

COLORACIÓN DEL PLUMAJE EN EJEMPLARES DE MUSEO DE GOLONDRINA CEJA BLANCA (*TACHYGINETA LEUCORRHOA*)

ALDANA S. LÓPEZ¹ Y VALENTINA FERRETTI^{1,2}

¹ Museo Argentino de Ciencias Naturales "Bernardino Rivadavia".
Av. Ángel Gallardo 490, C1405DJR Buenos Aires, Argentina.

² Depto. Ecología, Genética y Evolución, Facultad de Ciencias Exactas y Naturales, Universidad de Buenos Aires e IEGEBA (UBA-CONICET). Piso 4, Pab. 2, Ciudad Universitaria, C1428EHA Buenos Aires, Argentina.
vferretti@ege.fcen.uba.ar

RESUMEN.— El género *Tachycineta* incluye nueve especies de golondrinas distribuidas a lo largo de América con grandes diferencias en su sistema de apareamiento genético y en sus tasas de paternidad extra-pareja. En un estudio previo se encontró que un 78% de los nidos de la Golondrina Ceja Blanca (*Tachycineta leucorrhoa*) pueden tener al menos un pichón extra-pareja, con una variación de entre 1–4 padres distintos de los pichones de esas nidadas. Como la paternidad extra-pareja puede ser un indicador de la intensidad de selección sexual, en este trabajo se evalúa el dimorfismo sexual de esta especie ya que una coloración más brillante o llamativa en los machos podría ser utilizada por las hembras como señal de calidad y ser preferida al momento de elegir pareja. Se midieron espectros de reflectancia a 90° y 45° en cuatro regiones del cuerpo en ejemplares de museo. Se encontraron curvas con picos de longitud de onda en el azul y el blanco, asociados a los colores observados en el plumaje. No se observaron diferencias entre machos y hembras de tono, brillo promedio, croma UV, violeta, azul ni verde en ninguna de las regiones del cuerpo. Es posible que la falta de dimorfismo sexual se deba a que el color del plumaje no es un carácter indicador de la selección sexual en machos o a que las hembras también están bajo selección sexual en los mismos caracteres. También podría ser que exista una correlación genética y que la coloración se encuentre bajo selección sexual en machos pero se exprese también en hembras. Es necesario realizar estudios a campo con animales vivos para poner a prueba estas alternativas.

PALABRAS CLAVE: coloración del plumaje, dimorfismo sexual, elección de la hembra, Hirundinidae, selección sexual.

ABSTRACT. PLUMAGE COLORATION IN MUSEUM SPECIMENS OF WHITE-RUMPED SWALLOW (*TACHYGINETA LEUCORRHOA*).— The genus *Tachycineta* includes nine species of swallows distributed throughout the Americas with large differences in their genetic mating systems and extra-pair paternity rates. A previous study found 78% of White-rumped Swallow (*Tachycineta leucorrhoa*) nests could have at least one extra-pair nestling, with a variation of 1–4 different male sires for their nestlings. Given that extra-pair paternity can be an indicator of the intensity of sexual selection, we evaluated the sexual dimorphism of this species, as a brighter or striking coloration in males could be used by females as a quality signal to be preferred when choosing a mating partner. We measured spectral reflectance at 90° and 45° in four body regions in museum specimens. We found curves with peaks at wavelengths within the blue and white, associated with the coloration observed in the plumage. We did not find differences between males and females in hue, mean brightness, UV chroma, violet, blue or green in any of the body regions. Lack of sexual dimorphism may be caused by plumage not being an indicator of sexual selection in males or females being also under sexual selection on the same traits. It could also be that there is a genetic correlation and that plumage and coloration are under sexual selection in males but they are also expressed in females. Field studies with live animals are necessary to test these alternatives.

KEY WORDS: female choice, Hirundinidae, plumage coloration, sexual dimorphism, sexual selection.

Recibido 13 noviembre 2017, aceptado 11 junio 2018

La selección sexual, descripta originalmente como la ventaja reproductiva que algunos individuos tienen sobre otros de su misma especie y sexo (Darwin 1871), afecta el desarrollo de caracteres relacionados con el éxito

reproductivo de los individuos que los portan. Esto puede funcionar de dos formas: que se favorezca la habilidad competitiva de uno de los sexos para fecundar al otro, monopolizando el recurso al evitar que otros conespere-

cíficos se apareen con individuos del sexo monopolizado, o bien que se favorezcan determinadas características en uno de los sexos que resulten atractivas al momento de la elección de pareja para los individuos del otro sexo (Andersson 1994). En el primer caso es común que se desarrollen características físicas que proporcionen una ventaja en la lucha entre individuos del mismo sexo para lograr el acceso reproductivo a individuos del sexo opuesto (e.g., cornamentas, tamaño corporal, determinadas características de las células espermáticas). Ejemplos del segundo caso pueden ser la evolución de la coloración llamativa de algunas zonas del cuerpo, el desarrollo de plumaje nupcial en aves o algunas características del canto. Estas dos formas de selección sexual no son excluyentes y podrían actuar al mismo tiempo.

Los caracteres que intervienen en la comunicación visual y sonora son muchas veces producto de la selección sexual en machos (Andersson 1994, Johnstone 1997, Bradbury y Vehrencamp 2011) y pueden ser indicativos de su calidad (McGraw et al. 2002, Hill y McGraw 2006, Bitton et al. 2007). Por ejemplo, la coloración de las plumas es considerada generalmente como una señal honesta y vulnerable (Kodric-Brown y Brown 1984), ya que puede ser afectada por endoparásitos y estrés nutricional (McGraw et al. 2002) y, por lo tanto, puede estar bajo selección sexual. Este carácter secundario puede verse favorecido si a la hembra le resulta más atractivo aparearse con los machos más brillantes (e.g., Hill 1991) y tiende a ser más fiel con ellos. Por su parte, las hembras que forman pareja con machos con el carácter más empobrecido tenderán a buscar apareamientos fuera de la pareja con los machos portadores del carácter más atractivo (Parker y Birkhead 2013).

En aves, el apareamiento por fuera de la pareja es un comportamiento prevalente, incluso en grupos taxonómicos distantes. Aunque la mayoría de las especies son monógamas (Lack 1968), a partir del uso de técnicas moleculares (inicialmente por Burke y Bruford 1987) se ha descubierto que existen camadas de paternidad mixta producto de cópulas que ocurren por fuera de la pareja social. Actualmente se estima que menos del 25% de todas las especies de aves estudiadas son genéticamente monógamas (Griffith et al. 2002). Esto significa que en la mayoría de las aves se dan

casos de cópulas extra-pareja dando como resultado crías que no pertenecen a los machos sociales. Estas cópulas les permiten a las hembras cambiar su elección inicial de machos. En estos casos de poligamia genética, en los cuales ambos sexos pueden tener más de una pareja reproductiva, se suele estudiar la tasa de paternidad extra-pareja, que está definida como la proporción de nidos o pichones en la población asociados a cópulas fuera de la pareja (Birkhead y Møller 1992). Esta tasa juega un rol importante en el nivel de selección sexual actuante y en la evolución de otras estrategias de historia de vida de las aves (Griffith et al. 2002).

Si bien se sabe bastante sobre el apareamiento extra-pareja entre especies socialmente monógamas, hay pocos trabajos orientados a examinar si la coloración del plumaje puede ser un indicador del éxito de esos apareamientos (Whittingham y Dunn 2016). Bitton et al. (2007) encontraron que el brillo de las plumas de la Golondrina Bicolor (*Tachycineta bicolor*) es un predictor del éxito reproductivo extra-pareja. Debido a que esta especie muestra una de las tasas más altas de paternidad extra-pareja en aves, el plumaje verde azulado iridiscente podría ser un buen indicador de la calidad de los machos, ya que su éxito reproductivo está asociado a un carácter honesto. Al elegir individuos con plumas más vistosas y brillantes, las hembras se estarían apareando con individuos de mayor calidad, obteniendo mejores genes para su descendencia (Bitton et al. 2007). En la Golondrina Tijerita (*Hirundo rustica*) Safran y McGraw (2004) encontraron que el color del plumaje, particularmente el color rojizo del pecho, estaba relacionado con el éxito reproductivo de los machos en América del Norte. Estos autores midieron la coloración del plumaje del pecho y manipularon experimentalmente el color de las plumas. Al observar los comportamientos de nidificación durante la temporada reproductiva, midiendo la paternidad perdida y ganada por los distintos machos para relacionar la coloración del plumaje y los patrones de selección de pareja, encontraron que en esta población la coloración es un carácter de selección sexual. Por el contrario, Møller (1994) encontró en esta misma especie, pero en poblaciones reproductivas en Europa, que el rasgo de selección sexual favorecido es la longitud de las rectrices

externas de la cola de los machos, y no su coloración. Estos ejemplos señalan la importancia del estudio de la coloración en el éxito reproductivo de los individuos y en la evolución de dichos rasgos en las distintas poblaciones, en procesos tales como la diferenciación de poblaciones y la especiación.

Las aves distinguen el color de manera menos limitada que los seres humanos, debido a que tienen receptores tetracromáticos (Vorobyev et al. 1998) con la capacidad de captar un rango de longitudes de onda más amplio, que abarca el espectro de luz visible y el UV, desde los 315 nm (Ödeen y Hastad 2003). El color de las plumas de las aves en general responde a dos factores: (1) la deposición de pigmentos tales como carotenoides, melaninas, porfirinas y su combinación, y (2) la estructura molecular de las plumas, conocida como coloración estructural (Prum 2006). Los pigmentos que dan color a las plumas son mayoritariamente de dos tipos: carotenoides, con colores en el rango del amarillo al rojo, y melaninas, con colores del castaño al negro (Shawkey y Hill 2006). Además de estos dos tipos, hay algunos grupos de aves que poseen pigmentos específicos, como las porfirinas que dan coloraciones de rojos violáceos, verdes y rosas, típicos en los turacos (familia Musophagidae) o las psittacofulvinas, específicas de los loros (familia Psittacidae), que dan coloraciones del rojo al amarillo (Bostwick 2016). En el caso de los colores estructurales, el azul, violeta, ultravioleta e iridiscente se producen cuando la luz interactúa con las distintas estructuras del tejido de la pluma, las cuales tienen distintos índices de refracción (Prum 2006). El color azul de las golondrinas en machos y hembras es iridiscente (Bitton et al. 2007, Van Wijk et al. 2015). Esta iridiscencia es el resultado de la alternancia de dos o más capas de distintos materiales (melanina, queratina y, a veces, aire) en la microestructura de la pluma. Debido a esto se logra una interferencia entre las distintas longitudes de onda que producen el patrón de coloración observado (Prum 2006). De acuerdo al ángulo de observación se puede percibir el color de distinta manera y se pueden dar cambios en el brillo cuando el animal está en movimiento. Debido a la variación respecto de este ángulo, el color iridiscente es caracterizado por la variación en el espectro de reflectancia en su valor máximo, $\lambda_{\text{máx}}$ (Osorio y Ham 2002).

El objetivo de este trabajo es explorar el grado de dimorfismo sexual en el plumaje en ejemplares de museo de Golondrina Ceja Blanca (*Tachycineta leucorrhoa*), ya que esta especie tiene tasas muy altas de paternidad extra-pareja (se ha registrado hasta un 78% de los nidos en la población con al menos un pichón extra-pareja; Ferretti et al. 2011). En su trabajo, Ferretti et al. (2011) encontraron entre 1–4 padres distintos en las nidadas con paternidad extra-pareja y que algunos machos perdieron el 100% de la paternidad en sus nidos sociales, mientras que otros no perdieron paternidad en sus propios nidos y, además, ganaron paternidad en otros nidos en la población. Estos resultados indican que los machos tienen una gran variación en el éxito reproductivo individual y, por lo tanto, un alto grado de selección sexual. Si la coloración del plumaje es un rasgo de selección sexual utilizado por las hembras, entonces se espera encontrar cierto grado de dimorfismo sexual en la coloración y el brillo de las plumas. Este trabajo constituye una aproximación preliminar a un estudio de campo que relacione las variables del plumaje con el éxito reproductivo individual y la elección de las hembras.

MÉTODOS

El género *Tachycineta* incluye nueve especies de golondrinas mayoritariamente alopátricas distribuidas a lo largo de América (Turner y Rose 1989). Si bien estas aves son socialmente monógamas, muestran una gran variación en su sistema de apareamiento genético, a pesar de sus similitudes ecológicas (Ferretti 2010). Dos de las especies que habitan en Argentina, la Golondrina Patagónica (*Tachycineta leucopyga*) y la Golondrina Ceja Blanca, son especies hermanas pero tienen grandes diferencias en sus tasas de paternidad extra-pareja, con un 13% y un 78% de nidos con al menos un pichón extra-pareja, respectivamente (Ferretti et al. 2011, 2016). Esta característica las hace particularmente interesantes para un estudio de selección sexual y evolución de caracteres morfológicos relacionados con ésta, y para poner a prueba la hipótesis de que la intensidad de selección sexual, reflejada en la tasa de paternidad extra-pareja, está relacionada con el dimorfismo sexual en el color del plumaje. Este trabajo se enfoca en el estudio de la Golondrina Ceja Blanca.

Tabla 1. Localidad y fecha de colecta, sexo y número de catálogo de los ejemplares de Golondrina Ceja Blanca (*Tachycineta leucorrhoa*) del Museo Argentino de Ciencias Naturales “Bernardino Rivadavia” a los que se les estudió la coloración del plumaje.

Localidad	Fecha	Sexo	Número
Dto. Capital, Corrientes	1 agosto 1988	Hembra	58748
San Cosme, Corrientes	10 septiembre 1991	Macho	62217
Dto. Neembucu, Paraguay	4 septiembre 1993	Hembra	64179
Dto. Capital, Corrientes	16 septiembre 1996	Macho	66782
Dto. Capital, Corrientes	30 septiembre 1996	Hembra	66800
Dto. Capital, Corrientes	19 septiembre 1997	Hembra	67024
Dto. Capital, Corrientes	15 noviembre 1997	Hembra	66962
Dto. Capital, Corrientes	24 noviembre 1997	Macho	66959
Dto. Capital, Corrientes	25 noviembre 1997	Macho	67203
Dto. Capital, Corrientes	30 marzo 1999	Macho	68345

Se estudiaron ejemplares de Golondrina Ceja Blanca depositados en la colección del Museo Argentino de Ciencias Naturales “Bernardino Rivadavia”. Se seleccionaron pieles de estudio correspondientes a individuos adultos machos y hembras que estuvieran en perfectas condiciones de preservación para evitar posibles variaciones debido al estado de los ejemplares, y cuya localidad y año de colecta fueran conocidos. En total se estudiaron cinco machos y cinco hembras (Tabla 1).

Se tomaron las medidas del espectro de cuatro regiones del cuerpo (Fig. 1): de las plumas cobertoras iridiscentes de la zona de la frente cercana a los ojos y al pico (parche pico), de la nuca (parche nuca), de la base de la cola (parche rabadilla) y de la zona debajo del pico (parche pecho). Se utilizó un espectrofotómetro Ocean Optics USB 2000 (resolución: 0.35 nm)

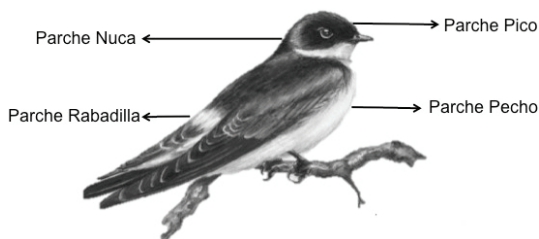


Figura 1. Regiones del cuerpo de la Golondrina Ceja Blanca (*Tachycineta leucorrhoa*) en las cuales se midió la coloración del plumaje. Ilustración: C Puig.

con una fuente de luz pulsada de xenón PX-2 (rango efectivo de emisión: 220–750 nm) y se analizaron los resultados con el programa Overture v1.0.1. Para estos análisis se siguieron las indicaciones de Meadows et al. (2011).

Antes de medir cada ejemplar se realizó una calibración contra un blanco estándar de reflectancia difusa WS-1 (Ocean Optics) para usar como referencia y luego se hizo una calibración con un negro estándar para corregir la contaminación lumínica del ambiente. Cada parche medido se iluminó con una sonda de fibra óptica bifurcada colocada a 45° y a 90° de la superficie a medir. Se realizaron todas las medidas a estos dos ángulos debido a la iridiscencia de las plumas, analizando la posibilidad de que variasen los valores de reflectancia al cambiar la dirección (Van Wijk et al. 2015). La sonda se colocó en un contenedor de plástico negro con una abertura perpendicular a la zona a medir (90°) y con una abertura dispuesta a 45°, para mantener constante la distancia a la superficie a medir y aislarla de la luz externa. El diámetro del área circular de plumaje medida fue de 6 mm. El programa Overture toma la información y la vuelca en forma de datos de reflectancia relativa al blanco de referencia para cada longitud de onda. Cada espectro resultó del promedio de cinco lecturas con tiempo de integración de 100 mseg, utilizando la función “smooth” en 5 para suavizar la curva del espectro al promediar los valores de los cinco puntos alrededor de cada dato. Cada parche de cada ejemplar fue medido tres veces; los tres valo-

res fueron promediados para obtener un espectro con un único valor de reflectancia por longitud de onda, abarcando los 300–700 nm. Las mediciones fueron analizadas en R 3.1.1. (R Core Team 2014) usando el paquete *Pavo* (Maia et al. 2013).

Para tener una cuantificación de la coloración del plumaje de machos y hembras se graficaron los espectros de reflectancia promedio en función de la longitud de onda para cada parche a 45° y 90°. A su vez, la coloración de cada parche fue descrita en base a algunos parámetros utilizados usualmente para caracterizar la coloración de plumaje en aves (Montgomerie 2006). Se estimaron las siguientes variables: (1) tono, la longitud de onda en la que se observa el pico de reflectancia máxima (λ_{Rmax}); (2) brillo promedio, el brillo total por sobre el número total de puntos (401) en cada espectro ($\Sigma R_{300-700} / 401$); (3) croma UV, la proporción de luz entre los valores del rango UV (300–400 nm) sobre la luz reflejada total (300–700 nm) ($\Sigma R_{300-400} / \Sigma R_{300-700}$); (4) croma violeta, la proporción de luz entre los valores del rango violeta (380–435 nm) sobre la luz reflejada total; (5) croma azul, la proporción de luz entre los valores del rango azul (435–520 nm) sobre la luz reflejada total; y (6) croma verde, la proporción de luz entre los valores del rango verde (520–565 nm) sobre la luz reflejada total. Se analizaron los croma violeta, azul y verde, sumado al UV, porque la iridiscencia de estas golondrinas presenta colores en esos rangos de saturación.

Para evaluar estadísticamente las diferencias en coloración entre machos y hembras se utilizó la prueba de suma de rangos de Wilcoxon (o prueba de Mann-Whitney) debido al bajo tamaño de muestra. Se utilizó como variable independiente el sexo de los individuos y como variables dependientes cada una de las seis variables colorimétricas. Las comparaciones se hicieron entre machos y hembras para cada parche y con respecto a su variable colorimétrica, teniendo en cuenta las mediciones a 90° y a 45°.

RESULTADOS

Los espectros de reflectancia (porcentaje de reflectancia en función de la longitud de onda) permiten analizar de manera descriptiva y objetiva la coloración del plumaje de los ejemplares muestreados.

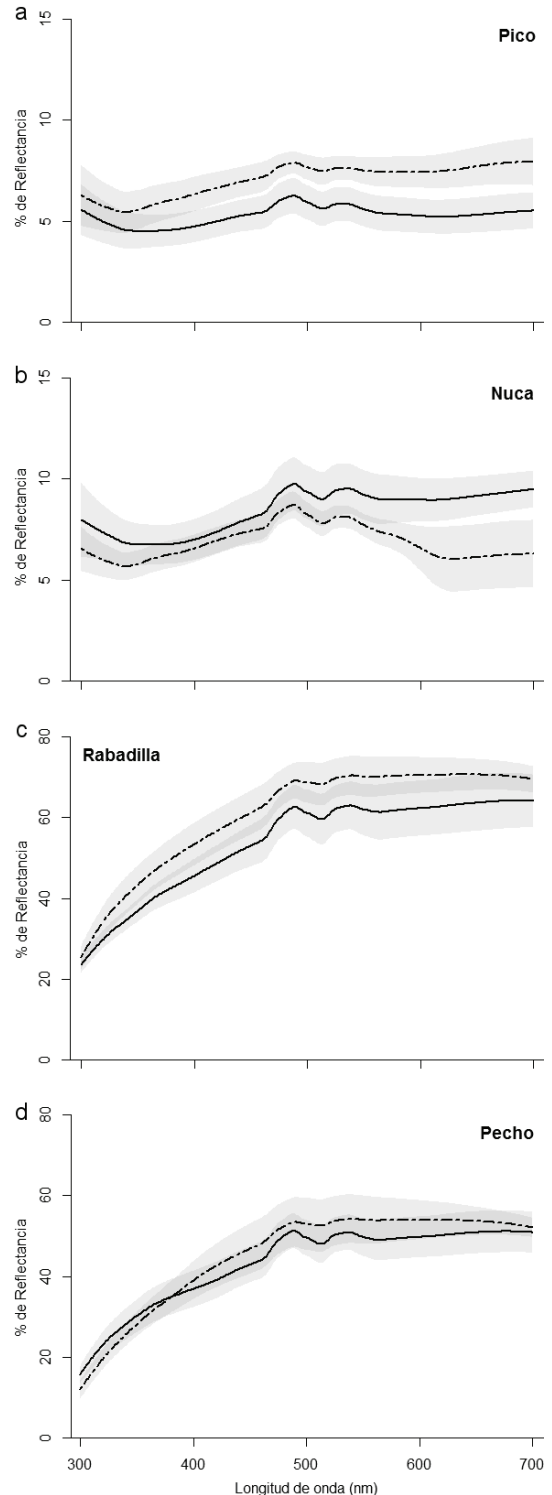


Figura 2. Espectros de reflectancia de machos (líneas punteadas) y hembras (líneas llenas) de Golondrina Ceja Blanca (*Tachycineta leucorrhoa*) medidos a 90° en las cuatro regiones del cuerpo: parche pico (a), parche nuca (b), parche rabadilla (c) y parche pecho (d). Se muestra el porcentaje de reflectancia en función de la longitud de onda con su error estándar sombreado en gris.

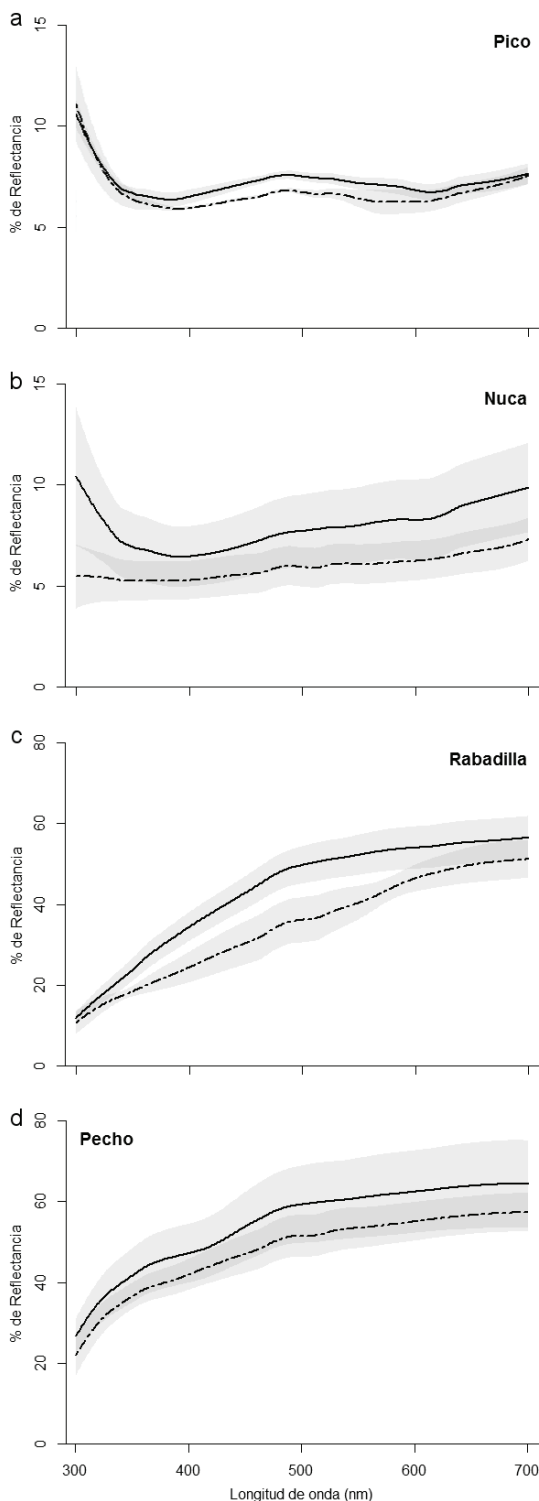


Figura 3. Espectros de reflectancia de machos (líneas punteadas) y hembras (líneas llenas) de Golondrina Ceja Blanca (*Tachycineta leucorrhoa*) medidos a 45° en las cuatro regiones del cuerpo: parche pico (a), parche nuca (b), parche rabadilla (c) y parche pecho (d). Se muestra el porcentaje de reflectancia en función de la longitud de onda con su error estándar sombreado en gris.

Los espectros de reflectancia obtenidos a 90° mostraron valores bajos en todas las longitudes de onda para el parche pico y el parche nuca (Fig. 2). Debido a la coloración oscura azulada que poseen las plumas, se encontraron también ligeros picos entre 400–550 nm. Para el parche rabadilla y el parche pecho se observó un aumento en la reflectancia (60–80% y 40–60%, respectivamente), ya que se trata de parches mucho más claros. En todos los parches se observó un bajo valor en la región UV (300–400 nm), aunque en el parche pico y el parche nuca la reflectancia fue similar a la del pico azul en la luz visible.

Cuando se midieron los espectros a 45° también se encontraron valores bajos de reflectancia en el parche pico y el parche nuca, pero no se observaron los picos correspondientes al azul oscuro (Fig. 3). Las curvas correspondientes al parche rabadilla y al parche pecho fueron similares a las obtenidas a 90°. También en este caso hubo en general una baja reflectancia en la región UV y en el parche pico y el parche nuca se observaron valores más altos que los de la región de luz visible.

Ninguna de las variables colorimétricas mostró diferencias significativas entre machos y hembras en los parches medidos a 45° ni en los medidos a 90° (Tabla 2, Fig. 4).

DISCUSIÓN

En aves, la coloración del plumaje, sus características y el brillo e intensidad de las plumas son caracteres que pueden encontrarse bajo selección sexual (Hill 1991, Andersson 1994). Cuando la selección sexual está determinada por caracteres relacionados con el plumaje, las hembras prefieren machos con plumajes de ciertas características y buscan formar parejas reproductivas con ellos, ya que estas señales funcionan como indicadores honestas de la calidad del individuo. En los muchos casos en los que las condiciones ecológico-ambientales impiden la formación de una pareja social con el macho con el carácter de preferencia, las hembras pueden modificar su elección inicial y, sin embargo, aparearse con ese macho sin formar un vínculo social estable (Kempnaers et al. 1997, Blomqvist et al. 2002, Dubois y Cézilly 2002). En estos casos se producen pichones como consecuencia de estas cópulas extra-pareja. Para que esto suceda, las hem-

Tabla 2. Resultados de la prueba de suma de rangos de Wilcoxon evaluando las diferencias entre machos y hembras de Golondrina Ceja Blanca (*Tachycineta leucorrhoa*) para cada variable colorimétrica medida a 90° y a 45° en las cuatro regiones del cuerpo (parche pico, parche nuca, parche rabadilla y parche pecho).

	Tono		Brillo promedio		Croma							
	W	P	W	P	UV		violeta		azul		verde	
					W	P	W	P	W	P	W	P
Pico (90°)	22.5	0.66	26.0	0.19	19.0	0.80	31.0	0.55	32.0	0.42	32.0	0.42
Pico (45°)	25.0	>0.99	30.0	0.70	28.0	0.95	28.0	>0.99	28.0	>0.99	28.0	>0.99
Nuca (90°)	30.5	0.58	32.0	0.42	23.5	0.43	22.0	0.31	22.0	0.31	31.0	0.55
Nuca (45°)	25.0	>0.99	31.0	0.54	29.5	>0.99	30.0	0.69	24.0	0.55	29.0	0.84
Rabadilla (90°)	29.5	0.74	23.0	0.42	25.0	0.73	26.0	0.84	27.0	>0.99	27.0	>0.99
Rabadilla (45°)	30.0	>0.99	34.0	0.22	27.0	0.98	29.0	0.84	32.0	0.42	31.0	0.55
Pecho (90°)	26.0	0.83	24.0	0.54	35.0	0.20	35.0	0.15	25.0	0.69	22.0	0.31
Pecho (45°)	27.0	>0.99	27.0	>0.99	30.0	0.65	31.0	0.55	35.0	0.15	26.0	0.84

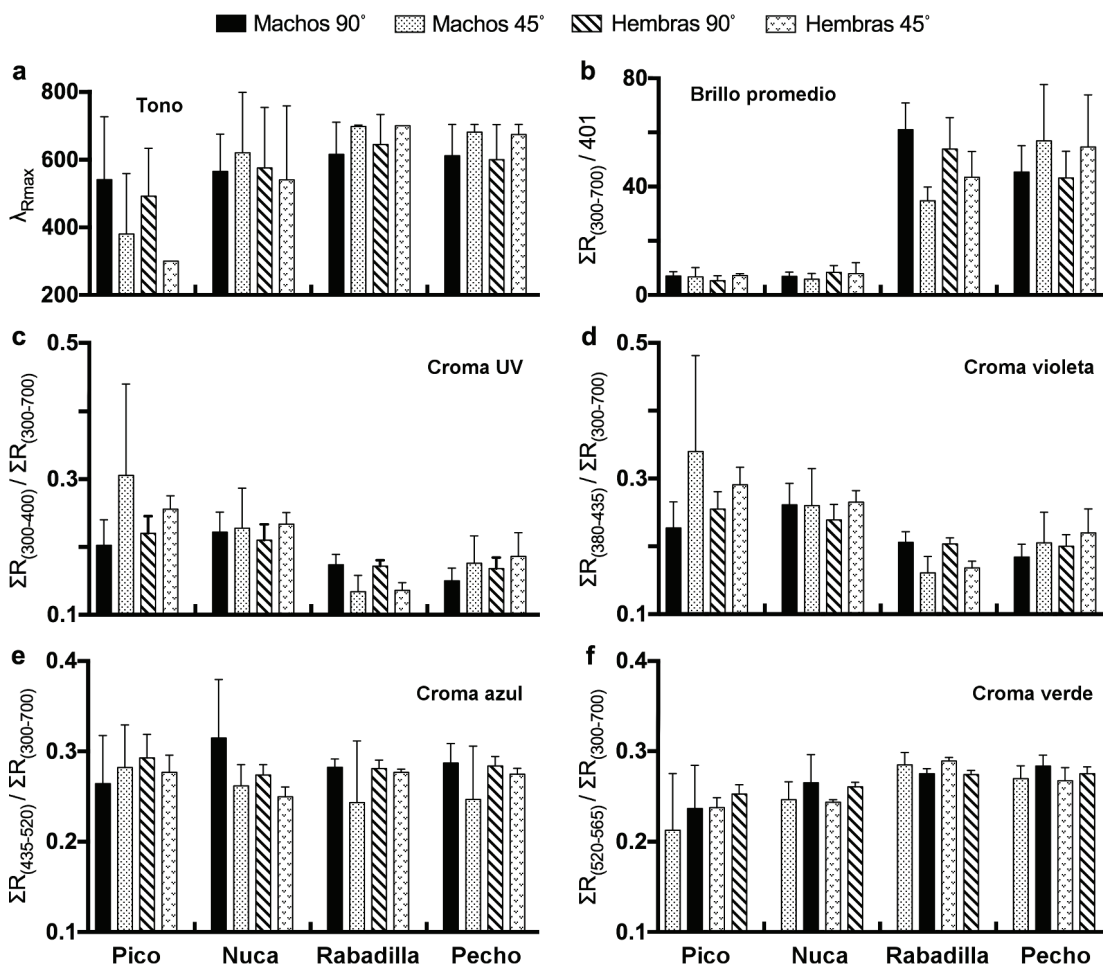


Figura 4. Valores promedio (\pm EE) de las variables colorimétricas medidas a 90° y a 45° en machos y hembras de Golondrina Ceja Blanca (*Tachycineta leucorrhoa*) en las cuatro regiones del cuerpo (parche pico, parche nuca, parche rabadilla y parche pecho): tono (a), brillo promedio (b), croma UV (c), croma violeta (d), croma azul (e) y croma verde (f).

bras deberían usar las señales de los machos y éstas deben tener una base genética.

En este trabajo se estimó el grado de dimorfismo sexual en el plumaje de la Golondrina Ceja Blanca con el objetivo de determinar si este carácter morfológico podría estar bajo selección sexual en esta especie que posee altas tasas de paternidad extra-pareja y una gran variación en el éxito reproductivo individual de los machos (Ferretti et al. 2011). Los análisis realizados en pieles de museo indican que los parámetros medidos de coloración del plumaje no difieren entre machos y hembras. Esto podría indicar que efectivamente la Golondrina Ceja Blanca no utiliza la coloración del plumaje como carácter de selección sexual de preferencia de las hembras. Alternativamente, podría ser que las hembras también se encuentren bajo selección sexual por parte de los machos y que sea el mismo carácter el que está bajo selección en individuos de ambos sexos (en este caso, las hembras de colores más intensos también tendrían una ventaja adaptativa). Otra explicación podría ser la existencia de una correlación genética, según la cual la coloración se encuentre bajo selección sexual en machos pero se exprese también en hembras por compartir, con los machos, genes relacionados con el brillo e intensidad del color del plumaje (en este caso, las hembras de colores más intensos no tendrían una ventaja adaptativa) (Amundsen 2000, Clutton-Brock 2009, Cardoso y Mota 2010). Ambos casos serían escenarios de selección sexual de caracteres del plumaje, pero no se observarían diferencias entre sexos.

Existe también la posibilidad de que las medidas de coloración en ejemplares de museo no sean indicativas de la coloración percibida por las hembras en la naturaleza: es posible que la posición de las plumas en una piel de estudio no sea la misma que en un animal vivo. Aunque se trata, en su mayoría, de colores estructurales iridiscentes que no se deterioran con el tiempo, podría haber diferencias por el ángulo de toma del espectrofotómetro. Aunque estas diferencias fueran mínimas, esto podría estar arrojando un error de medición, al medir partes de la pluma que no son iridiscentes o que no muestran diferencias entre machos y hembras (e.g., las bases de las plumas que no quedan expuestas en animales vivos), por lo que las mediciones no reflejarían posibles diferencias sutiles de color entre

sexos. El caso sería distinto si los colores estuvieran basados exclusivamente en pigmentos que no varían con el ángulo de toma, como sucedió en el trabajo de Quesada y Senar (2006) con el Carbonero Común (*Parus major*), donde no se encontraron diferencias en las mediciones de coloración entre individuos vivos y ejemplares de museo. Por último, podría ser que la falta de diferencias significativas se deba al bajo número de ejemplares en buenas condiciones de preservación que se consiguieron para realizar el estudio.

Whittingham y Dunn (2016) han encontrado una relación entre el color del plumaje del macho y el éxito en la fertilización en la Golondrina Bicolor, pero en esta especie hay evidencias de dimorfismo sexual en su coloración a simple vista e, incluso, en individuos de distintas edades (Hussell 1983). Hay relativamente pocos estudios (e.g., Safran y McGraw 2004) que relacionen la paternidad extra-pareja con la elección por parte de la hembra de machos fuera de su pareja (i.e., una relación entre machos portadores de un carácter y la elección por parte de las hembras de estos machos para aparearse fuera de la pareja social), por ser esto difícil de medir en estudios a campo. Si bien este trabajo se planteó como un estudio preliminar de dimorfismo sexual para evaluar si el plumaje está bajo selección sexual en esta especie antes de realizar un estudio a campo, sería conveniente realizar un estudio integral que considere las decisiones de los organismos vivos y la paternidad ganada y perdida a nivel individual en función de las características morfológicas medidas aquí, y complementar este trabajo con experimentos para establecer si estos caracteres son preferidos por hembras o machos al momento de elegir parejas reproductivas.

AGRADECIMIENTOS

Agradecemos a las Dras. Natalia García y Ana Barreira por su asistencia técnica en la toma de datos y a la División de Ornitología del Museo Argentino de Ciencias Naturales Bernardino Rivadavia por permitir el acceso a la colección.

BIBLIOGRAFIA CITADA

- AMUNDSEN T (2000) Why are female birds ornamented? *Trends in Ecology and Evolution* 15:149–155
 ANDERSSON MB (1994) *Sexual selection*. Princeton University Press, Princeton

- BIRKHEAD TR Y MØLLER AP (1992) *Sperm competition in birds: evolutionary causes and consequences*. Academic Press, Londres
- BITTON PP, O'BRIEN EL Y DAWSON RD (2007) Plumage brightness and age predict extrapair fertilization success of male tree swallows, *Tachycineta bicolor*. *Animal Behaviour* 74:1777–1784
- BLOMQUIST D, ANDERSSON M, KUPPER C, CUTHILL IC, KIS J Y LANCTOT RB (2002) Genetic similarity between mates and extra-pair parentage in three species of shorebirds. *Nature* 419:613–615
- BOSTWICK K (2016) Feathers and plumages. Pp. 101–148 en: LOVETTE IJ Y FITZPATRICK JL (eds) *Handbook of bird biology*. Tercera edición. John Wiley & Sons, Oxford
- BRADBURY JW Y VEHRENCAMP SL (2011) *Principles of animal communication*. Segunda edición. Sinauer, Sunderland
- BURKE T Y BRUFORD MW (1987) DNA fingerprinting in birds. *Nature* 327:149–152
- CARDOSO GC Y MOTA PG (2010) Evolution of female carotenoid coloration by sexual constraint in *Carduelis* finches. *BMC Evolutionary Biology* 10:art82
- CLUTTON-BROCK T (2009) Sexual selection in females. *Animal Behaviour* 77:3–11
- DARWIN C (1871) *The descent of man and selection in relation to sex*. John Murray, Londres
- DUBOIS F Y CÉZILLY F (2002) Breeding success and mate retention in birds: a meta-analysis. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 52:357–364
- FERRETTI V (2010) *Variation in extra-pair mating systems in Tachycineta swallows: a life-history approach*. Tesis doctoral, Cornell University, Ithaca
- FERRETTI V, LILJESTRÖM M, LÓPEZ AS, LOVETTE IJ Y WINKLER DW (2016) Extra-pair paternity in a population of Chilean Swallows breeding at 54 degrees south. *Journal of Field Ornithology* 87:155–161
- FERRETTI V, MASSONI V, BULIT F, WINKLER DW Y LOVETTE IJ (2011) Heterozygosity and fitness benefits of extrapair mate choice in White-rumped Swallows (*Tachycineta leucorrhoa*). *Behavioral Ecology* 22:1178–1186
- GRIFFITH SC, OWENS IPF Y THUMAN KA (2002) Extra pair paternity in birds: a review of interspecific variation and adaptive function. *Molecular Ecology* 11:2195–2212
- HILL GE (1991) Plumage coloration is a sexually selected indicator of male quality. *Nature* 350:337–339
- HILL GE Y MCGRAW KJ (2006) *Bird coloration. Function and evolution*. Harvard University Press, Cambridge
- HUSSELL DJT (1983) Age and plumage color in female Tree Swallows. *Journal of Field Ornithology* 54:312–318
- JOHNSTONE RA (1997) The tactics of mutual mate choice and competitive search. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 40:51–59
- KEMPENAERS B, VERHEYEN GR Y DHONDI AA (1997) Extrapair paternity in the blue tit (*Parus caeruleus*): female choice, male characteristics, and offspring quality. *Behavioral Ecology* 8:481–492
- KODRIC-BROWN A Y BROWN JH (1984) Truth in advertising: the kinds of traits favored by sexual selection. *American Naturalist* 124:309–323
- LACK D (1968) *Ecological adaptations for breeding in birds*. Methuen, Londres
- MAIA R, ELIASON CM, BITTON PP, DOUCET SM Y SHAWKEY MD (2013) Pavo: an R package for the analysis, visualization and organization of spectral data. *Methods in Ecology and Evolution* 4:906–913
- MCGRAW KJ, MACKILLOP EA, DALE J Y HAUBER ME (2002) Different colors reveal different information: how nutritional stress affects the expression of melanin- and structurally based ornamental plumage. *Journal of Experimental Biology* 205:3747–3755
- MEADOWS MG, MOREHOUSE NI, RUTOWSKI RL, DOUGLAS JM Y MCGRAW KJ (2011) Quantifying iridescent coloration in animals: a method for improving repeatability. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 65:1317–1327
- MØLLER AP (1994) *Sexual selection and the Barn Swallow*. Oxford University Press, Oxford
- MONTGOMERIE R (2006) Analyzing colors. Pp. 90–147 en: HILL GE Y MCGRAW KJ (eds) *Bird coloration. Mechanisms and measurements*. Harvard University Press, Cambridge
- ÖDEEN A Y HASTAD O (2003) Complex distribution of avian color vision systems revealed by sequencing the SWS1 opsin from total DNA. *Molecular Biology and Evolution* 20:855–861
- OSORIO D Y HAM AD (2002) Spectral reflectance and directional properties of structural coloration in bird plumage. *Journal of Experimental Biology* 205:2017–2017
- PARKER GA Y BIRKHEAD TR (2013) Polyandry: the history of a revolution. *Philosophical Transactions of the Royal Society B* 368:art335
- PRUM RO (2006) Anatomy, physics, and evolution of avian structural colors. Pp. 295–353 en: HILL GE Y MCGRAW KJ (eds) *Bird coloration. Mechanisms and measurements*. Harvard University Press, Cambridge
- QUESADA J Y SENAR JC (2006) Comparing plumage colour measurements obtained directly from live birds and from collected feathers: the case of the great tit *Parus major*. *Journal of Avian Biology* 37:609–616
- R CORE TEAM (2014) *R: a language and environment for statistical computing*. R Foundation for Statistical Computing, Viena (URL: <http://www.R-project.org/>)
- SAFRAN RJ Y MCGRAW KJ (2004) Plumage coloration, not length or symmetry of tail-streamers, is a sexually selected trait in North American barn swallows. *Behavioral Ecology* 15:455–461
- SHAWKEY MD Y HILL GE (2006) Significance of a basal melanin layer to production of non-iridescent structural plumage color: evidence from an amelanotic Steller's jay (*Cyanocitta stelleri*). *Journal of Experimental Biology* 209:1245–1250
- TURNER AK Y ROSE C (1989) *Swallows and martins: an identification guide and handbook*. Houghton Mifflin, Boston

- VAN WIJK S, BÉLISLE M, GARANT D Y PELLETER F (2015) A reliable technique to quantify the individual variability of iridescent coloration in birds. *Journal of Avian Biology* 47:227–234
- VOROBYEV M, OSORIO D, BENNETT AT, MARSHALL NJ Y CUTHILL IC (1998) Tetrachromacy, oil droplets and bird plumage colours. *Journal of Comparative Physiology A* 183:621–633
- WHITTINGHAM LA Y DUNN PO (2016) Experimental evidence that brighter males sire more extra-pair young in tree swallows. *Molecular Ecology* 25:3706–3715