



Universidad de Buenos Aires
Facultad de Ciencias Exactas y Naturales

Licenciatura en Ciencias Biológicas

Tesis de Licenciatura

Relación entre las fertilizaciones por fuera de la pareja social y el carácter sexual secundario de una especie de ave, la tijereta (*Tyrannus savana*)

Juan Cruz Martín

Director: **Dr. Diego T. Tuero**

Director Asistente: **Dr. Nicolás A. Lois**

Departamento de Ecología, Genética y Evolución
Instituto de Ecología, Genética y Evolución de Buenos Aires (IEGEB-CONICET)
Laboratorio de Ecología y Comportamiento Animal

Buenos Aires, marzo 2023

Agradecimientos

A mis directores, Diego y Nico, que se han armado de la paciencia más grande conmigo y me demostraron ser personas que sienten mucha pasión por lo que hacen y se ve en cada acción y en cada palabra, da gusto escucharlos. Esta tesis no sería lo que es sin ellos y con la contribución previa importantísima de Alex Jahn y Carolina Facchinetti ¡Millones de gracias!

Este apartado es en particular para alguien que desde un principio dudé si confiaba en mí, si veía en mí las capacidades y las habilidades para poder llevar adelante el mundo de la investigación, o si ese mundo me iba a llevar por delante a mí. Esto es para la persona que desde un principio me cuidó como un padre, que me enseñó como un profesional, y me acompañó como un amigo, estresándome, haciéndome reír y trabajar. Ese investigador que me hizo levantar a las 4 de la mañana a caminar kilómetros, que me enseñó a mirar la naturaleza desde otro ángulo, a descubrir el increíble mundo de las aves y que hizo que hoy en día no pueda ver el afuera igual que antes. Ojalá todos tengan un compañero de campo como el que tuve yo. Por siempre gracias al colega con medalla de oro y compañero de mates en los viajes a Magdalena ¡Gracias Diego!

A mi familia, papá, mamá, Yesí, Lía, Juli, Ariel, José, Ana, la Pochi y la Elvi que siempre estuvieron acompañándome en las buenas, esperándome con un asado o unas pastas en Casares para festejar, y en las malas, calmando las penas, llorando conmigo y compartiendo mi enojo. Ellos que me escucharon hablar de biología, aunque casi ninguno entendía nada, me acompañaron en el momento más difícil y en los momentos de felicidad plena. Les debo mi vida entera, y hoy no estaría escribiendo esto si esta hermosa familia que me tocó no hubiese estado ahí siempre ahí conmigo. Les digo gracias con lágrimas en los ojos, porque me siento orgulloso de ellos, como sé que ellos lo están de mí.

A una personita que, sin darse cuenta, me ha ayudado a pasar uno de los momentos más difíciles de mi vida mientras transcurría la carrera. Sólo una persona me interesaba que me vea siendo biólogo y es ella, Clemen, mi sobrinita. El simple hecho de verla sonreír hizo que todo sea más fácil para mí. Gracias a ella, que estuvo desde el principio, desde el CBC sacándome sonrisas.

A mi familia campera, Nachito, Jaz, Mai, Mary, Juanma, Cami, Gabi, Ro, Maru, y Nati, con quienes compartí largos días y noches a puras risas, muchas danzas bajo la lluvia, fogones y canciones juntos. Siempre estarán en mis recuerdos, que hoy en día los pienso y me emocionan, por cómo nos acompañamos en nuestros momentos más difíciles y nos hicimos reír para sacarnos las sonrisas y así llevar adelante nuestros proyectos. Sólo espero que nos volvamos a encontrar, como amigos, como colegas, como la familia que supimos ser.

A Valen, Stefa, Caro, Romi, Meli, Sany, Deny, Luji y Clari, para quienes no me alcanzan las palabras para agradecer el increíble apoyo durante todos estos años. Me han dado de las mejores compañías en la biblioteca, en la calle, en el aula, y en todos los ámbitos. Mis amigos que se han vuelto mis hermanos en la facultad. Son esas personas que quiero ver crecer y enorgullecerme de ellos, porque jamás me soltaron la mano. Brindo por los recuerdos que compartimos y por muchos años más de amistad.

Al Nano, que me acompañó desde IBMC hasta ahora. Le agradezco por la compañía en las salidas al boliche, por la ayuda en las materias, por estar ahí siempre, como ahora, ayudándome y demostrándome que me guarda una paciencia enorme y sigue siendo un buen amigo y compañero. Merci mon ami

A mis amigos de Casares, que han sido mi familia de casi toda la vida, y siempre que volvía a la ciudad me preguntaban cómo me estaba yendo y se interesaban por mi progreso. Ojalá nos encontremos siempre unidos, porque son de las personas más importantes que tengo. Los quiero muchísimo, siempre los extraño y querré verlos triunfar en lo que sea que hagan. Gracias a mis hermanos de otra madre, gracias a todo el grupo de monos. -TM-

A los cuatro jinetes del apocalipsis, Tade, Tomo, Cruz y Mauri. Decirles algo lindo y tierno a ellos sería sentenciarme, así que sólo me voy a limitar a decirles que habernos cruzado, que hoy en día seamos amigos y nos sigamos riendo de lo anormales que somos me hace sentir afortunado.

A mis profesores que me han mostrado el mundo de la biología lo mejor que pudieron. Hicieron que hoy haya crecido y esté más apasionado y emocionado por la naturaleza que antes. Les debo mucho.

A Moni Mayola, que siempre se preocupó por mí y todo mi grupo de amigos, que me ayudó a atravesar el CBC y jamás me cobró una cola clase. Siempre pensé en darle un regalo, pero el tiempo pasó y ahora ya es tarde. Donde sea que este, espero que descanse en paz. Este es mi regalo para ella.

A todas las tijeretas que permitieron la realización de esta tesis. Sean siempre las más hermosas de El Destino.

Muchas gracias!

ÍNDICE

Resumen	5
Introducción	7
Objetivos e hipótesis	10
Materiales y Métodos	11
<i>Sitio de Estudio</i>	11
<i>Recolección de datos</i>	11
<i>Análisis de parentesco</i>	12
<i>Análisis estadístico</i>	13
Resultados.....	15
Cuantificación y variación de pichones por fuera de la pareja social	15
Carácter sexual secundario y cantidad de pichones extra pareja.....	16
Discusión	20
Conclusión	24
Bibliografía.....	25

Resumen

Los caracteres sexuales secundarios son aquellos rasgos exagerados asociados a la reproducción que evolucionaron a través de un mecanismo de selección sexual. El resultado de la fuerte preferencia de un sexo por ese carácter presente en el sexo opuesto lleva la expresión de dicho carácter a valores exagerados. Este mecanismo evolutivo genera una alta varianza reproductiva entre individuos del mismo sexo ya que los individuos preferidos con el carácter más exagerado monopolizan las parejas o las cópulas. En aquellas aves con un sistema de apareamiento monógamo social la varianza reproductiva entre individuos del mismo sexo puede lograrse mediante las cópulas por fuera de la pareja social. Esto determina que algunos pichones no sean hijos del padre social y son denominados crías extra pareja. El objetivo de este trabajo fue estudiar las fertilizaciones por fuera de la pareja social o pichones extra pareja en la tijereta (*Tyrannus savana*) bajo un escenario de selección sexual. La hipótesis planteada aquí es que el carácter sexual secundario, largo de cola, determina las fertilizaciones por fuera de la pareja social en esta especie. Por lo tanto, es esperable una mayor cantidad de crías extra pareja en nidos de machos con colas más cortas que en nidos de machos con colas más largas y que los padres genéticos posean colas más largas que los padres sociales. Además, es esperable también que en los nidos de las hembras de colas más largas se encuentren menos pichones extra pareja que en los nidos de las hembras de colas más cortas. El trabajo se llevó a cabo en la Reserva Natural Privada de Objetivos Definidos Mixtos, Educativos y Botánicos "El Destino" en la Provincia de Buenos Aires. Se realizaron búsquedas y seguimientos de nidos de tijeretas, y cuando eclosionaron los pichones se les tomó una muestra de sangre. Se capturaron adultos en sus nidos a los cuales también se les extrajo sangre. Se realizaron análisis de parentesco en 26 familias y en 90 pichones. La cantidad de nidos con al menos 1 pichón extra pareja varió entre el 23% y 47%, y el porcentaje total de pichones extra pareja en la población estudiada estuvo entre el 12% y 38%. Se encontró que el largo de cola de los machos sociales no estuvo relacionado con la presencia o proporción de pichones por fuera de la pareja en su nido. También se encontró que no hay diferencias significativas entre el largo de cola de los machos sociales y genéticos pero las hembras tienen pichones extra pareja con machos que poseen colas más largas que su pareja social. En cuanto a las hembras, se encontró la misma cantidad de pichones extra pareja en nidos de hembras con colas largas y colas cortas. Estos resultados muestran que en esta especie la pérdida de paternidad no está relacionada con el largo per se del carácter sexual secundario. La frecuencia observada de pichones extra pareja podría deberse no solo a que las hembras prefieren machos con colas más largas sino que también podrían obtener una mayor heterogeneidad genética en su descendencia. Además, estos resultados demuestran que esta especie monógama social posee poligamia genética.

Relation between extra-pair copulation and secondary sexual trait in the fork-tailed flycatcher (*Tyrannus savana*)

Secondary sexual traits are those exaggerated traits associated with reproduction that evolved through a mechanism of sexual selection. Those traits are the result of the strong preference of one sex for that traits present in the opposite sex leads the expression of secondary sexual traits to extreme values. This evolutionary mechanism generates a high reproductive variance between individuals of the same sex due to those preferred individuals with the most exaggerated traits monopolize mates or copulations. In those birds with a social monogamous mating system, the reproductive variance between individuals of the same sex is achieved through extra-pair copulations. This determines that some chicks are not offsprings of the social father and are called extra-pair offspring. The objective of this work was to study extra-pair fertilization or extra-pair offsprings in the fork-tailed flycatcher (*Tyrannus savana*) under a scenario of sexual selection. The hypothesis proposed here is that the secondary sexual traits, long tail, determines the extra-pair offsprings in this species. Therefore, is expected a greater number of extra-pair offsprings in nests of short-tailed males than in nests of long-tailed males, and also the genetic males have longer tails than social males. In addition, it is also expected that in nests of the long-tailed females there will be fewer extra-pair offsprings than in the nests of the short-tailed females. The work was carried out in the Private Natural Reserve of Mixed, Educational and Botanical Defined Objectives "El Destino" in the Province of Buenos Aires. Searches and monitoring of fork-tailed flycatcher nests were carried out, and when the chicks hatched, a blood sample was taken. Adults were captured in their nests and a blood sample also was taken. A parentage analysis was carried out using 26 families and in 90 nestlings. The number of nests with at least 1 extra-pair offspring varied between 23% and 47%, and the total percentage of extra-pair offspring found ranged between 12% and 38%. Tail length of social males was not related to the presence or proportion of extra-pair offsprings in their nest. It was also found that there are no significant differences between the tail length of social and genetic males, but females had extra-pair offsprings with males having longer tails than their social partner. Finally, the number of extra-pair offsprings observed was similar between nests of long-tailed and short-tailed females. These results showed that in this species the loss of paternity is not related to length per se of the secondary sexual traits. The observed frequency of extra-pair offspring could be due not only to females preferring males with longer tails, but also to obtaining higher genetic heterogeneity in their offspring. Furthermore, these results demonstrate that this socially monogamous species is genetic polygamy.

Introducción

Darwin (1871) propuso el término de selección sexual al describir la evolución de los rasgos exagerados en animales. Estos rasgos que evolucionaron a través de este mecanismo se los denomina caracteres sexuales secundarios (Andersson 1994). Bajo este escenario, los individuos que poseen el carácter sexual secundario más exagerado poseen un mayor éxito reproductivo que los que no lo poseen (Andersson 1994, Møller 1994). La monopolización de la mayoría de las parejas o cópulas por parte de unos pocos individuos con el carácter exagerado genera una alta varianza en el éxito reproductivo (Emlen y Oring 1977, Clutton-Brock y Parker 1992). Entre los distintos caracteres que han evolucionado bajo este tipo de selección, se encuentran el tamaño corporal como ejemplo de selección intrasexual (e.g. *Mirounga leonina*, Deutsch y col. 1990), donde machos más grandes logran monopolizar los harenes de hembras mediante la exclusión de otros machos (Deutsch y col. 1990); y la coloración (e.g. *Carpodacus mexicanus*, Hill 1990), o el largo de las plumas de la cola en el caso de algunas especies de aves como ejemplo de selección intersexual (e.g. *Euplectes progne*, Andersson 1982).

La acción de la selección sexual puede modelar un carácter y apartarlo de los valores óptimos esperados por selección natural (Evans y Thomas 1997). Cuanto más fuerte sea la selección sexual, mayor puede ser este desvío (Andersson 1994). Uno de los mecanismos que genera este desvío es la selección intersexual, a través de las fuertes preferencias de un sexo, generalmente las hembras, por ese carácter presente en el sexo opuesto (Andersson 1994). Las preferencias al momento de elegir pareja pueden ser arbitrarias (Fisher 1930) o estar asociadas a beneficios los cuales pueden ser directos o indirectos (Andersson 1994, Møller 1994, Møller y Jennions 2001). Los beneficios directos son todos aquellos beneficios obtenidos por los individuos del sexo selectivo en la generación actual que aumenten su éxito reproductivo. Como por ejemplo, recibir una mayor alimentación de cortejo (Niebuhr 1981), acceder a territorios de mayor calidad (Weatherhead y Robertson 1979, Wolfenbarger 1999, Hoi y col. 2013), aumentar su fertilidad (Gwynne 1990, Lope y Møller 1994, Taylor y Yuval 1999, Griffith y col. 2002) u obtener un mayor cuidado parental (Hoelzer 1989, Horváthová y col. 2012, Norris 1990). Los beneficios indirectos son los que se obtienen a través de sus hijos en la generación siguiente (Andersson 1994, Møller 1994), lo que resulta en una mayor viabilidad y/o mayor atractivo de sus crías al heredar los caracteres exagerados del padre (Fisher 1930, Hamilton y Zuk 1982, Kempenaers y col. 1999).

Las distintas estrategias utilizadas en la reproducción pueden ser clasificadas en sistemas de apareamiento que están definidos principalmente por la cantidad de individuos que se reproducen, la intensidad y exclusividad de los lazos entre los individuos reproductivos

(Emlen y Oring 1977). En los últimos 40 años, el desarrollo de los análisis genéticos reveló que la mayoría de las especies de aves consideradas monógamas, es decir un macho y una hembra que se aparean y se reproducen de manera exclusiva, presentan fertilizaciones y cópulas por fuera de su pareja social (EPF y EPC respectivamente, por su sigla en inglés, extra-pair fertilization y *extra-pair copulation*) (Birkhead 1995, Reynolds 1996, Petrie y Kempenaers 1998, Griffith y col. 2002). Se encontraron en este contexto pichones extra pareja (EPO, por su sigla en inglés, *extra-pair offspring*) de los cuales el padre social, que generalmente provee el cuidado parental, no es el padre genético (Birkhead 1999). Esto determinó que se clasificara a los sistemas de apareamiento como sociales y genéticos. En el caso de las aves el sistema de apareamiento más común es una monogamia social con poligamia genética (Griffith y col. 2002).

En el caso de aquellas especies que están bajo un proceso de selección sexual y presentan un sistema de apareamiento como el recientemente descrito, conocido como monogamia social, la alta varianza en el éxito reproductivo entre individuos del mismo sexo puede estar dada por las EPFs (Dolan y col. 2007, Webster y col. 2007, Lebigre y col. 2013). En estos sistemas los individuos con el carácter sexual más exagerado además de su descendencia con la pareja social obtienen una mayor descendencia extra pareja (Dolan y col. 2007, Webster y col. 2007, Vedder y col. 2011). En el mismo sentido, aquellos machos con el carácter sexual secundario menos exagerado verán disminuido su éxito reproductivo al tener una mayor pérdida de paternidad en sus propios nidos e invertir en cuidado parental de pichones no propios (Cleasby y Nakagawa 2012, Whittingham y Dunn 2016, Roeder y col. 2019). Esto se debe a que las parejas de esos individuos con el carácter menos ornamentado obtienen con mayor frecuencia EPFs que hembras apareadas con machos que poseen el carácter sexual secundario más exagerado (Smith 1988, Møller 1988, Houtman 1992), y además esas hembras prefieran a los machos más ornamentados o atractivos al momento de realizar EPCs (Bitton y col. 2007, Roeder y col. 2019).

La longitud de la cola de algunas aves es un ejemplo clásico de evolución por selección intersexual (Andersson 1982, Møller 1992). Estudios experimentales donde se manipuló el largo de la cola de los machos se encontró una fuerte preferencia de las hembras por aquellos individuos con colas más largas (Andersson 1982, Møller 1988). Los individuos preferidos, i.e. con colas exageradas, poseen un mayor éxito reproductivo al tener una mayor cantidad de parejas (Andersson 1982) o de descendientes extra pareja (Møller y Tegelström 1997, McFarlane y col. 2010). En *Tyrannus forficatus*, un ave con cola exageradamente larga y monógama social, se encontró que el 73 % de los nidos estudiados contenían EPOs y que el 59 % de los pichones eran EPOs (Roeder y col. 2019). También, se encontró que aquellos machos que tenían mejor condición corporal y rasgos ornamentales más exagerados tuvieron una menor cantidad de EPOs en sus nidos (Roeder y col. 2019). Otro estudio realizado en

Hirundo rustica reveló que la proporción de EPOs se relaciona negativamente con la longitud de la cola del macho que asiste al nido (Møller y Tegelström 1997).

La tijereta (*Tyrannus savana savana*) (Figura 1) es una subespecie de ave migratoria que se reproduce en primavera-verano en gran parte de la Argentina, sureste de Brasil, Bolivia, Paraguay y Uruguay para luego migrar al norte de América del Sur a fines del verano, donde pasa el invierno (Fitzpatrick 2004, Jahn y col. 2013). Es una especie socialmente monógama y muy agresiva en la defensa de sus nidos y parejas (Jahn y Tuero 2013). Esta especie posee un marcado dimorfismo sexual en el plumaje de la cola en toda su distribución. En la población de Buenos Aires, si bien los machos poseen una cola ahorquillada un 25% más larga que las hembras (Tuero D. T., datos no publicados), ambos sexos poseen colas extremadamente largas (machos: $23,32 \pm 0.36$ cm, $n = 39$ y hembras: $17,31 \pm 0.35$ cm, $n = 36$, Tuero D. T., datos no publicados). En el caso de la tijereta el largo de su cola es el resultado de la elongación de las timoneras externas en comparación con el resto de las plumas de la cola que miden en promedio 6 cm (Tuero D. T., datos no publicados). Esta cola exagerada podría haber evolucionado por selección sexual (Fasanelli y col. 2022), y posiblemente como resultado de la preferencia o elección de las hembras debido a que en esta especie las hembras con colas largas se aparean con machos de colas largas (Pucheta 2015) como fue observado en otras especies de aves (Andersson 1982, Møller y Thornhill 1998).

Los beneficios que se pueden obtener por la preferencia de ciertos individuos para involucrarse en una EPC dependen del sexo. Uno de los beneficios que obtienen las hembras que participan en EPCs está asociado a un aumento de la fertilidad (Sheldon 1994, Morrow y col. 2002, Slatyer y col. 2012). El acceso a recursos que pertenecen a territorios ocupados por esos machos es otro potencial beneficio (Griffith y col. 2002), como también el incremento del éxito de eclosión en sus nidos (Kempnaers y col. 1999) o a un mayor fitness asociado a las crías extra pareja (Jennions y Petrie 2000, Gerlach y col. 2012). Otro beneficio que también obtienen las hembras de las EPCs es una mayor diversidad genética entre sus crías (Petrie y Kempnaers 1998). En el caso que el ornamento lo posean los machos, el beneficio que obtienen de las EPOs los individuos más ornamentados es aumentar su éxito reproductivo sin aumentar los costos del cuidado parental (Trivers 1972, Dolan y col. 2007).

En aves migratorias como la tijereta, otro factor que puede estar asociado a la ocurrencia de EPFs es el temporal. En las especies migratorias un arribo temprano de algunos machos al sitio reproductivo podría darles más oportunidades para obtener EPCs (Canal y col. 2012). El arribo temprano también está relacionado con el inicio la temporada reproductiva y ambos están asociados positivamente con las EPFs (Cooper y col. 2011, Canal y col. 2012). O sea, que los nidos del comienzo de la temporada reproductiva presentan una mayor probabilidad de tener algún EPO (Cooper y col. 2011, Canal y col. 2012).



Figura 1: Macho de tijereta (*T. s. savana*) en Reserva Natural “El Destino”. Foto: Jesús Rodríguez.

Objetivos e hipótesis

El objetivo general de este trabajo es estudiar las fertilizaciones por fuera de la pareja social y el sistema de apareamiento genético de las tijeretas. Como objetivo específico se plantea evaluar el efecto del carácter sexual exagerado en las tijeretas, *i.e.* el largo de la cola sobre la prevalencia de EPOs en la Reserva El Destino, Buenos Aires, Argentina.

La hipótesis general de este trabajo plantea que en especies socialmente monógamas que están bajo un proceso de selección sexual, el nivel del carácter sexual secundario exagerado dirige la prevalencia de EPOs. Bajo este escenario es esperable una mayor cantidad de EPOs en nidos de machos con colas más cortas que en nidos de machos con colas más largas. También es esperable que los padres genéticos posean colas más largas que los padres sociales. Además, es esperable que en los nidos de las hembras de colas más largas se encuentren menos EPOs que en los nidos de las hembras de colas más cortas, dado que los machos de cola más larga formarían pareja con las hembras con el carácter sexual más exagerado y esta condición prevalecería la fidelidad de la pareja.

Materiales y Métodos

Sitio de Estudio

El trabajo de campo se realizó en la Reserva Natural Privada de Objetivos Definidos Mixtos, Educativos y Botánicos "El Destino" de casi 500 ha de superficie (Decreto-Ley 469/2011), ubicada en la localidad de Magdalena, Provincia de Buenos Aires (35° 08' S, 57° 23' O) (Figura 2). Forma parte de la Reserva de Biosfera "Parque Costero del Sur" (MAB UNESCO) desde 1984. Está ubicada dentro de la Provincia Fitogeográfica Pampeana (Cabrera 1976) y abarca principalmente pastizales y bosques de talaes (*Celtis ehrenbergiana*) y coronillos (*Scutia buxifolia*), que se desarrollan sobre barrancas o albardones de conchilla extendiéndose paralelamente a las orillas del Río de la Plata.

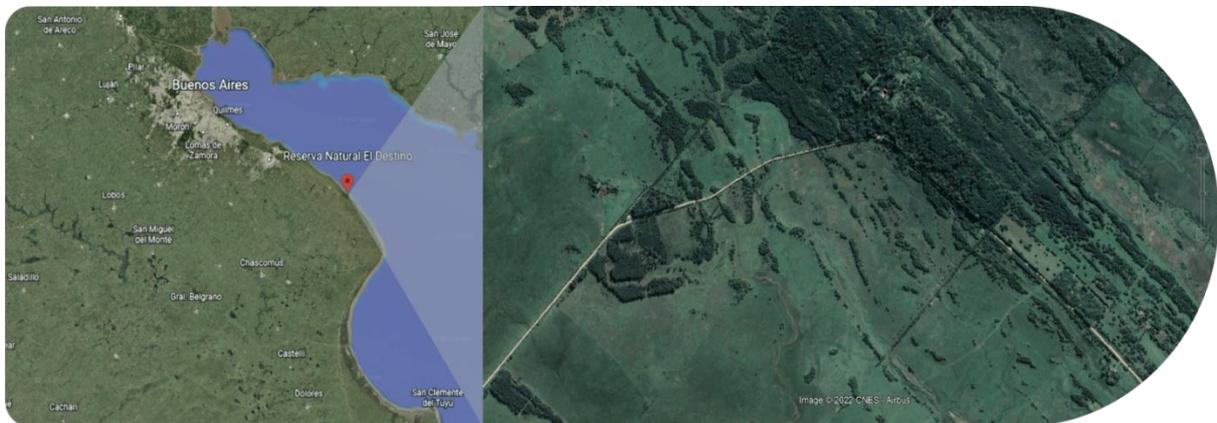


Figura 2: Imagen satelital de la ubicación del sitio de estudio, Reserva Natural Privada de Objetivos Definidos Mixtos, Educativos y Botánicos "El Destino" (*Google Earth Pro. Versión 7.3.4*).

Recolección de datos

La recolección de datos se realizó desde principios de noviembre hasta fines de enero, entre los años 2011 y 2014. Se llevó a cabo una búsqueda sistemática de nidos de tijereta en construcción y se realizó el seguimiento de los nidos diariamente hasta que éstos produjeron volantones, fueron abandonados o depredados. Dentro de cada nido fueron medidos con un calibre ($\pm 0,01$ mm) y marcados con un marcador indeleble los huevos (largo y ancho) y pichones (tarso). A los 10 días de edad se tomaron muestras de sangre (50 μ l) a los pichones introduciendo una aguja de medida 20G en la vena donde el ala se junta con el tronco del cuerpo. La sangre fue colectada a través de un tubo capilar microhematocrito y almacenada en un tubo eppendorf con alcohol. Además, se hicieron capturas de adultos en sus nidos con redes de niebla y se les extrajo una muestra de sangre (50 μ l) de la misma manera que a los pichones para realizar posteriormente el análisis de parentesco. También se tomaron medidas morfométricas como el largo del pico y el tarso con un calibre ($\pm 0,01$ mm), y la

longitud de la cola con una regla universal del alas y cola de 30 cm ($\pm 0,1$), de los individuos adultos capturados.

Análisis de parentesco

Se realizaron análisis de paternidad a pichones y sus respectivos padres putativos. La Dra. Carolina Facchinetti extrajo el ADN de las muestras y puso a punto la técnica para amplificar microsátélites en esta especie usando primers diseñados para otras especies de tiránidos (Tarof y col. 2001, Watson y col. 2002, Beheler y col. 2007). Se amplificaron por medio de reacción en cadena de la polimerasa (PCR) siete marcadores del tipo microsátélites, marcadores particularmente útiles para los análisis de paternidad ya que generalmente presentan un alto número de alelos por locus, son relativamente fáciles de amplificar a un bajo costo relativo (Whittingham y Dunn 2016). Los productos de amplificación se analizaron en el secuenciador de la Facultad de Ciencias Exactas y Naturales de la Universidad de Buenos Aires (ABI 3130xl de 16 capilares) y se analizaron los genotipos obtenidos con el programa GeneMapper v3.7 (Applied Biosystems).

En las pruebas de paternidad se cuantificó la presencia y cantidad de EPOs por nido comparando los genotipos de los pichones con los de sus padres sociales y con los machos vecinos reproductivos de los cuales se tenían muestras. Se utilizó la comparación directa de los genotipos con el programa Cervus, versión 3.0 (Marshall y col. 1998) utilizando el método de máxima verosimilitud. Como no existe evidencia de parasitismo de cría intraespecífico en esta especie, se asignaron como madres a las hembras que se atraparon en sus nidos, por lo tanto, el análisis que se realizó es el de "paternidad con madres conocidas". Se simularon asignaciones de paternidad para 100.000 descendientes para determinar los puntajes LOD (el logaritmo de probabilidades, por su sigla en inglés, de concordancia genética entre padre candidato y pichón) críticos, el valor que permite asignar al padre verdadero con un cierto nivel de confianza (80% o 95%). Además, estos análisis se hicieron bajo 4 conjuntos de supuestos con el fin de analizar la variabilidad de las EPOs bajo diferentes escenarios y además se incluyó un escenario utilizado en la especie hermana de la tijereta, *T. forficatus*, que presenta características similares como una cola extremadamente larga y es monógama social, para poder contrastar ambos resultados bajo los siguientes supuestos: 1) que se muestreó el 100% de la población total en el área de estudio, con una proporción de 0.93 loci tipificados (Proporción promedio de loci tipificados, tomada en todos los loci a partir del análisis de frecuencias alélicas), 2) que se muestreó un 70% de la población total en el área de estudio, con una proporción de 0.93 loci tipificados 3) que se muestreó el 100% de la población con una proporción de 0,99 loci tipificados (siguiendo a Roeder y col. 2019) y 4) que se muestreó el 100% de la población con una proporción de 0,96 loci tipificados.

Para cada análisis de paternidad se estimó la presencia y el número de EPOs por nido con dos niveles de confianza, uno estricto del 95% y otro laxo del 80%. Se utilizaron ambos niveles de confianza con el fin de estudiar un rango de ocurrencia y cantidad de EPOs utilizando el mayor tamaño muestral posible para los análisis y que permita evaluar las predicciones planteadas. Se estableció un rango para la cantidad de nidos con al menos una EPO en el cual, el límite máximo se seleccionó a partir del modelo que presente mayor número de nidos con al menos una EPO con el nivel de significancia laxo y el límite mínimo con el que presente la menor cantidad de dichos nidos con el nivel de significancia estricto.

Con las estimaciones laxas de las EPOs bajo el supuesto 3, se realizaron los análisis estadísticos para testear las predicciones propuestas. Se utilizó este criterio que es el utilizado por Roeder y col. 2019 en *T. forficatus*.

Análisis estadístico

Se estudiaron variables alternativas que podrían afectar la variación u ocurrencia de EPOs como la variación interanual y el inicio de la temporada reproductiva. Se analizó la variación de la proporción de EPOs a lo largo de los años utilizando un Modelo Lineal Generalizado (GLM) con distribución binomial considerando al año como variable explicativa y la proporción de pichones EPOs como variable respuesta. Sólo se tuvieron en cuenta las crías a las que se le conocía al padre social dado que es requisito necesario para poder clasificar a un pichón como EPO. Para este análisis no se utilizaron los datos del año 2014 por tener un bajo tamaño muestral.

Para estudiar la relación entre el momento de la temporada reproductiva con las EPOs, se utilizó el día estandarizado de puesta para cada nido, ahora sí incluyendo los datos tomados en el año 2014. Este estimador del momento de la temporada reproductiva en que ocurrió ese evento de nidificación se calculó como la cantidad de días transcurridos desde la fecha de la aparición del 1º huevo de ese año (i.e. inicio de la etapa reproductiva) y la aparición del 1º huevo de ese nido (i.e. inicio de la reproducción de esa pareja). La relación entre el número de EPO y el día estandarizado de puesta se analizó con un GLM con distribución Poisson. La presencia o ausencia de EPOs en el nido en relación con el día estandarizado de puesta se analizó con un GLM con distribución binomial.

Para estudiar la relación entre el número de EPO y la proporción de EPO en función del largo de la cola del macho social se utilizó un GLM con distribuciones Poisson y Binomial respectivamente. Se corrigió la subdispersión observada utilizando una distribución Conway-Maxwell Poisson de los errores (Lord y col. 2010) y se corrigió el modelo binomial utilizando un modelo beta-binomial (Harrison 2015). También se analizaron las EPOs como presencia/ausencia en función del largo de la cola del macho social utilizando un GLM con distribución Binomial. Adicionalmente se analizó el número de EPO y proporción de EPO sólo

considerando los nidos que presentaban EPOs, introduciendo como variable explicativa en los análisis la diferencia entre el largo de cola del macho social y el genético. Si esta variable toma valores positivos entonces el largo de la cola del macho social es mayor a la del macho genético. Cuando en un mismo nido se encontraron más de un EPO con padres genéticos diferentes se realizó el promedio del largo de las colas de dichos machos para compararlo con el largo de la cola del macho social de ese nido. Además, se comparó el largo de cola de los machos sociales y genéticos de una misma hembra mediante un análisis pareado de Wilcoxon. Por otro lado, se comparó el largo de cola de los machos sociales y genéticos realizando un GLM con distribución gamma, utilizando como variable respuesta el largo de la cola de los machos y variable explicatoria tipo de padre, social o genético.

Para estudiar la relación entre el largo de la cola de las hembras con el número y la proporción de EPOs se utilizó un GLM con distribuciones Poisson y Binomial respectivamente, y se corrigió la sobre-dispersión de este último con un modelo beta-binomial (Harrison 2015). La presencia al menos un EPO en el nido en relación con el largo de la cola de las hembras se analizó con un GLM con distribución binomial.

Los análisis estadísticos fueron efectuados utilizando el software R versión 4.2.1 (R Development Core Team 2021). El nivel de significancia utilizado en todos los casos fue de 0,05. Se contrastó la significancia del cambio de *deviance* de cada modelo contra el modelo nulo en los modelos univariados. Los resultados se presentan como promedio \pm error estándar (EE).

Resultados

Cuantificación y variación de pichones por fuera de la pareja social

Se genotiparon 34 familias, sin embargo, no todos los individuos cumplían los requisitos para poder realizar un análisis de parentesco, por lo que al final se analizaron 26 familias con un total de 90 pichones y se utilizaron 20 madres conocidas y 26 padres candidatos. Dependiendo del criterio de asignación de parentesco la cantidad de nidos con al menos 1 pichón extra pareja varió entre el 23,5% y 47%, y el porcentaje total de pichones extra pareja en la población estudiada estuvo entre el 11,7% y 37,8% (Tabla 1). En aquellos nidos donde se registraron EPOs, se observó entre $1,6 \pm 0,4$ por nido ($n = 8$ nidos) y $2,6 \pm 0,4$ por nido ($n = 16$ nidos) dependiendo del criterio de asignación de parentesco utilizado.

Tabla 1: Cantidad de nidos con al menos 1 EPO y de pichones extra pareja estimados con los distintos parámetros utilizados en el programa *Cervus*. (Supuestos: 1: muestreó el 100% de la población total en el área de estudio con una proporción de 0.93 loci tipificados; 2: muestreó un 70% de la población total en el área de estudio con una proporción de 0.93 loci tipificados; 3: muestreó el 100% de la población con una proporción de 0,99 loci tipificados; 4: muestreó el 100% de la población con una proporción de 0,96 loci tipificados).

Supuestos	Nidos con EPO (Significancia 80%)	Nidos con EPO (Significancia 95%)	Cantidad total de EPOs (Significancia 80%)	Cantidad total de EPOs (Significancia 95%)
1	16	8	42	13
2	15	8	42	14
3	15	9	37	18
4	15	10	37	18

La variación observada entre años de la proporción de EPOs fue del 0,41, 0,48 y 0,30 durante los años 2011, 2012 y 2013 respectivamente. La proporción de EPOs calculado no difiere entre los años estudiados (GLM: $Z_{25} = -0,08$; $P = 0,94$; $N = 26$ nidos; Tabla 2).

Tabla 2: Número total de nidos, pichones y EPOs obtenidos en cada año de estudio.

Año	Cantidad de nidos	Cantidad de pichones	Cantidad de EPOs
2011	11	34	14
2012	8	33	16
2013	7	23	7

Los análisis a continuación varían el tamaño de muestreo porque algunos individuos no contaban con los datos asociados para realizar dichos análisis.

El día estandarizado de puesta no estuvo relacionado ni con el número de EPOs (GLM: $Z_{22} = 0,10$; $P = 0,92$; $N = 24$ nidos; Fig. 3A) ni tampoco con la presencia de al menos 1 EPO en el nido (GLM: $Z_{22} = 0,02$; $P = 0,98$; $N = 24$ nidos; Fig. 3B).

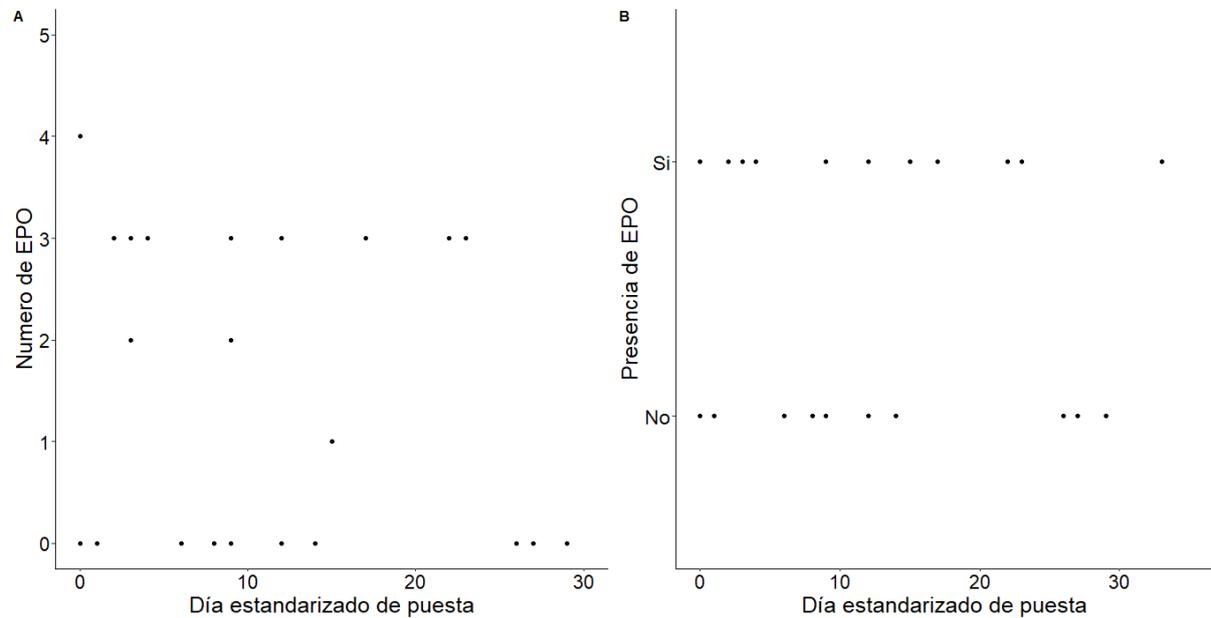


Figura 3: Relación entre el día estandarizado de puesta con la cantidad de EPOs encontrados en el nido (A) y la presencia de al menos 1 EPO en el nido (B).

Carácter sexual secundario y cantidad de pichones extra pareja

No se encontró una relación estadísticamente significativa entre el número de EPOs y el largo de la cola de los machos sociales (GLM: $Z_{25} = -0,79$; $P = 0,43$; $N = 27$ nidos; Fig. 4A). Tampoco se encontró una relación estadísticamente significativa entre la proporción de EPOs y el largo de la cola de los machos sociales (GLM: $Z_{25} = -1,25$; $P = 0,21$; $N = 27$ nidos; Fig. 4B). La probabilidad de encontrar al menos un EPO en el nido no estuvo asociada con el largo de la cola de los machos sociales (GLM: $Z_{25} = -0,55$; $P = 0,58$; $N = 27$ nidos).

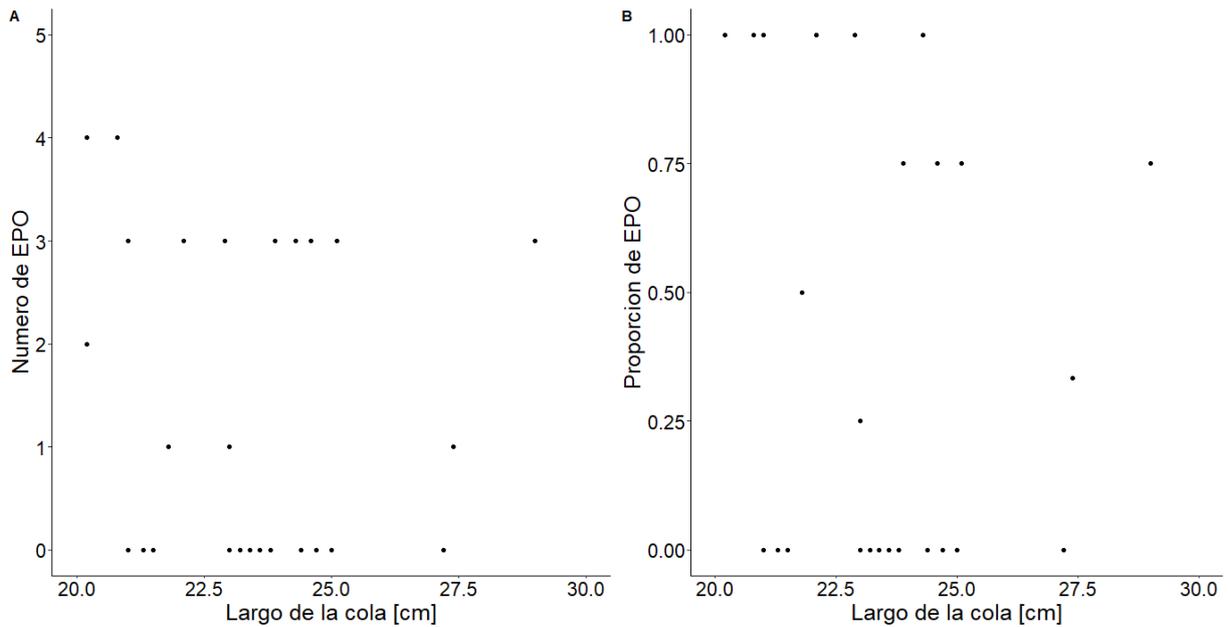


Figura 4: Relación entre el largo de la cola de los padres sociales y el número de EPOs **(A)** y la proporción de EPOs encontradas en sus nidos **(B)**.

Al compararse el largo de la cola de machos sociales y genéticos pertenecientes a un mismo nido no se observó una diferencia estadísticamente significativa (Prueba de Wilcoxon: $Z_{13} = -0,44$; $P = 0,66$; $N = 14$ nidos; Fig.5A). Además, el largo de la cola del macho social no resultó significativamente diferente al largo de cola del macho genético (GLM: $Z_{13} = -0,79$; $P = 0,43$; $N = 14$ nidos; Fig. 5B).

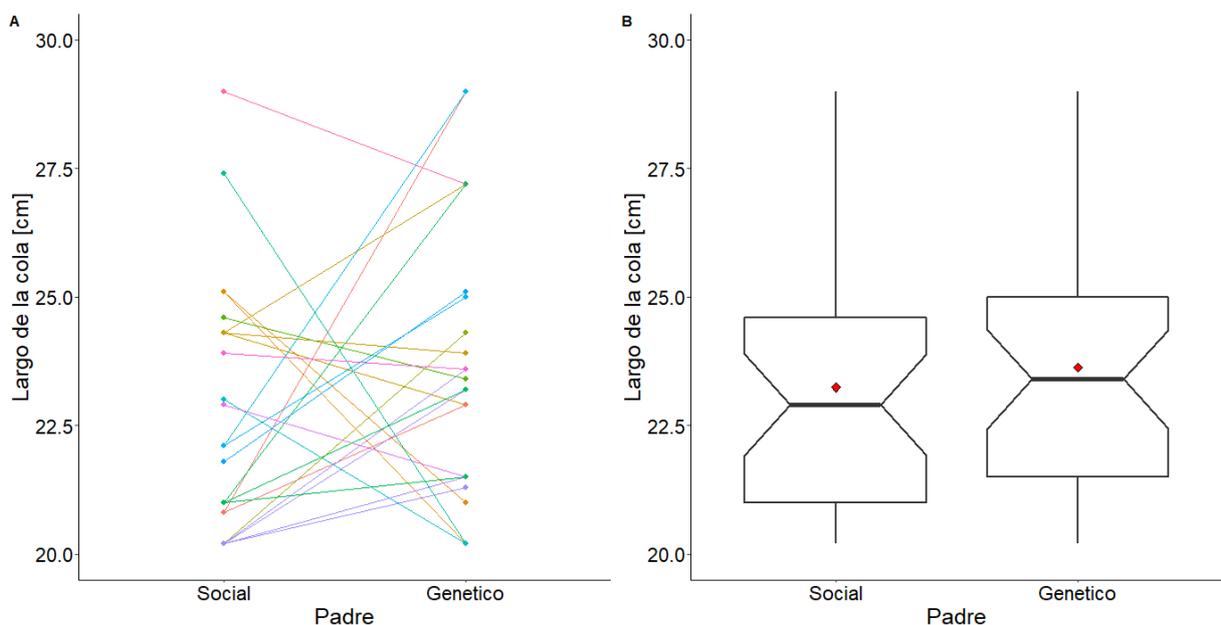


Figura 5: Relación entre el largo de la cola de los machos sociales con respecto al largo de la cola de los padres genéticos. **(A):** Relación del largo de la cola de machos con hijos en el mismo nido (igual color). **(B):** Comparación del largo de la cola de los padres sociales y genéticos.

La diferencia entre el largo de la cola del macho social y el promedio de los largos de las colas de los machos genéticos del mismo nido no estuvo relacionada con el número de EPOs (GLM: $Z_{12} = -1,42$; $P = 0,16$; $N = 14$ nidos; Fig. 7A), pero sí estuvo relacionada negativamente con la proporción de EPOs en el nido (GLM: $Z_{12} = -2,51$; $P = 0,01$; $N = 14$ nidos; Fig. 7B).

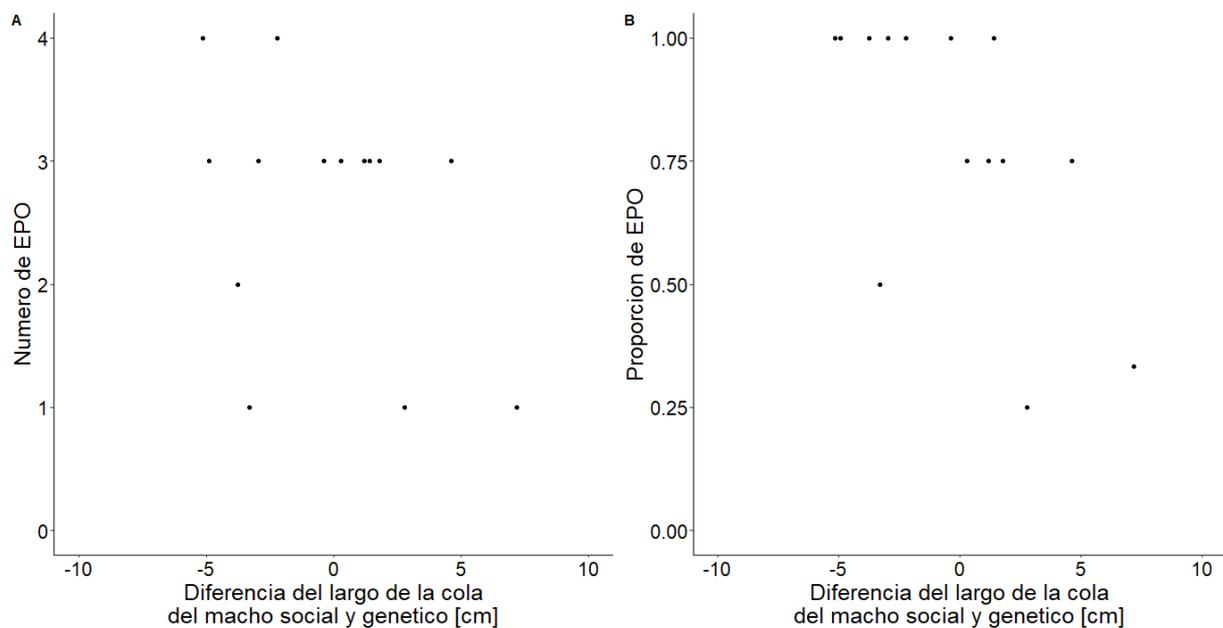


Figura 7: Relación entre la diferencia del largo de la cola de los padres sociales y el promedio del largo de las colas de los padres genéticos del nido con el número de EPOs **(A)** y la proporción de EPOs encontradas en el nido **(B)**.

No se encontró una relación estadísticamente significativa entre el largo de la cola de las hembras con respecto al número de EPOs (GLM: $Z_{18} = 0,04$; $P = 0,97$; $N = 20$ nidos; Fig. 8A) y a la proporción de EPOs encontrados en sus nidos. (GLM: $Z_{18} = 0,13$; $P = 0,89$; $N = 20$ nidos; Fig. 8B). La probabilidad de encontrar al menos una EPOs en el nido tampoco estuvo asociada con el largo de la cola de las hembras (GLM: $Z_{18} = -0,74$; $P = 0,46$; $N = 20$ nidos).

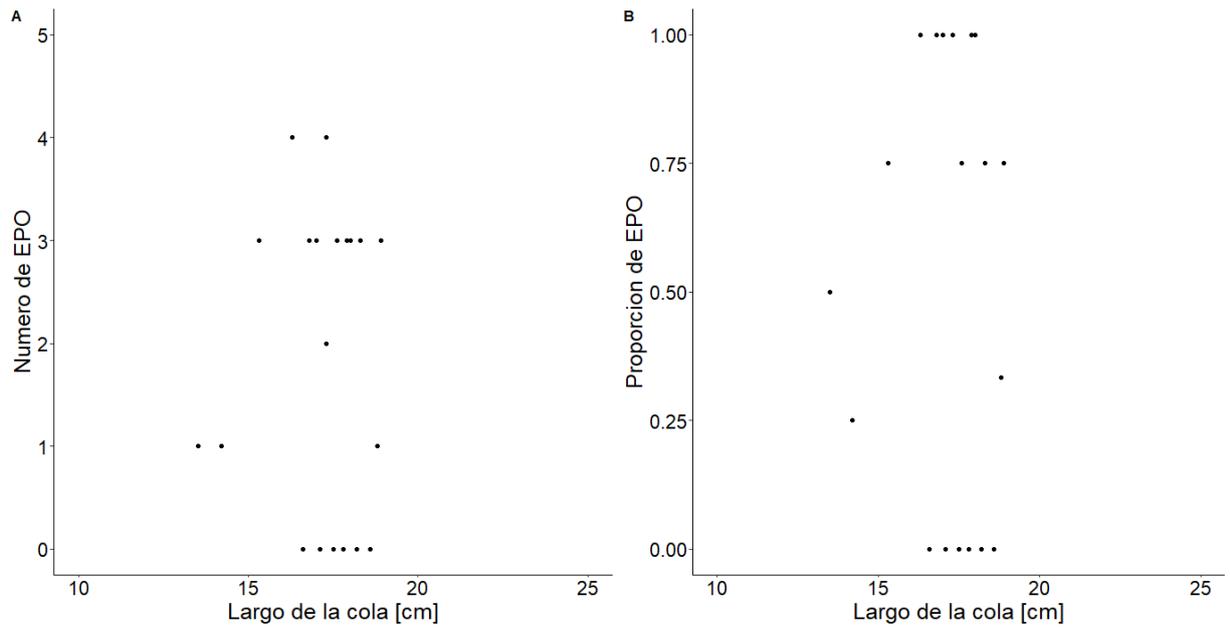


Figura 8: Relación entre el largo de la cola de las hembras y el número de EPOs (A) y la proporción de EPOs encontradas en el nido (B).

Discusión

El objetivo general de este trabajo fue estudiar la ocurrencia de EPOs y su relación con un carácter sexual secundario exagerado, el largo de la cola, en la tija. A pesar que los EPOs fueron frecuentes observándose entre el 23,5% y el 47% de los nidos analizados, y entre el 11,7% y el 37,8% de los pichones estudiados, no se encontró un mayor número o proporción de EPOs en aquellos nidos de machos o hembras con colas más cortas. Estos resultados no apoyaron la predicción planteada. Cuando se comparó el largo de cola entre los padres sociales y genéticos se encontraron resultados contradictorios, porque al comparar el largo de cola entre ambos tipos de padres no se observaron diferencias significativas. Sin embargo, cuando se analizó la diferencia del largo de cola entre ambos machos en nidos con EPOs se encontró que los machos sociales poseían colas más cortas que los genéticos. Este último resultado apoyaría la predicción que sostiene que las hembras buscaría EPCs con machos de colas más largas que su pareja social. Por lo tanto, todos los resultados en su conjunto apoyan parcialmente la hipótesis planteada aquí. Además, los resultados encontrados permiten describir completamente el sistema de apareamiento de esta especie y afirmar que es una monogamia social con poligamia genética.

En este estudio se trabajó bajo la hipótesis que las fertilizaciones por fuera de la pareja están asociadas con la exageración del carácter sexual secundario. Los resultados obtenidos indican que la ocurrencia de las EPOs es independiente del carácter sexual secundario del macho social en esta especie observándose tanto en nidos de machos con cola corta o larga. O sea, que las hembras obtienen EPCs aunque tengan como pareja social a machos con el carácter sexual secundario más exagerado. Estos resultados contrastan con los observados en *T. forficatus* donde los machos que aseguraron la paternidad con su pareja social tenían mayor longitud de la cola y mejor condición corporal (Roeder y col. 2019), o con lo reportado en *Hirundo rustica* donde se observó una relación positiva entre la paternidad extrapareja y la longitud de la cola del macho (Saino y col. 1997, Møller y Telgestrom 1997). Estos estudios, a diferencia de este trabajo, demostraron cómo la elección de la hembra por cola más largas o poseer el carácter sexual más exagerado afecta directamente la probabilidad de EPCs. Estos resultados fueron explicados bajo un mecanismo de selección sexual donde la descendencia de los individuos más ornamentados heredan ese carácter, y podrían ser los individuos preferidos en la próxima generación. De esta manera las hembras obtendrían beneficios indirectos por esa elección. Además, la relación positiva entre carácter sexual secundario y EPOs reportada en esas especies monógamas sociales demuestra cómo se genera el éxito reproductivo diferencial entre individuos del mismo sexo que poseen distinta intensidad en la expresión del carácter sexual secundario. En la especie estudiada aquí al no

encontrarse una pérdida de paternidad solo en nidos con el carácter sexual secundario menos exagerado, el éxito reproductivo diferencial entre machos esperado bajo un proceso de selección sexual no se lograría a través de una pérdida de paternidad sino que podría ser simplemente que los machos más ornamentados tengan más hijos, más EPFs o posean una mayor supervivencia.

Cuando se comparó el largo de cola promedio entre machos sociales y genéticos se encontró que no existen diferencias significativas entre ellos. Pero aquí también se estudió si la diferencia en el largo de cola entre machos sociales y genético con descendencia en el mismo nido, y no el largo de cola *per se*, podría estar asociado a las EPOs. Se encontró una mayor proporción de EPOs en el nido cuando el largo de cola del macho social era menor al del genético. Esto indicaría que las hembras buscan tener EPCs con machos que poseen una cola más larga que la de su pareja social y no necesariamente las colas más largas. Sin embargo, se observaron casos de nidos con EPOs donde el macho social poseía una cola más larga que el genético. Por lo tanto, estos resultados muestran que las hembras no estarían buscando simplemente a esos pocos machos que posean el carácter sexual más extremo al momento de tener una EPC y descartar a los machos con valores más bajos. En esta especie y con estos resultados se podría afirmar que las hembras buscan EPCs con machos que tengan colas más largas que su pareja social aunque no tengan el carácter sexual secundario más extremo. Apoyando la idea que la preferencia de las hembras por machos que posean colas más largas que su pareja social es independientemente del largo *per se*. Este tipo de preferencia no fue reportado hasta el momento en aves. Los estudios realizados encontraron el largo de cola *per se* está asociado a las EPF, o sea, que los machos sociales que sufren pérdida de paternidad tienen la menor ornamentación y poseen largos de colas más cortas (Roeder y col. 2019).

En aquellas especies donde ambos sexos poseen el carácter sexual secundario puede existir una preferencia en ambos sexos por dicho carácter (Amundsen y col. 1997, Westneat y Rambo 2000). En la especie estudiada aquí fue reportado que machos con colas largas se aparean con hembras de colas largas (Pucheta 2015). Bajo este escenario es esperable que las hembras de colas más cortas, busquen aparearse con machos de colas más largas por fuera de la pareja social, y que esto no ocurra con hembras de colas más largas porque ya estarían apareadas con esos machos. Entonces esto resultaría en una menor cantidad de EPOs en nido de hembras con las colas más largas. A pesar de esto, el largo de la cola de las hembras no estuvo relacionado ni con la presencia ni con la cantidad de EPOs en sus nidos. Este resultado es el esperable si las hembras que tienen EPOs buscan variabilidad genética en su descendencia y no solo que hereden el carácter sexual secundario.

Identificar los factores que explican la presencia de las EPOs en los nidos o qué elige la hembra al momento de elegir un macho para obtener una EPC excede el foco del presente trabajo. Sin embargo, los resultados discutidos anteriormente conducen a preguntarse por qué o qué beneficios obtiene una hembra al involucrarse en una EPF. Las hembras no solo buscan que su descendencia herede el carácter sexual exagerado de su padre genético porque las EPOs no se encuentran exclusivamente en nidos de padres con el menor largo de cola o los padres genéticos no siempre tienen un largo de cola mayor que el social. Entonces, estos resultados sugieren que las hembras podrían obtener otro tipo de beneficios indirectos como variabilidad genética o buenos genes para su descendencia. Como se mencionó anteriormente las hembras pueden aumentar la heterocigosidad de su descendencia al aparearse con distintos machos (LaPergola y col. 2022). En estos casos los padres genéticos podrían tener más alelos raros o poco frecuentes en la población en comparación con los machos sociales (Masters y col. 2003). Dado que la variación genética es crucial para adaptarse a nuevas presiones de selección producidas por los cambios ambientales en el entorno, por lo tanto, una mayor variabilidad genética podría mejorar la posibilidad de adaptación de su descendencia (Wilson y col. 2006). Una mayor heterocigosidad individual también reduce la probabilidad de que se expresen alelos perjudiciales recesivos o aumenta el número de productos génicos potencialmente útiles (Brown 1997). Por otro lado, aquellas hembras emparejadas con machos de baja calidad genética buscan EPC con machos de mayor calidad genética adquiriendo así 'buenos genes' para su descendencia (Petrie y Kempenaers 1998, Foerster y col. 2003). Como por ejemplo, los genes relacionados con el complejo mayor de histocompatibilidad (MHC) (Promerová y col. 2011, Winternitz y col. 2015), que es importante para la respuesta inmune adquirida en los vertebrados (Klein 1986). En concordancia con esto se observó que los machos con menor variabilidad alélica de MHC tenían más probabilidades de ser engañados (Promerová y col. 2011, Winternitz y col. 2015) y que las EPFs pueden estar asociadas al MHC aumentando la diversidad del MHC de la descendencia (Richardson et al. 2005). Tampoco se puede descartar como hipótesis alternativa que podría explicar la frecuencia de las EPOs observada en este estudio, que las hembras que se involucran en EPC obtienen una mayor probabilidad de fertilización de todos sus huevos (Birkhead 1995, Birkhead y Fletcher 1995, Vedder 2022).

Los porcentajes de nidos con EPOs (23-47%) y la cantidad de EPOs (11-37%) encontrados en este estudio, fueron cualitativamente distintos de los observados en otros estudios donde se estudió el mismo carácter sexual secundario estudiado aquí. Por ejemplo, el estudio realizado con *T. forficatus* que es una especie del mismo género que la tijereta y con similares características, se encontró que el 73 % de los nidos estudiados contenían EPOs y que el 59 % de los pichones resultaron ser EPOs (Roeder y col. 2019). En otra especie de características similares a la tijereta, *Hirundo rustica*, se encontró que el 71% de

las nidadas contenían al menos una EPO y que el 65% de todas las crías fueron engendradas por machos extrapareja (Mcfarlane y col. 2010). En otras especies neotropicales que no están bajo un proceso de selección sexual, o al menos no en cuanto al dimorfismo exagerado como el largo de la cola como la tijereta, los porcentajes de nidos con EPOs y cantidad de EPOs reportados fueron entre 13-41% y 6-20% (Ferreti y col. 2016, Sánchez y col. 2018 respectivamente). Estos porcentajes son similares a los encontrados en la tijereta. Si bien existe una amplia gama de especies exhiben diversos grados de EPCs (Griffith y col. 2002) se esperaba un porcentaje similar en el número de pichones y nidos con EPOs que las especies que comparten sistemas de apareamiento parecidos y están bajo un mismo mecanismo evolutivo resultado de un proceso de selección sexual. Estos menores porcentajes de EPOs encontrados en este estudio comparados con los reportados en otras especies podrían estar relacionados con diferencias en la estacionalidad entre los ambientes de esas especies. La marcada estacionalidad climática produce una alta sincronía reproductiva en las aves migratorias (Valcu y col. 2021). Cuando la reproducción está sincronizada, existen muchos individuos capaces de reproducirse simultáneamente, por lo que las hembras pueden tener una mejor oportunidad de comparar a su pareja social con otros machos de la población (Stutchbury 1998a, 1998b), resultando en una relación positiva entre la sincronía reproductiva y los EPOs a nivel interespecífico (Stutchbury y Morton 1995, Stutchbury 1998b). Este patrón fue observado principalmente en especies del hemisferio norte, el cual posee una mayor estacionalidad climática que el hemisferio sur al menos en el continente americano (Linacre y Geerts 1997, Gates y col. 1999). Entonces la menor estacionalidad del sur podría generar una menor sincronización reproductiva en especies de aves migratorias resultando en menores tasas de EPOs. No puede descartarse que los porcentajes reportados en este estudio estén sesgados por la cantidad de familias utilizadas o por errores metodológicos en la determinación de los padres sociales. Claramente un mayor tamaño muestral que aumente la robustez de los resultados y un mayor esfuerzo de muestreo para determinar a campo la identidad de los padres sociales con mayor certeza permitirá obtener patrones más concluyentes.

Conclusión

Los resultados obtenidos en este estudio muestran que esta especie monógama social además es polígama genética presentado un nivel moderado de paternidad por fuera de la pareja. A pesar de esto, aquí no se encontró una relación entre el carácter sexual secundario de los machos y hembras con la frecuencia o variación de EPOs en los nidos. O sea que las hembras eligen a machos extrapareja independientemente del largo de su cola pero sí que posea una cola más larga que su pareja social. Esto podría dar sustento a la idea que las hembras prefieren colas más largas y que podrían obtener EPFs para obtener buenos genes o una mayor variabilidad genética en su descendencia.

Este estudio contribuye a la comprensión de cómo la selección sexual podría estar actuando en la evolución del largo de la cola en las tijeretas. Los resultados obtenidos si bien no son concluyentes indicarían que las cópulas por fuera de la pareja social no estarían generando un éxito reproductivo diferencial entre los machos con colas extremas y moderadas. Lo cual conduce a preguntarse de qué manera está operando este mecanismo evolutivo en esta especie y también qué factores pueden explicar las EPOs en los nidos encontradas aquí. Estas son preguntas que podrán ser respondidas en futuros estudios.

Bibliografía

- Albrecht, T., Schnitzer, J., Kreisinger, J., Exnerová, A., Bryja, J., y Munclinger, P. (2007). Extrapair paternity and the opportunity for sexual selection in long-distant migratory passerines. *Behavioral Ecology*, 18(2), 477-486.
- Amundsen, T., Forsgren, E., y Hansen, L. T. (1997). On the function of female ornaments: male bluethroats prefer colourful females. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences*, 264(1388), 1579-1586.
- Arct, A., Drobniak, S. M., y Cichoń, M. (2015). Genetic similarity between mates predicts extrapair paternity -a meta-analysis of bird studies. *Behavioral Ecology*, 26(4), 959-968.
- Andersson, M. (1982). Female choice selects for extreme tail length in a widowbird. *Nature*, 299(5886), 818-820.
- Andersson, M. (1994). *Sexual selection*. Princeton University Press. Princeton, New Jersey.
- Beheler, A. S., Fike, J. A., y Rhodes, O. E. (2007). Eight new polymorphic microsatellite loci from the eastern phoebe (*Sayornis phoebe*). *Conservation Genetics*, 8, 1259-1261.
- Bitton, P. P., O'Brien, E. L., y Dawson, R. D. (2007). Plumage brightness and age predict extrapair fertilization success of male tree swallows, *Tachycineta bicolor*. *Animal Behaviour*, 74(6), 1777-1784.
- Birkhead, T. R. (1995). Sperm competition: evolutionary causes and consequences. *Reproduction, Fertility and Development*, 7(4), 755-775.
- Birkhead, T. R. (1999). The Evolution of Avian Breeding Systems. *Heredity*, 83(1), 101-101.
- Birkhead, T. R., y Fletcher, F. (1995). Male phenotype and ejaculate quality in the zebra finch *Taeniopygia guttata*. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences*, 262(1365), 329-334.
- Brown, J. L. (1997). A theory of mate choice based on heterozygosity. *Behavioral Ecology*, 8(1), 60-65.
- Cabrera, A. L. (1976). Regiones Fitogeográficas Argentinas. *Enciclopedia Argentina de Agricultura y Jardinería*, 2(1). Acme, Buenos Aires.
- Canal, D., Dávila, J., y Potti, J. (2011). Male phenotype predicts extra-pair paternity in pied flycatchers. *Behaviour*, 148(5-6), 691-712.
- Canal, D., Jovani, R., y Potti, J. (2012). Multiple mating opportunities boost protandry in a pied flycatcher population. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 66, 67-76.
- Cichon, M. (2003). Does prior breeding experience improve reproductive success in collared flycatcher females? *Oecologia*, 134, 78-81.
- Cleasby, I. R., y Nakagawa, S. (2012). The influence of male age on within-pair and extra-pair paternity in passerines. *Ibis*, 154(2), 318-324.
- Clutton-Brock, T. H., y Parker, G. A. (1992). Potential reproductive rates and the operation of sexual selection. *The Quarterly Review of Biology*, 67(4), 437-456.
- Cooper, N. W., Murphy, M. T., Redmond, L. J., y Dolan, A. C. (2011). Reproductive correlates of spring arrival date in the Eastern Kingbird *Tyrannus tyrannus*. *Journal of Ornithology*, 152, 143-152.

- Darwin, C. (1871). *The descent of the man, and selection in relation to sex*. London: J. Murray. 1031 pp.
- Deutsch, C. J., Haley, M. P., y Le Boeuf, B. J. (1990). Reproductive effort of male northern elephant seals: estimates from mass loss. *Canadian Journal of Zoology*, 68(12), 2580-2593.
- Dolan, A. C., Murphy, M. T., Redmond, L. J., Sexton, K., y Duffield, D. (2007). Extrapair paternity and the opportunity for sexual selection in a socially monogamous passerine. *Behavioral Ecology*, 18(6), 985-993.
- Emlen, S. T., y Oring, L. W. (1977). Ecology, sexual selection, and the evolution of mating systems. *Science*, 197(4300), 215-223.
- Evans, M. R., y Thomas, A. L. R. (1997). Testing the functional significance of tail streamers. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences*, 264(1379), 211-217.
- Fasanelli, M. N., Milla Carmona, P. S., Soto, I. M., y Tuero, D. T. (2022). Allometry, sexual selection and evolutionary lines of least resistance shaped the evolution of exaggerated sexual traits within the genus *Tyrannus*. *Journal of Evolutionary Biology*, 35(5), 669-679.
- Ferretti, V., Liljeström, M., López, A. S., Lovette, I. J., y Winkler, D. W. (2016). Extra-pair paternity in a population of Chilean Swallows breeding at 54 degrees south. *Journal of Field Ornithology*, 87(2), 155-161.
- Fisher, R. (1930). *The genetical theory of natural selection*. Clarendon Press. Oxford. UK.
- Fitzpatrick, J. (2004). Family Tyrannidae (tyrant-flycatchers). Pp. 170-462 in: del Hoyo J., A. Elliott, y D.A. Christie (eds.). *Handbook of birds of the world. Volume 9: Cotingas to pipits and wagtails*. Lynx Editions, Barcelona, Spain.
- Foerster, K., Delhey, K., Johnsen, A., Lifjeld, J. T., y Kempenaers, B. (2003). Females increase offspring heterozygosity and fitness through extra-pair matings. *Nature*, 425(6959), 714-717.
- Gates, W. L., Boyle, J. S., Covey, C., Dease, C. G., Doutriaux, C. M., Drach, R. S., y Williams, D. N. (1999). An overview of the results of the Atmospheric Model Intercomparison Project (AMIP I). *Bulletin of the American Meteorological Society*, 80(1), 29-56.
- Gerlach, N. M., McGlothlin, J. W., Parker, P. G., y Ketterson, E. D. (2012). Promiscuous mating produces offspring with higher lifetime fitness. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 279(1730), 860-866.
- Griffith, S. C., Owens, I. P., y Thuman, K. A. (2002). Extra pair paternity in birds: a review of interspecific variation and adaptive function. *Molecular Ecology*, 11(11), 2195-2212.
- Gwynne, D. T. (1990). Testing parental investment and the control of sexual selection in katydids: the operational sex ratio. *American Naturalist*, 136(4), 474-484.
- Hamilton, W. D., y Zuk, M. (1982). Heritable true fitness and bright birds: a role for parasites? *Science*, 218(4570), 384-387.
- Harrison, X. A. (2015). A comparison of observation-level random effect and Beta-Binomial models for modelling overdispersion in Binomial data in ecology y evolution. *PeerJ*, 3, e1114.
- Hill, G. E. (1990). Female house finches prefer colourful males: sexual selection for a condition-dependent trait. *Animal Behaviour*, 40(3), 563-572.

- Hoelzer, G. A. (1989). The good parent process of sexual selection. *Animal Behaviour*, 38(6), 1067-1078.
- Hoi, H., Krištofík, J., y Darolová, A. (2013). Experimentally simulating paternity uncertainty: immediate and long-term responses of male and female reed warblers *Acrocephalus scirpaceus*. *PLoS One*, 8(4), e62541.
- Horváthová, T., Nakagawa, S., Uller, T. (2012). Strategic female reproductive investment in response to male attractiveness in birds. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 279(1726), 163-170
- Houtman, A. M. (1992). Female zebra finches choose extra-pair copulations with genetically attractive males. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences*, 249(1324), 3-6.
- Hsu, Y. H., Schroeder, J., Winney, I., Burke, T., y Nakagawa, S. (2014). Costly infidelity: low lifetime fitness of extra-pair offspring in a passerine bird. *Evolution*, 68(10), 2873-2884.
- Jahn, A. E., y Tuero, D. T. (2013). Fork-tailed Flycatcher (*Tyrannus savana*) Neotropical Birds Online.
- Jahn, A. E., Levey, D. J., Cueto, V. R., Ledezma, J. P., Tuero, D. T., Fox, J. W., y Masson, D. (2013). Long-distance bird migration within South America revealed by light-level geolocators. *The Auk*, 130(2), 223-229.
- Jennions, M. D., y Petrie, M. (2000). Why do females mate multiply? A review of the genetic benefits. *Biological Reviews*, 75(1), 21-64.
- Kempnaers, B., Verheyen, G. R., y Dhondi, A. A. (1997). Extrapair paternity in the blue tit (*Parus caeruleus*): female choice, male characteristics, and offspring quality. *Behavioral Ecology*, 8(5), 481-492.
- Kempnaers, B., Congdon, B., Boag, P., y Robertson, R. J. (1999). Extrapair paternity and egg hatchability in tree swallows: evidence for the genetic compatibility hypothesis? *Behavioral Ecology*, 10(3), 304-311.
- Klein, J. (1986). Natural history of the major histocompatibility complex. Wiley, Nueva York.
- LaPergola, J. B., Riehl, C., Martínez-Gómez, J. E., Roldán-Clarà, B., y Curry, R. L. (2022). Extra-pair paternity correlates with genetic diversity, but not breeding density, in a Neotropical passerine, the black catbird. *Journal of Avian Biology*, 11, e03034.
- Lebigre, C., Alatalo, R. V., y Siitari, H. (2013). Physiological costs enforce the honesty of lek display in the black grouse (*Tetrao tetrix*). *Oecologia*, 172, 983-993.
- Linacre, E., y Geerts, B. (1997). *Climates and weather explained* (Vol. 432). London: Routledge.
- Lord, D., Geedipally, S. R., y Guikema, S. D. (2010). Extension of the application of Conway-Maxwell-Poisson models: Analyzing traffic crash data exhibiting underdispersion. *Risk Analysis: An International Journal*, 30(8), 1268-1276.
- Marshall, T. C., Slate, J. B. K. E., Kruuk, L. E. B., y Pemberton, J. M. (1998). Statistical confidence for likelihood-based paternity inference in natural populations. *Molecular ecology*, 7(5), 639-655.
- Masters, B. S., Hicks, B. G., Johnson, L. S., y Erb, L. A. (2003). Genotype and extra-pair paternity in the house wren: a rare male effect? *Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences*, 270(1522), 1393-1397.

- McFarlane, M. L., Evans, M. R., Feldheim, K. A., Prévault, M., Bowie, R. C., y Cherry, M. I. (2010). Long tails matter in sugarbirds—positively for extrapair but negatively for within-pair fertilization success. *Behavioral Ecology*, 21(1), 26-32.
- Møller, A. P. (1988). Female choice selects for male sexual tail ornaments in the monogamous swallow. *Nature*, 332(6165), 640-642.
- Møller, A. P. (1992). Sexual selection in the monogamous barn swallow (*Hirundo rustica*). II. Mechanisms of sexual selection. *Journal of Evolutionary Biology*, 5(4), 603-624.
- Møller, A. P. (1994). Sexual selection in the barn swallow (*Hirundo rustica*). IV. Patterns of fluctuating asymmetry and selection against asymmetry. *Evolution*, 48(3), 658-670.
- Møller, A. P., y Tegelström, H. (1997). Extra-pair paternity and tail ornamentation in the barn swallow *Hirundo rustica*. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 41, 353-360.
- Møller, A. P., y Thornhill, R. (1998). Bilateral symmetry and sexual selection: a meta-analysis. *The American Naturalist*, 151(2), 174-192.
- Møller, A., y Jennions, M. (2001). How important are direct fitness benefits of sexual selection? *Naturwissenschaften*, 88, 401-415.
- Morrow, E. H., Arnqvist, G., y Pitcher, T. E. (2002). The evolution of infertility: does hatching rate in birds coevolve with female polyandry? *Journal of Evolutionary Biology*, 15(5), 702-709.
- Niebuhr, V. (1981). An investigation of courtship feeding in herring gulls *Larus argentatus*. *Ibis*, 123(2), 218-223.
- Norris, K. J. (1990). Female choice and the quality of parental care in the great tit *Parus major*. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 27, 275-281.
- Petrie, M., y Kempenaers, B. (1998). Extra-pair paternity in birds: explaining variation between species and populations. *Trends in Ecology y Evolution*, 13(2), 52-58.
- Promerová, M., Vinkler, M., Bryja, J., Poláková, R., Schnitzer, J., Munclinger, P., y Albrecht, T. (2011). Occurrence of extra-pair paternity is connected to social male's MHC-variability in the scarlet rosefinch *Carpodacus erythrinus*. *Journal of Avian Biology*, 42(1), 5-10.
- Pucheta, F. (2015). ¿Existen beneficios directos para las hembras de *Tyrannus savana* al aparearse con machos de colas más largas? Tesis de Licenciatura, Facultad de Ciencias Exactas y Naturales, Universidad de Buenos Aires.
- Reynolds, J. D. (1996). Animal breeding systems. *Trends in ecology y evolution*, 11(2), 68-72.
- Richardson, D. S., Komdeur, J., Burke, T., y Von Schantz, T. (2005). MHC-based patterns of social and extra-pair mate choice in the Seychelles warbler. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 272(1564), 759-767.
- Roeder, D. V., Husak, M. S., Murphy, M. T., y Patten, M. A. (2019). Size, ornamentation, and flight feather morphology promote within-pair paternity in a sexually dimorphic passerine. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 73, 1-12.
- Saino, N., Primmer, C. R., Ellegren, H., y Møller, A. P. (1997). An experimental study of paternity and tail ornamentation in the barn swallow (*Hirundo rustica*). *Evolution*, 51(2), 562-570.

- Sánchez, R., Blendinger, P. G., Xuereb, A., y Loughheed, S. C. (2018). Extra-pair paternity in a socially monogamous neotropical tanager, the ringed warbling-finch *Poospiza torquata*. *Acta Ornithologica*, 52(2), 197-208.
- Sheldon, B. C. (1994). Male phenotype, fertility, and the pursuit of extra-pair copulations by female birds. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences*, 257(1348), 25-30.
- Slatyer, R. A., Mautz, B. S., Backwell, P. R., y Jennions, M. D. (2012). Estimating genetic benefits of polyandry from experimental studies: a meta-analysis. *Biological Reviews*, 87(1), 1-33.
- Smith, S. M. (1988). Extra-pair copulations in black-capped chickadees: the role of the female. *Behaviour*, 107(1-2), 15-23.
- Stutchbury, B. J., y Morton, E. S. (1995). The effect of breeding synchrony on extra-pair mating systems in songbirds. *Behaviour*, 132(9-10), 675-690.
- Stutchbury, B. M. (1998a). Breeding synchrony best explains variation in extra-pair mating system among avian species. *Behavioral ecology and sociobiology*, 43(3), 221-222.
- Stutchbury, B. J. (1998b). Female mate choice of extra-pair males: breeding synchrony is important. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 43(3), 213-215.
- Tarof, S. A., Ratcliffe, L. M., y Boag, P. T. (2001). Polymorphic microsatellite loci for assigning parentage in least flycatchers (*Empidonax minimus*). *Molecular Ecology Notes*, 1(3), 146-148.
- Taylor, P. W., y Yuval, B. (1999). Postcopulatory sexual selection in Mediterranean fruit flies: advantages for large and protein-fed males. *Animal Behaviour*, 58(2), 247-254.
- Trivers, R. L. (1972). Parental investment and sexual selection. In 'Sexual Selection and the Descent of Man'. (Ed. B. Campbell.) pp. 136–179. Aldinc: Chicago, 13(2).
- Valcu, C. M., Valcu, M., y Kempenaers, B. (2021). The macroecology of extra-pair paternity in birds. *Molecular Ecology*, 30(19), 4884-4898.
- Vedder, O., Komdeur, J., van der Velde, M., Schut, E., y Magrath, M. J. (2011). Polygyny and extra-pair paternity enhance the opportunity for sexual selection in blue tits. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 65, 741-752.
- Watson, C. J., Allen Beheler, A., y Rhodes Jr, O. E. (2002). Development of hypervariable microsatellite loci for use in Eastern Phoebe (*Sayornis phoebe*) and related tyrannids. *Molecular Ecology Notes*, 2(2), 117-118.
- Weatherhead, P. J., y Robertson, R. J. (1979). Offspring quality and the polygyny threshold: "the sexy son hypothesis". *American Naturalist*, 113(2), 201-208.
- Webster, M. S., Tarvin, K. A., Tuttle, E. M., y Pruett-Jones, S. (2007). Promiscuity drives sexual selection in a socially monogamous bird. *Evolution*, 61(9), 2205-2211.
- Westneat, D. F., y Birch Rambo, T. (2000). Copulation exposes female Red-winged Blackbirds to bacteria in male semen. *Journal of Avian Biology*, 31(1), 1-7.
- Whittingham, L. A., y Dunn, P. O. (2016). Experimental evidence that brighter males sire more extra-pair young in tree swallows. *Molecular Ecology*, 25(15), 3706-3715.

- Wilson, A. J., Pemberton, J. M., Pilkington, J. G., Coltman, D. W., Mifsud, D. V., Clutton-Brock, T. H., y Kruuk, L. B. (2006). Environmental coupling of selection and heritability limits evolution. *PLoS biology*, 4(7), e216.
- Winqvist, T., y Lemon, R. E. (1994). Sexual selection and exaggerated male tail length in birds. *American Naturalist*, 143(1), 95-116.
- Winternitz, J. C., Promerova, M., Polakova, R., Vinker, M., Schnitzer, J., Munclinger, P. y Albrecht, T. (2015). Effects of heterozygosity and MHC diversity on patterns of extra-pair paternity in the socially monogamous scarlet rosefinch. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 69, 459-469.
- Wolfenbarger, L. L. (1999). Red coloration of male northern cardinals correlates with mate quality and territory quality. *Behavioral Ecology*, 10(1), 80-90.