = 0,002$) y la longitud de la rectriz ($r_i = 0,47$; $F_{12,13} = 2,76$; $P = 0,041$) de los machos. Por lo tanto, estos dos rasgos morfométricos de los machos medidos durante el 2010 fueron incluidos en los análisis de 2011, cuando el macho obtuvo EP pero no fue capturado (únicamente un macho).

4.3 RESULTADOS

4.3.1 Niveles de paternidad extra pareja

El número observado de alelos por locus dentro de la población osciló desde 3 (loci *8) hasta 16 (loci *5) con un número medio de alelos de 10,0 y 9,2 respectivamente en cada año. La heterocigidad observada osciló desde 0,405 hasta 0,840 (locus 18 y *5 respectivamente), con promedios de heterocigidad de 0,66 y 0,64 para los años 2010 y 2011, respectivamente. Los locus *1 y *5 se desviaron del equilibrio de Hardy-Weinberg (Tabla C2-1). La frecuencia de alelos nulos por cada locus fue inferior a 0,06 y 0,08 para los años 2010 y 2011, respectivamente. La probabilidad específica de cada locus de no-exclusión cuando el segundo padre es conocido fue estimada para un rango entre 0,251 (loci *5) y 0,759 (loci 18) (Anexo 5). La probabilidad general de no-exclusión del segundo padre a partir de seis marcadores microsatélites usados fueron de 0,0097 y 0,0082 para los años 2010 y 2011, respectivamente.

De los 148 pollos a los que se les asignó la paternidad, el 28% fueron producto de fertilizaciones extra-pareja social. La frecuencia de pollos extra-pareja fue del 24 y 34% para los años 2010 y 2011, respectivamente (Tabla C4-1). En los dos años, las paternidades extra-pareja (PEP) se encontraron distribuidas en el 43% de las nidadas incluidas en los análisis (37 nidadas); la frecuencia EP en las nidadas fue del 35 y 53% en los años 2010 y 2011, respectivamente, sin diferencias significativas entre años (Prueba Exacta de Fisher, $P = 0,481$). La frecuencia de pollos extra-pareja no se distribuyó aleatoriamente entre los nidos (Año 2010: $X^2_1 = 3,98$; $P = 0,046$; Año 2011: $X^2_1 = 2,88$; $P = 0,089$). El padre genético pudo ser determinado para 28 pollos extra-pareja social. No se evidenció



parasitismo de puesta entre las hembras al comparar los genotipos de las madres y los pollos. El 40% de los machos ganaron crías extra-pareja en ambos años. Sufrieron durante los años 2010 y 2011 parasitismo en su nidada, el 35 y 52% machos, respectivamente. Tan solo un 16,7% de los machos sufrieron parasitismo recíproco es decir, que aunque ganaron crías extra-pareja perdieron paternidades dentro la nidada con su pareja social.

Tabla C4- 1. Patrones de paternidad extra-pareja (PEP) a nivel poblacional por año

Año	Nidadas	Nidadas con PEP	% Nidadas con PEP	N de pollos muestreados	N de pollos con paternidad	N Pollos PEP	% PEP
2010	20	7	35,0	95	87	21	24,1
2011	17	9	52,9	81	61	21	34,4
Total	37	16		176	148	42	

4.3.2 Oportunidad para la selección sexual

El éxito reproductivo aparente de los machos osciló entre 1 y 6 pollos para cada año, con medias de 4,3 y 3,6 respectivamente para 2010 y 2011 (Tabla C4-2). El número de pollos engendrados por estación reproductiva (éxito reproductivo real) en promedio para cada año fue de 4,0 y 3,1 pollos respectivamente, con valores mínimos y máximos de 0 a 6 pollos para el primer año, y de 0 a 7 pollos en el segundo año. El éxito reproductivo aparente y real no difirieron entre años (Prueba *t* sin homogeneidad de varianzas, año 2010: $P = 0.981$; año 2011: $P = 0.964$). La varianza estandarizada del éxito reproductivo real de

los machos fue 3,0 y 3,3 veces mayor que la varianza estandarizada del éxito reproductivo aparente ($I_{ERR}/I_{ERA} > 1$), durante los años 2010 y 2011, respectivamente ($F_{Max}, P < 0.05$). El componente extra-pareja (E) fue el de mayor contribución dentro de la descomposición de la varianza del éxito reproductivo real (85 y 70% de la varianza estandarizada del ERR). Mientras que el éxito reproductivo dentro de la pareja (D) representó tan solo el 11 y 18% de la varianza del ERR durante cada año (Tabla C4-2). Los resultados anteriores sugieren que la paternidad EP contribuye a incrementar la varianza en el éxito reproductivo real de los machos y puede potencialmente incrementar la selección sexual en estos.

Tabla C4- 2. Éxito reproductivo (ER) Aparente y Real, D (dentro de la pareja), E (Extra-pareja) de los machos por año. ^a = Covarianza entre D y E

	<i>n</i>	Rango	Media	Varianza	Covarianza ^a
ER Aparente					
2010	20	2-6	4,3	0,07	
2011	17	1-6	3,6	0,17	
ER Real					
2010	20	0-6	4,0	2,54	0,08(3%)
2011	17	0-7	3,1	2,89	0,36(12%)
D					
2010	20	0-6	3,3	0,29(11%)	
2011	17	0-5	2,3	0,52(18%)	
E					
2010	20	0-3	0,7	2,17(85%)	
2011	17	0-3	0,7	2,01(70%)	

4.3.3 Predictores del éxito *D*, *E* y *Real* de los machos y factores ecológicos

El éxito reproductivo de los machos dentro de la pareja social, extra-pareja o real no se relacionó significativamente con ninguna de las variables de los factores ecológicos (densidad de nidos, sincronización reproductiva de las hembras o fecha de inicio de la reproducción) ($P > 0,202$; $0,01 \leq R^2_m \leq 0,05$; Tabla C4-3).

Tabla C4- 3. Modelos lineales generalizados mixtos entre el éxito reproductivo de los machos y factores ecológicos. Éxito reproductivo dentro de la pareja (*D*), extra-pareja (*E*) y real. Significancia de la variable de efecto fijo (*P*) y R^2_m (componente fijo del modelo).

Factores ecológicos	Éxito reproductivo					
	<i>D</i>		<i>E</i>		Real	
	<i>P</i>	R^2_m	<i>P</i>	R^2_m	<i>P</i>	R^2_m
Sincronización reproductiva	0,518	0,01	0,318	0,05	0,872	<0,01
Distancia nido cercano	0,225	0,05	0,793	<0,01	0,202	0,05
Distancia promedio 3 nidos	0,573	0,01	0,754	<0,01	0,522	0,01
Fecha de puesta	0,633	0,01	0,993	<0,01	0,632	<0,01

4.3.4 Predictores del éxito *D*, *E* y *Real*: morfología y condición corporal

El éxito reproductivo de los machos dentro de la pareja social estuvo relacionado positivamente con su peso corporal ($P = 0,009$) y con la condición corporal ($P = 0,015$), y de manera negativa con la longitud del ala ($P = 0,046$) (Tabla C4-4). El éxito reproductivo extra-pareja de los machos no estuvo relacionado con ninguna de las variables morfológicas estudiadas ($P > 0,301$; $0,01 \leq R^2_m \leq 0,04$; Tabla C4-4). Por otra parte, el éxito reproductivo real de los machos estuvo relacionado positivamente con el peso corporal ($P = 0,037$; $R^2_m = 0,14$).

Tabla C4- 4. Modelos lineales generalizados mixtos (distribución Poisson) para relacionar el éxito reproductivo de los machos y rasgos morfológicos. Éxito reproductivo dentro de la pareja (*D*), extra-pareja (*E*) y real (*D+E*). Coeficiente (β_1), significancia de la variable de efecto fijo (*P*) y R^2_m (componente fijo del modelo). $P < 0.05$ son denotadas con asterisco (*).

Rasgos morfológicos	Éxito reproductivo de los machos		
	<i>D</i>		
	β_1	<i>P</i>	R^2_m
Peso corporal	0,41	0,009*	0,21
Longitud tarso	-0,16	0,369	0,03
Longitud ala	-0,11	0,046*	0,11
Longitud rectriz	-0,01	0,543	0,01
CP1	0,18	0,110	0,07
CP2	-0,11,	0,310	0,03
Condición corporal	0,38	0,015*	0,17
	<i>E</i>		
	β_1	<i>P</i>	R^2_m
	Peso corporal	-0,19	0,537
Longitud tarso	-0,05	0,897	<0,01
Longitud ala	-0,10	0,387	0,03
Longitud rectriz	0,03	0,301	0,04
CP1	-0,06	0,791	<0,01
CP2	0,16	0,420	0,02
Condición corporal	-0,33	0,303	0,04
	Real (<i>D+E</i>)		
	β_1	<i>P</i>	R^2_m
	Peso corporal	0,28	0,037*
Longitud tarso	-0,15	0,315	0,03
Longitud ala	-0,10	0,029*	0,12
Longitud rectriz	-0,003	0,820	<0,01
CP1	0,13	0,159	0,06
CP2	-0,05	0,565	0,01
Condición corporal	0,24	0,072	0,09

4.3.5 Comparaciones entre machos parasitados (con pérdida de la paternidad) y no parasitados

Se estableció que siete y nueve machos presentaron pollos dentro de su nidada social engendrados por otro macho en cada año. La presencia de crías extra-pareja dentro de las nidadas decreció a medida que aumentó el tamaño y condición corporal padre social (Tabla C4-5), y aumento al reducirse la longitud del ala (Tabla C4-5). Para las otras variables morfológicas (longitud del ala, tarso, rectriz, CP1, CP2 y condición corporal) no

se presentaron relaciones significativas (Tabla C4-5). La presencia o no de crías extra-pareja dentro de las nidadas no se relacionó con los factores ecológicos (MLGM, $P > 0,096$). Por otra parte, para los años 2010 y 2011 se registraron ocho y siete machos que lograron fertilizaciones extra-pareja (engendrados de pollos extra-pareja social), respectivamente. Los machos sin y con crías extra-pareja no presentaron diferencias entre la variables del tamaño y condición corporal (Tabla C4-5). Los machos sin y con crías extra-pareja no difirieron en los factores ecológicos (MLGM, $P > 0,321$).

Tabla C4- 5. Modelos lineales generalizados mixtos (distribución Binomial) para relacionar rasgos morfológicos de machos parasitados (con pérdida de la paternidad) y no parasitados; machos con y sin crías extra-pareja social. Durante las estaciones reproductivas 2010 y 2011. Coeficiente (β_1), significancia de la variable de efecto fijo (P), R^2_m (componente fijo del modelo), R^2_c (componente fijo y aleatorio del modelo). $P < 0.05$ son denotadas con asterisco (*).

Rasgos morfológicos	Machos parasitados y no parasitados			
	β_1	P	R^2_m	R^2_c
Peso corporal	-1,71	0,022*	0,28	0,37
Longitud tarso	1,29	0,522	0,16	0,17
Longitud ala	0,53	0,021*	0,21	0,29
Longitud rectriz	0,009	0,863	<0,01	<0,01
CP1	-0,58	0,147	0,08	0,08
CP2	0,67	0,062	0,13	0,17
Condición corporal	-1,43	0,028*	0,20	0,28
	Machos con y sin crías extra-pareja			
	β_1	P	R^2_m	R^2_c
Peso corporal	-0,16	0,745	<0,01	<0,01
Longitud tarso	-0,21	0,708	<0,01	<0,01
Longitud ala	-0,18	0,342	0,03	0,03
Longitud rectriz	0,02	0,645	<0,01	<0,01
CP1	-0,10	0,791	<0,01	<0,01
CP2	0,29	0,378	0,03	0,03
Condición corporal	-0,39	0,455	0,02	0,02

4.3.6 Macho parasitado vs macho parásito de la nidada

Los machos que fueron parasitados fueron de menor peso corporal que los machos que parasitaron su nidada (Wilcoxon, $P = 0,038$, Tabla C4-6). Para los otros rasgos morfológicos, no se presentaron diferencias significativas (Wilcoxon, $P > 0,139$; Tabla C4-6). Los índices de tamaño corporal no difirieron entre estos dos grupos de machos (Año 2010: CP1, Wilcoxon, $P = 0,721$; CP2, Wilcoxon, $P = 0,575$; Año 2011: CP1, Wilcoxon, $P = 0,374$; CP2, Wilcoxon, $P = 0,952$). La fecha de puesta y la sincronización reproductiva de las hembras emparejadas con el macho parasitado y el macho parásito no difirieron (Fecha de puesta, año 2010: Wilcoxon, $P = 0,664$; año 2011: Wilcoxon, $P = 0,812$) o (Sincronización reproductiva, año 2010: Wilcoxon, $P = 0,646$; año 2011: Wilcoxon, $P = 0,635$).

Tabla C4- 6. Morfología de machos parasitados y parásitos, durante las estaciones reproductivas 2010 ($n = 10$) y 2011 ($n = 9$), excepto para peso corporal y longitud de la rectriz, $n = 10$). Diferencias significativas $P < 0,05$ son denotadas con asterisco (*).

Morfología Machos	Macho parasitado			Macho parásito			Wilcoxon <i>P</i>
	Mediana	Mín	Máx	Mediana	Mín	Máx	
Año 2010							
Peso corporal (g)	12,0	10,2	12,6	12,5	11,9	14,0	0,038*
Longitud tarso (mm)	20,5	20,1	22,3	20,4	19,5	21,3	0,386
Longitud ala (mm)	61,5	59,5	64,0	61,0	57,0	62,5	0,139
Longitud rectriz (mm)	63,7	59,0	82,0	69,5	60,0	82,0	0,508
Año 2011							
Peso corporal (g)	13,1	11,8	13,3	12,6	11,8	13,3	0,284
Longitud tarso (mm)	21,5	20,1	21,5	21,0	20,1	21,5	0,554
Longitud ala (mm)	60,0	59,0	64,0	60,0	58,0	62,0	0,767
Longitud rectriz (mm)	69,0	60,0	80,0	71,0	60,0	75,0	0,477

4.4 DISCUSIÓN

Las fertilizaciones extra-pareja juegan un papel importante en el sistema de apareamiento del rayadito. En promedio, para los dos años de estudio, el 43% de las nidadas contenían por lo menos un pollo engendrado extra-pareja, y un 28% del total de los pollos de la población durante este período fueron engendrados por encuentros extra-pareja. En otras especies de paseriformes socialmente monógamas, el promedio de nidadas con pollos extra-pareja oscila entre 0 y 86% (mediana: 27%, $n = 63$) y el porcentaje de pollos extra-pareja entre 0 y 58% (mediana: 14%, $n = 68$) (Griffith et al., 2002; Byers et al., 2004; Whittingham & Dunn, 2005; Carvalho et al., 2006; Dolan et al., 2007; Lindstedt et al., 2007; Balenger et al., 2009; Stewart et al., 2010). De acuerdo a lo anterior, los porcentajes de pollos y nidadas con pollos extra-pareja en el rayadito se encuentran dentro del rango del tercer cuartil para especies paseriformes socialmente monógamas.

La varianza estandarizada del éxito reproductivo real (I_{ERR}) de los machos fue en promedio 3,1 veces superior a la varianza estandarizada del éxito reproductivo aparente (I_{ERA}). Este valor se encuentra en el rango 2,6 – 4,7 descrito para otras especies de aves (Stutchbury et al., 1997; Sheldon & Ellegren, 1999; Johnsen et al., 2002). Un valor superior a 1 en la relación I_{ERR}/I_{ERA} se interpreta como evidencia de que la PEP puede incrementar potencialmente la selección sexual en los machos (Arnold & Wade, 1984b; Gibbs et al., 1990). El éxito reproductivo EP representó en promedio para los dos años el 77% de la varianza total del éxito reproductivo real, mientras que el éxito reproductivo DP representó en promedio tan solo el 15%. Lo anterior sugiere que la oportunidad para la selección sexual en esta población del rayadito se encontraría asociada en mayor grado con la

paternidad extra-pareja. Consecuentemente, los resultados sugieren que las PEP generan una variación sustancial en el éxito reproductivo entre los machos, lo cual indicaría un fuerte potencial para que la selección sexual opere entre ellos, como ha sido descrito en el Pinzón vulgar (*Fringillia coelebs*) y la Reinita de Pensilvania (*Dendroica pensilvanica*) (Sheldon, 1994; Byers et al., 2004).

Se ha mencionado la importancia de la distribución espacial y temporal de las posibles parejas sociales o extras en la frecuencia u ocurrencia de las paternidades extra-pareja (Thusius et al., 2001; Shuster & Wade, 2003). Aunque en el rayadito los machos que ganaron crías extra-pareja fertilizaron hembras que se encontraban sincronizadas con su pareja social, ninguno de los factores ecológicos evaluados (densidad de nidos, sincronía reproductiva de las hembras y fecha de inicio de la reproducción) estuvieron asociados con el éxito reproductivo EP de los machos. Al igual que en el Azulejo oriental (*Sialia sialis*) (Stewart et al., 2010), la distribución espacial de los nidos no se asoció con el éxito reproductivo EP de los machos. En este caso los factores espaciales no serían un limitante para el acceso y posible elección de parejas sexuales para cada sexo. Esto permitiría que la elección de extra-pareja no se restringa espacialmente, lo cual podría limitar el operar de la selección sexual en la población (Stewart et al., 2010).

La baja territorialidad observada entre rayaditos durante la estación reproductiva (Ippi et al., 2013), podría favorecer el desplazamiento de machos y hembras sin restricciones espaciales para la búsqueda de extra cópulas, permitiendo que la elección de pareja sexual no sea mediada por la distribución espacial de los nidos (véase, Dolan et al., 2007). Teniendo en cuenta que los factores ecológicos estudiados no inciden en el éxito

reproductivo de los machos, es probable que otros rasgos morfológicos y/o conductuales favorezcan la competencia por parejas y/o la elección por parte de las hembras (Yezerinac & Weatherhead, 1997; Dolan et al., 2007).

El éxito reproductivo dentro de la pareja social y genética estuvo asociado de manera positiva con el peso y condición corporal de los machos. Además, los machos parasitados tuvieron menor peso e inferior condición corporal que los no parasitados. Un resultado similar se encontró al comparar en forma pareada al macho parasitado y su correspondiente macho parásito. De acuerdo a lo anterior los machos de mayor tamaño y condición corporal parecen asegurar el éxito reproductivo dentro de la pareja social y ganar fertilizaciones extra-pareja. Resultados similares han sido descritos en otras especies de paseriformes donde los machos de mayor peso corporal o condición corporal sufren menor parasitismo de nidada y logran un mayor éxito reproductivo extra-pareja (Bjørnstad & Lifjeld, 1997; Yezerinac & Weatherhead, 1997).

Al respecto, se ha descrito que en un escenario de competencia macho – macho por parejas, los machos parasitados suelen ser de menor tamaño o condición corporal que los machos parásitos de las nidadas (Kempnaers et al., 2001; Green et al., 2004; Hutchinson & Griffith, 2008). Los machos debilitados o pequeños pierden más paternidades con su pareja, debido a que evitan confrontaciones territoriales con machos intrusos, o realizan menos despliegues territoriales o son menos eficientes en la vigilancia de la pareja durante el período fértil (Bjørnstad & Lifjeld, 1997; Yezerinac & Weatherhead, 1997; Moreno et al., 2010). Aunque estas diferencias entre los machos también pueden ser el resultado de la preferencia de las hembras por machos de mayor tamaño con conductas agresivas e

intrusión a otros territorios. En el rayadito las conductas territoriales antagónicas entre coespecíficos no se presentan (Ippi et al., 2013); y por lo tanto, es poco posible que factores conductuales asociados a la competencia macho – macho tengan una fuerte incidencia en el éxito reproductivo de los machos (Dolan et al., 2007; Moreno et al., 2010).

En síntesis, en concordancia con la hipótesis planteada, la paternidad extra-pareja contribuyó sustancialmente a la oportunidad para la selección sexual en el rayadito. Los resultados sugieren que esto se debe a que los machos que ganan crías extra-pareja también aseguran el éxito reproductivo dentro de la pareja social (baja frecuencia de parasitismo recíproco entre los machos).

5 DISCUSIÓN GENERAL

Se registró evidencia de emparejamiento social selectivo negativo (i.e., discordante) asociado a la variación en peso corporal y longitud del ala (a través del análisis de componentes principales; Capítulo 2, p. 18) entre parejas que iniciaron la puesta al inicio de la estación reproductiva. El desempeño reproductivo de las parejas en las cuales se estableció emparejamiento discordante fue similar al de parejas sin emparejamiento discordante, de acuerdo al tamaño de puesta, nidada, y éxito reproductivo, entre otras. Estos resultados sugieren que la conducta de emparejamiento discordante no determina beneficios en adecuación biológica dentro de esta población actual. En parte, este resultado puede asociarse a la baja variación en las variables con las que se cuantifica el éxito reproductivo en aves (e.g., tamaño de nidada), en particular en la especie estudiada donde el tamaño de nidada fluctúa normalmente entre 3 y 6 pollos. Esto limita la detección de diferencias en éxito reproductivo dentro de las parejas de una población con algún patrón de emparejamiento de aquellas que no exhiben dicho patrón (Sandercock, 1998). Por lo tanto, no es posible descartar que la selección de pareja pueda determinar ventajas en el éxito reproductivo en variables que no fueron cuantificadas en el presente estudio, como podría ser, por ejemplo, tamaño de huevos, la tasa de reclutamiento de los pollos, entre otras (Sandercock, 1998; van Rooij & Griffith, 2012).

El patrón de emparejamiento discordante así como la estacionalidad en la conformación de parejas, sugieren la elección activa de pareja en el rayadito, como lo ha planteado Moreno et al. (2007) previamente. Patrones de estacionalidad en el

emparejamiento de acuerdo a rasgos morfológicos diferentes para cada sexo, como los registrados en el rayadito, sugieren que alguno de los dos sexos o ambos puede ser activamente seleccionados por el otro (Jönsson 1987). Esta conducta de selección activa de pareja en el rayadito podría ser estimulada por la similitud en la proporción de sexos en adultos (Quirici et al., 2011) y/o por el cuidado biparental similar (Moreno et al. 2007). Estos dos factores podrían favorecer la competencia por parejas y promover selección de pareja en machos y hembras (Trivers, 1972; Emlen & Oring, 1977; Burley, 1986).

La estacionalidad en la conformación de las parejas, en la que se observó que los machos de menor tamaño fueron los primeros en iniciar la reproducción, podría estar asociado una preferencia social de las hembras por este tipo de machos. Esta preferencia podría estar vinculada a la calidad del cuidado parental que ofrecen los machos de menor tamaño entre las aves. Se ha descrito que machos de menor tamaño asignan más tiempo a la incubación u otras tareas del cuidado paternal que al forrajeo (Petrie, 1983; Jönsson, 1987) durante un período de estrés energético crítico como lo es la incubación y crianza de los pollos (Vleck, 1981; Aldrich & Raveling, 1983). Al respecto, en el rayadito los machos con menor longitud del ala, que son, en general, los individuos de menor tamaño corporal, presentan mayor tasa de aprovisionamiento de alimento a las crías que los machos de mayor tamaño para este rasgo.

Con respecto al efecto de la paternidad extra-pareja en la oportunidad para la selección sexual (Capítulo 4, p. 63), se estableció que las fertilizaciones extra-pareja juegan un papel importante en el sistema de apareamiento del rayadito. En promedio, para los dos años de estudio, el 43% de las nidadas contenían por lo menos un pollo engendrado extra-

pareja, y un 28% del total de los pollos de la población durante este período fueron engendrados por encuentros extra-pareja. Consecuentemente, los resultados sugieren que las PEP (paternidad extra-pareja) generan una variación sustancial en el éxito reproductivo entre los machos, lo cual indicaría un fuerte potencial para que la selección sexual opere entre ellos, como ha sido descrito en el Pinzón vulgar (*Fringillia coelebs*) y la Reinita de Pensilvania (*Dendroica pensilvanica*) (Sheldon, 1994; Byers et al., 2004).

Se ha planteado que la distribución espacial y temporal de las posibles parejas sociales o extras tendría efectos en la frecuencia u ocurrencia de las paternidades extra-pareja (Thusius et al., 2001; Shuster & Wade, 2003). Aunque en el rayadito los machos que ganaron crías extra-pareja fertilizaron hembras que se encontraban sincronizadas con su pareja social, ninguno de los factores ecológicos evaluados (densidad de nidos, sincronía reproductiva de las hembras y fecha de inicio de la reproducción) estuvieron asociados con el éxito reproductivo extra pareja de los machos. Esto es similar a lo registrado en machos del Azulejo oriental (*Sialia sialis*) (Stewart et al., 2010), donde la distribución espacial de los nidos no se asoció con el éxito. Esto sugiere que factores espaciales no limitarían el acceso y posible elección de parejas sexuales de cada sexo. Esto permitiría que la elección de extra-pareja no se restringa espacialmente, lo cual podría limitar el operar de la selección sexual en la población (Stewart et al., 2010).

La baja territorialidad observada en rayaditos durante la estación reproductiva (Ippi et al., 2013) podría favorecer el desplazamiento de machos y hembras sin restricciones espaciales para la búsqueda de cópulas extra-pareja, permitiendo que la elección de pareja sexual no sea mediada por la distribución espacial de los nidos (Dolan et al., 2007).

Teniendo en cuenta que los factores ecológicos estudiados no inciden en el éxito reproductivo de los machos, es probable que otros rasgos morfológicos y/o conductuales (eg., tamaño corporal o agresividad) favorezcan la competencia por parejas y/o la elección por parte de las hembras (Yezerinac & Weatherhead, 1997; Dolan et al., 2007).

El éxito reproductivo dentro de la pareja social y genética estuvo asociado de manera positiva con el peso y condición corporal de los machos (Capítulo 4, p. 66). Además, los machos parasitados tuvieron menor peso e inferior condición corporal que los no parasitados. Un resultado similar se encontró al comparar en forma pareada al macho parasitado y su correspondiente macho parásito. De acuerdo a lo anterior, los machos de mayor tamaño y condición corporal parecen asegurar el éxito reproductivo dentro de la pareja social y ganar fertilizaciones extra-pareja. Estos resultados son similares a los descritos en otras especies de paseriformes donde los machos de mayor peso corporal o condición corporal sufren menor parasitismo de nidada y logran un mayor éxito reproductivo extra-pareja (Bjørnstad & Lifjeld, 1997; Yezerinac & Weatherhead, 1997). Al respecto, se ha descrito que en un escenario de competencia macho – macho por parejas, los machos parasitados suelen ser de menor tamaño o condición corporal que los machos parásitos de las nidadas (Kempnaers et al., 2001; Green et al., 2004; Hutchinson & Griffith, 2008).

Los estudios sobre la respuesta del cuidado parental de los machos ante la variación en la certeza de la paternidad dentro de la nidada se basan en un compromiso entre el valor reproductivo presente y futuro (Sheldon & Ellegren, 1998; Alonzo & Klug, 2012). Teóricamente se espera que los machos inviertan menos cuidado paternal en crías actuales

con baja certeza en la paternidad, con el fin de invertir más en una futura reproducción con mayor certeza en la paternidad; esto debiese determinar ajustes en el cuidado paternal en relación a la paternidad (Alonzo, 2009). Contrariamente a la hipótesis planteada, los niveles de paternidad dentro de las nidadas de rayadito no afectaron el esfuerzo en cuidado paternal (Capítulo 3).

Se han sugerido dos causas para explicar la falta de ajustes en el cuidado paternal en relación a los niveles de paternidad dentro de la nidada. Por una parte, se ha planteado que los machos serían incapaces de reconocer sus propias crías dentro de la nidada. Alternativamente, los machos no contarían con señales confiables (e.g., conducta de la hembra, atractivo de los vecinos o vigilancia de la pareja, Sheldon & Ellegren, 1998) que les permitan evaluar la posible pérdida de la paternidad dentro de la nidada (Peterson et al., 2001). En ambos casos, cualquier reducción en el esfuerzo en cuidado paternal en respuesta a la presencia o no de crías extra-pareja también podría reducir la supervivencia de crías propias dentro de la nidada (Davies et al., 1992; Leonard et al., 1995; Westneat et al., 1995; Dickinson, 2003). También se ha sugerido que la falta de ajustes en el cuidado paternal en relación a los niveles de paternidad es independiente de las señales que permiten a los machos evaluar el nivel de paternidad dentro de la nidada. Esto es algo que se ha observado en el Azulejo occidental (*Sialia mexicana*), una especie socialmente monógama y donde un 45% de los nidos incluye crías extra-pareja (Alonzo & Klug, 2012). En particular, la manipulación experimental de señales que actuarían como indicadores de certeza de la paternidad dentro de la nidada no determinó ajustes en el cuidado paternal de los machos (Dickinson, 2003). Es posible que este resultado se deba a que los machos de *S. mexicana*

presentan una baja supervivencia entre estaciones reproductivas, y por lo tanto, sería potencialmente adaptativo el que estos machos no reduzcan la provisión de cuidado paternal en respuesta a la pérdida de la paternidad como una manera de asegurar la supervivencia de sus crías (Dickinson, 2003). Los machos del rayadito de la población estudiada experimentan en promedio sólo dos estaciones reproductivas (datos no publicados). Dado que la pérdida total de paternidad dentro de las nidadas no es frecuente (89% de las nidadas estudiadas durante los dos años contienen por lo menos una cría del padre social), es posible que los machos del rayadito no realicen ajustes en el cuidado paternal como una estrategia para asegurar el éxito de sus propias crías.

Globalmente, los resultados de esta tesis aportan información original sobre la historia natural del rayadito, relacionada con la forma de su emparejamiento social y sexual, y del cuidado paternal. Esta tesis representa la primera cuantificación empírica de la oportunidad para la selección sexual en una especie de la familia Furnariidae (una de las familias con mayor diversidad de especies en el Neotrópico), donde no se detectó un efecto significativo del patrón de emparejamiento social sobre el éxito reproductivo de las parejas. Sin embargo, el patrón de emparejamiento detectado en la población estudiada apoya un proceso de selección activa de pareja por uno o ambos sexos (selección mutua de pareja) en el rayadito. Con respecto al cuidado paternal del rayadito, se estableció por primera vez, la asociación entre la morfología de los machos y su desempeño en el cuidado paternal. Este resultado proporciona una posible explicación a la elección de pareja social por parte las hembras en esta especie.

6 ANEXOS

Anexo 1. Peso y mediciones morfológicas (media \pm DE, n entre paréntesis) de machos y hembras adultos de *A. spinicauda*, durante las primaveras australes de 2010-2011. Coeficiente de variación (CV). Diferencias significativas entre sexos después de la corrección secuencial de Bonferroni son denotadas con asterisco (*).

Rasgo	Macho	CV	Hembra	CV	Estadístico	P
2010						
Peso corporal (g)	12,7 \pm 0,8(21)	6,7	11,4 \pm 0,5(21)	4,1	$t_{40} = 5,66$	<0,001*
Longitud tarso (mm)	20,7 \pm 0,6(21)	3,0	20,0 \pm 0,5(21)	2,3	$t_{40} = 3,83$	<0,001*
Longitud ala (mm)	60,9 \pm 1,7(21)	2,8	58,2 \pm 1,9(21)	3,2	$t_{40} = 4,86$	<0,001*
Longitud pico (mm)	13,4 \pm 1,1(21)	8,4	12,6 \pm 1,0(21)	8,1	$t_{40} = 2,48$	0,017
Longitud rectriz (mm)	68,0 \pm 6,6(21)	9,7	70,0 \pm 7,6(21)	10,8	$t_{40} = -0,90$	0,372
Longitud espina (mm)	16,9 \pm 5,0(21)	29,6	18,9 \pm 4,1(21)	21,7	$t_{40} = -1,45$	0,154
CP1					$t_{40} = 2,28$	0,028
CP2					$t_{40} = -6,40$	<0,001*
2011						
Peso corporal (g)	12,8 \pm 0,5(20)	4,1	11,9 \pm 0,8(20)	6,9	$t_{38} = 3,91$	<0,001*
Longitud tarso (mm)	20,6 \pm 0,6(20)	3,1	19,6 \pm 0,7(20)	3,7	$t_{38} = 4,57$	<0,001*
Longitud ala (mm)	60,4 \pm 2,0(20)	3,3	57,7 \pm 2,3(20)	4,0	$t_{38} = 4,14$	<0,001*
Longitud pico (mm)	14,1 \pm 0,7(20)	5,0	13,3 \pm 0,8(20)	6,0	$t_{38} = 3,66$	0,002*
Longitud rectriz (mm)	68,4 \pm 6,3(20)	9,2	69,1 \pm 5,4(20)	7,8	$t_{38} = -0,65$	0,517
Longitud espina (mm)	16,1 \pm 5,3(20)	33,2	17,8 \pm 3,5(20)	19,4	$t_{38} = -0,68$	0,501
CP1					$t_{38} = -4,37$	0,001
CP2					$t_{38} = 3,95$	<0,001*

Anexo 2. Puntuaciones de los componentes principales (CP) y proporción de la varianza extraída de cada variable (comunalidades, COM) para el análisis de las diferencias morfológicas entre machos y hembras, durante las estaciones reproductivas 2010-2012.

Rasgo	Año 2010			Año 2011		
	CP1	CP2	COM	CP1	CP2	COM
Peso corporal	0,368	-0,747	0,694	-0,420	0,689	0,651
Longitud tarso	-0,063	-0,720	0,523	-0,574	0,378	0,472
Longitud ala	0,018	-0,893	0,798	-0,177	0,677	0,490
Longitud pico	0,729	-0,136	0,551	-0,740	0,185	0,583
Longitud rectriz	-0,874	-0,247	0,826	0,734	0,601	0,910
Longitud espina	-0,898	-0,143	0,828	0,783	0,405	0,776
Valores propios (λ)	2,245	1,974		2,637	1,645	
% de variación	37,40	32,89		37,29	27,41	
% de variación acumulada	37,40	70,29		37,29	64,70	

Anexo 3. Modelos lineales generalizados de efectos fijos y mixtos entre rasgos morfológicos de los machos (M) y los rasgos morfológicos de las hembras (H), tipo de pareja (TP), fecha de la iniciación de la reproducción (FIR), año e identidad de la pareja (ID) para los años 2010 y 2011. Peso corporal (PC), Componente Principal 1 y 2 (CP1 y CP2, respectivamente), Condición corporal (CC).

Modelo GLM	R^2 ajustado	Estadístico
Año 2010		
PC(M) = PC(H) + TP + FIR	-0,133	$F_{4,16} = 0,41; P = 0,797$
CP1(M) = CP1(H) + TP + FIR	0,015	$F_{4,16} = 1,08; P = 0,399$
CP2(M) = CP2(H) + TP + FIR	-0,210	$F_{4,16} = 0,13; P = 0,967$
CC(M) = CC(H) + TP + FIR	-0,201	$F_{4,16} = 0,15; P = 0,957$
Año 2011		
PC(M) = PC(H) + TP + FIR	0,09	$F_{4,15} = 1,46; P = 0,264$
CP1(M) = CP1(H) + TP + FIR	-0,05	$F_{4,15} = 0,76; P = 0,564$
CP2(M) = CP2(H) + TP + FIR	0,13	$F_{4,15} = 1,73; P = 0,196$
CC(M) = CC(H) + TP + FIR	0,17	$F_{4,15} = 1,95; P = 0,154$
Modelo GLMM		
Año 2010 y 2011	R^2 (marginal)	R^2 (condicional)
PC(M) = PC(H) + Año + ID	0,01	0,80
CP1(M) = CP1(H) + Año + ID	0,07	0,55
CP2(M) = CP2(H) + Año + ID	0,05	0,44
CC(M) = CC(H) + Año + ID	0,004	0,70

Anexo 4. Loci microsatelites utilizados para la determinación del parentesco en cada año. N_A : número de alelos observados; N_I : número de individuos usados para los cálculos; H_o : heterocigocidad observada; H_e : heterocigocidad esperada; PIC: información polimórfica contenida; HW: test de equilibrio Hardy-Weinberg (** expresan diferencias significativas aun después de Corrección secuencial de Bonferroni, NS: no significativas); NE-2P: Probabilidad media de no excluir un candidato parental, dado el genotipo de la cría y la madre.

Año	Locus	N_A	N_I	H_o	H_e	PIC	HW	NE-2P
2010	*1	7	127	0,661	0,731	0,679	**	0,518
	3	10	88	0,727	0,784	0,754	NS	0,406
	*5	15	125	0,840	0,877	0,861	**	0,251
	*8	3	124	0,637	0,605	0,535	NS	0,673
	*14	15	92	0,707	0,813	0,787	NS	0,360
	18	5	126	0,405	0,453	0,407	NS	0,759
2011	*1	7	66	0,561	0,694	0,636	**	0,564
	3	11	79	0,709	0,824	0,799	NS	0,345
	*5	16	101	0,762	0,863	0,844	NS	0,276
	*8	4	90	0,544	0,667	0,608	NS	0,594
	*14	11	102	0,775	0,813	0,785	NS	0,366
	18	6	88	0,455	0,489	0,460	NS	0,706

Anexo 5. Resultados del análisis de paternidad para nidadas del rayadito durante las estaciones reproductivas 2010 ($n = 20$) y 2011 ($n = 17$). Extra paternidad (EP)

Año	Caja No	Tamaño nidada	# Pollos con genotipo incluidos en el análisis de paternidad	# Pollos Padre Social	#Pollos Extra Padre social	Frecuencia de crías EP dentro nidadas
2010	8	5	4	4	0	0,0
	25	4	3	0	3	1,0
	26	4	4	4	0	0,0
	27	4	3	3	0	0,0
	29	6	6	6	0	0,0
	44	6	6	4	2	0,3
	46	6	5	2	3	0,6
	51	3	2	2	0	0,0
	56	5	5	1	4	0,8
	71	5	5	3	2	0,4
	80	4	4	2	2	0,5
	88	6	6	6	0	0,0
	90	3	3	3	0	0,0
	98	5	5	5	0	0,0
	122	5	5	5	0	0,0
	129	5	5	0	5	1,0
	138	5	5	5	0	0,0
	140	3	3	3	0	0,0
	144	5	5	5	0	0,0
159	6	3	3	0	0,0	
2011	8	5	4	0	4	1,0
	14	5	2	1	1	0,5
	18	3	3	3	0	0,0
	22	5	2	1	1	0,5
	27	5	1	1	0	0,0
	33	6	6	5	1	0,2
	42	5	4	4	0	0,0
	43	4	3	3	0	0,0
	60	5	5	1	4	0,8
	80	5	1	1	0	0,0
	86	5	5	5	0	0,0
	90	5	4	2	2	0,5
	102	6	4	2	2	0,5
	119	5	5	3	2	0,4
	137	3	3	3	0	0,0
	149	4	4	0	4	1,0
	160	5	5	5	0	0,0
Total		176	148	106	42	

7 REFERENCIAS

- Abraham, K. F., Ankney, C. D. & Boyd, H. 1983. Assortative mating by Brant. *Auk*, 100: 201-201.
- Aldrich, T. W. & Raveling, D. G. 1983. Effects of experience and body weight on incubation behavior of Canada Geese. *Auk*, 100: 670-679.
- Alonzo, S. H. 2009. Social and coevolutionary feedbacks between mating and parental investment. *Trends in Ecology & Evolution*, 25: 99-108.
- Alonzo, S. H. & Klug, H. 2012. Paternity, maternity, and parental care. In *The evolution of parental care*. eds. N. J. Royle, P. T. Smiseth & M. Kölliker, pp. 189-205. Oxford, United Kingdom: Oxford University Press.
- Andersson, M. 1994. *Sexual Selection*. Princeton, New Jersey: Princeton University Press.
- Arnold, S. J. & Wade, M. J. 1984a. On the measurement of natural and sexual selection: applications. *Evolution*, 38: 720-734.
- Arnold, S. J. & Wade, M. J. 1984b. On the measurement of natural and sexual selection: theory. *Evolution*, 38: 709-719.
- Balenger, S. L., Johnson, L. S., Mays, H. L. & Masters, B. S. 2009. Extra-pair paternity in the socially monogamous mountain bluebird *Sialia currucoides* and its effect on the potential for sexual selection. *Journal of Avian Biology*, 40: 173-180.
- Bargsted, M. O. 2013. Evaluación de la presencia de crías extra-pareja en *Aphrastura spinicauda* (Furnariidae), un paseriforme socialmente monógamo. Tesis Magíster. Universidad de Chile, Departamento de Ecología. Santiago.
- Bjørnstad, G. & Lifjeld, J. T. 1997. High frequency of extra-pair paternity in a dense and synchronous population of Willow Warblers *Phylloscopus trochilus*. *Journal of Avian Biology*, 28: 319-324.
- Boland, C. R. J., Double, M. C. & Baker, G. B. 2004. Assortative mating by tail streamer length in Redtailed Tropicbirds *Phaethon rubricauda* breeding in the Coral Sea. *Ibis*: 687-690.
- Bridge, E. S. & Nisbet, I. C. T. 2004. Wing molt and assortative mating in common terns: a test of the molt-signaling hypothesis. *Condor*: 336-343.
- Bried, J. & Jouventin, P. 1999. Influence of breeding success on fidelity in long-lived birds: an experimental study. *Journal of Avian Biology*, 30: 392-398.
- Bried, J., Pontier, D. & Jouventin, P. 2003. Mate fidelity in monogamous birds: a re-examination of the Procellariiformes. *Animal Behaviour*, 65: 235-246.
- Burley, N. 1983. The meaning of assortative mating. *Ethology and Sociobiology*, 4: 191-203.
- Burley, N. 1986. Sexual selection for aesthetic traits in species with biparental care. *American Naturalist*, 127: 415-445.
- Byers, B. E., Mays, H. L., Stewart, I. R. & Westneat, D. F. 2004. Extrapair paternity increases variability in male reproductive success in the Chestnut-sided Warbler (*Dendroica pensylvanica*), a socially monogamous songbird. *Auk*, 121: 788-795.
- Cardoni, D. A., Maldonado, J. E., Isacch, J. P. & Greenberg, R. 2009. Subtle sexual dimorphism in the Bay-capped Wren-spinetail (*Spartonoica maluroides*;

- Furnariidae) uncovered through molecular sex determination. *Ornitologia Neotropical*, 20: 347-355.
- Carvalho, C. B. V., Macedo, R. H. & Graves, J. A. 2006. Breeding strategies of a socially monogamous neotropical passerine: Extra-pair fertilizations, behavior, and morphology. *Condor*, 108: 579-590.
- Cézilly, F., Boy, V., Toureno, C. J. & Johnson, A. R. 1997. Age-assortative pairing in the Great Flamingo *Phoenicopterus ruber roseus*. *Ibis*, 139: 331-336.
- Cézilly, F. & Danchin, É. 2008. Mating system and parental care. In *Behavioural Ecology*. eds. E. Danchin, L.-A. Giraldeau & F. Cézilly, pp. 429-465. Oxford University Press.
- Chardine, J. W. & Morris, R. D. 1989. Sexual size dimorphism and assortative mating in the Brown Noddy. *Condor*, 91: 868-874.
- Charmantier, A. & Perret, P. 2004. Manipulation of nestbox density affects extra-pair paternity in a population of blue tits (*Parus caeruleus*). *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 56: 360-365.
- Chuang-Dobbs, H. C., Webster, M. S. & Holmes, R. T. 1999. Extrapair paternity and local synchrony in the Black-throated Blue warbler. *Auk*, 116: 726-736.
- Chuang-Dobbs, H. C., Webster, M. S. & Holmes, R. T. 2001. The effectiveness of mate guarding by male black-throated blue warblers. *Behavioral Ecology*, 12: 541-546.
- Clutton-Brock, T. H. 1991. *The evolution of parental care*. Princeton, NJ: Princeton University Press.
- Cooke, F. & Davies, J. C. 1983. Assortative mating, mate choice and reproductive fitness in Snow Geese. In *Mate choice*. ed. P. Bateson, pp. 279-295. Cambridge, United Kingdom: Cambridge University Press.
- Coulter, M. C. 1986. Assortative mating and sexual dimorphism in the Common tern. *Wilson Bulletin*, 98: 93-100.
- Darwin, C. R. 1871. *The Descent of Man, and Selection in Relation to Sex* London.
- Davies, N. B., Hatchwell, B. J., Robson, T. & Burke, T. 1992. Paternity and parental effort in dunnocks, *Prunella modularis*. How good are male chick feeding rules? *Animal Behaviour*, 43: 729.
- Delestrade, A. 2001. Sexual size dimorphism and positive assortative mating in Alpine Choughs (*Pyrrhocorax graculus*). *Auk*, 118: 553-556.
- Dickinson, J. L. 2003. Male share of provisioning is not influenced by actual or apparent loss of paternity in western bluebirds. *Behavioral Ecology*, 14: 360-366.
- Dolan, A. C., Murphy, M. T., Redmond, L. J., Sexton, K. & Duffield, D. 2007. Extrapair paternity and the opportunity for sexual selection in a socially monogamous passerine. *Behavioral Ecology*, 18: 985-993.
- Dunn, P. O. & Cockburn, A. 1999. Extrapair mate choice and honest signaling in cooperatively breeding superb fairy-wrens. *Evolution*, 53: 938-946.
- Emlen, S. T. & Oring, L. W. 1977. Ecology, sexual selection, and the evolution of mating systems. *Science*, 197: 215-223.
- Faria, L. P., Carrara, L. A. & Rodrigues, M. 2007. Dimorfismo sexual de tamanho no furacão *Hylocryptus rectirostris* (Wied) (Aves, Furnariidae). *Revista Brasileira De Zoologia*, 24: 207-212.

- Freeman, S. & Jackson, W. M. 1990. Univariate metrics are not adequate to measure avian body size *Auk*, 107: 69-74.
- Freeman-Gallant, C. R. 1996. Fingerprinting reveals female preference for male parental care in Savannah sparrows. *Proc. R. Soc. Lond*, B263: 157-160.
- Freeman-Gallant, C. R., Wheelwright, N. T., K.E., M., States, S. L. & Sollecito, S. V. 2005. Little Effect of Extrapair Paternity on the Opportunity for Sexual Selection in Savannah Sparrows (*Passerculus sandwichensis*). *Evolution*, 59: 422-430.
- García-Navas, V., Ferrer, E. S., Bueno-Enciso, J., Barrientos, R., Sanz, J. J. & Ortego, J. 2014. Extrapair paternity in Mediterranean blue tits: socioecological factors and the opportunity for sexual selection. *Behavioral Ecology*, 25: 228-238.
- Gibbs, H. L., Weatherhead, P. J., Boag, P. T., White, B. N., Tabak, L. M. & Hoysak, D. J. 1990. Realized reproductive success of polygynous red-winged blackbirds revealed by DNA markers. *Science*, 250: 1394.
- Gienapp, P. & Merilä, J. 2010. High Fidelity - No Evidence for Extra-Pair Paternity in Siberian Jays (*Perisoreus infaustus*). *Plos One*, 5: e12006.
- Green, D. J., Krebs, E. A. & Cockburn, A. 2004. Mate choice in the brown thornbill (*Acanthiza pusilla*): are settlement decisions, divorce and extrapair mating complementary strategies? *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 55: 278-285.
- Greenwood, J. G. 2003. Measuring sexual size dimorphism in birds. *Ibis*, 145: E124-E126.
- Griffith, S. C., Owens, I. P. F. & Thuman, K. A. 2002. Extra pair paternity in birds: a review of interspecific variation and adaptive function. *Molecular Ecology*, 11: 2195-2212.
- Grüter, C. & Taborsky, B. 2004. Mouthbrooding and biparental care: an unexpected combination, but male brood care pays. *Animal Behaviour*, 68: 1283-1289.
- Houtman, A. M. & Falls, J. B. 1994. Negative assortative mating in the white-throated sparrow, *Zonotrichia albicollis*: the role of mate choice and intra-sexual competition. *Animal Behaviour*, 48: 377-383.
- Hutchinson, J. M. C. & Griffith, S. C. 2008. Extra-pair paternity in the Skylark *Alauda arvensis*. *Ibis*, 150: 90-97.
- Ippi, S., Van Dongen, W. F. D., Lazzoni, I., Venegas, C. I. & Vásquez, R. A. 2013. Interpopulation comparisons of antipredator defense behavior of the Thorn-tailed rayadito (*Aphrastura spinicauda*). *Ethology*, 119: 1-11.
- Ippi, S., Vásquez, R. A., Van Dongen, W. F. D. & Lazzoni, I. 2011. Geographic variation in the vocalizations of the suboscine Thorn-tailed Rayadito *Aphrastura spinicauda*. *Ibis*, 153: 789-805.
- Jaramillo, A. 2003. *Birds of Chile*. Princeton University Press.
- Jehl, J. R., Jr. 1970. Sexual selection for size differences in two species of sandpipers. *Evolution*, 24: 311-319.
- Jiang, Y., Bolnick, D. I. & Kirkpatrick, M. 2013. Assortative mating in animals. *American Naturalist*, 181: E125-E138.
- Johnsen, A., Lifjeld, J. T., Andersson, S., Ornborg, J. & Amundsen, T. 2002. Male characteristics and fertilisation success in bluethroats. *Behaviour*: 1371-1390.
- Johnson, L. S., Merkle, M. S. & Kermott, L. H. 1992. Experimental evidence for importance of male parental care in monogamous House Wrens. *Auk*, 109: 662-664.

- Johnston, R. F. & Johnson, S. G. 1989. Nonrandom mating in feral pigeons. *Condor*, 91: 23-29.
- Jönsson, P. E. 1987. Sexual size dimorphism and disassortative mating in the Dunlin *Calidris alpina schinzii* in southern Sweden. *Ornis Scandinavica*, 18: 257-264.
- Kempnaers, B., Everding, S., Bishop, C., Boag, P. & Robertson, R. J. 2001. Extra-pair paternity and the reproductive role of male floaters in the tree swallow (*Tachycineta bicolor*). *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 49: 251-259.
- Kempnaers, B., Verheyen, G. R. & Dhondt, A. A. 1997. Extrapair paternity in the blue tit (*Parus caeruleus*): female choice, male characteristics and offspring quality. *Behavioral Ecology*, 8: 481-492.
- Kokko, H. & Jennions, M. D. 2008. Parental investment, sexual selection and sex ratios. *Journal of Evolutionary Biology*, 21: 919-948.
- Kolm, N., Stein, R. W., Mooers, A., Verspoor, J. J. & Cunningham, E. J. A. 2007. Can sexual selection drive female life histories? A comparative study on Galliform birds. *Journal of Evolutionary Biology*, 20: 627-638.
- Kraaijeveld, K., Gregurke, J., Hall, C., Komdeur, J. & Mulder, R. A. 2004. Mutual ornamentation, sexual selection, and social dominance in the black swan. *Behavioral Ecology*, 15: 380-389.
- Kvarnemo, C. 2010. Parental care. In *Evolutionary Behavioral Ecology*. eds. D. F. Westneat & C. W. Fox, pp. 451-467. New York: Oxford University Press.
- Lack, D. 1968. *Ecological Adaptations for Breeding in Birds*. London: Methuen.
- Lehtonen, P. K., Primmer, C. R. & Laaksonen, T. 2009. Different traits affect gain of extrapair paternity and loss of paternity in the pied flycatcher, *Ficedula hypoleuca*. *Animal Behaviour*, 77: 1103-1110.
- Leonard, M. L., Dickinson, J. L., Horn, A. G. & Koenig, W. D. 1995. An experimental test of offspring recognition in Western Bluebirds. *Auk*, 112: 1062-1064.
- Lessells, C. M. & Boag, P. T. 1987. Unrepeatable repeatabilities: a common mistake. *Auk*, 104: 116-121.
- Lifjeld, J. T., Dunn, P. O., Robertson, R. J. & Boag, P. T. 1993. Extra-pair paternity in monogamous tree swallows. *Animal Behaviour*, 45: 213-229.
- Lifjeld, J. T., Slagsvold, T. & Ellegren, H. 1998. Experimentally reduced paternity affects paternal effort and reproductive success in pied flycatchers. *Animal Behaviour*, 55: 319-329.
- Lindstedt, E. R., Oh, K. P. & Badyaev, A. V. 2007. Ecological, social, and genetic contingency of extrapair behavior in a socially monogamous bird. *Journal of Avian Biology*, 38: 214-223.
- Markman, S., Yom-Tov, Y. & Wright, J. 1996. The effect of male removal on female parental care in the Orange-tufted Sunbird. *Animal Behaviour*, 52: 437-444.
- Marsden, A. D. & Evans, K. L. 2004. Synchrony, asynchrony, and temporally random mating: a new method for analyzing breeding synchrony. *Behavioral Ecology*, 15: 699-700.
- Marshall, T. C., Slate, J., Kruuk, L. E. B. & Pemberton, J. M. 1998. Statistical confidence for likelihood-based paternity inference in natural populations. *Molecular Ecology*, 7: 639-655.

- Martin-Vivaldi, M. & Cabrero, J. 2002. Selección sexual. In *Evolución: la base de la biología*. ed. J. J. Soler, pp. 235-259. Granada: Proyecto Sur Ediciones S.A.L.
- Mayer, C. & Passinelli, G. 2013. New support for an old hypothesis: density affects extrapair paternity. *Ecology and Evolution*, 3: 694-705.
- McNamara, J. M. & Collins, E. J. 1990. The secretary problem as an employer-candidate game. *Journal of applied Probability*, 27: 815-827.
- Møller, A. P. 1998. Sperm competition and sexual selection. In *Sperm competition and sexual selection*. eds. T. R. Birkhead & A. P. Møller, pp. 55-90. Cambridge: Academic Press.
- Møller, A. P. & Birkhead, T. R. 1993. Certainty of paternity covaries with paternal care in birds. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 33: 261-268.
- Møller, A. P. & Cuervo, J. J. 2000. The evolution of paternity and paternal care in birds. *Behavioral Ecology*, 11: 472-485.
- Møller, A. P. & Ninni, P. 1998. Sperm competition and sexual selection: a meta-analysis of paternity studies of birds. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 43: 345-358.
- Moreno, J., Martínez, J.-G., Morales, J., Lobato, E., Merino, S., Tomás, G., Vásquez, R. A., Möstl, E. & Osorno, J. L. 2010. Paternity loss in relation to male age, territorial behaviour and stress in the pied flycatcher. *Ethology*, 116: 76-84.
- Moreno, J., Merino, S., Lobato, E., Rodríguez-Girones, M. A. & Vasquez, R. A. 2007. Sexual dimorphism and parental roles in the Thorn-tailed Rayadito (Furnariidae). *Condor*, 109: 312-320.
- Moreno, J., Merino, S., Vasquez, R. A. & Armesto, J. J. 2005. Breeding biology of the Thorn-tailed Rayadito (Furnariidae) in south-temperate rainforests of Chile. *Condor*, 107: 69-77.
- Murphy, M. T. 2007. A cautionary tale: Cryptic sexual size dimorphism in a socially monogamous passerine. *Auk*, 124: 515-525.
- Murphy, T. G. 2008. Lack of assortative mating for tail, body size or condition in elaborate monomorphic Turquoise-browed motmot (*Eumomota superciliosa*). *Auk*, 125: 11-19.
- Nager, R. G. & Zandt, H. S. 1994. Variation in egg size in Great Tits. *Ardea*, 82: 315-328.
- Nakagawa, S. & Schielzeth, H. 2013. A general and simple method for obtaining R² from Generalized Linear Mixed-effects Models. *Methods in Ecology and Evolution*, 4: 133-142.
- Osorno, J. L., Morales, J., Moreno, J., Merino, S., Tomás, G. & Vásquez, R. A. 2006. Evidencia for differential maternal allocation to eggs in relation to manipulative male attractiveness in pied flycatcher (*Ficedula hypoleuca*). *Journal of Ornithology*, 147: 605-611.
- Paredes, R., Jones, I. L. & Boness, D. J. 2005. Reduced parental care, compensatory behaviour and reproductive costs of Thick-billed Murres equipped with data loggers. *Animal Behaviour*, 69: 197-208.
- Peterson, K. A., Thusius, K. J., Whittingham, L. A. & Dunn, P. O. 2001. Allocation of male parental care in relation to paternity within and among broods of the common yellowthroat (*Geothlypis trichas*). *Ethology*, 107: 573-586.
- Petrie, M. 1983. Female moorhens compete for small fat males. *Science*, 220: 413-415.

- Quirici, V., Bargsted, M. O., Castaño, G. J. & Vásquez, R. 2011. Variación en razón de sexos en el rayadito (*Aphrastura spinicauda*) y la hipótesis de Trivers & Willard (1973). In *Terceras Jornadas Uruguayas de comportamiento animal*. pp. 23. Montevideo, Uruguay: Facultad de Ciencias, Universidad de la República.
- R Development Core Team. 2011. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing.
- Ralph, C. J., Geupel, G. R., Pyle, P., Martin, T. E., DeSante, D. F. & Milá, B. 1996. Manual de métodos de campo para el monitoreo de aves terrestres. In *Gen. Tech. Rep. PSW-GTR-159*. (ed. P. S. R. Station), pp. 46. Albany, CA: Forest Service, U.S., Department of Agriculture.
- Regosin, J. V. & Pruett-Jones, S. 2001. Sexual selection and tail-length dimorphism in Scissor-tailed Flycatchers. *Auk*, 118: 167-175.
- Remsen, J. V. 2003. Family Furnariidae (Ovenbirds). In *Handbook of the Birds of the World*. eds. J. del Hoyo, A. Elliot & D. Christie, Vol. 8 Broadbills to Tapaculos, pp. 162-357. Barcelona: Lynx Edicions.
- Remsen, J. V., Cadena, C. D., Jaramillo, A., Nores, M., Pacheco, J. F., Pérez-Emán, J., Robbins, M. B., Stiles, F. G., Stotz, D. F. & Zimmer, K. J. 2014. A classification of the bird species of South America. <http://www.museum.lsu.edu/~Remsen/SACCBaseline.html>: American Ornithologists' Union.
- Rice, W. R. 1989. Analyzing tables of statistical test. *Evolution*, 43: 223-225.
- Richardson, D. S. & Burke, T. 2001. Extrapair paternity and variance in reproductive success related to breeding density in Bullock's orioles. *Animal Behaviour*, 62: 519-525.
- Rising, J. D. & Somers, K. M. 1989. The measurement of overall body size in birds. *Auk*, 106: 666-674.
- Rosa, S. M. & Murphy, M. T. 1994. Trade-offs and constraints on Eastern Kingbird parental care. *Wilson Bulletin*, 106: 668-678.
- Rowe, K. M. C. & Weatherhead, P. J. 2011. Assortative mating in relation to plumage traits its shared by male and female American Robins. *Condor*, 113: 881-889.
- Royle, N. J., Hartley, I. R. & Parker, G. A. 2006. Consequences of biparental care for begging and growth in zebra finches, *Taeniopygia guttata*. *Animal Behaviour*, 72: 123-130.
- Sánchez-Lafuente, A. 2004. Trade-off between clutch size and egg mass, and their effects on hatchability and chick mass in semi-precocial purple Swamphen. *Ardeola*, 51: 319-330.
- Sandercock, B. K. 1998. Assortative mating and sexual size dimorphism in western and semipalmated sandpipers. *Auk*, 115: 786-791.
- Santiago-Alarcon, D. & Parker, P. G. 2007. Sexual size dimorphism and morphological evidence supporting the recognition of two subspecies in the Galapagos Dove. *Condor*, 109: 132-141.
- Sanz, J. J. 1994. Restricciones energéticas durante la reproducción en el Papamoscas Cerrojillo (*Ficedula hypoleuca*). Tesis Doctoral. Universidad Complutense de Madrid, Departamento de Biología Animal. Madrid.

- Schwagmeyer, P. L., St Clair, R. C., Moodie, J. D., Lamey, T. C., Schnell, G. D. & Moodie, M. N. 1999. Species differences in male parental care in birds: A reexamination of correlates with paternity. *Auk*, 116: 487-503.
- Sheldon, B. C. 1994. Timing and use of paternity guards by male chaffinches. *Behaviour*, 129: 79-97.
- Sheldon, B. C. & Ellegren, H. 1998. Paternal effort related to experimentally manipulated paternity of male collared flycatchers. *Proceedings of the Royal Society B-Biological Sciences*, 265: 1737-1742.
- Sheldon, B. C. & Ellegren, H. 1999. Sexual selection resulting from extrapair paternity in collared flycatchers. *Animal Behaviour*: 285-298.
- Shuster, S. M. & Wade, M. J. 2003. *Mating systems and strategies*. Princeton University Press.
- Soler, M., Carranza, J., Cordero Rivera, A., Moreno, J., Senar, J. C. & Soler, J. J. 2001. Traducción al español de los terminos ingleses más conflictivos utilizados en Etología, Ecología y Evolución. *Etología*, 9: 43-46.
- StatSoft Inc. 2007. STATISTICA (data analysis software system), version 8.0. Tulsa, USA.
- Steinegger, M. & Taborsky, B. 2007. Asymmetric sexual conflict over parental care in a biparental cichlid. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 61: 933-941.
- Stern, M. A. & Jarvis, R. L. 1991. Sexual dimorphism and assortative mating in Black Terns. *Wilson Bulletin*, 102: 266-271.
- Stewart, S. L. M., Westneat, D. F. & Ritchison, G. 2010. Extra-pair paternity in eastern bluebirds: effects of manipulated density and natural patterns of breeding synchrony. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 64: 463-473.
- Stutchbury, B. J. & Morton, E. S. 1995. The effect of breeding synchrony on extra-pair mating systems in songbirds. *Behaviour*, 132: 675-690.
- Stutchbury, B. J. M., Piper, W. H., Neudorf, D. L., Tarof, S. A., Rhymer, J. M., Fuller, G. & Fleischer, R. C. 1997. Correlates of extra-pair fertilization success in hooded warblers. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 40: 119-126.
- Thusius, K. J., Dunn, P. O., Peterson, K. A. & Whittingham, L. A. 2001. Extrapair paternity is influenced by breeding synchrony and density in the common yellowthroat. *Behavioral Ecology*, 12: 633-639.
- Trivers, R. L. 1972. Parental investment and sexual selection. In *Sexual Selection and the Descent of Man, 1871-1971*. ed. B. Campbell, pp. 136-179. Aldine, Chicago, Illinois.
- van Rooij, E. P. & Griffith, S. C. 2012. No evidence of assortative mating on the basis of putative ornamental traits in Long-tailed Fiches *Poephila acuticauda*. *Ibis*, 154: 444-451.
- Vleck, C. M. 1981. Energetic cost of incubation in the Zebra finch. *Condor*, 83: 229-237.
- Wagner, R. H. 1999. Sexual size dimorphism and assortative mating in Razorbills (*Alca torda*). *Auk*, 116: 542-544.
- Warkentin, I. G., James, P. C. & Oliphant, L. W. 1992. Assortative mating in urban-breeding Merlins. *Condor*, 94: 418-426.
- Weatherhead, P. J. 1997. Breeding synchrony and extra-pair mating in red-winged blackbirds. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 40: 151-158.

- Webster, M. S., Pruett-Jones, S., Westneat, D. F. & Arnold, S. J. 1995. Measuring the effects of pairing success, extra-pair paternity copulations and mate quality on the opportunity for sexual selection. *Evolution*, 49: 1147-1157.
- Westneat, D. F., Clark, A. B. & Rambo, K. C. 1995. Within brood patterns of paternity and paternal behavior in red-winged blackbirds. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 37: 349-356.
- Westneat, D. F. & Sherman, P. W. 1993. Parentage and the evolution of parental behavior. *Behavioral Ecology*, 4: 66-77.
- Westneat, D. F. & Stewart, I. R. K. 2003. Extra-pair paternity in birds: Causes, correlates, and conflict. *Annual Review of Ecology Evolution and Systematics*, 34: 365-396.
- Whittingham, L. A. & Dunn, P. O. 2005. Effects of extra-pair and within-pair reproductive success on the opportunity for selection in birds. *Behavioral Ecology*, 16: 138-144.
- Wickler, W. & Seibt, U. 1981. Monogamy in crustacea and man. *Zeitschrift für Tierpsychologie*, 57: 215-234.
- Wiebe, K. L. 2000. Assortative mating by color in a population of hybrid Northern Flickers. *Auk*, 117: 525-529.
- Winkler, D. W. 2001. Nest, eggs, and young: breeding biology of birds. In *Handbook of Bird Biology*. eds. R. Podulka, R. J. Rohrbaugh & R. Bonney, pp. 8:1-8:152. Ithaca, NY: The Cornell Lab of Ornithology.
- Yezerinac, S. M. & Weatherhead, P. J. 1997. Reproductive synchrony and extra-pair mating strategy in a socially monogamous bird, *Dendroica petechia*. *Animal Behaviour*, 54: 1393-1403.