Biblioteca Digital
F C E N - U B A

BIBLIOTECA CENTRAL LUIS F LELOIR
BIBLIOTECA CENTRAL LELOIR
FACULTAD DE CIENCIAS EXACTAS Y NATURALES UBA

Tesis Doctoral

Coloración del plumaje, sistema de apareamiento y elección de pareja en el Capuchino Canela (Sporophila hypoxantha)

Fachinetti, Carolina

2012

Este documento forma parte de la colección de tesis doctorales y de maestría de la Biblioteca Central Dr. Luis Federico Leloir, disponible en digital.bl.fcen.uba.ar. Su utilización debe ser acompañada por la cita bibliográfica con reconocimiento de la fuente.

This document is part of the doctoral theses collection of the Central Library Dr. Luis Federico Leloir, available in digital.bl.fcen.uba.ar. It should be used accompanied by the corresponding citation acknowledging the source.

Cita tipo APA:
Fachinetti, Carolina. (2012). Coloración del plumaje, sistema de apareamiento y elección de pareja en el Capuchino Canela (Sporophila hypoxantha). Facultad de Ciencias Exactas y Naturales. Universidad de Buenos Aires.

Cita tipo Chicago:
Fachinetti, Carolina. "Coloración del plumaje, sistema de apareamiento y elección de pareja en el Capuchino Canela (Sporophila hypoxantha)". Facultad de Ciencias Exactas y Naturales. Universidad de Buenos Aires. 2012.

EXACTAS UBA
Facultad de Ciencias Exactas y Naturales

UBA
Universidad de Buenos Aires

Dirección: Biblioteca Central Dr. Luis F. Leloir, Facultad de Ciencias Exactas y Naturales, Universidad de Buenos Aires. Intendente Güiraldes 2160 - C1428EGA - Tel. (++54 +11) 4789-9293

Contacto: digital@bl.fcen.uba.ar

UNIVERSIDAD DE BUENOS AIRES
FACULTAD DE CIENCIAS EXACTAS Y NATURALES
DEPARTAMENTO DE ECOLOGÍA, GENÉTICA Y EVOLUCIÓN

Coloración del plumaje, sistema de apareamiento y elección de pareja en el Capuchino Canela (Sporophila hypoxantha)

Tesis presentada para optar al título de Doctor de la Universidad de Buenos Aires en el área CIENCIAS BIOLÓGICAS

Carolina Facchinetti

Director: Dr. Juan Carlos Reboreda
Consejero de estudios: Dr. Juan Carlos Reboreda

Buenos Aires, 2012

Coloración del plumaje, sistema de apareamiento y elección de pareja en el Capuchino Canela (Sporophila hypoxantha)

RESUMEN

El Capuchino Canela, Sporophila hypoxantha, es una especie sexualmente dicromática, siendo los machos adultos más coloridos y los machos juveniles indistinguibles a simple vista de las hembras. Poco se conoce sobre esta especie y los objetivos de este trabajo fueron estudiar algunos aspectos de su biología reproductiva y el posible rol de la coloración de los machos en la elección de pareja por parte de las hembras y/o en la competencia intraespecífica. Se estudió el sistema de apareamiento social y genético y la participación de machos y hembras en el cuidado parental de los huevos y/o pichones, utilizando filmaciones de nidos y herramientas moleculares. Por otro lado, se analizaron la microestructura de cortes de bárbulas de machos y hembras y la maduración de la coloración del plumaje de los machos, evaluando si existen diferencias cripticas con la coloración del plumaje de las hembras utilizando espectrofotometría de reflectancia y un modelo visual de discriminación del color. Finalmente, en experimentos con animales en cautiverio, se evaluó si la elección de pareja por parte de las hembras y la dominancia en contiendas por acceso a recursos estaban asociadas a la coloración y/o edad de los machos. El Capuchino Canela presenta monogamia social con cuidado biparental sesgado hacia las hembras. Sin embargo, se encontró que existe un mínimo del 13% de los pichones que son el resultado de fertilizaciones por fuera de la pareja social, lo que indica que el sistema de apareamiento social difiere del genético. La coloración del pecho es principalmente el resultado de la presencia de melanina y las diferencias observadas en la coloración de machos adultos y hembras se debe principalmente a la concentración de los gránulos de melaninas, mientras que las diferencias entre machos adultos y juveniles, a la distribución de los mismos en las bárbulas. La coloración de la corona es principalmente estructural, y las diferencias entre machos adultos y hembras se deben a diferencias en la organización de los gránulos de melanina en las bárbulas. Los machos presentan maduración tardía del plumaje adquiriendo el plumaje definitivo a los dos años de edad, y durante el primer año de vida, si bien parecen ser indistinguibles de las hembras, presentan diferencias en la coloración del pecho y de la corona que podrían ser percibidas por su sistema visual. En los

experimentos de elección de pareja y dominancia se observó que las hembras no mostraron una clara preferencia por la coloración o edad de los machos, y que la coloración del pecho de los machos no parece ser un indicador de la dominancia social bajo estas condiciones de estudio.

Palabras clave: Capuchino Canela, coloración del plumaje, cópulas por fuera de la pareja, cuidado parental, elección de pareja, sistema visual de las aves, Sporophila hypoxantha

Plumage coloration, mating system and mate choice in the Tawny-bellied Seedeater (Sporophila hypoxantha)

ABSTRACT

The Tawny-bellied Seedeater, Sporophila hypoxantha, is a sexually dichromatic species, with adult males more colorful and juvenile males indistinguishable from females. Little is known about this species and the aims of this work were to study some aspect of the reproductive biology and evaluate if male coloration is a sexually selected trait or an indicator of male social dominance. I studied the social and genetic mating system and the extent of parental care provided by females and males using videotapes of nest activity and molecular tools. I also examined electronic micrographs of barbules from males and females and studied plumage maturation of males and determined if juvenile males and females differ in plumage coloration using reflectance spectrometry and an avian model visual system. Finally, I conducted mate choice and dominance experiments in captivity. I found that the Tawny-bellied Seedeater is a social monogamous species with biparental care biased towards the females. However, I found a minimum of 13% of young that were the result of extra pair fertilizations, which indicates that the social and genetic mating systems are different. Breast plumage coloration was melanin-based, the differences between adult males and females were the result to differences in melanin concentration, while differences between adult and juvenile males were the result of differences in the distribution of the pigment in the barbules. Crown coloration was mainly structurally-based, and the differences between adult males and females were the result to differences in the organization of the melanin granules in the barbules. Males showed delayed plumage maturation and acquired the definitive plumage before the second reproductive season. During the first year of life juvenile males were distinguishable from females in breast and crown coloration and these differences can be detected by the visual system of conspecifics. Finally, in mate choice and dominance experiments, females did not show a clear preference for males breast coloration or age, and breast coloration of males appears not to be an indicator of social dominance under my experimental conditions.

Palabras clave: extra-pair copulation, mate choice, parental care, plumage coloration, Sporophila hypoxantha, visual system model.

AGRADECIMIENTOS

A mi director y consejero de estudios, Juan Carlos Reboreda, por confiar en mí y haberme dado la posibilidad de comenzar en este camino y guiarme a lo largo del doctorado. Gracias por seguir confiando en mí!

A la Facultad de Ciencias Exactas y Naturales de la Universidad de Buenos Aires y profesores que me permitieron formarme como Licenciada y ahora Doctora.

Al Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas (CONICET) por brindarme el sustento económico durante el desarrollo de mi doctorado.

A Alejandro Di Giacomo, por su increíble trabajo en el campo, por las muestras y videos, sin su trabajo gran parte de este proyecto no se podría haber llevado a cabo.

A Bettina Mahler, por toda su ayuda, consejos y enseñanza, que me permitieron llevar a cabo gran parte de este trabajo, y por confiar en mí. ¡Gracias Be!

A mis compañeros del laboratorio, por todo su apoyo y compañía durante esta etapa. En especial a mis amigos, por la incansable paciencia y consejos. ¡Gracias chicos! ¡Gracias Kini y Cyn por el aguante y ayuda!

A mis colegas del los laboratorios 39 y 41, en especial a Vivi Massoni.

A los chicos del museo, en especial a Leo Campagna, Lucho Calderon y Pili Benites.

A Mabel y Graciela por su alegría y trabajo, gracias por siempre solucionar todo!

A los parasitoidologos, por las extensas charlar y mates compartidos.

A mis amigas, grupete de biólogas, por su magia e incansable compañía! ¡Buena vida amigas!

A mis amigas de la vida, porque a pesar de no entender bien de que se trata todo esto, siempre me acompañan y escuchan, sobre todo en este último tiempo, son un sostén increíble! Las quiero!

A mi hermana del alma, Polaca!! GRACIAS.

A mi familia, completa, abuelos, padres, hermanos, tíos, primos, sobrinos y familia política! Gracias por estar siempre!! En especial a Juani, porque en su corto pero intenso añito y medio de estar con nosotros me enseño lo importante de esta vida! Y a mis hermanos, Seba y Juan, agradezco tanto tenerlos siempre cerca!

Y a todos los que nos cruzamos por los pasillos y hacen que este sea un lugar más que agradable para trabajar!

Otra vez,

GRACIAS, sin ustedes este camino hubiese sido mucho más difícil!

INDICE

Resumen..... i
Abstract..... iii
Agradecimientos..... v
Índice..... vi

Capítulo I. Introducción general y objetivos
1.1. Introducción
1.1.1. Sistemas de apareamiento..... 1
1.1.2. Selección sexual..... 2
1.1.3. Coloración del plumaje..... 6
1.2. Descripción del género Sporophila..... 8
1.2.1. Descripción de la especie, Sporophila hypoxantha..... 12
1.3 Objetivos..... 15
1.4. Referencias bibliográficas..... 16

Capítulo II. Sistema de apareamiento social y genético y proporción de sexos del Capuchino Canela, Sporophila hypoxantha
2.1. Introducción
2.1.1. Sistemas de apareamiento..... 26
2.1.2. Proporción de sexos..... 29
2.1.3. Objetivos y predicciones..... 31
2.2. Materiales y métodos
2.2.1. Área de estudio..... 32
2.2.2. Colección de datos..... 34
2.2.3. Análisis genéticos..... 34
2.2.3.1. Análisis de paternidad..... 34
2.2.3.2.Determinación genética del sexo..... 35
2.2.4. Análisis de datos..... 36
2.3. Resultados
2.3.1. Análisis de paternidad..... 37
2.3.2. Proporción de sexos..... 39
2.4. Discusión..... 40
2.5. Referencias bibliográficas..... 44

Capítulo III. Cuidado parental
3.1. Introducción..... 54
3.2. Materiales y métodos
3.2.1. Área de estudio..... 58
3.2.2. Descripción de las especies
3.2.2.1. Sporophila hypoxantha..... 59
3.2.2.2. Sporophila collaris..... 60
3.2.3. Recolección de datos..... 61

3.2.4. Análisis de datos..... 61
3.3. Resultados
3.3.1. Sporophila hypoxantha..... 62
3.3.2. Sporophila collaris..... 67
3.4. Discusión..... 69
3.5. Referencias bibliográficas..... 73

Capítulo IV. Descripción de la coloración de machos y hembras y dicromatismo críptico entre hembras y machos juveniles de Sporophila hypoxantha
4.1. Introducción..... 77
4.1.1. El plumaje..... 78
4.1.2. La coloración del plumaje..... 79
4.1.2.1. Melaninas..... 80
4.1.2.2. Carotenos..... 80
4.1.2.3. Colores estructurales..... 81
4.1.3. Propiedades del color..... 84
4.1.4. Sistema visual de las aves..... 85
4.1.5. Objetivos..... 91
4.2. Materiales y métodos
4.2.1. Individuos en cautiverio..... 93
4.2.2. Morfología interna de las plumas..... 95
4.2.3. Medición de la coloración y variables morfométricas..... 96
4.2.4. Modelo visual de discriminación del color..... 98
4.2.5. Análisis estadístico..... 100
4.3. Resultados
4.3.1. Micrografía de cortes de plumas..... 100
4.3.2. Descripción de la coloración y variables morfométricas..... 104
4.4. Discusión..... 107
4.5. Referencias bibliográficas..... 109

Capítulo V. Descripción de la muda y maduración del plumaje de los machos de Sporophila hypoxantha
5.1. Introducción..... 118
5.2. Materiales y métodos
5.2.1. Medición de coloración y variables morfométricas..... 121
5.2.2. Modelo visual de discriminación del color..... 122
5.2.3. Análisis estadístico..... 122
5.3. Resultados..... 123
5.3.1. Descripción de la muda..... 123
5.3.2. Descripción de la maduración del plumaje de los machos..... 125
5.3.3. Modelo visual de discriminación del color..... 130
5.4. Discusión..... 131
5.5. Referencias bibliográficas..... 133

Capítulo VI. Efectos de la coloración de los machos de Sporophila hypoxantha sobre la preferencia de las hembras y las interacciones con otros machos
6.1. Introducción..... 137
6.2. Materiales y métodos..... 141
6.2.1. Medición de la coloración del plumaje..... 141
6.2.2. Experimentos de elección de pareja..... 142
6.2.2.1. Formación de parejas de machos..... 142
6.2.2.2. Diseño experimental..... 143
6.2.2.3. Análisis de datos..... 145
6.2.3. Experimentos de dominancia..... 146
6.2.3.1. Diseño experimental y análisis de datos..... 146
6.3. Resultados
6.3.1. Experimentos de elección de pareja..... 147
6.3.2. Experimentos de dominancia..... 151
6.4. Discusión ……... 153
6.5. Referencias bibliográficas ……..... 156

Capítulo VII. Conclusiones generales..... 161
Referencias bibliográfica……... 165

Capítulo I

Introducción general y objetivos

1.1. Introducción

1.1.1. Sistemas de apareamiento

Los sistemas de apareamiento se refieren a la estrategia utilizada para formar parejas y están definidos por: 1) la cantidad de parejas obtenidas, 2) la forma en que se obtienen esas parejas y 3) si existen lazos entre los miembros de la pareja y cuáles son esos lazos (Emlen y Oring 1977). Existen cinco tipos básicos de apareamiento: monogamia, poligamia (poliginia, poliandria y poliginandria) y promiscuidad.

La monogamia es el sistema de apareamiento en el cual machos y hembras se aparean únicamente con un individuo del sexo opuesto durante al menos una estación reproductiva. Alternativamente, un sistema polígamo implica el apareamiento de un individuo con varios del sexo opuesto. Si son los machos los que se aparean con varias hembras se denomina poliginia, si la hembra se aparea con varios machos se denomina poliandria y en el caso que dos o más machos se apareen de forma exclusiva con dos o más hembras se denomina poliginandria. La promiscuidad se refiere a aquellos sistemas en los que cualquiera de los dos sexos se aparea con varios del otro sexo al azar.

Aproximadamente el 91% de las especies de aves son monógamas, pero este sistema de apareamiento es raro o está ausente en la mayoría de las especies de otros grupos de vertebrados (Lack 1968, Clutton Brock 1991). En las aves, el concepto de monogamia se refiere tanto a especies que mantienen una única pareja toda la vida, como a especies donde

la pareja se mantiene durante una única temporada reproductiva y el macho se queda junto a la hembra sólo luego de la cópula y durante el cuidado de la cría (Lack 1968).

Durante años se definió el sistema de apareamiento de acuerdo al número de parejas sociales (lo que se podía observar en el campo) sin embargo, en los últimos 20 años, el concepto de monogamia se ha modificado radicalmente a partir de la aplicación de técnicas moleculares al estudio del comportamiento (i.e. Burke y col. 1989, Burley y col. 1996, Kempenaers y col. 1997, Macedo y col. 2008). La aplicación de estas técnicas ha permitido determinar en forma directa el grado de parentesco entre individuos y a partir de estos estudios se descubrió que la mayoría de las especies de aves que presentaban monogamia social, en realidad poseían cópulas y fertilizaciones por fuera de la pareja (Griffiths 2002, Neudorf 2004), es decir que en muchos casos las crías presentes en el nido eran de un padre distinto al padre social. Además, estos estudios también permitieron constatar la existencia de parasitismo intraespecífico (i.e. hembras que colocan huevos en nidos de otras hembras de la misma especie, las que proveen cuidado parental a huevos y pichones; Petri y Moller 1991). Estos estudios llevaron a diferenciar los sistemas de apareamiento en sociales (lo que se observa) y genéticos (paternidad y maternidad determinadas a través de técnicas moleculares).

1.1.2. Selección sexual

Darwin (1871) fue quien primero estudió la naturaleza de la selección sexual y sus consecuencias para el dimorfismo sexual y los patrones de apareamiento. Se ha propuesto que el dimorfismo sexual ha evolucionado como resultado de la selección sexual, definida por Darwin (1871) como la selección que opera a través de la capacidad de los miembros de uno de los sexos, generalmente los machos, a tener acceso a los miembros del sexo

opuesto para aparearse. Darwin propuso dos fuerzas principales en la evolución de las diferencias sexuales, a las que denominó selección intrasexual (competencia entre los miembros de un sexo, generalmente los machos, para acceder a fertilizaciones) y selección intersexual (evolución de caracteres de un sexo, generalmente de los machos, que son preferidos por los miembros del otro sexo; Anderson 1994, Carranza 1994, Owens y Hartley 1998). En primer lugar, cuando un sexo se convierte en el factor limitante para el otro sexo, el resultado es un aumento en la competencia intrasexual de los miembros del sexo "disponible" para acceder a parejas del sexo "limitante". Las peleas y despliegues entre machos por la posesión de las hembras favorecen la evolución de caracteres sexuales secundarios utilizados durante las peleas y despliegues, tales como cuernos, cornamentas, espolones o grandes caninos (denominadas armamentos). En segundo lugar, Darwin sugirió el dicromatismo sexual y el desarrollo de cantos o estructuras elaboradas, como parches con coloración conspicua o plumas alargadas (denominadas ornamentos), podrían explicarse como efectos acumulativos de la preferencia sexual ejercida por las hembras al momento del apareamiento (Orians 1969). Un ejemplo de ello es la preferencia de las hembras de Euplectes progne por machos de colas más largas (Andersson 1982).

En general las hembras son el sexo limitante ya que realizan una mayor inversión en la producción de gametas, y por lo tanto son las más "selectivas" en la elección de pareja al momento del apareamiento. Una hembra podría elegir a un macho en función de beneficios directos, es decir recursos que este provea, como alimentos (Keyser y Hill 2000), lugar para nidificar (Wolfenbarger 1999), defensa del nido (Reyer y col. 1998), cuidado parental (Siefferman y Hill 2003), entre otros, que le permitirían aumentar su éxito reproductivo. Por otro lado, una hembra podría elegir a los machos en función de beneficios indirectos, es decir beneficios que la hembra no recibe directamente pero que van a recibir sus crías,

como ser atractivo sexual o buenos genes (Griffith y Pryke 2006). En la mayoría de los casos resulta difícil discriminar entre beneficios directos e indirectos ya que suelen estar asociados (Griffith y Pryke 2006).

Existen varios modelos que tratan de explicar cómo podrían haber evolucionado las preferencias de las hembras y las características de los machos. Por un lado, Fisher (1930) postuló que los caracteres secundarios de los machos podrían haber evolucionado simplemente porque resultan más atractivos para las hembras. El origen de esa característica podría tener una correlación con la viabilidad, pero una vez que comienza el proceso de elección, las hembras elegirán a machos con la característica más elaborada, ocurriendo un fenómeno de retroalimentación positiva: los machos con la característica más elaborada, tendrían más éxito ya que serían más elegidos por las hembras. A su vez, esta característica es hereda por los hijos, por lo que estos serían más atractivos para las hembras. Por otro lado, las hijas de esas hembras heredarían la preferencia por la característica más elaborada, de esta manera se genera una asociación entre la característica y la preferencia. Esta retroalimentación positiva tiene un límite, cuando la característica deja de ser viable, llegando a un equilibrio. Otro modelo que explica esta asociación, es el modelo de hándicap propuesto por Zahavi (1975, 1977). Este autor propuso que las hembras pueden elegir una señal que represente un costo para el macho y de esa manera evaluar la aptitud del mismo, ya que sería capaz de sobrevivir a pesar de llevar el carácter costoso (Andersson 1994, Carranza 1994), por ejemplo presentar una cola larga, que implicaría un costo para el vuelo, podría indicar que los machos presentan una buena condición física que les permite sobrevivir a pesar de dicho costo.

Por otro lado, un macho con características sexuales secundarias llamativas podría atraer más parejas simplemente porque es visto más fácilmente que otros machos. Un

modelo de teoría de juegos (Parker 1982) sugiere que esa atracción directa puede llevar a la evolución de dichas características aun sin variación genética en la preferencia de las hembras. A diferencia del modelo fisheriano, en este caso la preferencia de las hembras pudo haber evolucionado a raíz de las ventajas que puede traer aparearse con machos más llamativos, como por ejemplo una disminución en el tiempo o energía destinada a buscar pareja, o el menor tiempo de exposición a depredadores (Andersson 1994).

La selección sexual es relativamente más leve en especies con sistema de apareamiento monógamo mientras que es más intensa en especies poligínicas. La monogamia con cuidado biparental relativamente simétrico está asociada al monomorfismo sexual, mientras que el dimorfismo y el dicromatismo sexual lo están a sistemas de apareamiento poligínicos o poliándricos con diferencias sexuales en el cuidado parental (Lack 1968, Trivers 1972, Andersson 1994). Sin embargo, esta visión está basada en la clasificación social de los sistemas de apareamiento y ha sido enriquecida recientemente a partir de información acerca de la frecuencia de cópulas por fuera de la pareja y el reconocimiento de las diferencias entre sistemas de apareamiento sociales y genéticos (Birkhead y Møller 1992, Griffith y col. 2002). Owens y Hartley (1998) encontraron que el dimorfismo y el dicromatismo sexual en aves no muestran el mismo patrón de covariación. Mientras que las diferencias en dimorfismo están asociadas con variaciones en el sistema de apareamiento, las diferencias en el color del plumaje lo están con la variación en la frecuencia de paternidad por fuera de la pareja o diferencias en la calidad del cuidado parental de los machos. Estos resultados indicarían que el dimorfismo sexual estaría asociado a la competencia intrasexual pero el dicromatismo lo estaría con la elección por parte de la hembra (selección intersexual). Estos autores observaron además que la correlación entre dicromatismo y paternidad por fuera de la pareja está asociada a la

presencia en el macho de colores estructurales (iridiscentes, azules, púrpura) que reflejan luz en la región del ultravioleta (UV). A su vez, la correlación entre dicromatismo y cuidado parental está asociada a colores producidos por melanina y carotenos.

1.1.3. Coloración del plumaje

El plumaje de las aves es una de las características sexuales más estudiadas dentro del reino de los animales (Hill y McGraw 2006), siendo los colores llamativos un ejemplo clásico de las características que pudieron haber evolucionado a partir de la selección sexual (Darwin 1871, Andersson 1994, Searcy y Nowicki 2005, Hill 2006, Senar 2006). La coloración en este grupo puede ser el resultado de pigmentos depositados en las plumas y/o de la microestructura de las plumas (coloración estructural). La mayoría de los colores son el resultado de la combinación de ambos mecanismos, aunque generalmente predomina uno (Andersson y Prager 2006). Los colores basados en pigmentos son comunes en el plumaje, la cáscara de los huevos, la dermis y los ojos de las aves (Fox 1976). Entre los principales pigmentos se encuentran los carotenos (producen colores en el rango del amarillo al rojo; Hill 2006a), melaninas (eumelanina y feomelanina, producen colores del castaño al negro; McGraw 2006b) o pigmentos menos comunes como la porfirina, psittacofulvina y pterinas (Masello y col. 2004, McGraw 2006c). Por otro lado, los colores estructurales están producidos por la interacción física de la luz con variación a escala nanométrica del tegumento y los tejidos oculares, que difieren en el índice de difracción (Prum 2006), dando la coloración ultravioleta e iridiscente. Los colores estructurales son un componente importante de la apariencia del plumaje, piel e iris (Prum y Torres 2003).

Los plumajes basados en carotenos y melaninas juegan un importante papel en las interacciones conespecíficas (Andersson 1994), tanto en interacciones intrasexuales

(señales antagonistas o de dominancia; Senar 2006) como intersexuales (utilizada en la elección de pareja; Hill 2006). Dentro de las aves existe una gran diversidad de ornamentos conspicuos, coloridos, sugiriendo un papel importante de la coloración en la comunicación visual de este grupo. Se ha propuesto que las coloraciones basadas en carotenos señalan en forma honesta la calidad parental del macho ya que las aves no pueden sintetizar los carotenos y deben obtenerlos a partir de la dieta (Lozano 1994, 2001). También se ha propuesto que la coloración basada en carotenos es un reflejo de la calidad genética del macho (Hamilton y Zuk 1982, Blount 2004). Por su parte, la eumelanina estaría asociada a dominancia social (Senar 1999), aunque puede estar involucrada en la elección de pareja (Kigma y col. 2008). La función de las señales basadas en feomelanina ha sido poco estudiada.

Las hembras pueden beneficiarse al aparearse con machos que provean mayor cuidado parental. Sin embargo, debido a que la elección del macho precede a su actividad parental, las hembras deberían basar su elección en indicadores de la calidad del cuidado parental (Møller 1994). Algunos autores (Hoelzer 1989, Price y col. 1993) han sugerido que ciertas coloraciones de los machos evolucionaron advirtiendo la calidad de cuidado parental que estos proveen. De esta forma, las hembras podrían ganar beneficios directos (mayor viabilidad de sus crías) al elegir machos con ciertas características de coloración (i.e. Voltura y col. 2002). Por el contrario, otros autores (Burley 1986, 1988, Sheldon 2000) han planteado que el carácter del macho refleja su calidad genética y que las hembras que se aparean con estos machos ganan beneficios indirectos (buenos genes para sus crías). Las hembras invertirían más en cuidado parental para mantener a parejas de alta calidad por lo que estos machos podrían reducir su cuidado parental y ganar una ventaja en términos de supervivencia. Por otra parte, estudios en aves han mostrado que las hembras pueden

modificar la proporción primaria de sexos sesgada hacia el sexo "exitoso". Las hembras producen nidadas con proporción de sexos sesgadas a machos cuando se aparean con machos más atractivos (Ellegreen y col. 1996, Svensson y Nilsson 1996, Sheldon y col. 1999, Griffith y col. 2003). Estas hembras se beneficiarían ya que al ser un carácter heredable utilizado en la elección de pareja, estarían produciendo hijos más atractivos. En particular, Griffith y col. (2003) encontraron que hembras que se apareaban con machos que presentaban mayor brillo en la región del UV, producían una mayor proporción de machos por nidadas.

1.2. Descripción del género Sporophila

El género Sporophila (Cabanis 1844) incluye especies de pequeño tamaño corporal que se alimentan de semillas y se distribuyen en regiones abiertas y semiabiertas desde México hasta el centro de Argentina (Meyer de Schauensee 1952). Este género incluye aproximadamente 30 especies de las cuales al menos 14 de ellas están presentes en la Argentina, siendo en muchos casos simpátricas (entre 6 y 13 especies nidifican en la Mesopotamia y el este de Chaco y Formosa). Los machos de estas especies son coloridos mientras que las hembras son pálidas y virtualmente indistinguibles entre sí morfológicamente. Existe dentro de este género un grupo monofilético de 11 especies, los capuchinos, que ha experimentado una importante radiación adaptativa en el último millón de años, compuesto por: Sporophila nigrorufa, S. bouvreuil, S. minuta, S. hypoxantha, S. ruficollis, S. palustris, S. castaneiventris, S. hypochroma, S. cinnamomea, S. melanogaster y S. zelichi (Ridgely y Tudor 1989, Lijtmaer y col. 2004, Campagna y col. 2010, 2011). Recientemente se ha planteado si son todas especies diferentes o algunas son morfos de coloración diferentes dentro de la misma especie (Areta 2008, Reppening y col. 2010, Areta

y col. 2011). Por ejemplo, Areta (2008) propuso que S. zelichi debería ser considerada como un morfo de color de S. palustris. Algunas especies del grupo de los capuchinos que habitan los pastizales del noreste de Argentina (por ejemplo S. zelichi, S. palustris, S. hypochroma y S. cinnamomea) están amenazadas de extinción a nivel global (Da Silva 1999, BirdLife 2012) debido a la desaparición de pastizales naturales como resultado de actividades agrícolas, y más recientemente, forestales (Krapovickas y Di Giacomo 1998, Filloy y Belloq 2006, Di Giacomo y col. 2010).

La mayoría de los trabajos sobre especies del género Sporophila se ha centrado en temas taxonómicos y de distribución (i.e. Sick 1963, Ouellet 1992, Stiles 1996, Lijtmaer y col. 2004, Filloy y Bellocq 2006, Campagna y col. 2010, 2011). La biología reproductiva del grupo está poco estudiada y la mayoría de los trabajos se realizaron América Central (Gross 1952, Skutch 1954, Alderton 1961, Stutchbury y col. 1996, Marcondes-Machado 1997) y Brasil (Francisco 2006, 2009, Rovedder 2011, Franz 2012), excepto por el trabajo de Di Giacomo (2005) en el NE de Argentina. Estos estudios indican que Sporophila morelleti, S. schistacea, S. corvine, S. lineola, S. nigricollis, S. caerulescens, S. melanogaster y S. leucoptera, presentarían monogamia social con cuidado biparental con un mayor cuidado parental por parte de la hembra que del macho. En particular, hasta el presente no se han realizado trabajos en Argentina sobre ecología reproductiva de especies de Sporophila del grupo de los capuchinos. Recientemente, Rovedder (2011) y Franz (2012), estudiaron la historia Natural de S. melanogaster y S. hypoxantha en el Sur de Brasil, observando cuidado biparental sesgado hacía la hembra en ambos casos.

Las especies de capuchinos presentan un marcado dicromatismo sexual (Ridgely y Tudor 1989). Los machos de varias de estas especies (por ejemplo S. palustris, S. zelichi, S. cinnamomea, S. hypochroma, S. ruficollis, S. hypoxantha) presentan una coloración rufa en

la región ventral y en la rabadilla (y en algunas especies en el dorso; Figura 1.1). Por el contrario, las hembras de estas especies presentan una coloración pardo olivácea y ocrácea en el dorso y son prácticamente indistinguibles entre especies (Ridgely y Tudor 1989, Ouellet 1992). Sin embargo, recientemente Benites y col. (2010) estudiaron las diferencias en coloración entre pieles de hembras de S. hypoxantha, S. hypochroma, S. cinnamomea y S. ruficollis utilizando el modelo de discriminación del color de Vorobyev-Osorio (1998) y encontraron que, a pesar de que las hembras parecen ser indistinguibles para el ojo humano, existen diferencias en la coloración de las hembras de estas especies que podrían ser percibidas por las aves. En particular, encontraron mayores diferencias entre las hembras de S. hypoxantha y el resto de las hembras.

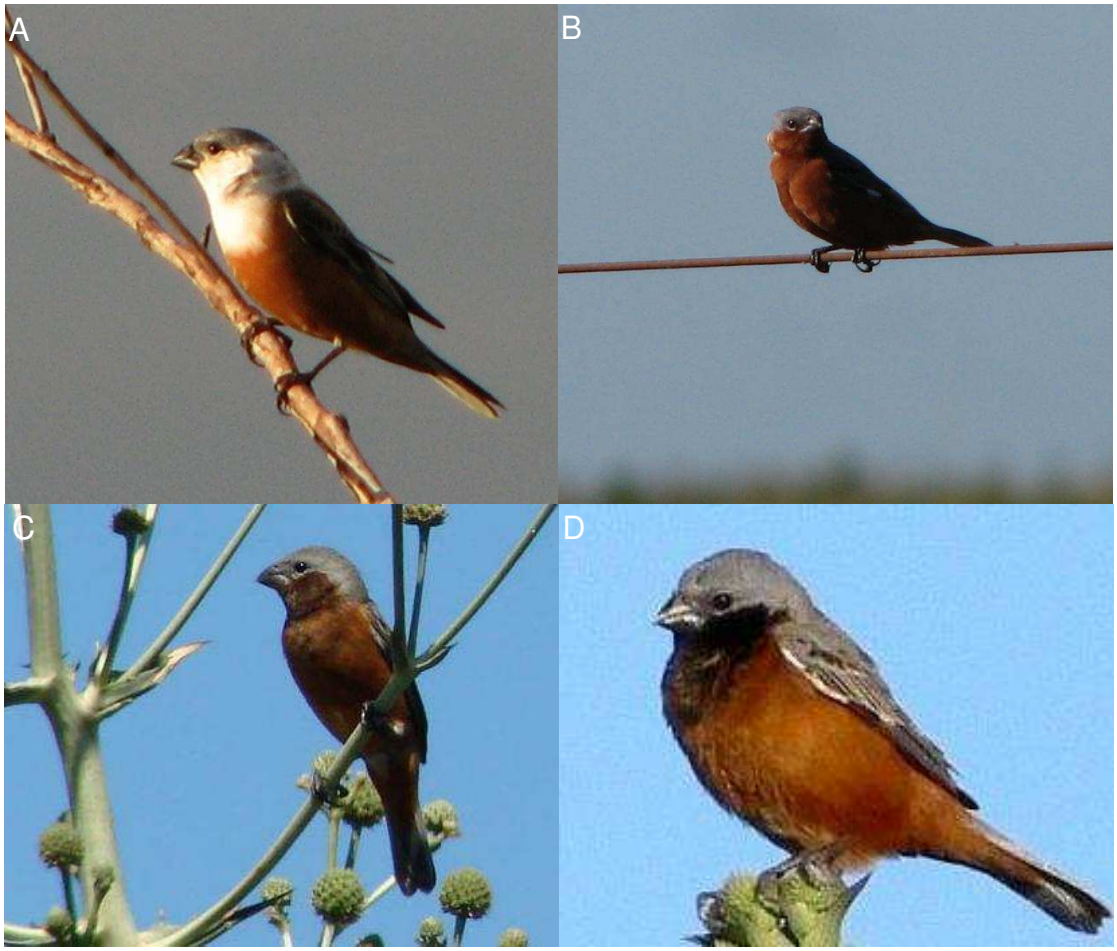

Figura 1.1: Fotos de machos de especies del género Sporophila: (A) palustris, (B) cinnamomea, (C) hypochroma y (D) ruficollis. Fotos de Ariel Ocampo, Silvia Vitale y ©www.avespampa.com.ar

1.2.1. Descripción de la especie, Sporophila hypoxantha

El Capuchino Canela (Sporophila hypoxantha, Cabanis 1851) está presente en Bolivia, Brasil, Paraguay, Uruguay y Argentina (BirdLife International 2009; Figura 1.2).

Figura 1.2: Distribución de Sporophila hypoxantha (Bird Life International 2009).

En el NE de Argentina es relativamente común en los pastizales de campos altos tanto de espartillo (Elionurus muticus) y chajapé (Imperata brasiliensis), como paja colorada (Andropogon lateralis), especialmente cercanos a cuerpos de agua (Di Giacomo 2005). Si bien varias especies de este género que comparten ciertas áreas de distribución se encuentran amenazadas de extinción o cercanas a la amenaza debido a la modificación del hábitat (Da Silva 1999, BirdLife 2009), Sporophila hypoxantha no presenta problemas de conservación, actualmente se encuentra categorizada como de preocupación menor (BirdLife 2009). Sin embargo, en algunos sitios de Brasil es considerada cercana a la amenaza (Straube y col. 2004 en Teixeira Bichinski 2011), vulnerable (IGNIS 2010) o en peligro (Fontana y col. 2003 en Teixeira Bichinski 2011). La principal amenaza para esta especie es la modificación y pérdida de los pastizales nativos como resultado de la intensificación de la agricultura y la ganadería debido al aumento de estas actividades a lo largo de todo el mundo (Da Silva 1999, Di Giacomo y Krapovickas 2005, Filloy y Bellocq 2006).

Machos y hembras de esta especie no difieren en tamaño corporal (Di Giacomo 2005, Facchinetti y col. 2011, ver capítulo IV) y, al igual que la mayoría de las especies pertenecientes a este grupo, presenta un marcado dicromatismo sexual (Ridgely and Tudor 1989; Figura 1.3). Los machos presentan la mayor parte del cuerpo de color rufa, excepto por la corona, nuca y cuello que son de color gris plomizo. Las hembras presentan colores dorso pardo oliváceo y ventral ocráceo (Ridgley and Tudor 1989; Figura 1.3).

Figura 1.3: Macho (izquierda) y hembra (derecha) de Sporophila hypoxantha. Fotos de Pilar Benites (arriba izquierda), Julián García (arriba derecha) y Carolina Facchinetti (abajo).

Durante la temporada no reproductiva es común encontrarlos en bandadas junto a individuos de su misma especie u otras especies de capuchinos, formando bandadas mixtas. Se alimentan de semillas de paja amarilla (Sorghastrum pellitum), de Echinocloa cruslgalli y de canutillo (Hymenachne amplexicaulis) y de distintas especies de Paspalum (Di Giacomo 2005).

La biología de la especie es poco conocida, excepto por el trabajo de Di Giacomo (2005) en el noroeste argentino, y más recientemente los trabajos de Teixeira Bichinski (2011) y Franz (2012) en Brasil. En el NE de Argentina la temporada reproductiva abarca desde fines de octubre a fines de marzo (Di Giacomo 2005). La mayoría de los nidos se encuentran en pastizales de campos altos de espartillo y chajapé, en menor medida en campos altos de paja colorada y otros en bañados de paja boba y paja amarilla. Los nidos pueden ser colgantes o estar asentados entre gajitos u horquetas múltiples, a una altura promedio de 70cm. Los nidos tienen forma de semiesfera profunda y son construidos exclusivamente por la hembra (Di Giacomo 2005). El tamaño de puesta es de 2 a 3 huevos, el período de incubación de 11 a 12 días donde sólo la hembra incuba y los pichones permanecen en el nido entre 9 y 10 días (Di Giacomo 2005).

1.3. Objetivos

El objetivo general de esta tesis fue estudiar algunos aspectos de la ecología reproductiva del Capuchino Canela, Sporophila hypoxantha, en particular:

1) determinar la frecuencia de fertilizaciones por fuera de la pareja y si las hembras que tienen fertilizaciones por fuera de la pareja desvían la proporción de sexos hacia los machos

2) describir el grado de participación de machos y hembras en las distintas actividades de cuidado parental
3) evaluar si existe un dicromatismo críptico entre hembras y machos juveniles
4) describir la maduración del plumaje de los machos
5) evaluar si la coloración del pecho de los machos es un indicador del status social o una característica elegida por las hembras

La hipótesis general a poner a prueba es que el sistema de apareamiento genético difiere del social, que existe una elección de pareja por parte de las hembras de esta especie y que la elección está basada en la coloración del plumaje de los machos. Por lo tanto esperamos encontrar evidencias de fertilizaciones por fuera de la pareja y preferencia de las hembras por machos de coloración más oscura en los experimentos de elección de pareja.

1.4. Referencias bibliográficas

Alderton C.C. 1961. The breeding cycle of the Yellow–bellied Seedeater in Panamá. Condor 63:390–398.

Andersson M. 1994. Sexual selection. Princeton University Press, Princeton, Nueva Jersey.

Andersson M. 1982. Female choice selects for extreme tail length in a Widowbird. Nature 299:818–820.

Andersson S. y M. Prager. 2006. Quantification of avian coloration, pp. 41–89. En Hill G.E y K.J McGraw [eds.], Bird coloration, Vol. I: Mechanisms and measurements. Harvard University Press, Massachusetts.

Areta J.I. 2008. Entre Ríos Seedeater (Sporophila zelichi): a species that never was. Journal of Field Ornithology 79:352–363.

Areta J. I., J.I Noriega, L. Pagano e I. Roesler. 2011. Unraveling the ecological radiation of the capuchinos: systematics of Dark-throated Seedeater Sporophila ruficollis and description of a new dark-collared form. Bullettin British Ornithologists' Club 131:4–23.

Benites P., M.D. Eaton, D.A. Lijtmaer, S.C. Lougheed, y P.L. Tubaro. 2010. Analysis from avian visual perspective reveals plumage colour differences among females of capuchino seedeaters (Sporophila). Journal of Avian Biology 41:597–602.

BirdLife 2012. IUCN Red list of threatened species. Version 2011.2. www.iucnredlist.org

BirdLife International. 2009. Sporophila hypoxantha. En: IUCN 2012. IUCN Red List of Threatened Species. Version 2012.2. www.iucnredlist.org

Birkhead T.R. y A.P Møller. 1992. Sperm competition in birds: Evolutionary causes and consequences. Academic Press, Londres.

Blount J.D. 2004. Carotenoids and life–history evolution in animals. Archives Biochemistry and Biophysics 430:10–15.

Burke T., N.B. Daviest, M.W. Bruford y B.J. Hatchwell. 1989. Parental care and mating behaviour of polyandrous dunnocks Prunella modularis related to paternity by DNA fingerprinting. Nature 338:249–251.

Burley N.T. 1988. The differential–allocation hypothesis: an experimental test. American Naturalist 132:611–628.

Burley N.T. 1986. Sexual selection for aesthetic traits in species with biparental care. American Naturalist 127:415–445.

Burley N.T., P.G. Parker y K. Lundy. 1996. Sexual selection and extra-pair fertilization in a socially monogamous passerine, the Zebra Finch (Taeniopygia guttata). Behavioral Ecology 7:218–226.

Campagna L., P. Benites, S.C. Loygheed, D.A. Lijtmaer, A.S. Di Giacomo, M.D. Eaton y P.L. Tubaro. 2011. Rapid phenotypic evolution during incipient speciation in continental avian radiation. Proceeding of the Royal Society B, en prensa. DOI:10.1098/rspb.2011.2170.

Campagna L., D.A. Lijtmaer, K.C.R. Kerr, A.S. Barreira, P.D.N. Hebert, S.C. Lougheed y P.L. Tubaro. 2010. DNA barcodes provide new evidence of a recent radiation in the genus Sporophila (Aves: Passeriformes). Molecular Ecology Resources 10:449–458.

Carranza J. 1994. Etología: Introducción a la ciencia del comportamiento. Universidad de Extremadura, Cáceres.

Clutton-Brock T.H. 1991. The evolution of parental care. Princeton University Press, Princeton, Nueva Jersey.

Darwin C. 1871. The descent of man and selection in relation to sex. The Modern Library, Nueva York.

Da Silva J.M.C. 1999. Seasonal movements and conservation of seedeaters of the genus Sporophila in South America. Studies in Avian Biology 19:272–280.

Di Giacomo A.G. 2005. Aves de la Reserva El Bagual, pp. 203–465. En Di Giacomo A.G. y S.F. Krapovickas [eds.], Historia natural y paisaje de la Reserva El Bagual, Provincia de Formosa, Argentina. Aves Argentinas/Asociación Ornitológica del Plata, Buenos Aires.

Di Giacomo A.S. y S.F. Krapovikas. 2005. Conserving the grassland IBAs of southern South America: Argentina, Paraguay, Uruguay and Brazil. En: Rich T. y C. J. Ralph [eds.]. Bird conservation implementation and integration in the Americas. USDA Forest Service, Pacific Southwest Research Station.

Di Giacomo A.S, P.D. Vickery, H. Casaas, O.A. Spitznagel, C. Ostrosky, S. Krapovickas y A.J. Bosso. 2010. Landscape associations of globally threatened grassland birds in the Aguapey River important bird area, Corrientes, Argentina. Bird Conservation International 20:62–73.

Ellegren H., L. Gustafsson y B.C. Sheldon. 1996. Sex ratio adjustment in relation to parental attractiveness in a wild bird population. Proceedings of the National Academy of Sciences USA 93:11723–11728.

Emlen S.T. y L.W. Oring. 1977. Ecology, sexual selection, and the evolution of mating systems. Science 197:215–23.

Facchinetti C., B. Mahler, A.G. Di Giacomo y J.C. Reboreda. 2011. Evidence of delayed plumage maturation and cryptic differentiation between juveniles and females in the Tawny-bellied Seedeater (Sporophila hypoxantha). Condor 113:907–914.

Filloy J. e I. Bellocq. 2006. Spatial variations in abundance of Sporophila seedeaters in the southern Neotropics: contrasting the effects of agricultural development and geographical position. Biodiversity and Conservation 15:3329–3340.

Fisher M.S. 1930. The genetical theory of natural selection. Oxford University Press. Oxford.

Fox D.L. 1976. Animal biochromes and structural colours. University of California Press, Berkeley.

Francisco M.R. 2009. First description of nests and eggs of the White–bellied Seedeater (Sporophila leucoptera). The Wilson Journal of Ornithology 121:628–630.

Francisco M.R. 2006. Breeding biology of the Double–collared Seedeater (Sporophila caerulescens). Wilson Journal of Ornithology 118:85–90.

Franz I. 2012. História natural de Sporophila hypoxantha Cabannis, 1851 (Aves: Emberizidae) em campos de altitude no sul do Brasil. Tesis de Maestría, Pontifícia Universidade Católica Do Rio Grande Do Sul, Porto Alegre, Brasil.

Girffith S.C. y S.R. Pryke. 2006. Benefits to females assessing color displays, pp. 233–279. En Hill G.E. y K.J. McGraw [eds.], Bird coloration, Vol. II: Function and evolution. Harvard University Press, Cambridge, Massachusetts.

Griffith S.C., J. Ornborg, A.F. Russell, S. Anderson y B.C. Sheldon. 2003. Correlations between ultraviolet coloration, overwinter survival and offspring sex ratio in the Blue Tit. Journal of Evolutionary Biology 16:1045–1054.

Griffith S.C., I.P.F. Owens y K.A. Thuman. 2002. Extra–pair paternity in birds: A review of interspecic variation and adaptive function. Molecular Ecology 11:2195–2212.

Gross A.O. 1952. Nesting of Hicks' Seedeater at Barro Colorado Island, Canal Zone. Auk 69:433–446.

Hamilton W.D. y M. Zuk. 1982. Heritable true fitness and bright birds: a role for parasites? Science 218:384–387.

Hill G.E. y K.J. McGraw. 2006. Bird coloration, Vol. II: Function and evolution. Harvard University Press, Cambridge, Massachusetts.

Hill K.J. 2006. Female mate choice for ornamental coloration, pp.137–200. En Hill G.E. y K.J. McGraw [eds.], Bird coloration, Vol. II: Function and evolution. Harvard University Press, Cambridge, Massachusetts.

Hoelzer G.A. 1989. The good parent process of sexual selection. Animal Behaviour 38:1067–1078.

Kempenaers B., G.R. Verheyen y A.A. Dhondt. 1997. Extrapair paternity in the Blue Tit (Parus caeruleus): female choice, male characteristics and offspring quality. Behavioral Ecology 8:481–492.

Keyser A.J. y G.E. Hill. 2000. Structurally based plumage coloration is an honest signal of quality un male Blue Grosbeaks. Behavioral Ecology 11:202–209.

Kigma S.A., I. Szentirmai, T. Székely, V. Bókony, M. Bleeker, A. Liker y J. Komdeur. 2008. Sexual selection and the function of a melanin-based plumage ornament in polygamous Penduline Tits Remiz pendulinus. Behavioral Ecology and Sociobiology 62:1277–1288.

Krapovickas S.K. y A.S. Di Giacomo. 1998. Conservation of Pampas and Campos grasslands in Argentina. Parks 8:47–53.

Lack D. 1968. Ecological adaptations for breeding in birds. Methuen Press, Londres.

Lijtmaer D.A., N.M.M. Sharpe, P.L. Tubaro y S.C. Lougheed. 2004. Molecular phylogenetics and diversification of the genus Sporophila (Aves: Passeriformes). Molecular Phylogenetics and Evolution 33:562–579.

Lozano G.A. 2001. Carotenoids, immunity, and sexual selection: comparing apples and oranges? American Naturalist 158:200–203.

Lozano G.A. 1994. Carotenoids, parasites, and sexual selection. Oikos 70:309–311.

Macedo R.H., J. Karubian y M.S. Webster. 2008. Extrapair paternity and sexual selection in socially monogamous birds: are tropical birds different? The Auk 125:769–777.

Marcondes-Machado L. O. 1997. Reproductive behavior of Sporophila lineola (Linnaeus) (Passeriformes, Emberizidae). Revista Brasileira de Zoologia 14:517–522.

Meyer de Schauensee R. 1952. A review of the genus Sporophila. Proceedings of the Academy of Natural Science of Philadelphia 104:153–198.

McGraw K.J. 2006a. Mechanics of carotenoid-based coloration, pp. 177–242. En Hill G.E. y K.J. McGraw [eds.], Bird coloration, Vol. I: Mechanisms and measurements. Harvard University Press, Cambridge, Massachusetts.

McGraw K.J. 2006b. Mechanics of melanin–based coloration, pp. 243–294. En Hill G.E. y K.J. McGraw [eds.], Bird coloration, Vol. I: Mechanisms and measurements. Harvard University Press, Cambridge, Massachusetts.

McGraw K.J. 2006c. Mechanics of uncommon colors: pterins, porphyrins, and psittacofulvins, pp. 354–398. En Hill G.E. y K.J. McGraw [eds.], Bird coloration, Vol. I: Mechanisms and measurements. Harvard University Press, Cambridge, Massachusetts.

Møller A.P. 1994. Sexual selection and the Barn Swallow. Oxford University Press, Oxford.

Neudorf D.L.H. 2004. Extrapair paternity in birds: understanding variation among species. Auk 121:302–307.

Orians G.H. 1969. On the evolution of mating systems in birds and mammals. The American Naturalist 103:589–603.

Ouellet H. 1992. Speciation, zoogeography and taxonomic problems in the neotropical genus Sporophila (Aves: Emberizinae). Bulletin of the Brithish Ornithological Club 112A:225–235.

Owens I.P.F. e I.R. Hartley. 1998. Sexual dimorphism in birds: Why are there so many different forms of dimorphism? Proceedings of the Royal Society of London Series B 265:397–407.

Parker G.A. 1982. Why are there so many tiny sperm? Sperm competition and the maintenance of two sexes. Journal of Theoretical Biology 96:281–294.

Petrie M. y A.P. Moller. 1991. Laying eggs in others nests—intraspesific brood parasitism in birds. Trends in Ecology and Evolution 6:315–320.

Price T., D. Schluter y N.E. Heckman. 1993. Sexual selection when the female directly benefits. Biological Journal of the Linnean Society 48:187–211.

Prum R.O. 2006. Anatomy, physics, and evolution of structural colors, pp. 295–355. En Hill G.E. y K.J. McGraw [eds.], Bird coloration, Vol. I: Mechanisms and measurements. Harvard University Press, Cambridge, Massachusetts.

Prum R.O. y R.H. Torres. 2003. A Fourier tool for the analysis of coherent light scattering by bio-optical nanostructures. Integrative and Comparative Biology 43:591–602.

Repenning M., C.E. Rovedder y C.S. Fontana. 2010. [Online] Another color morph of Sporophila Seedeater from the “capuchinos group”. Iheringia, Série Zoologia 100:369–378.

Reyer H.U., W. Fischer, P. Steck, T. Nabulon y P. Kessler. 1998. Sex-specific nest defense in House Sparrows (Passer domesticus) varies with badge size of males. Behavioral Ecology and Sociobiology 42:93–99.

Ridgely R.S. y G. Tudor. 1989. The birds of South America. Vol. I. University of Texas Press, Austin, Texas.

Rovedder C.E. 2011. História natural de Sporophila melanogaster (Pelzeln 1870) (Aves: Emberizidae) com ênfase em sua biologia reprodutiva. Tesis de maestría, Pontifícia Universidade Católica Do Rio Grande Do Sul, Porto Alegre, Brasil.

Searcy W.A. y S. Nowicki. 2005. The evolution of animal communication: Reliability and deception in signaling systems. Princeton University Press.

Senar J.C. 2006. Color displays as intrasexual signals of aggression and dominance, pp. 87–136. En G.E. Hill y K.J. McGraw [eds.], Bird coloration, Vol. II: Function and evolution. Harvard University Press, Cambridge, Massachusetts.

Senar J.C. 1999. Plumage colouration as a signal of social status. Proceedings of the International Ornithological Congress 22:1669–1686.

Sheldon B.C. 2000. Differential allocation: tests, mechanism and implications. Trends in Ecology and Evolution 15:397–402.

Sheldon B.C., S. Andersson, S.C. Griffith, J. Ornborg y J. Sendecka. 1999. Ultraviolet colour variation influences Blue Tit sex ratios. Nature 402:874–877.

Sick H. 1963. Hybridization in certain brazilian Fringillidae. Proceedings of the International Ornithological Congress 13:161–170.

Siefferman L. y G.E. Hill. 2003. Structural and melanin coloration indicate parental effort and reproductive success in male Eastern Bluebirds. Behavioral Ecology 14:855–861.

Skutch A.F. 1954. Life histories of Central American birds. Families Fringillidae, Thraupidae, Icteridae, Parulidae and Coerebidae. Pacific Coast Avifauna 31:19–49.

Stiles G. 1996. When black plus white equals gray: the nature of variation in the Variable Seedeater complex (Emberizinae: Sporophila). Ornitología Neotropical 7:75–107.

Stutchbury B.J.M., P.R. Martin y E.S. Morton. 1996. Nesting behavior of the Slate–Colored Seedeater (Sporophila schistacea) in Panamá. Ornitología Neotropical 7:63–65.

Svensson E. y J.A. Nilsson. 1996. Mate quality affects offspring sex ratio in Blue Tits. Proceedings of the Royal Society of London B 263:357–361.

Teixeira Bichinski T.A. 2011. [Online] Comportamento reprodutivo de Sporophila hypoxantha (Passeriformes: Emberizidae) no estado do Paraná. Atualidades Ornitológicas Nº 163 - Setembro/Outubro 2011 - www.ao.com.br.

Trivers R.L. 1972. Parental investment and sexual selection, pp. 136–179. En Campbell B. [ed.], Sexual selection and the descent of man. Aldine Press, Chicago, Illinois.

Voltura K.M., P.L. Schwagmeyer y D.W. Mock. 2002. Parental feeding rates in the House Sparrow, Passer domesticus: Are larger–badged males better fathers? Ethology 108:1011–1022.

Vorobyev M. y D. Osorio. 1998. Receptor noise as a determinant of colour thresholds. Proceedings of the Royal Society of London B 265:351–358.

Zahavi A. 1977. The cost of honesty (Further remarks on the handicap principle). Journal of Theoretical Biology 67:603–605.

Zahavi A. 1975. Mate selection - a selection for a handicap. Journal of Theoretical Biology 53:205–214.

Capítulo II

Sistema de apareamiento y proporción de sexos del Capuchino Canela, Sporophila hypoxantha

2.1. Introducción

2.1.1. Sistemas de apareamiento

Dentro de las aves existe una gran variedad de sistemas de apareamiento (ver Capítulo I) y esa variación se da tanto en el número de las parejas sociales como en número de las parejas sexuales (Bennet y Owens 2002). Uno de los trabajos más influyentes en el estudio de los sistemas de apareamiento fue el de Burke y col. (1989) que analizó por primera vez las fertilizaciones por fuera de la pareja utilizando herramientas moleculares. A partir de dicho trabajo se han realizado numerosos estudios en distintas especies de aves que han permitido ampliar el concepto de monogamia, el cual ha sido dividido en dos componentes: social y genético. La utilización de técnicas moleculares que permiten asignar genéticamente las crías a los padres sociales ha revelado que la monogamia social no necesariamente implica monogamia genética. Por monogamia social se entiende la asociación de un macho y una hembra durante la temporada reproductiva (pareja social), mientras que cuando se habla de monogamia genética, esta relación de pareja entre un macho y una hembra está acompañada además de una ausencia de fertilizaciones por fuera de la pareja. La paternidad por fuera de la pareja se refiere a los pichones de un nido cuyo padre social (el macho territorial y que eventualmente puede proveer cuidado parental) no es el padre genético (Ligon 1999). La mayoría de las especies que eran consideradas

monógamas (90% de las especies de aves; Lack 1968), en realidad obtienen cópulas por fuera de la pareja que suelen resultar en fertilizaciones por fuera de la pareja (Westneat y Sherman 1997, Griffith y col. 2002). En particular, Griffith y col. (2002) mostraron que menos de 20 de 150 especies de aves monógamas sociales, muestran monogamia genética, revelando que la monogamia no es el principal sistema de apareamiento en las aves, en términos de los genes que se transmiten a la descendencia.

Los beneficios que obtienen los individuos a partir de las cópulas por fuera de la pareja dependen del sexo. Las hembras podrían obtener beneficios tanto directos como indirectos. Los beneficios directos estarían relacionados con el acceso a territorios de mejor calidad (Gray 1997) o un reaseguro de la fertilización (Wetton y Parkin 1991). Los beneficios indirectos implicarían fertilización y estarían relacionados con la hipótesis de "buenos genes", que plantea que una hembra se vería favorecida al aparearse con un macho de mayor calidad genética ya que transmite esos genes a su descendencia (Kempenaers y col. 1992). Los machos, por su parte, aumentarían el éxito reproductivo al aparearse con varias hembras, aumentando así el número de descendientes (Trivers 1972).

Se ha observado que las cópulas por fuera de la pareja son más frecuentes en los paseriformes, grupo en que más del 86% de las especies presenta este comportamiento, que en los no paseriformes (Arnold y Owens 2002, Griffith y col. 2002, Calderon y col. 2011). Dentro de los paseriformes con monogamia social existe una gran variación en la frecuencia de fertilizaciones por fuera de la pareja, desde cero, en aproximadamente el 20% de las especies estudiadas (Griffith y col. 2002), hasta 55% de los pichones y 86% de las nidadas (Dixon y col 1994), con un promedio de 11,1% de pichones y 18,7% de nidos (Griffith y col. 2002). Esta variación puede darse entre especies emparentadas e incluso entre poblaciones de una misma especie (Burley y col. 1996, Morton y col. 1998, Petrie y

Kempenaers 1998, Griffith y col. 2010). Las tasas de cópulas por fuera de la pareja estarían determinadas mayormente por factores ecológicos, como la sincronía reproductiva, el tiempo de formación de las parejas, la densidad reproductiva, la mortalidad de los adultos o la importancia del cuidado parental que provee el macho; o por factores genéticos, como la variabilidad genética, la compatibilidad genética o las diferencias en la calidad genética de los machos (revisiones en Griffiths y col. 2002, Neudorf 2004, Akçay y Roughgarden 2007, O´Brien y Dawson 2011). Por ejemplo, Burley y col. (1996) encontraron que en una población de Taeniopygia guttata en cautiverio en EEUU el 26% de los pichones era resultado de fertilizaciones por fuera de la pareja, mientras que Griffith y col. (2010) encontraron que en una población natural de la misma especie en Australia, sólo el 1,7% de los pichones provenía de cópulas por fuera de la pareja. Por otro lado, Owens y Hartley (1998) mostraron que las diferencias en el color del plumaje de algunas especies estarían asociadas a las cópulas por fuera de la pareja. Estos autores observaron una correlación positiva entre el dicromatismo y la paternidad por fuera de la pareja, que además estaba asociada a la presencia en el macho de colores estructurales (iridiscentes, azules, púrpura) que reflejan luz en el UV.

Las variaciones entre diferentes familias de aves en la frecuencia de fertilizaciones por fuera de la pareja podrían explicarse principalmente por diferencias en las estrategias de historia de vida y de cuidado parental (Arnold y Owens 2002). En general, una baja frecuencia de cópulas por fuera de la pareja está asociada a especies que presentan temporadas reproductivas extensas, baja tasa de mortalidad, mayor longevidad y una contribución significativa al cuidado parental por parte de los machos (Stutchbury y Morton 2001). Por ejemplo, la familia Phalacrocaracidae (Orden Pelecaniformes) está compuesta por 39 especies de cormoranes que presentan un tiempo de vida promedio de 10-15 años,

baja tasa de mortalidad anual y una alta participación de los machos en el cuidado de los pichones. Los cormoranes presentan monogamia social y alcanzan una tasa de fertilizaciones por fuera de la pareja de no más de 16% (Piertney y col. 2003). En algunos casos se ha confirmado la monogamia genética (Calderon y col. 2011), sumándose a evidencia previa de otras aves marinas que presentan baja o nula tasa de fertilizaciones por fuera de la pareja (Anderson y Boag 2006, Anker-Nilssen y col. 2008).

En paseriformes, la mayoría de los estudios de paternidad se realizaron en especies monógamas de zonas templadas (Stutchbury y Morton 2001). Si bien gran parte de la diversidad de las aves se encuentra en la región Neotropical (Martin 2004), existen pocos estudios sobre los sistemas de apareamiento de estas especies. La mayoría de estos estudios mostraron bajos niveles de cópulas por fuera de la pareja (Stutchbury y Morton 2001, Griffith y col. 2002, Macedo y col. 2008), con algunas excepciones, como una población de Volatinia jacarina en Brasil (Carvalho y col. 2006) que presenta una frecuencia aproximada de 50% de pichones por fuera de la pareja en el 63% de los nidos. Dada la poca información que existe, resulta importante aumentar el número de estudios en especies Neotropicales, que sumen nueva evidencia y permitan analizar si los patrones de cópulas por fuera de la pareja encontrados en esta región son similares a los encontrados en otras regiones biogeográficas.

2.1.2. Proporción de sexos

La proporción de sexos es definida como la relación entre el número de machos y el número de hembras en una población (Pianka 1999). En aves, se diferencia la proporción de sexos para tres estadios: la proporción de sexos primaria, en la etapa de huevos, la proporción de sexos secundaria, en la etapa de pichones, y la proporción de sexos

operacional o poblacional que tiene en cuenta el número de individuos reproductivamente activos. En la mayoría de las especies se observa que la proporción primaria de sexos es 1:1 (Clutton-Brock 1986). Fisher (1930) fue quien primero propuso una explicación adaptativa de por qué las poblaciones tienden a presentar una proporción de sexos en equilibrio. Según Fisher, si existe una desviación en la proporción primaria de sexos, los padres que tengan hijos del sexo menos frecuente en la población se verán favorecidos con un mayor éxito reproductivo (un mayor número de nietos). Como consecuencia de ello, la tendencia a tener hijos del sexo menos frecuente aumenta en la población y la desviación en la proporción de sexos disminuye y con ello, la ventaja de tener individuos del sexo menos frecuente. Esta predicción no tiene en cuenta ciertos aspectos de las poblaciones que podrían afectar la relación de sexos secundaria o terciaria, tales como la mortalidad diferencial entre sexos, la estructura de grupo o el sistema de apareamiento (monogamia vs. poligamia). Tampoco tiene en cuenta los beneficios que obtendría una hembra en buena condición física al sesgar la proporción de sexos hacia el sexo de mayor varianza reproductiva (hipótesis de Trivers y Willard 1973). A su vez, en especies donde el costo de producir machos o hembras difiere, la relación primaria se puede desviar hacia la producción de individuos del sexo menos costoso (Fiala y Congdon 1983, Magrath y col. 2007). La posibilidad de sesgar el sexo de la descendencia tiene una base fisiológica (Hardy 1997). Al ser las hembras el sexo heterogamético (ZW), éstas podrían controlar el sexo de sus crías controlando la producción o liberación de óvulos Z o W o mediante abortos selectivos luego de la fertilización (Hardy 1997). La “calidad” o “atractivo” de los machos, asociada a alguna característica que pueda ser evaluada por las hembras, también podría influir la relación de sexos. Si esta característica es heredada por sus hijos, éstos también presentaran la característica preferida por las hembras por lo que resultaría adaptativo para hembras que se

aparean con machos con esta característica sesgar la proporción de sexos hacia los machos (y para hembras que se aparean con machos que no tienen dicha característica sesgar la proporción de sexos hacia las hembras). Si los beneficios indirectos son importantes, sería esperable que hembras que se apareen con machos de mayor calidad produzcan más machos que hembras. Se han encontrado algunas evidencias empíricas sobre este tipo de desviaciones en la proporción primaria de sexos en Poephila guttata (Burley 1982), Ficedula albicollis (Ellegren y col. 1996), Parus caeruleus (Sheldon y col. 1999) y Parus major (Kölliker y col. 1999). Bajo este escenario, si las hembras apareadas con machos de menor calidad tienen acceso a copular (por fuera de la pareja) con machos de mayor calidad sería adaptativo producir más machos que hembras. Debido a que el acceso a cópulas por fuera de la pareja puede representar un costo para las hembras (Birkhead y Moller 1992), éstas se verían beneficiadas si los hijos por fuera de la pareja representan un valor reproductivo mayor que los hijos de su pareja social. En resumen, sería esperable que en los nidos donde existan pichones por fuera de la pareja, estos sean mayormente machos (ya que supuestamente las hembras se aparearon con machos de mejor calidad que su pareja social), por lo tanto es predecible que en esos nidos se encuentre una desviación de la relación de sexos 1:1.

2.1.3. Objetivos y predicciones

Los objetivos generales de este capítulo fueron estudiar el sistema de apareamiento genético y la proporción de sexos secundaria en el Capuchino Canela. En particular: 1) determinar si existen fertilizaciones por fuera de la pareja, 2) analizar la proporción de sexos secundaria de la población, y 3) en caso de existir fertilizaciones por fuera de la

pareja, comparar la proporción de sexos entre nidos con y sin pichones por fuera de la pareja.

Hasta el momento, no hay datos ni información acerca de la ocurrencia de paternidad por fuera de la pareja en esta especie, u otras especies del género. Sin embargo, teniendo en cuenta las características de la especie, en particular su dicromatismo sexual y el cuidado biparental sesgado hacia las hembras, sería esperable que existan cópulas por fuera de la pareja, por lo que se espera encontrar pichones cuyos genotipos no coincidan con el padre social del nido.

2.2. Materiales y métodos

2.2.1. Área de estudio

La recolección de muestras se llevó a cabo en la reserva El Bagual (26° 10´ S; 58° 56´ W; Figura 2.1) durante las temporadas reproductivas (octubre-marzo) 2008-2011. La reserva se encuentra en el extremo sudeste de la provincia de Formosa, Argentina, en la eco-región del Chaco húmedo y tiene una extensión de 3,300 hectáreas (Gorleri 2005).

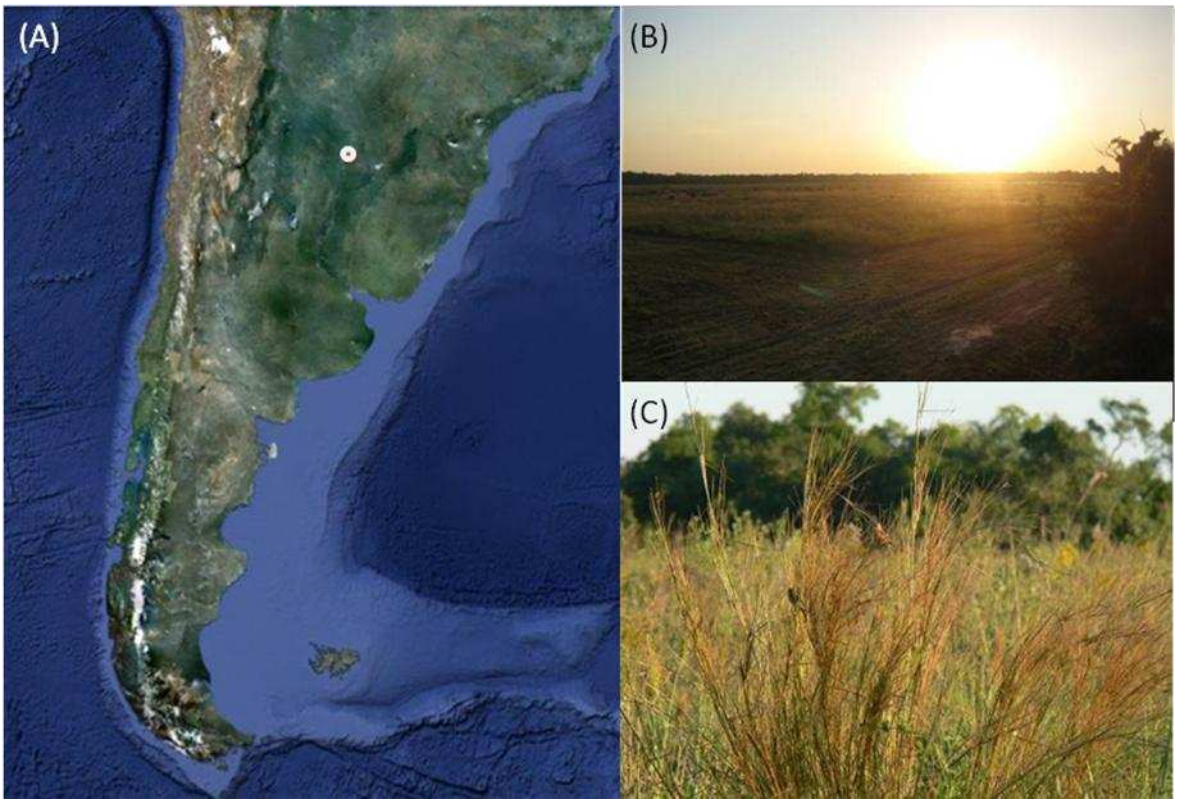

Figura 2.1: (A) Mapa de la Argentina donde se encuentra marcada la ubicación del sitio donde se recolectaron las muestras*: "Reserva* El Bagua*l", Provincia de Formosa,* (B) vista aérea de los pastizales donde nidifica Sporophila hypoxantha y (C) individuos de de Sporophila hypoxantha.

El promedio anual de precipitaciones es de 1500 mm, con temperaturas medias que varían entre 16,9° C en julio a 26,7° C en enero (Gorleri 2005). La vegetación es heterogénea, presentándose como un mosaico complejo de distintos tipos de bosques dispersos en isletas sobre una matriz de pastizales, pajonales y humedales (Morello y Adámoli 1967). El Capuchino Canela es relativamente común en El Bagual y habita los pastizales de campos altos tanto de espartillo (Elionurus muticus) y chajapé (Imperata brasiliensis), como paja colorada (Andropogon lateralis), especialmente cercanos a cuerpos de agua (Di Giacomo 2005).

2.2.2. Colección de datos

Se realizó una búsqueda intensiva de nidos durante las temporadas reproductivas del 2008-2011 (AG Di Giacomo). Los nidos fueron encontrados observando el comportamiento de los adultos durante los distintos estadios de huevos o pichones (por ejemplo llevando material para construir el nido o comida para alimentar a los pichones). Los adultos fueron capturados mediante redes de niebla cuando se acercaban al nido, marcados con un anillo de metal (Museo de Ciencias Naturales) y una combinación única de dos anillos de color (A. C. Hughes Ltd., Middlesex, UK). Se tomó una muestra de sangre de cada individuo capturado y de los pichones al día 5-7 luego de la eclosión. Las muestras (aproximadamente 20-30 µl) se tomaron mediante punción de la vena braquial con una aguja 31G y posterior recolección mediante un capilar heparinizado. Las muestras fueron disueltas en 500 µl de buffer de lisis (100mM TRIS, 100mM EDTA, 10mM NaCl, 2% SDS) y conservadas a temperatura ambiente hasta su análisis.

2.2.3. Análisis genéticos

La extracción de ADN a partir de las muestras de sangre de adultos y pichones se realizó siguiendo un protocolo estándar de sal-etanol (Miller y col. 1988).

2.2.3.1. Análisis de paternidad

Para realizar los análisis de paternidad se utilizaron seis “primers” (cebadores, Gf05, Pdoµ4, Escµ6, Mcyµ4, Gf12 y Gf08) previamente desarrollados en especies de paseriformes y que muestran un alto polimorfismo en Sporophila (Campagna y col. 2011). Los loci polimórficos se amplificaron por medio de la reacción en cadena de la polimerasa (PCR) en un equipo Labnet con un volumen de reacción de 10 µl: 50-100 ng de ADN, 0,5 µM de $MgCl_2$ (Invitrogen), 0,25 mM de cada dNTPs, 0,125 µM de cebador “forward”, 0,5

µM de cebador "reverse", 0,5 µM de cebador M13 marcado con un fluoróforo (FAM, NED, PET, VIC), 0,5 u de Taq-polimerasa (Invitrogen), y llevado al volumen total de 10 µl con agua libre de nucleasas. Las condiciones de la PCR fueron: desnaturalización inicial a 95 °C por 3 min, seguido de 40 ciclos de 95°C por 45 seg, TA°C por 45 seg y 72°C por 45 seg, y una extensión final a 72°C por 20 min. La TA es la temperatura de "annealing" (temperatura de hibridación) que depende del microsatélite: 52°C para Gf05, 56°C para Pdoµ4, Escµ6, Mcyµ4 y Gf12 y 62°C para Gf08.

Los productos de amplificación de microsatélites con marcación fluorescente se analizaron en el secuenciador de la Facultad de Ciencias Exactas y Naturales de la Universidad de Buenos Aires (ABI 3130xl de 16 capilares).

2.2.3.2. Determinación genética del sexo

Los individuos fueron sexados a partir de la amplificación de un intron de un gen altamente conservado para la proteína helicasa CHD localizado en los cromosomas sexuales de las aves (Ellegren 1996), que presenta distinto tamaño en los cromosomas sexuales Z y W. Las amplificaciones se realizaron a partir de los primers P2 y P8 (Griffiths y col. 1998) por medio de la reacción en cadena de la polimerasa (PCR) en volumen de 10 µl utilizando 50-100 ng de ADN templado, 0,5 µM de primers "forward" y "reverse", 0,25 mM de cada dNTP, 2,5 mM $MgCl_2$ y 0,25 u de Taq-Polymerasa (Invitrogen). Las condiciones de la PCR fueron: desnaturalización inicial a 94°C por 3 min, seguido de 35 ciclos a 94°C por 30 seg, 50°C por 45 seg y 72°C por 60 seg, finalizando con un ciclo de extensión a 72°C por 5 min. Los productos de PCR fueron separados en un gel de agarosa al 3% teñido con bromuro de etidio o GelRed (Biotium).

La presencia de dos bandas indica hembra (ZW), mientras que la presencia de una banda indica macho (ZZ; Figura 2.2).

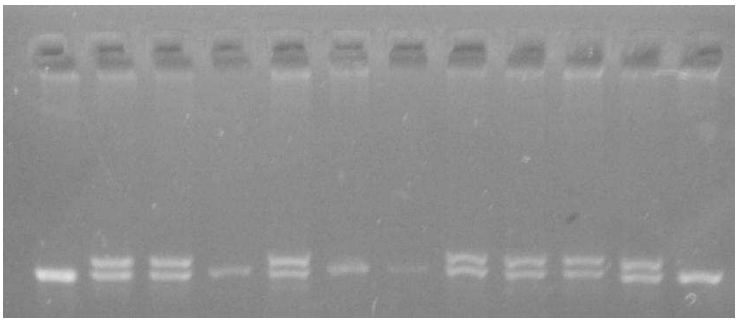

Figura 2.2: Fotografía de un gel de agarosa al 3% donde se pueden observar 12 calles sembradas con los productos de amplificación. Las calles 2, 3, 5, 8-11 corresponden a hembras, las calles 1, 4, 6, 7 y 12 a machos.

2.2.4. Análisis de datos

El genotipado se realizó utilizando el programa GeneMapper v3.7 (Applied Biosystems). La presencia de alelos nulos y fallas en la amplificación (allelic dropout y stuttering) se estudiaron con el programa Microchecker, versión 2.2.3 (Oosterhout y col. 2004). Los desvíos del equilibrio Hardy-Weinberg y de ligamiento se estudiaron con el software Cervus, versión 3.0 (Marshall y col. 1998) y GENPOP versión 4.0.10 (Raymond y Rousset 1995). Los análisis de paternidad se realizaron con el software Colony, versión 2.0.0.1 (Wang 2004) y comparación directa entre los genotipos de los pichones, las hembras y los padres sociales.

Si bien no se midió la proporción primaria de sexos, dado que trabajamos con nidadas sin fallas de eclosión, es razonable asumir que la proporción secundaria refleja la proporción primaria de sexos. Para poner a prueba la desviación de la proporción de sexos 1:1 se utilizó un Modelo Lineal Generalizado (GLM) con una función de enlace logit. En este modelo se utilizó una distribución de frecuencia binomial de los errores. La significancia fue testeada usando el estadístico de Wald, el cual sigue una distribución χ^2.

Para determinar dentro de cada temporada el desvío de la proporción primaria de sexos se realizó una prueba Binomial contra una proporción de sexos esperada de 50:50. Las pruebas estadísticas se realizaron con el paquete estadístico R, versión 2.14.1 (R Development Core Tem 2008). Además, en los nidos que presentaban dos pichones se analizó si el porcentaje de nidos con pichones sólo machos, o sólo hembras o macho y hembra, difería de lo esperado mediante una prueba χ^2.

2.3. Resultados

2.3.1. Análisis de paternidad

Dos de los microsatélites fueron excluidos del análisis: Gf08 mostró poco polimorfismo y Mcyμ4 no pudo ser amplificado para la mayoría de los individuos. Se analizaron muestras de sangre de 20 nidos. En 14 nidos se disponía de muestras de sangre de todos los miembros del grupo familiar (macho, hembra y 2-3 pichones), en cuatro nidos muestras del padre social y 2-3 pichones y en dos nidos muestras de la madre y tres pichones. En total, se analizaron 44 muestras de sangre de pichones y 34 de padres putativos (18 machos y 16 hembras). En algunos casos no se pudo obtener el genotipo completo (n = 33, para Gf12).

La población se encontraba en equilibrio de H-W y no se encontraron evidencias de desequilibrio de ligamiento. El locus Escμ6 presentó exceso de homocigotas (presencia de alelos nulos), lo cual se tomó en cuenta al momento del análisis (Tabla 2.1). En algunos casos se encontraron inconsistencias entre un pichón del nido y la madre putativa (Pdoμ5: 5 casos, Gf05: 3 casos, Escμ6: 1 caso), las cuales fueron tomadas en cuenta al momento de introducir los errores de los marcadores como posible error de genotipado. La probabilidad de exclusión combinada fue de 0,88. Dado que no se realizó un seguimiento de las parejas luego de haber sido capturadas, las fertilizaciones por fuera de la pareja se analizaron

siguiendo los siguientes criterios. En el caso en que los dos pichones del nido no correspondían con el macho muestreado, pero sí podían ser hermanos de otro padre, se plantearon dos escenarios: 1) se consideró que se había cometido un error en el muestreo del macho y no se lo asignó como macho social de ese nido o 2) se consideró que ambos pichones eran hijos por fuera de la pareja. En casos en que los pichones no compartían el padre en común se consideró que se trataba de un evento de cópula por fuera de la pareja.

Tabla 2.1. Microsatelites utilizados para el análisis de paternidad: temperatura de hibridación (TA), tamaño de los alelos en pares de bases, cantidad de alelos (k), heterocigosis observada y esperada, análisis de Hardy-Weinberg (H-W, NS: no significativo, ND: no realizado) y desequilibrio de ligamiento (Deseq. Lig., NS: no significativo).

Locus	TA	Tamaño	*k*	Heterocigosis		HW	Deseq. Lig
				Observada	Esperada		
Pdoμ4	56º	102-124	9	0,412	0,580	NS	NS
Gf05	52º	205-255	21	0,867	0,912	ND	NS
Escμ6	56º	121-137	4	0,353	0,525	NS	NS
Gf12	56º	163-207	13	0,700	0,824	ND	NS

A partir del método de comparación directa, bajo el primer escenario el 13,6 % de los pichones (6 pichones de un total de 44), que correspondían al 25% de los nidos (5 de 20), presentaron genotipos que no coincidían con el padre social de ese nido. Bajo el segundo escenario, el 41% de los pichones (18 de 44) que correspondían al 50% de los nidos (10 de 20) presentaron genotipos que no coincidían con el padre social de ese nido.

El análisis de paternidad por máxima verosimilitud arrojó resultados similares. Las familias obtenidas a partir de este análisis coinciden con lo observado con el método directo. Estos resultados fueron consistentes cuando se realizó el análisis incluyendo y

excluyendo el locus con exceso de homocigotas y variando la probabilidad de que los padres muestreados sean los padres de los pichones. La diferencia que se encuentra cuando se coloca una probabilidad baja (0.5) de que los machos muestreados sean los padres de esos nidos, es que el programa genera otros padres putativos (marcados con un *).

2.3.2. Proporción de sexos

La relación machos:hembras observada en cada temporada no difirió de la frecuencia esperada por azar 1:1 (Temporada 2008-2009: 10♂:13♀ χ^2 = 14,66, gl = 13, P = 0,33, 2009-2010: 7♂:12♀ χ^2 = 4,33 gl = 9, P = 0,88 y 2010-2011: 10♂:15♀ χ^2 = 12,33, gl = 9, P = 0,19), como tampoco difirió entre temporadas (Wald = 1,79, gl = 2, P = 0,41). Cuando los datos fueron agrupados sin tener en cuenta las temporadas, la proporción de sexos global no difirió de lo esperado por azar (Wald = 0, gl = 1, P = 0,99). Luego se analizó si existían diferencias en la proporción de nidos que tenían sólo hembras, sólo machos o mixtos, de los esperado por azar, y los resultados fueron negativos (χ^2 = 1,76, gl = 2, P = 0,41, Tabla 2.2).

Tabla 2.2: Valores observados y esperados por azar de la distribución de nidos con hembras, machos o hembras y machos.

	Nidos	Observado	Esperado	Azar
1	Hembra-Hembra	10	7,25	25%
2	Hembra-Macho	14	14,5	50%
3	Macho-Macho	5	7,25	25%

Por último, se analizó si la proporción de machos en los nidos con cópulas por fuera de la pareja difería de la proporción de machos en los nidos sin cópulas por fuera de la pareja, no encontrándose diferencias entre grupos (Escenario 1: Wald = 0,05, gl = 1, P = 0,81; escenario 2: Wald = 0,05, gl = 1, P = 0,81).

2.4. Discusión

Cerca del 90% de las especies de paseriformes consideradas monógamas presentan cópulas por fuera de la pareja, y el Capuchino Canela no es una excepción a esté patrón. Si bien se trata de una especie socialmente monógama con cuidado biparental (Di Giacomo 2005, Facchinetti y col. 2008, Franz 2012), los resultados de este capítulo muestran que el sistema de apareamiento social difiere del genético y que hay un mínimo del 13% de los pichones cuyo genotipo no coincide con el del padre social.

No se encontró una desviación de la proporción de sexos secundaria de la esperada por azar (1:1). Tampoco se encontró que la distribución de nidos con pichones sólo machos, sólo hembras o mixtos se apartara del azar. Por otro lado, la proporción de sexos encontrada en los nidos con pichones por fuera de la pareja no difirió de la encontrada en los nidos sin fertilizaciones por fuera de la pareja.

Si bien se ha planteado que las hembras que consiguen cópulas por fuera de la pareja con machos de mayor calidad que el macho social podrían desviar la proporción de sexos hacía los machos, la evidencia en aves es controversial (West y Sheldon 2002, Ewen y col. 2004). En algunas especies, existen evidencias de desviación de la proporción de sexos asociadas a diferencias en la coloración del plumaje de los machos (Sheldon y col. 1999) u otra característica fenotípica (Burley 1986, Kempenaers y col. 1997, Dreiss y col. 2006). Sin embargo, algunas de estas evidencias son controversiales (Kilner 1998, Leech y

col. 2001, revisión en Cockburn y col. 2002, Ewen y col. 2004). En particular, Ramsay y col. (2003) no encontraron una desviación de la proporción de sexos en relación a la paternidad de los machos de Parus caeruleus, contraponiéndose a lo sugerido por Kempenaers y col. (1997).

Si bien la presencia de paternidad por fuera de la pareja es altamente frecuente en las especies de paseriformes (Griffith y col. 2002), el porcentaje de fertilizaciones por fuera de la pareja varía entre las especies e incluso entre poblaciones. El valor de frecuencia de pichones por fuera de la pareja en el Capuchino Canela observado en este estudio estaría en un valor mínimo del 13% y un valor máximo del 41%. Esta incertidumbre se debe a que en algunos casos los machos capturados cerca del nido podrían no ser los verdaderos padres sociales. El mínimo valor de fertilizaciones por fuera de la pareja es de 13%, similar al promedio de paseriformes reportado por Griffith y col. (2002). Este valor corresponde al análisis realizado considerando que en aquellos casos en que el genotipo de ambos pichones difiere del genotipo del padre social se debe a un error de muestro (en esos nidos el macho capturado no es el macho social). Sin embargo, la captura de adultos se realizó en territorios bien delimitados y alejados entre sí, por lo que es razonable asumir que la probabilidad de capturar otro macho que no sea el de ese territorio y por lo tanto, el padre social, es baja. De ser correcta esta suposición la tasa de fertilizaciones por fuera de la pareja estaría cercana al 40%, lo que representaría una alta tasa de paternidad por fuera de la pareja (Griffith y col. 2002, Macedo y col. 2008). Este valor es comparable con el de especies de zonas templadas del Neartico y Paleartico, como Vireo olivaceus (Morton y col. 1998), Tachicineta bicolor (Barber y col. 1996) y Emberiza schoeniclus (Dixon y col. 1994), con el de especies subtropicales de la región de Australasia, como Malurus melanocephalus (Webster y col. 2008), y con el de otras especies del Neotropico como

Volatinia jacarina, en Brasil (Carvalho y col. 2006). Esta última especie es un emberizido neotropical, (recientemente propuesto como tráupido junto a Sporophila por Klicka y col. 2007), cercano filógeneticamente a los capuchinos (Lijtmaer y col. 2004, Klicka y col. 2007), sexualmente dicromático (Ridgely y Tudor 1989), granívoro y que habita pastizales abiertos desde el sur de México hasta el norte de Argentina y Chile (Sick 2001, Dias y col. 2009).

Las explicaciones adaptativas acerca de las variaciones de la paternidad por fuera de la pareja entre poblaciones o especies se basan principalmente en trabajos realizados para especies de zonas templadas del Neartico y Paleartico (Stutchbury y Morton 2001, Griffith y col. 2002). Las especies templadas comprenden menos del 25% del total de las especies (Martin 2004), mientras que la gran parte de la diversidad de aves se encuentra en los trópicos, principalmente en la región Neotropical (Stutchbury y Morton 2001). Por lo tanto, resulta importante analizar si las especies Neotropicales presentan un patrón de paternidad por fuera de la pareja similar al de especies templadas (Macedo y col. 2008, Tori y col. 2008).

Durante los últimos 20 años varios autores han intentado explicar los factores, tanto ecológicos como genéticos, que pueden influenciar las variaciones en las tasas de fertilización por fuera de la pareja. Algunas de las hipótesis que se han planteando tienen tanto resultados a favor, como en contra o neutros. Todas se basan en los beneficios y costos que obtendrían ambos sexos (para una revisión ver Stutchbury y Morton 1995, Griffith y col. 2002). Las principales hipótesis planteadas hasta el momento son: 1) sincronía reproductiva (Stutchbury 1998, Bennett y Owens 2002), 2) rápida formación de parejas (Westneat y Stewart 2003), 3) densidad reproductiva (Hoi and Hoi-Leitner 1997, Bennett y Owens 2002), 4) mortalidad de los adultos (Mauck y col. 1999) y 5) cuidado

parental del macho (Bennett y Owens 2002, Albrech y col. 2006). La mayoría de estas hipótesis predicen que las cópulas por fuera de la pareja deberían ser más frecuentes en las especies de zonas templadas que en las de zonas tropicales (Stuchbury y Morton 1995, 2001). Esta afirmación se basa principalmente en que en las zonas tropicales las estaciones son menos marcadas y no existe sincronía reproductiva, lo que disminuiría la probabilidad de cópulas por fuera de la pareja según la teoría de sincronía reproductiva (Weatherhead 1997). En las zonas tropicales o subtropicales existe una gran variedad de ambientes y climas y existen especies que presentan temporadas reproductivas acotadas, similar a lo que ocurre en las zonas templadas. Este es el caso de Volatinia jacarina, que habita en el centro de Brasil, donde las precipitaciones son estacionales, por lo que las temporadas reproductivas son sincrónicas. Volatinia jacarina es una especie granívora y la disponibilidad de alimento (semillas) aumenta hacia el final de la temporada de lluvias, por lo que los eventos reproductivos se restringen a ese período. Otro ejemplo, es una población de Panamá de Turdus grayi que tiene una alta frecuencia de fertilizaciones por fuera de la pareja (38% de los pichones y 53% de los nidos) y una temporada reproductiva acotada al comienzo de la estación seca (Stutchbury y col. 1998). Un escenario similar ocurriría en la Provincia de Formosa, donde el Capuchino Canela es residente y la temporada reproductiva presenta dos picos reproductivos que están asociados a las lluvias y a la fructificación de distintas especies de gramíneas (A.G. Di Giacomo, resultados no publicados). Por lo tanto, si bien la temporada reproductiva en Formosa se extiende desde mediados de octubre hasta mediados de marzo, la mayoría de los eventos reproductivos ocurren en dos períodos acotados (principios de noviembre-mediados de diciembre y principios de febrero-mediados de marzo). Dadas las características del Capuchino Canela (especie sexualmente dicromática) y de la población en el sitio en que se colectaron las muestras (alta

territorialidad y temporada reproductiva relativamente sincrónica) la presencia de paternidad por fuera de la pareja en esta población parecería seguir un patrón similar al observado en otras especies estudiadas en zonas templadas.

Una de las hipótesis acerca de los beneficios que obtendrían las hembras a través de las cópulas por fuera de la pareja, es mejorar la calidad genética de sus crías. Los machos advertirían su calidad genética a las hembras a través de la coloración del plumaje o de ornamentaciones y las hembras preferirían copular con los machos que presenten estas características. Dado que en las especies socialmente monógamas no todas las hembras pueden formar pareja con los machos de mejor calidad, se postula que aquellas hembras que estén en pareja con los machos menos preferidos intentaran acceder a cópulas por fuera de la pareja con machos de mejor calidad. En este escenario, las hembras se asegurarían los beneficios directos que le otorga su pareja social (cuidado parental, defensa del nido) y al mismo tiempo los beneficios indirectos de su pareja genética. Por otro lado, en el caso que los machos con coloración del plumaje u ornamentaciones más llamativas presenten mejores territorios, el acceso a esos territorios podría ser un beneficio directo para la hembra. Bajo este escenario, sería interesante estudiar si la coloración de los machos del Capuchino Canela es un indicador de la calidad de los mismos o de sus territorios.

2.5. Referencias bibliográficas

Akçay E. y J. Roughgarden. 2007. Extra-pair parentage: a new theory based on transactions in a cooperative game. Evolutionary Ecology Research 9:1223–1243.

Albrecht T., J. Kreisinger y J. Pialek. 2006 The strength of direct selection against female promiscuity is associated with rates of extrapair fertilizations in socially monogamous songbirds. American Naturalist 167:739–744.

Anderson D.J. y P.T. Boag. 2006. No extra-pair fertilization observed in Nazca Booby (Sula granti) broods. Wilson Journal of Ornithology 118:244–247.

Anker-Nilssen T., O. Kleven, T. Aarvak y J.T. Lifjeld. 2008. No evidence of extra-pair paternity in the Atlantic Puffin Fratercula arctica. Ibis 150:619–622

Arnold K.E.y Owens I.P.F. 2002. Extra-pair paternity and egg dumping in birds: life history, parental care and the risk of retaliation. Proceedings of the Royal Society of London B 269:1263–1269.

Barber C.A., R.J. Robertson y P.T. Boag. 1996. The high frequency of extra-pair paternity in Tree Swallows is not an artifact of nestboxes. Behavioral Ecology and Sociobiology 38:425–430.

Bennett P.M. e I.P.F. Owens. 2002. Evolutionary ecology of birds: Life histories, mating systems and extinction. Oxford University Press, Oxford.

Birkhead T.R. y A.P. Møller. 1992. Sperm competition in birds. Academic Press, Londres.

Burke T., N.B. Daviest, M.W. Bruford y B.J. Hatchwell. 1989. Parental care and mating behaviour of polyandrous dunnocks Prunella modularis related to paternity by DNA fingerprinting. Nature 338:249–251.

Burley N.T., P.G. Parker y K. Lundy. 1996. Sexual selection and extra-pair fertilization in a socially monogamous passerine, the Zebra Finch (Taeniopygia guttata). Behavioral Ecology 7:218–226.

Burley N. 1986. Sex-ratio manipulation in color-banded populations of Zebra Finches. Evolution 40:1191–1206.

Burley N. 1982. Reputed band attractiveness and sex manipulation in Zebra Finches. Science 215:423–424.

Calderón L., W.S. Svagelj, F. Quintana, S.C. Lougheed y P.L. Tubaro. 2011. No evidence of extrapair paternity or intraspecific brood parasitism in the Imperial Shag Phalacrocorax atriceps. Journal of Ornithology, en prensa, DOI 10.1007/s10336 – 011 –0754 –6.

Campagna L., P. Benites, S.C. Loygheed, D.A. Lijtmaer, A.S. Di Giacomo, M.D. Eaton y P.L. Tubaro. 2011. Rapid phenotypic evolution during incipient speciation in continental avian radiation. Proceeding of the Royal Society B, en prensa. DOI:10.1098/rspb.2011.2170.

Carvalho C.B.V., R.H. Macedo y J.A. Graves. 2006. Breeding strategies of a socially monogamous Neotropical passerine: extra-pair fertilizations, behavior, and morphology. Condor 108:579–590.

Clutton-Brock T.H. 1986. Sex ratio variation in birds. Ibis 118:317–329.

Cockburn A., S. Legge, J. Seger y M.C. Double. 2002. Sex ratio in birds and mammals: can the hypothesis be disentangled? pp. 266–286. En: Hardy I.C.W. [ed.], Sex ratios: concepts and research methods. Cambridge, Inglaterra.

Dias R.I., E.S.A. Santos y R.H. Macedo. 2009. Mating system and sexual conflict in the Blue-black Grassquit (Volatinia jacarina, Aves: Emberizidae): extra-pair mating behavior sets the scene. Oecologia Brasiliensis 13:183–191.

Di Giacomo A.G. 2005. Aves de la Reserva El Bagual, pp. 203–465. En Di Giacomo A.G. y S.F. Krapovickas [eds.], Historia natural y paisaje de la Reserva El Bagual, Provincia de Formosa, Argentina. Aves Argentinas/Asociación Ornitológica del Plata, Buenos Aires.

Dixon A., D. Ross, S.L.C. OÕMalley y T. Burke. 1994. Paternal investment inversely related to degree of extra-pair paternity in the Reed Bunting. Nature 371:698–700.

Dreiss A., M. Richard, F. Moyen, J. White, A.P. Møller y E. Danchin. 2006. Sex ratio and male sexual characters in a population of Blue Tits, Parus caeruleus. Behavioral Ecology 17:13–19.

Ellegren H. 1996. First gene on the avian W chromosome (CHD) provides a tag for universal sexing of non-ratite birds. Proceeding of the Royal Society of London B 263:1635–1641.

Ellegren H., L. Gustafsson y B.C. Sheldon. 1996. Sex ratio adjustment in relation to parental attractiveness in a wild bird population. Proceedings of the National Academy of Sciences USA 93:11723–11728.

Ewen J.G., P. Cassey y A.P. Møller. 2004. Facultative primary sex ratio variation: a lack of evidence in birds? Proceeding of the Royal Society of London B 271:1277–1282.

Facchinetti C., A.G. Di Giacomo y J.C. Reboreda. 2008. Parental Care in Tawny-bellied (Sporophila hypoxantha) and Rusty-collared (S. collaris) Seedeaters. Wilson Journal of Ornithology 120:879–883.

Fiala K.L. y Congdon J.D. 1983. Energetic consequences of sexual sizes dimorphism in nestlings Red-winged Blackbirds. Ecology 64:642–647.

Fisher M.S. 1930. The genetical theory of natural selection. Oxford University Press, Oxford.

Franz I. 2012. História natural de Sporophila hypoxantha Cabannis, 1851 (Aves: Emberizidae) em campos de altitude no sul do Brasil. Tesis de Maestría, Pontifícia Universidade Católica Do Rio Grande Do Sul, Porto Alegre, Brasil.

Gorleri M. 2005. Caracterización del Chaco Húmedo, pp.13–25. En Di Giacomo A.G. y S.F. Krapovickas [eds.], Historia natural y paisaje de la Reserva El Bagual,

Provincia de Formosa, Argentina. Aves Argentinas/Asociación Ornitológica del Plata, Buenos Aires.

Gray E.M. 1997. Female Red-winged Blackbirds accrue material benefits from populating with extra-pair males. Animal Behavior 53:625–639.

Griffith S.C., I.P.F. Owens y K.A. Thuman. 2002. Extra-pair paternity in birds: A review of interspecic variation and adaptive function. Molecular Ecology 11:2195–2212.

Griffiths R., M.C. Double, K. Orr y R.J.G. Dawson. 1998. A DNA test to sex most birds. Molecular Ecology 7:1071–1075.

Griffith S.C., C.E. Holleley, M.M. Mariette, S.R. Pryke y N. Svedin. 2010. Low level of extrapair parentage in wild Zebra Finches. Animal Behaviour 79:261–264.

Griffith S.C., J. Ornborg, A.F. Russell, S. Anderson y B.C. Sheldon. 2003. Correlations between ultraviolet coloration, overwinter survival and offspring sex ratio in the Blue Tit. Journal of Evolutionary Biology 16:1045–1054.

Hardy I.C.W. 1997. Posible factors influencing vertebrate sex ratios: an introductory overview. Applied Animal Behaviour Science 51:217–241.

Hoy H. y M. Hoy-Leitner. 1997. An alternative route to coloniality in the Bearded Tit: females pursue extra-pair fertilizations. Behavioral Ecology 8:113–119.

Kempenaers B., G.R. Verheyen y A.A. Dhondt. 1997. Extrapair paternity in the Blue Tit (Parus caeruleus): female choice, male characteristics and offspring quality. Behavioral Ecology 8:481–492.

Kempenaers B., G.R. Verheyen, M. Van den Broeck, T. Burke, C. Van Broeckhoven y A.A. Dhondt. 1992. Extra-pair paternity results from female preference for high quality males in the Blue Tit. Nature 357:494–496.

Kilner R.M. 1998. Primary and secondary sex ratio manipulation by Zebra Finches. Animal Behaviour 56:155–164.

Klicka J., K. Burns y G.M. Spellman. 2007. Defining a monophyletic Cardinalini: A molecular perspective. Molecular Phylogenetics and Evolution 45:1014–1032.

Kölliker M., P. Heeb, I. Werner, A.C. Mateman, C.M. Lessells y H. Richner. 1999. Offspring sex ratio is related to male body size in the Great Tit (Parus major). Behavioral Ecology 10:68–72.

Lack D. 1968. Ecological adaptations for breeding in birds. Methuen Press, Londres.

Leech D.I., I.R. Hartley, I.R.K. Stewart, S.C. Griffith y T. Burke. 2001. No effect of parental quality or extrapair paternity on brood sex ratio in the Blue Tit (Parus caeruleus). Behavioral Ecology 12:674–80.

Lijtmaer D.A., N.M.M. Sharpe, P.L. Tubaro y S.C. Lougheed. 2004. Molecular phylogenetics and diversification of the genus Sporophila (Aves: Passeriformes). Molecular Phylogenetics and Evolution 33:562–579.

Ligon J.D. 1999. Extra-pair copulations and their evolutionary significance, pp. 287–311. En: Ligon J.D. [ed.], The evolution of avian breeding systems. Oxford University Press, Nueva York.

Macedo R.H., J. Karubian y M.S. Webster. 2008. Extrapair paternity and sexual selection in socially monogamous birds: are tropical birds different? The Auk 125:769–777.

Magrath M.J.L., E. Van Lieshout, I. Pen, G.H. Visser y J. Komdeur. 2007. Estimating expenditure on male and female offspring in a sexually size-dimorphic bird: a comparison of different methods. Journal of Animal Ecology 76:1169–1180.

Marshall T.C., J. Slate J, L.E.B. Kruuk y J.M. Pemberton. 1998. Statistical confidence for likelihood-based paternity inference in natural populations. Molecular Ecology 7:639–655.

Martin T.E. 2004. Avian life-history evolution has an eminent past: does it have a bright future? Auk 121:289–301.

Mauck R.A., E.A. Marshall y P.G. Parker. 1999. Adult survival and imperfect assessment of parentage: effects on male parenting decisions. American Naturalist 154:99–109.

Miller S.A., D.D. Dykes y H.F. Polesky. 1988. A simple salting out procedure for extracting DNA from human nucleated cells. Nucleic Acids Research 16:1215.

Møller A.P. 1994 Sexual selection and the Barn Swallow. Oxford University Press, Oxford.

Morello J. y J. Adámoli 2005. Medio siglo descifrando el Chaco. Naturaleza y conservación 16:6–13.

Morton E.S., B.J.M. Stutchbury, J.S. Howlett y W.H. Piper. 1998. Genetic monogamy in Blue-headed vireos and a comparison with a sympatric vireo with extrapair paternity. Behavioral Ecology 9:515–524.

Neudorf D.L.H. 2004. Extrapair paternity in birds: understanding variation among species. The Auk 121:302–307.

O'Brien E.L. y R.D. Dawson. 2011. Plumage color and food availability affect male reproductive success in a socially monogamous bird. Behavioral Ecology 22:66–72.

Oosterhout C.V., W.F. Hutchinson, D.P.M. Wills y P. Shipley. 2004. MICRO-CHECKER: software for identifying and correcting genotyping errors in microsatellite data. Molecular Ecology Notes 4:535–538.

Owens I.P.F. e I.R. Hartley. 1998. Sexual dimorphism in birds: Why are there so many different forms of dimorphism? Proceedings of the Royal Society of London Series

B 265:397–407.

Petri P. y B. Kempenaers. 1998. Extra-pair paternity in birds: explaining variation between species and populations. Trends in Ecology and Evolution 13:52–58.

Pianka E.R. 1999. Evolutionary ecology. Harper y Row, Nueva York.

Piertney S.B., D.N. Carss y A. Goostrey. 2003. Population variation in the frequency of extra-pair paternity in the Great Cormorant Phalacrocorax carbo. Vogelwelt 124(Supl.):149–155.

Ramsay S.M., D.J. Mennill, K.A. Otter, L.M. Ratcliffe y P.T. Boag. 2003. Sex allocation in Black-capped Chickadees Poecile atricapilla. Journal of Avian Biology 34:134–139.

Raymond M. y F. Rousset. 1995. GENEPOP Version 1.2: population genetics software for exact tests and ecumenicism. Journal of Heredity 86:248–249.

Ridgely R.S. y G. Tudor. 1989. The birds of South America. Vol. I. University of Texas Press, Austin, Texas.

Sheldon B.C., S. Andersson, S.C. Griffith, J. Ornborg y J. Sendecka. 1999. Ultraviolet colour variation influences Blue Tit sex ratios. Nature 402:874–877.

Sick H. 2001. Ornitologia Brasileira. 3^{era} ed. Editora Nova Fronteira, Río de Janeiro.

Stutchbury B.J.M. 1998. Breeding synchrony best explains variation in extra-pair mating system among avian species. Behavioral Ecology and Sociobiology 43:221–222.

Stutchbury B.J.M. y E.S. Morton. 2001. Behavioral ecology of tropical birds. Academic Press, Londres.

Stutchbury B.J.M. y E.S. Morton. 1995. The effect of breeding synchrony on extra-pair mating systems in songbirds. Behaviour 132:675–690.

Stutchbury B.J.M., E.S. Morton y W.H. Piper. 1998. Extra-pair mating system of a synchronously breeding tropical songbird. Journal of Avian Biology 29:72–78.

Tori W.P., R. Durães, T.B. Ryder, M. Anciães, J. Karubian, R.H. Macedo, J.A.C. Uy, P.G. Parker, T.B. Smith A.C. Stein y otros. 2008. Advances in sexual selection theory: insights from tropical avifauna. Ornitología Neotropical 19(Suppl):151–163.

Trivers R.L. 1972. Parental investment and sexual selection, pp. 136–179. En: Campbell B. [ed.]. Sexual selection and the descent of man, 1871–1971. University of California Los Angeles Aldine Publishing Company, Chicago.

Trivers R.L. y D.E. Willard. 1973. Natural selection of parental ability to vary the sex ratios of offspring. Science 179:90–92.

Wang J. 2004. Sibship reconstruction from genetic data with typing errors. Genetics 166:1963-1979.

Weatherhead P. 1997. Breeding synchrony and extra-pair mating in Red-winged blackbirds. Behavioral Ecology and Sociobiology 40:151–158.

Webster M.S., C.W. Varian y J. Karubian. 2008. Plumage color and reproduction in the Red-backed Fairy-wren: Why be a dull breeder? Behavioral Ecology 19:517–524.

West S.A. y B.C. Sheldon. 2002. Constraints in the evolution of sex ratio adjustment. Science 295:1685–1688.

Westneat D.F. e I.R.K. Stewart. 2003. Extra-pair paternity in birds: causes, correlates, and conflict. Annual Revision of Ecology and Systematic 34:365–396.

Westneat D.F. y P.W. Sherman. 1997. Density and extrapair fertilizations in birds: A comparative analysis. Behavioral Ecology and Sociobiology 41:205–215.

Wetton J.H. y D.T. Parkin. 1991. An association between fertility and cuckoldry in the House Sparrow Passer domesticus. Proceding of the Royal Society of London B 245:227–233.

Capítulo III

Cuidado parental

3.1. Introducción

La mayoría de las aves, excepto las aves parásitas de cría y los megapódidos (aproximadamente el 1% de las especies conocidas), proveen alguna forma de cuidado parental luego de puesta de los huevos (Cockburn 2006). A diferencia de otros grupos de vertebrados, en las aves ambos padres presentan la potencialidad de proveer cuidado parental (Lack 1968), pudiendo contribuir a aumentar la probabilidad de supervivencia de sus crías hasta el momento de la independencia (Clutton-Brock 1991). Los principales comportamientos de cuidado parental en aves incluyen: 1) búsqueda y defensa del territorio de nidificación, 2) construcción del nido, 3) incubación de los huevos, 4) termorregulación y alimentación de los pichones, 5) guiar a los pichones al sitio de alimentación y 6) alimentación de la hembra por parte del macho durante la puesta e incubación (Silver y col. 1985). Las actividades de los padres para el cuidado de las crías pueden ser: 1) nulas, como en el caso de las aves parásitas de cría y los megapodios (incubación geotermal), 2) uniparentales, cuando uno solo de los sexos realiza dichas tareas, ya sea las hembras o los machos, 3) biparentales cuando ambos sexos están involucrados, o 4) comunales, también conocida como cría cooperativa, cuando varios adultos de ambos sexos colaboran en la crianza de los pichones (Clutton-Brock 1991, Cockburn 2006). Cockburn (2006) hizo una exhaustiva revisión de la ocurrencia de los distintos tipos de cuidado parental en aves y encontró que el 81% de las especies conocidas presentan cuidado biparental, mientras que

el cuidado uniparental por parte de la hembra se observa en el 8% de las especies y el cuidado uniparental por parte del macho se observa sólo en el 1% de las especies (aproximadamente 90 especies). A su vez, la cría cooperativa está presente en aproximadamente el 9% de las especies (852 especies), mientras que el resto presenta parasitismo de cría (1%) o calor geotermal (1%). El hecho de que en aves ambos padres tengan la posibilidad de aumentar la supervivencia de las crías (Clutton-Brock 1991), es probablemente la explicación del alto porcentaje de especies en este grupo que presentan cuidado biparental (es el grupo de vertebrados con mayor porcentaje de especies con cuidado biparental).

En las aves el sistema de apareamiento está íntimamente relacionado con la variación en el cuidado parental (Lack 1968, Bennett y Owens 2002) y dentro de este grupo, el sistema de apareamiento más común es el de monogamia social con cuidado biparental (Lack 1968, Silver y col. 1985, Burley y Johnson 2002, Neudorf 2004). La duración de las parejas monógamas varía desde una semana a toda la vida (Emlen y Oring 1977). El efecto del cuidado parental sobre el sistema de apareamiento puede ser extremo en ciertas circunstancias ambientales, por ejemplo, una rápida producción de huevos de gran tamaño restringe la posibilidad de que la hembra pueda realizar sin ayuda la incubación de los huevos y la termorregulación y alimentación de los pichones (Emlen y Oring 1977, Andersson 2005). La duración del período de incubación varía entre 11 y 12 días en paseriformes pequeños y 81 días en algunas especies de albatros, mientras que el cuidado parental de los pichones puede durar desde unos pocos días hasta un año o más (Gill 2007). Por otro lado, el rol que juegan los miembros de la pareja en el cuidado de los pichones varía desde una división igualitaria del trabajo entre los padres, por ejemplo el caso del Hornero (Furnarus rufus), donde ambos padres participan de la construcción y

defensa del nido, la incubación de los huevos, alimentación de los pichones e higiene de los nidos (Aldatz 2006, Massoni y col. 2012), hasta una situación en donde uno de los sexos realiza todo el cuidado parental sin ayuda, como en el Yetapá de Collar (Alectrurus risora) donde la hembra se encarga de la construcción del nido, la incubación de los huevos, la termorregulación y alimentación de los pichones y la higiene del nido (Di Giacomo y col. 2011) o el Ñandú (Rhea americana) donde los machos se encargan de la construcción del nido, incubación de los huevos durante 40 días y cuidado de los pichones durante los primeros meses de vida (Fernández y Reboreda 2003). En especies con cuidado biparental, los sexos pueden mostrar diferencias en la distribución de tareas, incluso poblaciones de una misma especie pueden mostrar diferencias en la tasa de alimentación de cada sexo. Por ejemplo, en una población de la Golondrina Bicolor, Tachycineta bicolor, de Nueva York (Estados Unidos) se observa que existe cuidado biparental con una mayor participación de la hembra en el cuidado de las crías (McCarty 2002) mientras que en otra población de Ontario (Canadá) la participación de hembras y machos es similar (Kempenaers y col. 1998).

El cuidado parental que ofrecen los machos de las aves es el más extensivo dentro de los vertebrados. Sin embargo, dentro de las especies monógamas sociales con cuidado biparental existe una gran variación en el tipo y extensión de cuidado parental del macho (Verner y Willson 1969, Clutton-Brock 199l, Bartlett y col. 2005). En algunos casos el cuidado parental del macho es indirecto y se restringe a ayudar a construir los nidos (65% de las subfamilias de aves), y/o alimentar a la hembra durante la puesta de huevos y/o el período de incubación (48% de las subfamilias), sin embargo, en la mayoría de las subfamilias, los machos incuban (68%) y cuidan de los pichones, ya sea alimentándolos

(71%) o escoltándolos a los sitios de alimentación (73%; Ridley 1978, Silver y col. 1985, Ketterson y Nolan 1994).

El cuidado biparental presenta ventajas tanto para las hembras como para los machos, siempre y cuando el cuidado biparental de los huevos y/o pichones sea importante para el éxito reproductivo (Maynard Smith 1977). La importancia del cuidado biparental es mayor bajo determinadas circunstancias: 1) la necesidad de un cuidado continuo de los huevos o pichones debido a temperaturas extremas (frío o calor) o predación y 2) la demanda nutricional de los pichones (Emlen y Oring 1977).

Se conoce muy poco sobre la biología reproductiva y cuidado parental del Capuchino Canela, excepto por el trabajo de Di Giacomo (2005), donde se describe que ambos sexos están involucrados en el cuidado de los pichones. Sin embargo no se conoce en detalle la participación de machos y hembras en esta tarea, excepto por un trabajo reciente de Franz (2012) en una población de Brasil, donde observa que el cuidado parental es sesgado hacia la hembra. Existe información sobre el cuidado parental de otras especies de Sporophila, como S. morelleti, S. corvina y S. nigricollis. Estas especies presentan cuidado biparental sesgado hacía las hembras, quienes realizan la incubación y empolle de los huevos y pichones sin ayuda del macho, mientras que ambos sexos participan en la alimentación de los pichones (Gross 1952, Skutch 1954, Alderton 1961). Stutchbury y col. (1996), observaron que S. schistacea presenta cuidado por parte de la hembra únicamente. Existen otros dos trabajos de Marcondes-Machado (1997) en S. lineola y Francisco (2006) en S. caerulescens. Estos autores observaron un patrón similar al de las otras especies del género, con cuidado biparental sesgado hacía la hembra. Finalmente, Rovedder (2011) estudió la historia natural de S. melanogaster, en Brasil, siendo este el primer trabajo que estudió en profundidad la biología reproductiva de una especie perteneciente al grupo de los

capuchinos. Las hembras de S. melanogaster construyen el nido e incuban los pichones sin ayuda del macho, el que comienza a participar de la alimentación una vez que los pichones tienen 4 días de edad. Sumando otra evidencia acerca de que el grupo de Sporophila presentaría cuidado biparental sesgado hacía las hembras, lo que parecería ser un carácter ancestral.

El objetivo de este capítulo fue evaluar la participación de machos y hembras del Capuchino Canela en el cuidado parental durante los períodos de incubación y dos edades diferentes de pichones. Además, se compararon estos resultados con los del Corbatita Dominó, S. Collaris (Figura 3.2), una especie del género Sporophila que no pertenece al grupo de los capuchinos (Lijtmaer y col. 2004), pero que tiene una amplia simpatría con S. hypoxantha.

En particular, se analizó en el Capuchino Canela y en el Corbatita Dominó la frecuencia y duración de las visitas al nido por parte de ambos miembros de la pareja y la coordinación de estas visitas. A partir de esta información se evaluó: 1) la participación relativa de hembras y machos en la incubación de los huevos y 2) la participación relativa de hembras y machos en la termorregulación y alimentación de los pichones y limpieza del nido. A partir de los resultados obtenidos en estudios en otras especies del género, se espera que tanto el Capuchino Canela como el Corbatita Dominó presenten cuidado biparental pero con una mayor participación de la hembra.

3.2. Materiales y métodos

3.2.1. Área de estudio

La recolección de datos (videofilmaciones de nidos del Capuchino Canela y Corbatita Dominó) se realizó en la reserva El Bagual, Provincia de Formosa (para más información

ver Capítulo II) durante las temporadas reproductivas (octubre-marzo) 2004-2005 y 2005-2006.

3.2.2. Descripción de las especies

3.2.2.1. Sporophila hypoxantha

En el sitio de estudio el Capuchino Canela es residente todo el año, anida en pastizales secos de Elionurus muticus e Imperata brasiliensis o Andropogon lateralis, y en pastizales húmedos de Paspalum intermedium y Sorghastrum setosum (Di Giacomo 2005). La biología reproductiva de esta especie en el sitio de estudio ha sido descripta por Di Giacomo (2005). La temporada reproductiva comienza durante la segunda mitad de octubre y se extiende hasta la segunda mitad de marzo y presenta dos picos de intentos de nidificación, uno en noviembre y otro en febrero. Los nidos son copas semiesféricas abiertas, construidos a una altura de aproximadamente 70 cm del suelo (Figura 3.1). El tamaño de la puesta es de 2-3 huevos, la incubación comienza con la puesta del penúltimo huevo y dura aproximadamente 11-12 días y los pichones abandonan el nido a la edad de 9-10 días de edad.

Figura 3.1: Nidos de Sporophila hypoxantha (A) aspecto; (B) con huevos y (C) con pichones. Fotos de Alejandro Di Giacomo.

3.2.2.2. Sporophila collaris

El Corbatita Dominó (Figura 3.2) es una especie sexualmente dicromática donde machos y hembras difieren en coloración pero no en tamaño (~ 12-13 g, Di Giacomo 2005). El rango de distribución abarca el sur de Brasil, Bolivia, Paraguay, Uruguay y el norte de Argentina (Birdlife 2009).

Figura 3.2: Foto del Corbatita Dominó, Sporophila collaris. La foto de la izquierda muestra a un macho y la de la derecha muestra un grupo de 2 machos, una hembra (abajo) y un juvenil (arriba). www.avespampa.com.ar

Son residentes en nuestra área de estudio donde nidifican en los bañados de Cyperus giganteus desde principios de noviembre hasta fines de abril. El nido es una copa semiesférica abierta a una altura de 1-1.5 m sobre el nivel del suelo (Figura 3.3). El tamaño de puesta es de 2-3 huevos; la incubación comienza con el penúltimo huevo y dura entre 12-13 días. Los pichones permanecen en el nido hasta los 9-12 días de edad (Di Giacomo 2005).

Figura 3.3: Nidos de Sporophila collaris (A) aspecto; (B) con huevos y (C) con pichones.

3.2.3. Recolección de datos

Los nidos se visitaron diariamente o cada dos días de manera de identificar el primer día de puesta y el día de eclosión de los pichones. Se filmaron los nidos utilizado una cámara de video Hi8 CCD ubicada a 1.5-2 metros del nido. Las grabaciones duraron entre dos y cuatro horas. Para S. hypoxantha se filmaron seis nidos durante período de incubación (12 horas de grabación), 13 nidos con pichones de 2-4 días de edad (36 hrs) y cinco nidos con pichones de 7-9 días de edad (12 hrs). Mientras que para S. collaris se filmaron cuatro nidos durante el período de incubación (8hrs), cuatro nidos durante el período de pichones de 2-3 días de edad (8hrs) y seis nidos en el período de 7-9 días de edad (20hrs). En todos los nidos filmados se observó la presencia de ambos miembros de la pareja. Las grabaciones se realizaron durante la mañana (entre las 07:00 y 11:00 hs) y la tarde (entre las 15:00 y 19:00 hs) para el período de incubación, y únicamente durante la mañana para el período de pichones.

3.2.4. Análisis de datos

Los videos se desgrabaron identificándose el sexo del padre que llegaba al nido, la cantidad de veces que llegaba, entraba, salía y se iba del nido, y la actividad realizada en el nido

(incubación, alimentación, termorregulación o remoción de sacos fecales). En aquellas visitas donde ocurrieron dos comportamientos distintos (por ejemplo alimentación y termorregulación de los pichones), se calculó el tiempo transcurrido para cada actividad. Se calculó la frecuencia de visitas al nido (visitas x h^{-1}) para cada uno de los integrantes de la pareja, el promedio de la duración de las visitas (seg.), el tiempo transcurrido entre visitas (seg.), y la proporción de tiempo incubando los huevos y alimentando y empollando los pichones.

Por otro lado se calcularon los comportamientos coordinados para cada sexo para el período de pichones de 7-9 días de edad. Para ellos se tuvo en cuenta la proporción de las visitas de cada sexo que estuvieron precedidas por una visita del otro miembro de la pareja (si la visita anterior fue del otro miembro de la pareja se asignó un valor 1, en caso contrario 0).

Debido a que los datos no cumplieron los supuestos de normalidad y que el tamaño muestral de los grupos era reducido, para los análisis se utilizó estadística no paramétrica. Los análisis estadísticos se realizaron utilizando el software estadístico StatView versión 5.0 (SAS Institute 1998). Todos los valores de P son de dos colas con un α de 0.05. Los datos se presentan como medias ± error estándar. Se incluyen los coeficientes de confianza en las comparaciones no significativas debido al tamaño muestral bajo (Colegrave y Ruxton 2003).

3.3. Resultados

3.3.1. Sporophila hypoxantha

Las hembras del Capuchino Canela incubaron los huevos sin ayuda de los machos. No se encontraron diferencias ni en la frecuencia ni en la duración de los períodos de incubación

entre la mañana y la tarde (Prueba de Wilcoxon, frecuencia: z = -0,94, P = 0,35, n = 6; duración: z = -0,10, P = 0,92, n = 6). Las hembras pasaron el 63% del tiempo en el nido, incluyendo las observaciones de la mañana y la tarde y la frecuencia y duración de las visitas de incubación fueron 2 visitas x h^{-1} y 16,75 min, respectivamente. Los machos alimentaron a las hembras durante la incubación en tres de los seis nidos estudiados con una frecuencia de 0,9 ± 0,5 visitas x h^{-1}. El tamaño de puesta en los nidos monitoreados durante la incubación fue de 2,5 ± 0,5 huevos (n = 6 nidos).

Las hembras presentaron una mayor frecuencia de visitas al nido que los machos cuando los pichones tuvieron 2-4 días de edad (Prueba de Wilcoxon, z = -2,2, P = 0,028, n = 13; Figura 3.4). Las visitas de las hembras fueron más largas que las de los machos (Prueba de Wilcoxon, z = -3,2, P = 0,002, n = 13; Figura 3.4) y las hembras permanecieron en el nido realizando la termorregulación de los pichones luego de alimentarlos en el 86% de las visitas. Las hembras permanecieron el 40 ± 3% del tiempo realizando la termorregulación de los pichones, mientras que este comportamiento no se observó en los machos. La frecuencia de visitas de las hembras con comportamiento de termorregulación estuvo asociada negativamente con la temperatura del aire (Correlación de Spearman, ρ = -0,59, z = -2,04, P = 0,03, n = 13; Figura 3.5), pero no hubo asociación entre la duración de las vistas con termorregulación y la temperatura del aire (ρ = 0,19, z = 0,67, P = 0,51, n = 13). El número de pichones en los nidos monitoreados durante este período fue de 1,9 ± 0,5 (n = 13).

No existieron diferencias sexuales en la frecuencia de visitas al nido cuando los pichones tenían 7-9 días de edad (Prueba de Wilcoxon z = -0,7, P = 0,5, n = 5, media ± ES hembras: 4,2 ± 1,4 y machos: 4,8 ± 2,9, intervalo de confianza del 95%: -3,8 – 2,6; Figura

3.4), pero las hembras aún presentaron visitas más largas que las de los machos (Prueba de Wilcoxon z = -2,0, P = 0,043, n = 5; Figura 3.4). Las hembras continuaron con la termorregulación de los pichones en un 21 % de las visitas y pasaron un 5 ± 2% del tiempo en esta actividad; mientras que este comportamiento no se observó en los machos. En cuanto a los comportamientos coordinados, no se encontraron diferencias entre los sexos (Prueba de Wilcoxon z = 0,4, P = 0,64, n = 5, media ± ES hembras: 0,5 ± 0,25 y machos: 0,7 ± 0,24, intervalo de confianza del 95%: -0,27 – 0,68). El número de pichones en los nidos monitoreados durante este período fue de 1,6 ± 0,5 (n = 5).

Tanto machos como hembras removieron los sacos fecales del nido durante todo el período de pichones y no hubo diferencias entre sexos (Prueba de Wilcoxon z < 0,5, P > 0,61 para ambos períodos, período 2-3 días: media ± ES hembras 0,06 ± 0,04 y machos 0,07 ± 0,07 visitas x h^{-1}, n = 5, intervalo de confianza del 95%: -0,19 – 0,20; período 7-9 días: media ± ES hembras 0,51 ± 0,28 y machos 0,97 ± 0,37 visitas x h^{-1}, n = 5, intervalo de confianza del 95%: -1,18 – 2,09). La frecuencia de remoción de sacos fecales fue mayor durante el período de pichones de 7-9 días de edad (Prueba de Mann-Whitney, z = 2,21, P < 0,05, n = 4).

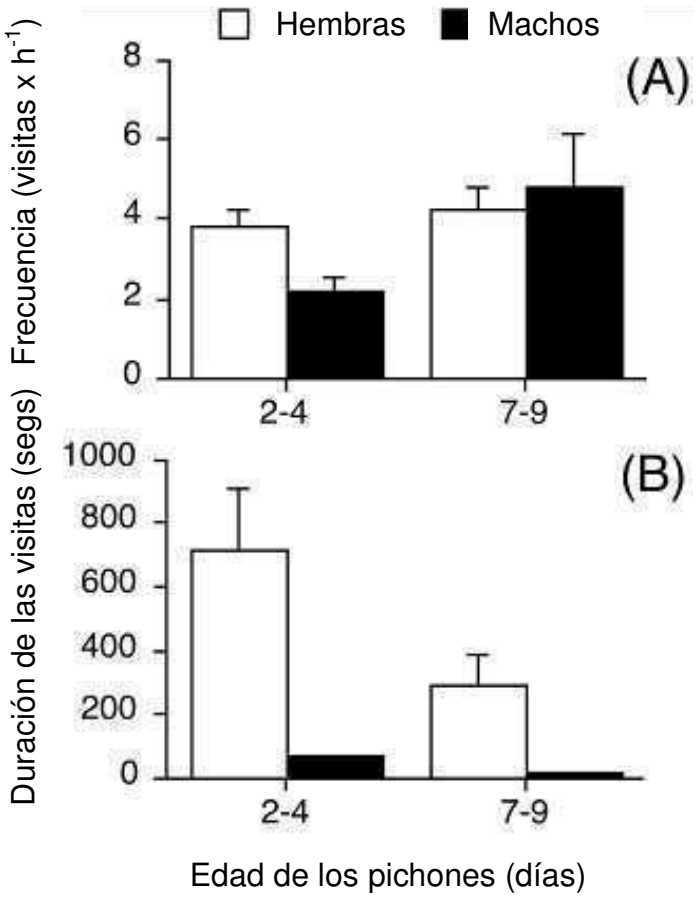

Figura 3.4: (A) Frecuencia y (B) duración de las visitas al nido de hembras y machos de Sporophila hypoxantha en la Reserva El Bagual, Provincia de Formosa, Argentina. Los valores muestras las medias ± errores estándar. El número de nidos analizados es de 13 para pichones de 2-4 días de edad y 5 para pichones de 7-9 días de edad.

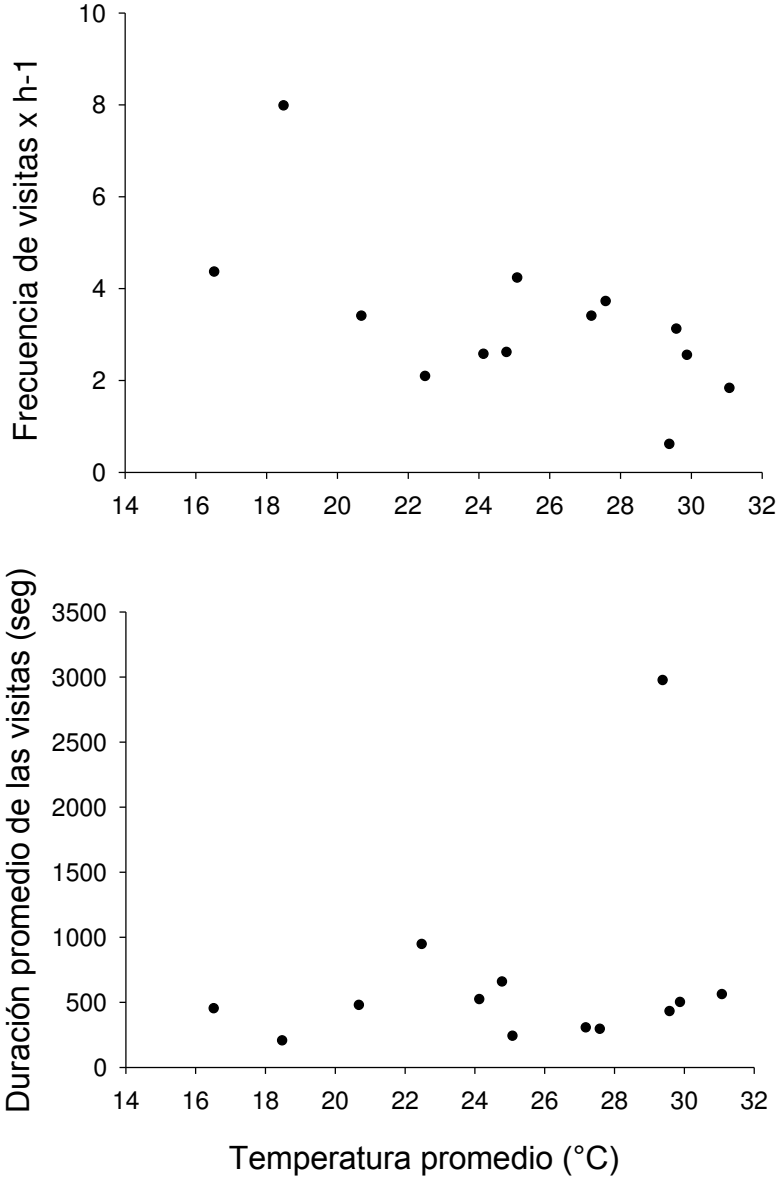

Figura 3.5: Relación entre la frecuencia (A) y la duración de las visitas (B) de termorregulación de las hembras de Sporophila hypoxantha con la temperatura del aire en el período de pichones de 2-3 días de edad.

3.3.2. Sporophila collaris

Las hembras del Corbatita Dominó construyen el nido e incuban los huevos sin ayuda de los machos. No se encontraron diferencias entre las filmaciones de la mañana y la tarde en la frecuencia (Prueba de Wilcoxon, z = -0,37, P = 0,72, n = 4) y la duración (z = 0, P = 0,99, n = 4) de las visitas de incubación. Combinando todas las observaciones, mañana y tarde, las hembras pasaron el 51 ± 8% del tiempo en el nido con una frecuencia y duración de las visitas de 3,0 ± 0,6 visitas x hr^{-1} y 12,5 ± 3,2 min, respectivamente. En uno de los cuatro nidos se observó al macho alimentando a la hembra durante el período de incubación (frecuencia = 0,65 x hr^{-1}). El tamaño de puesta de los nidos monitoreados durante la incubación fue de 2,7 ± 0,5 (n = 4 nidos).

La frecuencia y duración de las visitas de machos y hembras durante el período de pichones de 2-4 días no difirió (Prueba de Wilcoxon, frecuencia: z = -0,73, P = 0,46, n = 4, media ± ES hembras: 3,1 ± 1,7 y machos: 1,5 ± 2,1, intervalo de confianza del 95%: -2,4 – 5,5; duración: z = -1,46, P = 0,14, n = 4, media ± ES hembras: 263,8 ± 330,8 seg y machos: 56,1 ± 75,2 seg, intervalo de confianza del 95%: -228,1 – 644,1; Figura 3.6). Las hembras dedicaron el 19 ± 15% del tiempo en la termorregulación de los pichones. Se observó a los machos realizando la termorregulación de los pichones en dos de los cuatro nidos. El número de pichones en los nidos monitoreados durante este período fue de 2,2 ± 0,5 (n = 4).

La frecuencia de visitas de las hembras fue mayor que la de los machos en el período de pichones de 7-9 días de edad (Prueba de Wilcoxon, z = -2,0, P = 0,046, n = 6; Figura 3.6). Las hembras dedicaron 13 ± 8% del tiempo a la termorregulación de los pichones, mientras que no se observó a los machos en este comportamiento durante este período. No se encontraron diferencias en la duración de las visitas al nido de machos y

hembras (Prueba de Wilcoxon, z = -1,4, P = 0,17, n = 6, media ± ES hembras: 364,8 ± 617,8 seg y machos: 16,7 ± 2,76 seg, intervalo de confianza del 95%: -299,3 – 995,5; Figura 3.6). Machos y hembras no difirieron en la proporción de comportamientos coordinados (Prueba de Wilcoxon, z = 0,57, P = 0,11, n = 6, media ± ES: hembras 0,52 ± 0,23 y machos 0,72 ± 0,25, intervalo de confianza del 95%: -0,19 – 0,20). El número de pichones promedio en los nidos monitoreados durante este período fue 1.7 ± 0.8 (n = 6). Machos y hembras participaron en la limpieza del nido durante el período de pichones, sin embargo la frecuencia fue baja y no hubo diferencias entre períodos (Prueba de Mann-Whitney z = 1,11, P = 0,16). No se observaron diferencias entre sexos en la frecuencia de remoción de sacos fecales (Prueba de Wilcoxon z < 1,09, P > 0,27 para ambos períodos, período 2-3 días: media ± ES hembras = 0,13 ± 0,13 y machos: 0 visitas x h^{-1}, n = 4, intervalo de confianza del 95%: -0,54 – 1,04; período 7-9 días: media ± ES hembras = 0,41 ± 0,18 y machos 0,13 ± 0,08 visitas x h^{-1}, n = 6, intervalo de confianza del 95%: -1,31 – 2,97).

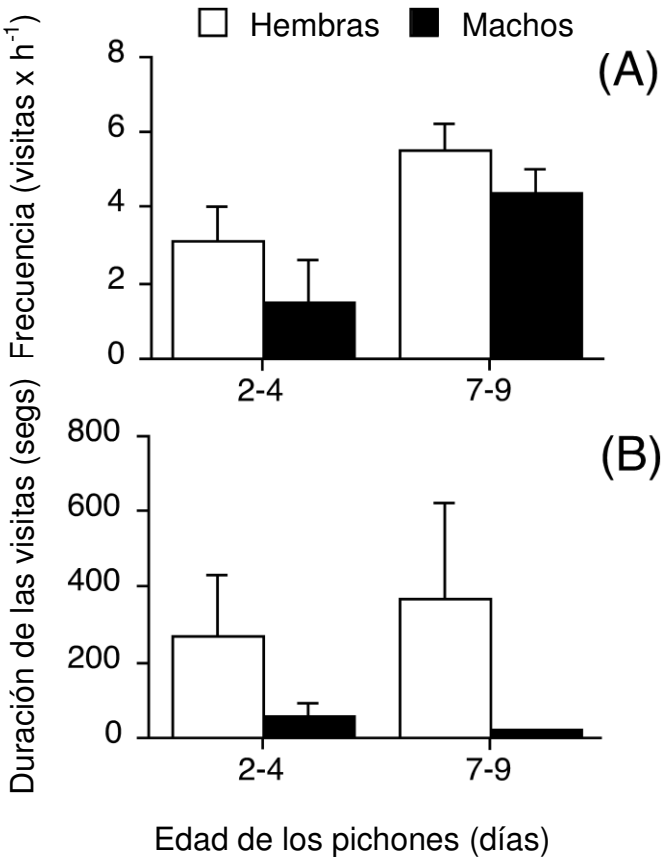

Figura 3.6: (A) Frecuencia y (B) duración de las visitas de machos y hembras del Sporophila collaris en la Reserva El Bagual, Provincia de Formosa, Argentina. Los valores son medias ± errores estándar. El número de nidos analizados fue 4 para el período de pichones 2-4 días y 6 para el período de pichones de 7-9 días.

3.4. Discusión

El cuidado parental en el Capuchino Canela y el Corbatita Dominó esta sesgado hacía la participación de la hembra. La hembra construye el nido e incuba los huevos sin ayuda de los machos, mientras que estos últimos participan de la alimentación de los pichones, limpieza y defensa del nido. En ambas especies los machos alimentan a las hembras durante el período de incubación. Las principales diferencias que se observan entre las

especies, es la menor duración de las visitas de las hembras del Corbatita Dominó y la participación de los machos del Corbatita Dominó en la termorregulación de los pichones. Otras diferencias, como por ejemplo la similitud en la frecuencia y duración de las visitas de machos y hembras del Corbatita Dominó durante el período de 2-4 días de edad puede atribuirse a una baja potencia debido al reducido tamaño muestral.

La frecuencia de visitas de las hembras del Capuchino Canela es mayor que la de los machos durante el período de pichones de 2-3 días, igualándose a medida que crecen los pichones, mientras que la duración de las visitas de las hembras siempre es mayor que la de los machos. Las hembras dedican gran parte de la visita al nido a la termorregulación de los pichones cuando estos son pequeños, disminuyendo la proporción de este comportamiento a medida que crecen los pichones. Por otro lado, la frecuencia de visitas con termorregulación estuvo correlacionada negativamente con la temperatura del aire cuando los pichones eran pequeños, pero no cuando estos fueron más grandes. La termorregulación resulta de suma importancia durante los primeros días de vida de los pichones ya que estos no pueden mantener su temperatura corporal (Gill 2007). Sin embargo, la inversión que realizan los adultos posee un alto costo en términos energéticos (Walsberg 1983). Una vez que los pichones son capaces de mantener su temperatura, la termorregulación por parte de la hembra no resultaría tan importante para éstos, lo que explicaría la disminución del porcentaje de tiempo que dedican las hembras a la termorregulación con el aumento de la edad de los pichones.

Este fue el primer estudio sobre cuidado parental que se realizó en el grupo de los capuchinos que se encuentran en Argentina. Recientemente Franz (2012) estudió el cuidado parental del Capuchino Canela en una población del Sur de Brasil. En este sitio, la población es migrante y la temporada reproductiva es más corta (desde fines de octubre

hasta fines de enero). En este estudio también se observó cuidado biparental con una mayor participación de las hembras (los machos recién comienzan a participar del cuidado parental a los 5 días de edad de los pichones). Existen estudios previos en otras especies del género que proveen cierta información sobre el tipo y extensión de cuidado parental, incluyendo: Semillero de Collar (S. morelleti; Skutch 1954), Semillero Pizarra (S. schistacea; Stutchbury y col. 1996), Semillero Aurito (S. corvine; Gross 1952, Skutch 1954), Semillero Vientre Amarillo (S. nigricollis; Alderton 1961), Corbatita Overo (S. lineola; Marcondes-Machado 1997, Oliveira y col. 2010), Corbatita Común (S. caerulescens; Francisco 2006), Corbatita Blanco (S. leucoptera; Francisco 2009) y Capuchino Vientre Negro (S. melanogaster; Rovedder 2011, resumen Tabla 3.1). En todas estas especies las hembras incuban los huevos y empollan los pichones sin la ayuda de los machos, como se observó en el Capuchino Canela y el Corbatita Dominó. Por otro lado, el macho tampoco participa de la construcción del nido, excepto en el Semillero Vientre amarillo. Ambos padres cuidan de los pichones en todas estas especies pero no existe información sobre la participación de los sexos, excepto por el trabajo de Francisco (2006) y los recientes trabajos de Rovedder (2011) y Franz (2012), que observaron una mayor frecuencia de visitas al nido por parte de las hembras. La única especie en la que el macho no participa en la alimentación de los pichones es el Semillero Pizarra (Stutchbury y col. 1996). Ninguno de los trabajos mencionados reportan registros de alimentación del macho hacia la hembra durante la incubación, excepto en el trabajo de Roevedder (2001), como se observó en este estudio para el Capuchino Canela y el Corbatita Dominó. Los resultados encontrados en estas especies sumados a los ya mencionados indican que este grupo presenta cuidado biparental con grandes diferencias en el tipo y extensión del cuidado del macho. Una pregunta que surge y quedaría pendiente evaluar, es si estas diferencias en la

extensión del cuidado parental del macho observadas entre las distintas especies del género se dan sólo entre especies o también entre poblaciones de una misma especie, como se observó en la Golondrina Bicolor en Estados Unidos (Kempenaers y col. 1998, McCarty 2002). Comparando estos resultados con los encontrados por Franz (2012) en el Sur de Brasil, encontramos que existen diferencias entre ambas poblaciones de S. hypoxantha. En la población del sur de Brasil, el macho comienza a participar del cuidado parental hacía el final del período de pichones (cuando estos tienen 5 o más dias de edad), similar a lo que observó Rovedder (2011) para S. melanogaster en el mismo sitio de estudio. Otra diferencia entre la población de El Bagual y la población de Brasil, es que la duración de las visitas de las hembras fue menor en Brasil que en Argentina. Estas diferencias pueden deberse a las diferencias entre ambientes o a las diferentes comportamientos migratorios (población de Brasil es migrante y la de El Bagual residente). Teniendo en cuenta estos resultados, en futuros estudios, sería interesante evaluar si existen diferencias entre la población de S. hypoxantha de El Bagual y la de Iberá (Provincia de Corrientes) ya que esta última es migrante pero ambos ambientes son relativamente similares.

Tabla 3.1: Resumen sobre la bilogía reproductiva de las especies de Sporophila estudiadas, incluyendo las de este trabajo (S. hypoxantha y collaris) H = hembra, M = macho, **ϕ** = pichones y los signos implican, en el caso de que ambos contribuyen, cuál de los dos realiza un mayor cuidado. Si no hay signos es porque no se conoce.

	Nido	Incubación	Alimentación ϕ	Termorregulación ϕ
S. morellti	H	H	H y M	H
S. schistacea	H	H	H	H
S. corvine	H	H	H y M	H
S. lineola	H	H	H y M	H
S. nigricollis	H y M	H	H y M	H
S. caerulescens	H	H	H >M	H
S. melanogaster	H	H	H >M	H
S. hypoxantha	H	H	H >M	H
S.collaris	H	H	H >M	H >M

3.5. Referencias bibliográficas

Aldatz M.F. 2006. Biología reproductiva y cuidado parental en el Hornero Común (Furnarius rufus). Tesis de Licenciatura. FCEyN, Universidad de Buenos Aires, Buenos Aires.

Alderton C.C. 1961. The breeding cycle of the Yellow-bellied Seedeater in Panamá. Condor 63:390–398.

Andersson M. 2005. Evolution of classical polyandry: three steps to female emancipation. Ethology 111:1–23.

Bartlett T.L., D.W. Mock y P.L. Schwagmeyer. 2005. Division of labor: incubation and biparental care in the House Sparrow, Passer domesticus. Auk 122:835–842.

Bennett P.M. e I.P.F. Owens. 2002. Evolutionary ecology of birds: Life Histories, mating systems and extinction. Oxford University Press, Oxford.

BirdLife International 2009. Sporophila collaris. En: IUCN 2011. IUCN Red List of Threatened Species. Version 2011.2. www.iucnredlist.org

Burley N.T y K. Johnson. 2002. The evolution of avian parental care. Philosophical Transactions of the Royal Society of London B 357:241–250.

Clutton-Brock T.H. 1991. The evolution of parental care. Princeton University Press, Princeton, Nueva Jersey.

Colegrave N. y G.D. Ruxton. 2003. Confidence intervals are a more useful complement to nonsignificant tests than are power calculations. Behavioral Ecology 14:446–450.

Cockburn A. 2006. Prevalence of different modes of parental care in birds. Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences 273:1375 –1383.

Di Giacomo A.S., A.G. Di Giacomo y J.C. Reboreda. 2011. Male and female reproductive success in a threatened polygynous species: the Strange-tailed Tyrant, Alectrurus risora. Condor 113:619–628.

Di Giacomo A.G. 2005. Aves de la Reserva El Bagual, pp. 203–465. En Di Giacomo A.G. y S.F. Krapovickas [eds.], Historia natural y paisaje de la Reserva El Bagual. Temas de Naturaleza y Conservación 4. Aves Argentinas/Asociación Ornitológica del Plata, Buenos Aires, Argentina.

Emlen S.T. y L.W. Oring. 1977. Ecology, sexual selection, and the evolution of mating systems. Science 197:215–223.

Fernández G.J. y J.C. Reboreda. 2003. Male parental care in Greater Rheas (Rhea americana) in Argentina. Auk 120:418–428.

Francisco M.R. 2009. First description of nests and eggs of the White-bellied Seedeater (Sporophila leucoptera). The Wilson Journal of Ornithology 121:628–630.

Francisco M.R. 2006. Breeding biology of the Double-collared Seedeater (Sporophila caerulescens). Wilson Journal of Ornithology 118:85–90.

Franz I. 2012. História natural de Sporophila hypoxantha Cabannis, 1851 (Aves: Emberizidae) em campos de altitude no sul do Brasil Dissertação De Mestrado Pontifícia Universidade Católica Do Rio Grande Do Sul, Porto Alegre, Brasil.

Gill F.B. 2007. Ornithology. 3era edición. H.W. Freeman and Company, Nueva York.

Gross A.O. 1952. Nesting of Hicks' Seedeater at Barro Colorado Island, Canal Zone. Auk 69:433–446.

Kempenaers B., R.B. Lanctot y R.J. Robertson. 1998. Certainty of paternity and paternal investment in Eastern Bluebirds and Tree Swallows. Animal Behavior 55:848–860.

Ketterson E.D. y V. Nolan Jr. 1994. Male parental behavior in birds. Annual Revision of Ecology and Systematic 25:601–28.

Lack D. 1968. Ecological adaptations for breeding in birds. Methuen Press, Londres.

Lijtmaer D.A., N.M.M. Sharpe, P.L. Tubaro y S.C. Lougheed. 2004. Molecular phylogenetics and diversification of the genus Sporophila (Aves: Passeriformes). Molecular Phylogenetics and Evolution 33:562–579.

Marcondes-Machado L.O. 1997. Reproductive behavior of Sporophila lineola (Linnaeus) (Passeriformes, Emberizidae). Revista Brasileira de Zoologia 14:517–522.

Maynard Smith J. 1977. Parental investment: a prospective analysis. Animal Behavior. 25:1–9.

McCarty J.P. 2002. The number of visits to the nest by parents is an accurate measure of food delivered to nestlings in Tree Swallows. Field Ornithology 73:9–14.

Massoni V., J.C. Reboreda, G.C. Lopez y M.F. Aldazt. 2012. High coordination and equitable parental effort in the Rufous hornero. The Condor, en prensa.

Neudorf D.L.H. 2004. Extrapair paternity in birds: understanding variation among species. Auk 121:302–307.

Oliveira L.S., L.M.S. Sousa, P.V. Davanço y M.R. Francisco. 2010. Breeding behavior of the Lined Seedeater (Sporophila lineola) in southeastern Brazil. Ornitología Neotropical 21:251–261.

Ridley M. 1978. Paternal care. Animal Behaviour 26:904–32

Rovedder C.E. 2011. História natural de Sporophila melanogaster (Pelzeln 1870) (Aves: Emberizidae) com ênfase em sua biologia reprodutiva. Tesis de maestría, Pontifícia Universidade Católica Do Rio Grande Do Sul, Porto Alegre, Brasil.

SAS Institute. 1998. StatView user's guide, Version 5.0. SAS Institute Inc., Cary, Carolina del Norte.

Silver R., H. Andrews y G.F. Fall. 1985. Parental care in an ecological perspective: quantitative analysis of avian subfamilies. American Zoologist 25:823–840.

Skutch A.F. 1954. Life histories of Central American birds. Families Fringillidae, Thraupidae, Icteridae, Parulidae and Coerebidae. Pacific Coast Avifauna 31:19–49.

Stutchbury B.J.M., P.R. Martin y E.S. Morton. 1996. Nesting behavior of the Slate-Colored Seedeater (Sporophila schistacea) in Panamá. Ornitología Neotropical 7:63–65.

Verner J. y M.F. Willson. 1969. Mating systems, sexual dimorphism and the role of male North American passerine birds in the nesting cycle. Ornithological Monographs 9:1–76.

Walsberg G.E. 1983. Avian ecological energetics. Avian Biology 7:161–220.

Capítulo IV

Descripción de la coloración de machos y hembras y dicromatismo críptico entre hembras y machos juveniles de Sporophila hypoxantha

4.1. Introducción

La selección sexual (Darwin 1871) es, en la mayoría de los casos, el mecanismo responsable de la evolución del dimorfismo sexual. Existen distintas formas de dimorfismo sexual y no todas evolucionaron a partir de la misma fuerza selectiva (ver Capítulo I). Las aves son uno de los grupos con más ejemplos de dimorfismo sexual, sobre todo en lo referente a diferencias en la coloración del plumaje o dicromatismo sexual (Andersson 1994, Hill y McGraw 2006). La mayor conspicuidad en la coloración del plumaje está generalmente restringida a los machos adultos (Andersson 1994), siendo ésta menos frecuente entre los pichones y juveniles (Harrison 1985, Booth 1990). Los juveniles en general no presentan coloraciones brillantes y tienden a tener una coloración críptica con tonos marrones o grises derivados de la melanina (Kilner 2006). Se ha postulado que la coloración críptica de los juveniles les conferiría ventajas en el nido o luego de abandonarlo ya que al no presentar colores llamativos disminuiría la probabilidad de que sean detectados por los predadores. Sin embargo, algunas especies presentan pichones con plumaje de colores llamativos (Harrison 1985). Lyon y col. (1994) han propuesto que la ornamentación del plumaje de los pichones de Fulica americana podría llamar la atención de los padres logrando una mayor tasa de alimentación que resultaría en una mayor tasa de crecimiento y supervivencia de los pichones más ornamentados.

4.1.1. El plumaje

El plumaje de las aves es el conjunto de plumas, que forma una capa densa, aislante, que actúa como protección contra el frío y el agua, contribuyendo a la termorregulación (Pettingill 1970) y permitiendo el vuelo. A su vez, el plumaje es importante en distintas formas de comunicación visual, como el reconocimiento entre especies, el reconocimiento entre sexos o durante el cortejo (Bortolotti 2006). Una pluma típica (Figura 4.1) está caracterizada por un tallo o eje central y una parte laminar flexible a ambos lados. El eje central esta dividió en dos partes, el cálamo y el raquis. En la pluma madura, el cálamo es la parte inferior y hueca que se inserta en el cuerpo. Presenta dos ombligos, uno inferior, remanente de la abertura por la que penetra la papila de la pluma durante el desarrollo, y otro superior, por el que inicialmente surge la parte laminar de la pluma (Lopéz-Albors y col. 1999). El raquis es el segmento sólido del tallo, distal al cálamo, topografiado sobre la piel y que presenta proyecciones radiales. La parte laminar de la pluma, denominada estandarte, está dispuesta a ambos lados del raquis, formada por ramificaciones paralelas denominadas barbas, que a su vez se ramifican en bárbulas (Lopéz-Albors y col. 1999; Figura 4.1).

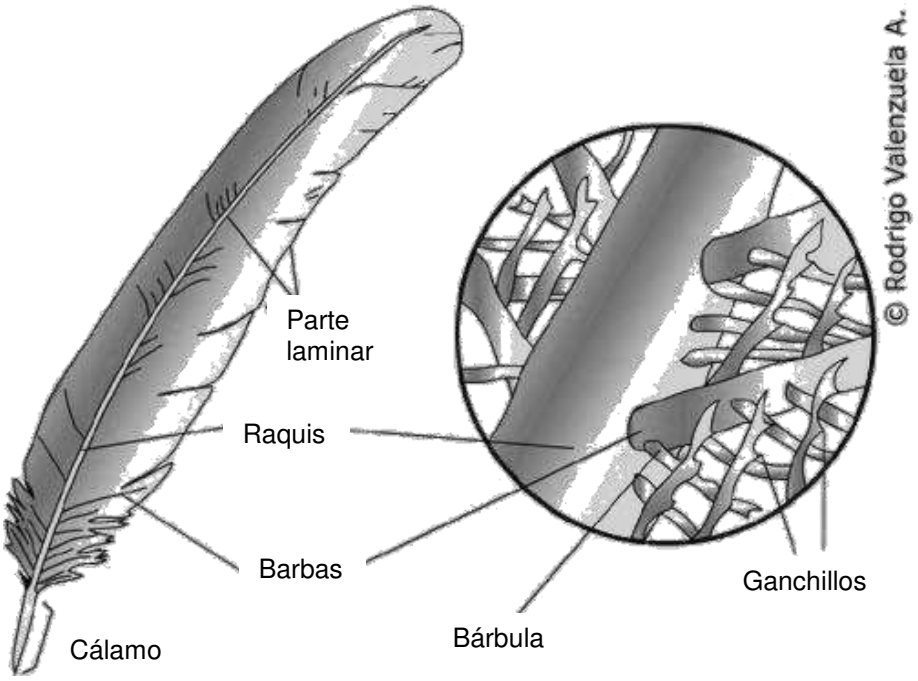

Figura 4.1: Detalle de una pluma. Adaptado de ©Rodrigo Valezuela A.

4.1.2. Coloración del plumaje

La coloración del plumaje de las aves ha sido motivo de numerosos estudios en los que se ha evaluado si esta coloración ha evolucionado por un proceso de selección sexual (Andersson 1994, Searcy y Nowicki 2005, Hill 2006, Senar 2006). Algunos colores son el resultado de la combinación de pigmentos depositados en las plumas y de la microestructura de las plumas (por ejemplo Shawkey y Hill 2005), aunque generalmente predomina uno (Andersson y Prager 2006). Los pigmentos son moléculas que absorben y emiten longitudes de onda diferencialmente. El color producido por los pigmentos es determinado por la estructura de la molécula del pigmento y su concentración (Andersson y Prager 2006, McGraw 2006b). Entre los principales pigmentos encontramos las melaninas, que producen colores del castaño al negro (McGraw 2006b); los carotenos, que producen

colores en el rango del amarillo al rojo (McGraw 2006a); y pigmentos menos comunes como las porfirinas, psittacofulvinas y pterinas, presenten en loros, lechuzas, estorninos y palomas (Masello y col. 2004, McGraw y Nogare 2005, McGraw 2006c).

4.1.2.1. Melaninas

Las melaninas son los pigmentos presentes con mayor frecuencia en las aves y otros animales (McGraw 2006b). Existen dos categorías generales de pigmentos melánicos en el reino animal: eumelanina y feomelanina. Estos pigmentos absorben la mayoría de las longitudes de onda, resultando en colores oscuros. El color resultante es directamente proporcional a la concentración de gránulos (Proctor y Lynch 1993). La eumelanina es el pigmento que predomina y confiere los colores más oscuros (negro, marrón), mientras que la feomelanina confiere los colores amarronados rojizos (Prota 1995). Las melaninas son sintetizadas por los individuos a partir del aminoácido tirosina, que puede ser obtenido a partir de la dieta o a partir de otro aminoácido esencial (McGraw 2006b). En un principio se creía que la condición del individuo no influía en la producción de melaninas. En la actualidad se acepta que las variables ambientales y las condiciones fisiológicas, como la disponibilidad de alimento (i.e. Griffith y col. 1999), y la condición hormonal del individuo, pueden afectar la producción de melanina. La mayoría de los estudios comportamentales que estudiaron la coloración del plumaje basado en melanina, han analizado la asociación entre la concentración de este pigmento (o el tamaño de parches con este pigmento) y el estatus social o agresividad del portador (Rohwer y Rohwer 1978, Senar 1999). Sin embargo, algunos autores (ver Griffith y Pryke 2006) sugieren que los pigmentos melánicos pueden ser el resultado también de procesos de selección intrersexual.

4.1.2.2. Carotenos

Los carotenos son el segundo grupo de pigmentos que predomina en las aves y ha sido

ampliamente estudiado dentro del reino animal. Estos pigmentos son depositados en las plumas y absorben las longitudes de onda del violeta al azul (400-500 nm, Goodwin 1984), por lo que los colores que reflejan se encuentran entre el amarillo y el rojo (Fox y Vevers 1960, Andersson y Prager 2006) generando los colores rojo, naranja y amarillo. Las aves no pueden sintetizar dichos pigmentos por lo que deben ingerirlos a través de la dieta (algas, hongos, insectos, entre otros; Lozano 1994, McGraw 2006a). Sin embargo, pueden metabolizarlos en diferentes formas (McGraw 2006a). El vínculo entre la dieta y la presencia del color llevó durante varias décadas al estudio de los carotenos como señales honestas (i.e. indicadores de la calidad genética y/o condición física del portador; Pryke y col. 2001, McGraw 2006a). Los costos asociados a la búsqueda de alimentos, adquisición y metabolismo de los mismos, y a la deposición de los pigmentos en las plumas podría reflejar tanto la calidad del individuo, como la calidad genética (Zahavi 1975, Blount 2004), la calidad en relación al estado nutricional (Lozano 1994), la capacidad de forrajeo, la capacidad de competir por recursos limitados (Pryke y col. 2001, Griggio y col. 2007) incluyendo alimentos y pareja (Olson y Owens 1998, Hill 2002) o la calidad de cuidado parental que pueden proveer (Hill 1991, Massaro y col. 2003).

4.1.2.3. Colores estructurales

Los colores estructurales son el producto de la interacción de la luz con la nanoestructura de la pluma. La luz es dividida en los distintos componentes produciendo una sorprendente variedad de colores verdes, azules, violetas y ultravioletas (Prum y col. 1998, 1999). Las plumas blancas reflejan la totalidad de la luz mientras que aquellas con colores azules y verdes, absorben las longitudes más largas y reflejan las más cortas por las paredes de las barbas y bárbulas (Proctor y Lynch 1993). Los nanoelementos más comunes de la pluma son la queratina, la melanina (gránulos de melanina denominados melanosomas) y el aire

(Prum 2006). Entre la corteza de queratina y la capa de gránulos de melanina se encuentra una matriz denominada "esponjosa" (Figura 4.2). Dependiendo de la organización de estos elementos, su interacción con la luz puede variar, y por lo tanto los colores resultantes.

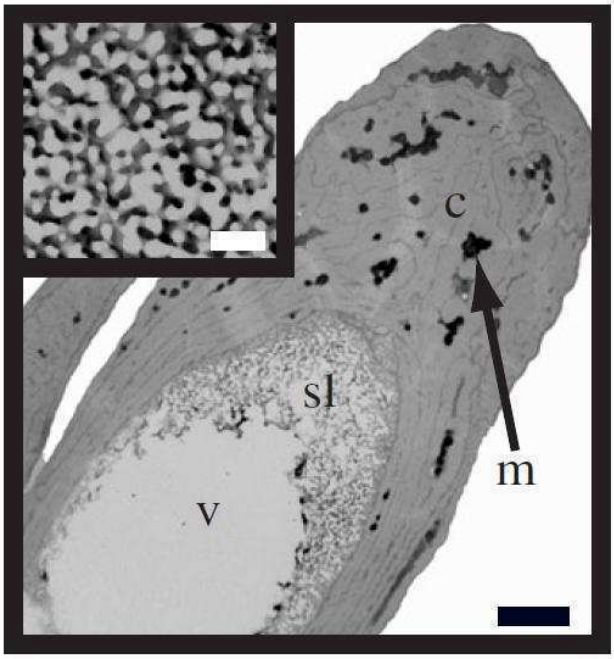

Figura 4.2: Detalle de un corte transversal de la barba de una pluma donde se puede *observar la corteza (c), la matriz esponjosa (sl, sigla del inglés "spongy lager"), la* vacuola de aire (v) y los melanosomas (m). Fotografía extraída de Prum 2006.

La coloración estructural se produce generalmente por la dispersión coherente de la luz, en la cual las partículas de refracción están organizadas en tamaño, forma y distribuidas de manera que promueve una interacción no aleatoria de las diferentes longitudes de onda. Ciertas longitudes pueden estar en fase luego de interactuar con la nanoestructura, lo que implica que interfieren constructivamente y se ven reforzadas, mientras que otras pueden interactuar fuera de fase, y por lo tanto interactuar de manera destructiva, resultando en el color observado (Kinoshita y Yoshioka 2005). Los colores iridiscentes son el resultado de

la dispersión coherente de la luz, mientras que el color blanco es el resultado de la dispersión incoherente de la luz en ausencia de pigmentos en la matriz de queratina (Prum 2006, Shawkey y Hill 2006). Las nanoestructuras se pueden organizar en una, dos o tres dimensiones (Prum y Torres 2003).

Tradicionalmente se consideraban los tipos de coloración pigmentaria y estructural como independientes. Sin embargo, la combinación de los colores pigmentarios y estructurales es común (Shawkey y Hill 2005, Doucet y col. 2006). Los plumajes verdes y azules no presentan pigmentos que reflejen estas longitudes de onda, sino que el color es el resultado de la interacción de la luz con los nanoelementos de la pluma. La mayoría de los colores estructurales son el resultado de la interacción de la luz y los gránulos de melanina embebidos en las bárbulas de cada pluma. Durrer (1986, ver Prum 1999) describió y clasificó la diversidad de la composición, tamaño y forma de las estructuras de las bárbulas involucradas en los colores estructurales (Figura 4.3):

Clase 1: una capa de queratina fina por encima de una capa de gránulos de melanina esféricos y vacuolas de aire.

Clase 2: una o varias capas adyacentes en forma de varilla de gránulos de melanina (1-2 µm de largo, 0,2 µm de diámetro).

Clase 3: una o varias capas delgadas de melanina (1 µm de largo, 0,1 µm de diámetro) dispuestas en matrices casi cuadradas o hexagonales, o en paquetes compactos o doble capa.

Clase 4: plaquetas o tabletas de melanina (1.5-2.5 µm de largo, 0,25-0,4 µm de ancho y 0,25-0,4 µm de alto) dispuestas en capas simples o múltiples.

Clase 5: tubos de melanina llenos de aire (1,2-1,6 µm de largo, 0,12-0,27 µm de diámetro) dispuestos en capas simples o múltiples o en forma hexagonal.

Clase 6: plaquetas de la melanina llenas de aires (2,5 x 1 µm de superficie y 0,3 µm de espesor) dispuestos en capas simples o múltiples que pueden ser adyacentes o separadas por una capa de queratina adicional.

Las seis clases o tipos de estructura de dispersión han evolucionado convergentemente en varias familias y órdenes de aves (Prum 1999, Prum 2006).

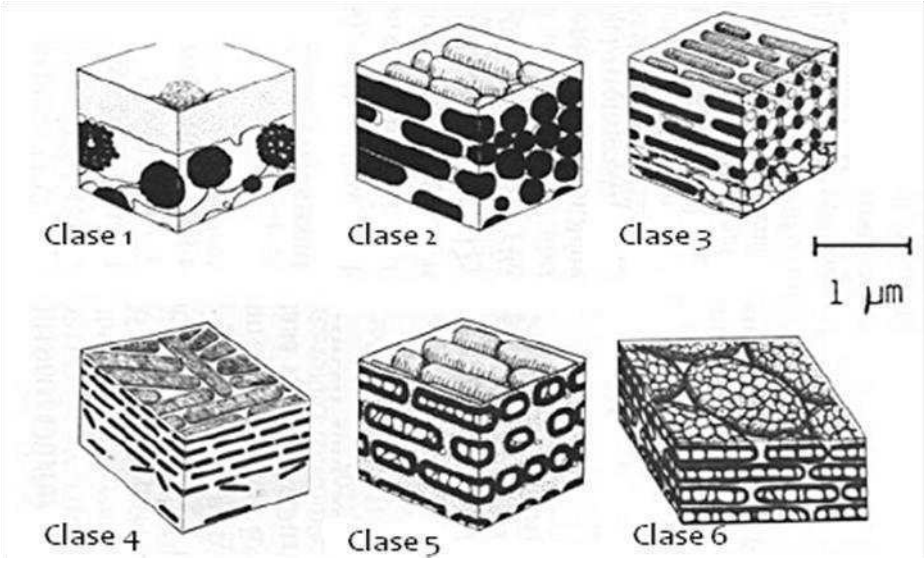

Figura 4.3: Las seis clases de estructuras de dispersión de la luz. Extraído de Prum (1999).

4.1.3. Propiedades del color

El color puede caracterizarse por:

- el brillo: una dimensión acromática, cuan blanco/negro es un color. Es la cantidad de luz reflejada dentro del rango espectral sensible para cada organismo.

- el tono: es la longitud de onda que presenta mayor reflectancia. Es el término que utilizamos para referirnos al color, por ejemplo, rojo entre los 600 y 700 nm o azul entre los 400 y 500 nm.

- el croma: es la medida de saturación espectral del color, indica que porción de las ondas reflejadas, o sea el brillo, se da en las longitudes de onda cercanas al tono. En otras palabras, es la cantidad de blanco adicionado al tono, por ejemplo el rosa es menos saturado que el rojo. Por otra parte, este parámetro se utiliza para estudiar la coloración de un plumaje para un rango particular de longitudes de onda, por ejemplo, croma rojo es la proporción de longitudes de onda reflejadas entre 600 y 700 nm sobre la reflectancia total, o sea el brillo.

4.1.4. Sistema visual de las aves

Por muchos años los estudios sobre la coloración de las aves se han centrado en los colores de la región visible del espectro (400-700nm), región a la cual somos sensibles los humanos (Bleiweiss 1997, Bowmaker y col. 1997; Figura 4.4). Sin embargo, existe una gran diferencia entre los sistemas visuales de las aves y los humanos (Bowmaker y col. 1997, Vorobyev y col. 1998, Osorio y col. 1999, Cuthill y col. 2000, Hart y col. 2000b) ya que las aves presentan un mayor rango espectral (Figura 4.4), una mayor cantidad de conos en la retina y pequeñas gotas de aceite, que actúan filtrando la luz antes de que alcance los conos.

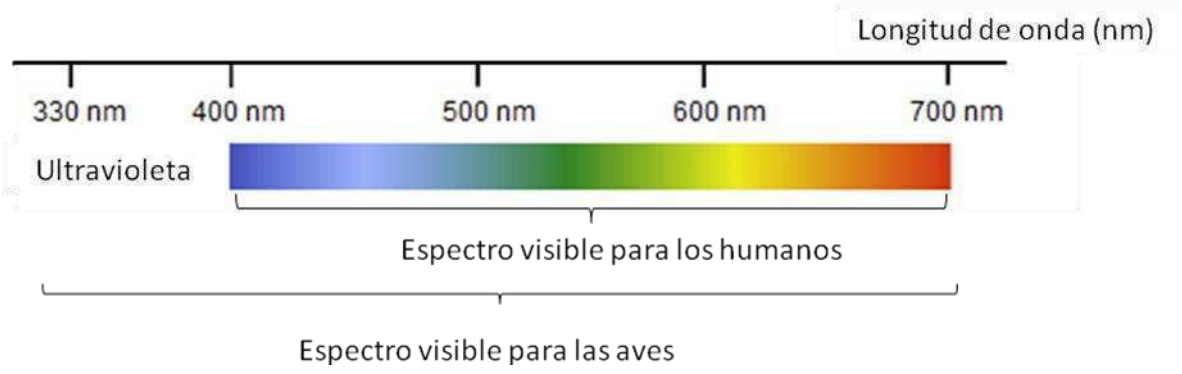

Figura 4.4: (A) Detalle del espectro de longitudes de onda visibles para humanos (400-700nm) y aves (315-700nm). Figura adaptada de Alcorn y Thompson 2010.

La luz llega a los ojos (de los humanos, aves y la mayoría de los mamíferos) e ingresa a todas las células fotorreceptivas por igual, sin embargo, los distintos fotorreceptores responden selectivamente a distintas longitudes de onda. La longitud de onda a la que responde cada fotorreceptor depende del pigmento que contiene (Vorobyev y col. 1998, Cuthill 2006). Debido a que las especies de aves presentan distintos tipos de pigmentos, no todas ven de la misma manera a través del rango de 315-700 nm (Hart 2001).

Los humanos poseemos tres tipos de conos en nuestra retina que absorben selectivamente longitudes de onda cortas (430 nm, azul), medias (530 nm, verde) y largas (560 nm, rojo; Figura 4.5), lo que se conoce como visión tricromática, y no somos sensibles a la luz ultravioleta (UV, longitudes de onda por debajo de los 400 nm). A diferencia de los humanos, las aves tienen cuatro conos en su retina (visión tetracromática). Además de los tres tipos de conos que están presentes en la retina de los humanos, las aves presentan un cuarto tipo de conos sensible a la luz UV (315-400 nm; Figura 4.5). El rango de visión de los humanos comprende entre 400 y 700nm (Figura 4.4), lo que se conoce como espectro

"visible", mientras que el de las aves comprende entre 315 y 700nm (Cuthill y col. 2000, Hart 2001; Figura 4.4). El hecho de que los humanos no seamos sensibles a la luz UV no es por la falta de conos sensibles a estas longitudes de onda, ya que el cono azul presenta una moderada sensibilidad a las longitudes de onda del UV, sino que el medio ocular que precede a la retina absorbe las longitudes de onda por debajo de 400 nm (Douglas y Marshall 1999). Por el contrario, las aves presentan lentes, corneas y humor vítreo y acuoso que son transparentes al UV. Otra característica del sistema visual de las aves, a diferencia del humano, es que presenta pequeñas gotas de aceite en la retina que filtran la luz antes de que alcance a los pigmentos visuales. Estas gotas generalmente están pigmentadas con carotenos y, dependiendo de la concentración de pigmentos, bloquean que ciertas longitudes de onda lleguen a los pigmentos de los conos. Los distintos tipos de conos presentan distintas gotas de aceite filtrando la luz antes de que alcance dichos receptores (Hart 2001).

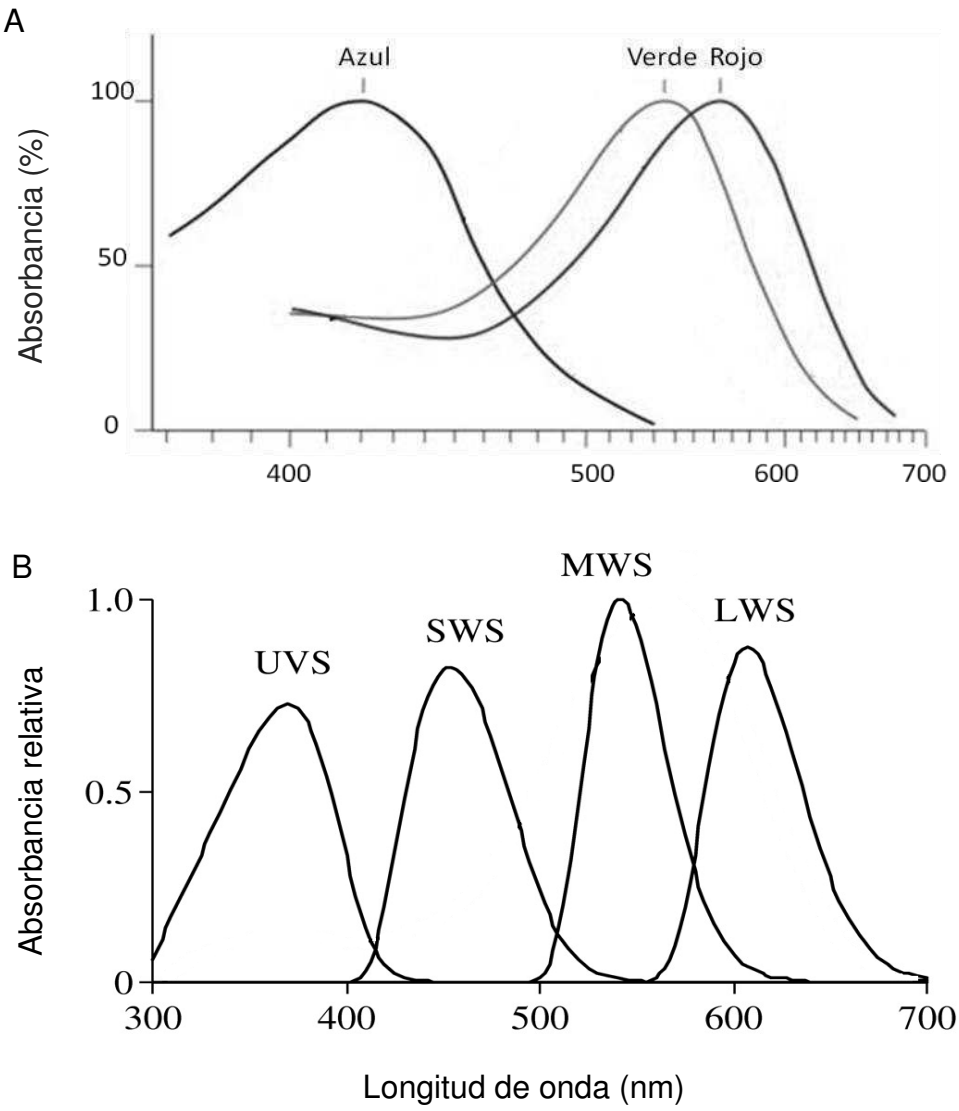

Figura 4.5: (A) Absorbancia de los distintos conos de la retina de los humanos sensibles a las longitudes de onda cortas (azul), medias (verde) y largas (rojo) y (B) absorbancia relativa de conos sensibles al UV (UVS), a longitudes de onda corta (SWS), medias (MWS) y largas (LWS) . Adaptado de Bowmaker y Dartnall 1980 y Stuar-Fox y col .2008

La disposición cromática ocular (DCO) es importante para entender como perciben las aves el color. La DCO involucra la filtración por el medio ocular (incluyendo lentes y corneas) y las pequeñas gotas de aceite, la abundancia relativa de pigmentos y las

longitudes de onda máximas (λmax) a los cuales son sensibles los distintos pigmentos. Se reconocen los siguientes tipos de conos: 1) sensibles a longitudes de onda UV/Violeta con λmax = 355-440nm, 2) sensibles a longitud de onda corta con λmax = 410-475nm, 3) sensibles a longitudes de onda medias con λmax = 460-540nm y 4) sensibles a longitudes de onda largas con λmax = 505-630nm (Odeen y Hastad 2003, Hart y Hunt 2007). Sin embargo, la DCO está determinada principalmente por las longitudes de onda máximas de los conos sensibles al UV/Violeta, ya que las longitudes de onda máximas de los conos sensibles a longitudes de onda corta están correlacionadas con las de los conos sensibles al UV/Violeta (Hart y col. 2000b); y los conos sensibles a longitudes de onda media y larga difieren muy poco entre especies (Hart 2001). Entonces, basados en la longitud de onda máxima de los conos sensible al UV/Violeta, se pueden distinguir dos grandes grupos de sistemas visuales en las aves (Hart y col. 2000a, Hart 2001): sensibles al violeta (VS, λmax = 403-426 nm) y sensibles al ultravioleta (UVS, λmax = 355-380 nm; Figura 4.6). El sistema VS ha sido encontrado en varias especies, por ejemplo Gallus gallus (Bowmaker y col. 1997), Spheniscus humboltii (Bowmaker y Martin 1985). Mientras que, el sistema UVS se encuentra principalmente dentro del orden de los Passeriformes y Psittaciformes: Leiotrix lutea (Maier y Bowmaker 1993), Melopsittacus undulatus (Bowmaker y col. 1997), Sturnus vulgaris (Hart y col. 1998), Serinus canaria (Das y col. 1999), Parus caeruleus (Hart y col. 2000b), Turdus merula (Hart y col. 2000b) y cuatro especies de pinzones (Amadina fasciata, Erythura gouldiae, Lonchura maja y Neochmia modesta, Hart y col. 2000a). Debido a la complejidad del método utilizado para examinar la disposición ocular cromática (por ejemplo Hart y col. 2001), sólo existe información para un grupo reducido de especies. A pesar de que especies cercanamente emparentadas tienden a presentar valores de λmax similares, la filogenia aviar no es la única explicación para la

distribución de los sistemas VS/SUV, ya que también existe una explicación adaptativa (Hart 2001, Osteed y Hastad 2003). Hart (2001) analizó la distribución y abundancia de los fotorreceptores en la retina, conocida para 19 especies, encontrando que las especies con estilo de vida semejante presentaban similar abundancia de conos en la retina.

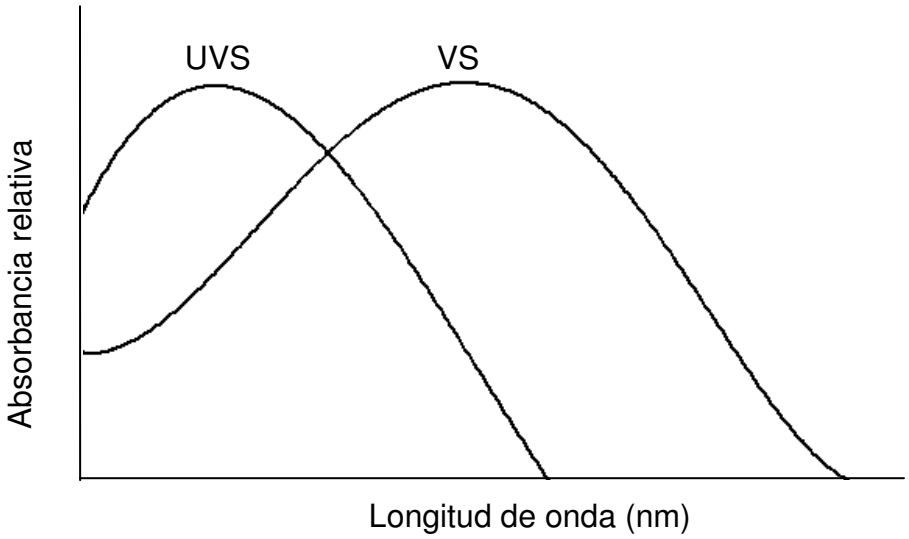

Figura 4.6: Diferencias en la longitud de máxima absorbancia entre los sistemas visuales de las aves sensibles al ultravioleta (UVS) y sensibles al violeta (VS). Adaptado de Aidala y Hauber (2010).

A partir de que las diferencias en las capacidades visuales entre las aves y los humanos se incluyeron en los estudios de coloración del plumaje (Bennett y col. 1994, Bleiweiss 1997, Cuthill y col. 1999), fueron detectados varios casos de dicromatismo sexual que habían sido ignorados previamente (Mahler y Kempenaers 2002, Eaton y Layon 2003, Eaton 2007, Bridge y col. 2008, Armenta y col. 2008). En particular, Eaton (2005) encontró que la mayoría de las especies de paseriformes que habían sido catalogadas como monocromáticas bajo la percepción humana, son en realidad sexualmente dicromáticas bajo

una percepción aviar y que esas diferencias no sólo se encuentran en la región del espectro invisible para los humanos (315-400 nm), sino también en la región visible (400-700 nm).

4.1.5. Objetivos

Como ya se mencionó anteriormente, el Capuchino Canela presenta un marcado dicromatismo sexual. Sin embargo, es prácticamente imposible, desde la visión humana, diferenciar hembras de machos juveniles (Figura 4.7). Ambos presentan un plumaje pardo, por lo que el sexo de los juveniles se puede conocer únicamente mediante sexado molecular. Los objetivos de esta parte del estudio fueron describir la coloración de las hembras, los machos adultos y juveniles y evaluar si existe dicromatismo críptico entre hembras y machos juveniles. Para ello, se analizó el color del plumaje para todo el rango de longitudes de onda a las cuales son sensibles las aves utilizando un espectrofotómetro de reflectancia y el modelo visual de discriminación del color de Vorobyev-Osorio (Vorobyev and Osorio 1998) y micrografías de los cortes de bárbulas. El modelo de Vorobyev-Osorio permite analizar el color teniendo en cuenta la diferencia que existe en la sensibilidad de los fotorreceptores de las aves.

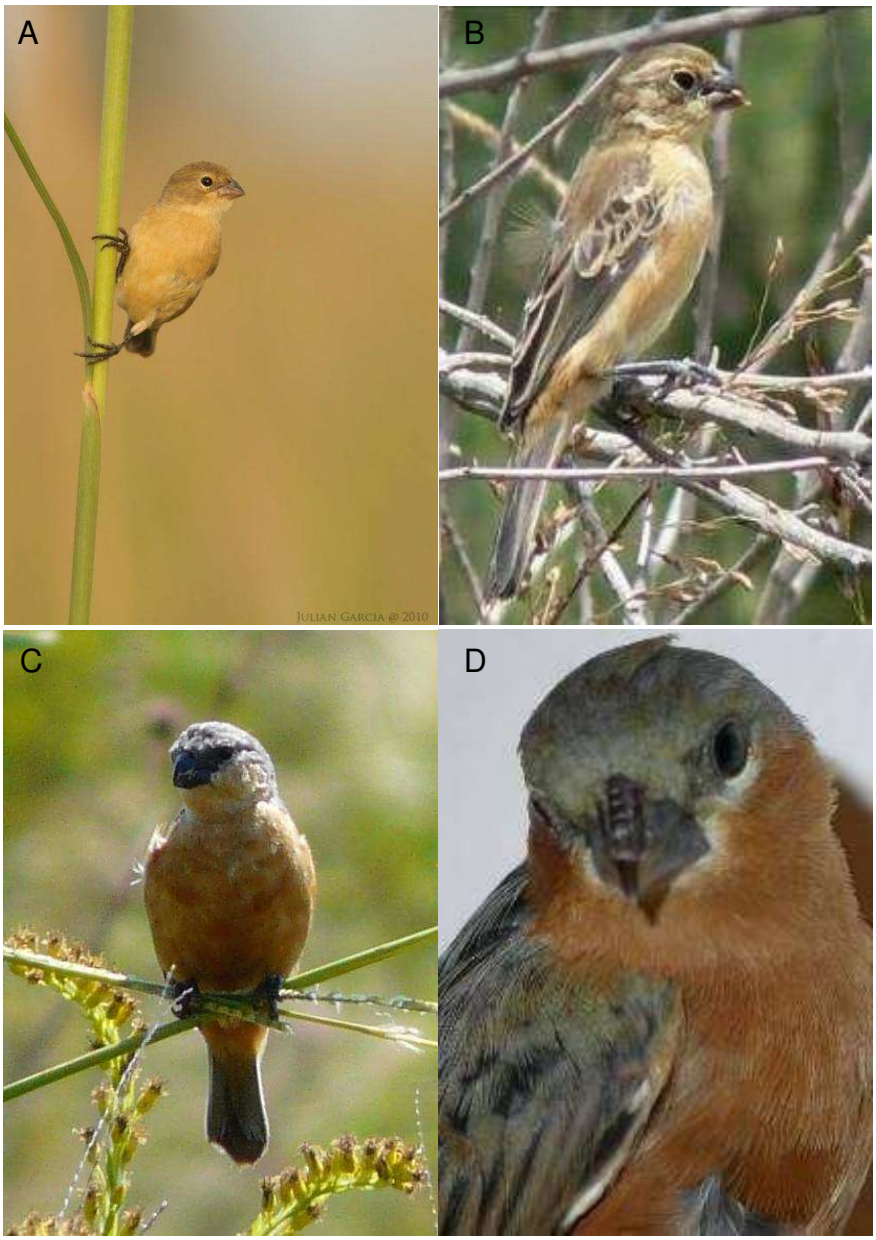

Figura 4.7: Hembra (A), juvenil (B) y machos adultos(C y D) de Sporophila hypoxantha. Fotos de Julián García, Pilar Benites y Carolina Facchinetti.

4.2. Materiales y Métodos

4.2.1. Individuos en cautiverio

A principios de marzo del 2007, se capturaron 52 individuos de S. hypoxantha mediante redes de niebla en la Reserva El Bagual, Provincia de Formosa. Luego, los individuos se trasladaron a Buenos Aires donde fueron mantenidos en el Bioterio de la Facultad de Ciencias Exactas y Naturales. La captura se realizó bajo el permiso de la autoridad de Fauna de la Provincia de Formosa y fueron mantenidos en cautiverio bajo el permiso de la Dirección Nacional de Fauna, Secretaría de Medio Ambiente. Una vez en el bioterio, cada individuo fue identificado con un anillo de aluminio numerado y una combinación única de anillos plásticos de colores. Además, se les extrajo una pequeña muestra de sangre por punción de la vena braquial (aproximadamente 20-30 µl), que fue utilizada para determinar el sexo por métodos moleculares (ver capítulo II). Posteriormente, fueron divididos en tres grupos: machos adultos (individuos que presentaban el plumaje de macho al momento de la captura, n = 16), machos juveniles (individuos que mostraban un plumaje de juvenil/hembra, presentaban comisuras al momento de la captura y fueron sexados genéticamente como machos, n = 25), y hembras (individuos que presentaban plumaje de juvenil/hembra al momento de la captura y que fueron sexados genéticamente como hembras, n = 11). Durante los años que duro el estudio, 10 individuos murieron por lo que el número de individuos (n) varía entre análisis. Una vez asignados a los distintos grupos (machos adultos, hembras, machos juveniles), se dispusieron entre 11 y 16 individuos por jaula de 120 x 40 x 40 cm; Figura 4.8). Las jaulas se colocaron de manera tal que las aves quedaran aisladas visualmente. Las aves fueron mantenidas bajo ciclos naturales de luz:oscuridad y temperatura, excepto en invierno donde la temperatura mínima se mantuvo entre 15-18°C. La alimentación consistió en una mezcla de semillas (mijo, alpiste y moha)

y agua ad-libitum. Durante los períodos de muda se suministro un complejo vitamínico día por medio en el agua (Replume-Ruminal, 5gr/lt de agua) y cada dos o tres meses se realizó un tratamiento anti-coccidios (Coccidiol-Ruminal, 5gr/lt de agua).

Figura 4.8: Disposición de las cuatro jaulas donde se mantuvieron los individuos de Sporophila hypoxantha durante los años de estudio. Los machos adultos se colocaron en la jaula superior, las hembras en la segunda jaula (empezando desde arriba) y los machos juveniles en las dos jaulas inferiores.

4.2.2. Morfología interna de las plumas

Para analizar la estructura interna de las bárbulas de las plumas, se tomaron plumas de dos machos adultos (pecho y corona; Figura 4.9), dos hembras (pecho y corona; Figura 4.9) y un macho juvenil (pecho). El protocolo de preparación de las plumas para los cortes para realizar los estudios de microscopía electrónica fue:

1- lavado en H_2O - varios cambios cada 5'
2- fijación en glutaraldehido 3% en buffer fosfato 0.1M pH 7,4 – 6 hs
3- lavado en buffer PBS (0.1M) - 3 cambios cada 15'
4 -colocación en osmio 2% - 2 hs
5- lavado en H_2O - 3 cambios cada 5'
6- pasado por alcohol 70% 96% y 100% - 3 cambios de 10' cada uno
7- inmersión en acetona pura - 3 cambios de 15' cada uno
8- Inmersión en una mezcla acetona/resina 3/1 - 2 hs (Resina Spurr)
9- Inmersión en una mezcla acetona/resina 1/1 - toda la noche
10- colocación en resina 100% - toda la noche
11- colocación en moldes y secado en estufa por 48 hs
12 - coloración con URANILO 2% - 45 hs
13- lavado en H_2O

Luego se realizaron distintos cortes de las bárbulas en la región distal de la pluma con una navaja de diamante en un ultramicrótomo Porter Blum MT2-B (Sorvall): 1) para microscopio óptico de aproximadamente 1 μm de espesor y 2) para microscopio electrónico de transmisión (MET) de 750 A°. Los cortes para MET fueron montados en grillas de cobre en el MET del Centro de Microscopía Avanzada de la Facultad de Ciencias Exactas y Naturales, Universidad de Buenos Aires (TEM Philips EM 301). Se obtuvieron micrografías de los cortes en distintos aumentos, desde el corte completo (2000-3000X aumentos) a un detalle (18500-35000X aumentos). El área de los cortes de las bárbulas se cálculo a partir del programa ImageJ 1.45s (Rasband 2011).

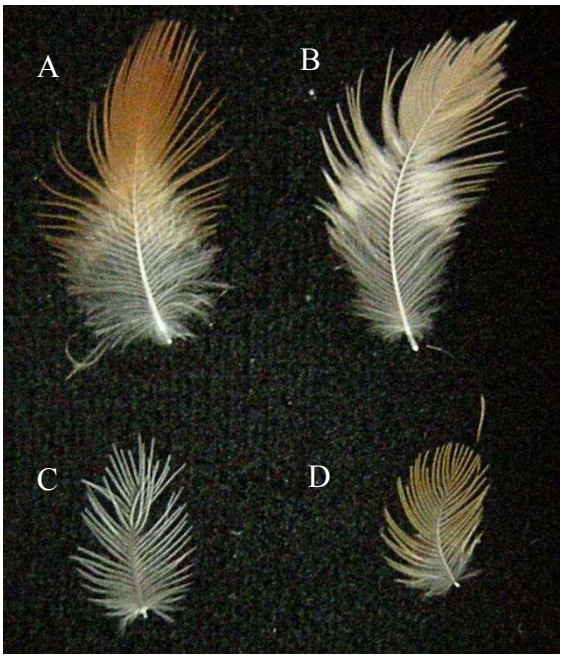

Figura 4.9: Plumas del pecho y corona de machos adultos (A y C, respectivamente) y hembras (B y D, respectivamente) de Sporophila hypoxantha.

4.2.3. Medición de coloración y variables morfométricas

La coloración del plumaje fue cuantificada utilizando un espectrofotómetro de reflectancia Ocean Optics S2000 con a una lámpara de luz de xenón pulsátil PX-2 y una fibra bifurcada (Ocean Optics, Inc., Dunedin, Florida). Un espectrofotómetro de reflectancia típico utiliza una rejilla de difracción que separa la luz que le llega en las distintas longitudes de onda que la componen y mide la intensidad de luz en fracciones de longitud de onda de 0.35 nm. La fuente de luz PX-2, emite luz entre los 220 y 750 nm, abarcando el rango de visión de las aves. Por último la fibra óptica bifurcada presenta 7 haces de luz alrededor de un haz recolector, los 7 haces emiten la luz y el haz del medio recolecta la luz reflejada por la superficie que se está midiendo y a través de un software (en este caso OOIBASE 32 o SPECTRASUITE) se guarda la información en la computadora.

Las medidas de reflectancia se calibran con un blanco estándar correspondiente a una muestra de sulfato de bario siguiendo el protocolo de Osorio y Ham (2002) y con un negro estándar (en este caso con la fuente de luz apagada). El extremo de la fibra se colocó en un tubo de plástico negro para evitar errores de medición por el ingreso de luz ambiental a la fibra recolectora. Se mantuvieron constantes tanto la distancia de medición entre la superficie de medición y el extremo de la fibra (17.05 ± 0.1 mm), como el ángulo de medición de iluminación y recolección (90° respecto de la superficie a medir).

Para cada región corporal medida (sobre el ejemplar) se tomó como dato un promedio de tres mediciones tomadas arbitrariamente sobre cada zona. Cada medición se tomó en un área de diámetro de 6 mm y en un rango de longitudes de onda de 350 a 700 nm en intervalos de 0.35 nm (los valores de reflectancia correspondientes a longitudes de onda entre 300 y 350 nm fueron muy bajos y muy variados, mostraron un ruido considerable, por lo tanto no se tomaron en cuenta para el análisis). Los valores de referencia de blanco y negro se tomaron antes de la medición de cada individuo, evitando de esta manera cualquier desvío o error asociado con la fuente de luz y el sensor. Para facilitar el manejo de los datos y eliminar cualquier pico artificial que pueda producir el espectrofotómetro, se tomaron los valores de medianas cada 3 nm reduciendo de esta manera cada espectro de 1147 a 138 valores. Se tomaron las medianas ya que son menos sensibles a los valores extremos que las medias (Cuthill y col. 1999).

Las mediciones se realizaron en cuatro partes del cuerpo: garganta, pecho, vientre y corona (Figura 4.10) en el mes de julio 2007, cuando los machos juveniles tenían alrededor de 5 meses de edad y eran indistinguibles a simple vista de las hembras. Se analizaron los espectros de reflectancia y se calcularon las variables brillo total, calculado como la suma de la reflectancia (R) a través de todas las longitudes de onda ($\sum R_{350-700}$) y los cromas

UV-azul, verde y rojo, calculados como la proporción de reflectancia entre cada región y la reflectancia total (croma UV-azul croma = ∑R350–499/∑R350–700, croma verde = ∑R500–599/∑R350–700 y croma rojo = ∑R600–700/∑R350–700).

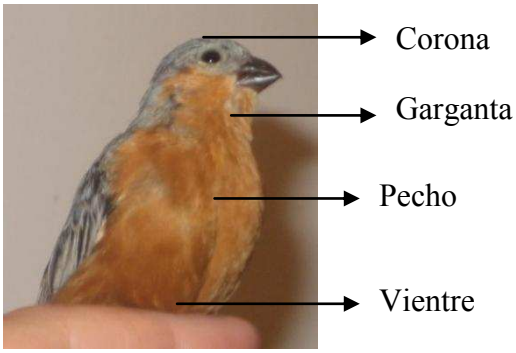

Figura 4.10: Zonas del cuerpo de Sporophila hypoxantha donde se midió la coloración: corona, garganta, pecho y vientre.

Por otro lado, a cada individuo se le tomaron las medidas morfométricas, el peso a partir de una pesola de 10 o 20gr (± 0,1gr) y el largo del ala (distancia desde el vértice flexor del ala hasta el extremo de la primaria más larga manteniendo la curvatura natural del ala al tomar la medida) medida con una regla para alas (± 0,1 cm).

4.2.4. Modelo visual de discriminación del color

Se calculo la discriminación del color (ΔS) entre los distintos grupos utilizando el modelo de discriminación del color de Vorobyev–Osorio (Vorobyev y Osorio 1998). Para ello se implemento el paquete SPEC (Hadfield 2010) en el paquete estadístico R, versión 2.14.1 (R Development Core Tem 2008), que permite de una manera sencilla introducir los datos y parámetros y realizar el análisis correspondiente. El modelo de Vorobyev-Osorio calcula una distancia entre dos colores dentro del espacio de color de las aves (ΔS), definida por la cantidad de cuantos que son capturados por los pigmentos de la retina aviar (Eaton 2005).

Los valores de ΔS están presentados en unidades de jnd, siglas que provienen de "just noticeable differences", lo que significa "diferencias apenas perceptibles". Valores menores a ΔS=1 jnd implican que las aves no podrían diferenciar los parches de color que se están comparando. Por el contrario, valores que exceden a 1.0 jnd indican que las diferencias entre esos parches podrían ser detectadas bajo el sistema visual de las aves. Según este modelo, a mayores valores de ΔS aumenta la capacidad de las aves de discriminar entre 2 colores. Este modelo contempla que los distintos conos de la retina no utilizan todas las longitudes de onda por igual y que algunos son más sensibles a algunas longitudes de onda que otros. De esta manera, se puede evaluar si las diferencias encontradas con el espectrofotómetro de reflectancia pueden ser percibidas por la especie en estudio.

Debido a que no existe la información específica de los parámetros de la DCO para el Capuchino Canela u otra especie del género Sporophila se utilizaron los datos informados para Cyanistes caeruleus (Hart 2001). Esta elección se basó en que: 1) el sistema visual UVS está presente en la mayoría de los paseriformes estudiados, con la excepción del grupo de los córvidos que presentan sistema VS; 2) dentro de los paseriformes con sistema UVS, las λmax muestran poca variación entre especies (Hart y col. 2000a, 2000b, Odeen y Hastad 2003, Hart y Hunt 2007); 3) el sistema visual de Cyanistes caeruleus fue usado para más de 100 especies de paseriformes en el estudio de Eaton (2005) y para cuatro especies del género Sporophila (Benites y col. 2010) y 4) pese a que la proporción de conos en la retina varía entre los paseriformes, Benites y col. (2010) recalcularon las distancias entre los colores utilizando dos proporciones distintas de conos de dos especies que abarcan las variaciones encontradas entre los paseriformes (Turdus merula y Sturnus vulgaris, Hart 2001) y los resultados de su estudio no se vieron alterados. El paquete SPEC permite introducir las condiciones de iluminación, en este caso utilizamos

las condiciones de alta iluminación (luz de día), ya que el Capuchino Canela es diurno y habita lugares abiertos sin cobertura.

4.2.5. Análisis estadístico

Las variables espectrales y morfométricas fueron analizadas mediante tests de ANOVA utilizando el software Statistica Version 8.0 (StatSoft 2009). Todos los valores de P son para una distribución de dos colas y un alfa (α) de 0.05. Los resultados están representados como medias ± ES.

4.3. Resultados

4.3.1. Micrografía de cortes de plumas

La figura 4.11 muestra las micrografías de cortes de bárbulas de las plumas del pecho de machos adultos, hembras y juveniles obtenidas a partir del MET.

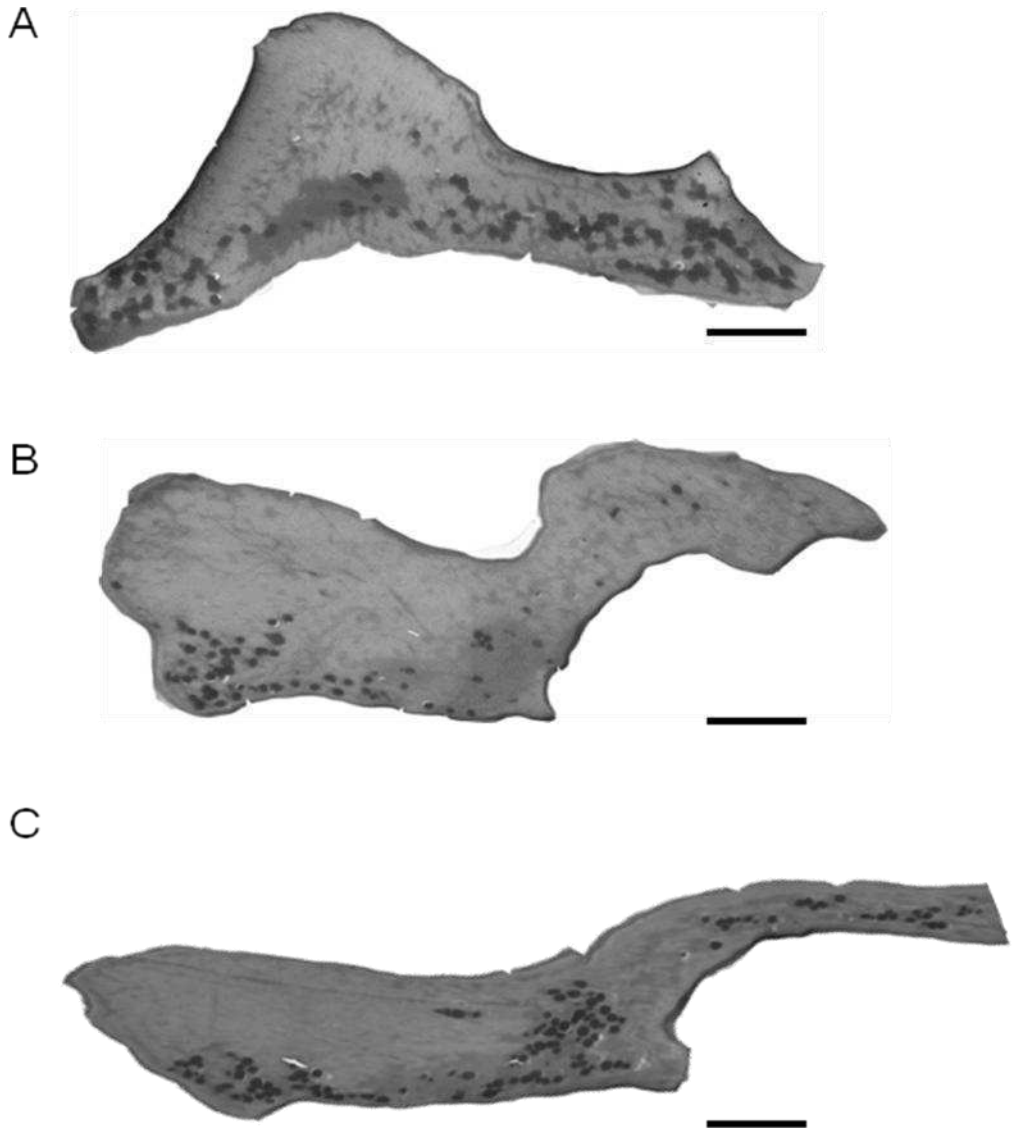

Figura 4.11: Cortes transversales de las bárbulas de plumas del pecho de machos adultos (A), hembras (B) y machos juveniles (C) de Sporophila hypoxantha, donde se pueden observar los gránulos de melanina. La barra negra indica 332 µm en A y 292 µm en B y C.

Se puede observar la presencia de gránulos de melanina en los tres grupos, el tamaño y forma de los mismos es similar, lo que difiere es su cantidad y distribución. En

los cortes estudiados, los machos adultos presentan una mayor concentración de gránulos de melanina (aproximadamente 110 gránulos, lo que corresponde a 1,97 gránulos de melanina/µm^2), con respecto a las hembras, y los gránulos se encuentran principalmente distribuidos en una de las caras de la bárbula, mientras que en la de las hembras la cantidad de gránulos por bárbula es menor (aproximadamente 63 gránulos, lo que corresponde a 0,76 gránulos de melanina/µm^2), pero la distribución es similar, ubicándose en una de las caras. El corte de la bárbula de la pluma de un juvenil muestra una gran cantidad de gránulos de melanina (similar a la del macho adulto, lo que corresponde a 1,95 gránulos de melanina/µm^2), pero estos se encuentran distribuidos de forma diferente, hacia el interior de la bárbula, a diferencia de lo que se observa en machos adultos y hembras. Los tres grupos parecen presentar organización clase 1 (Figuras 4.3 y 4.12).

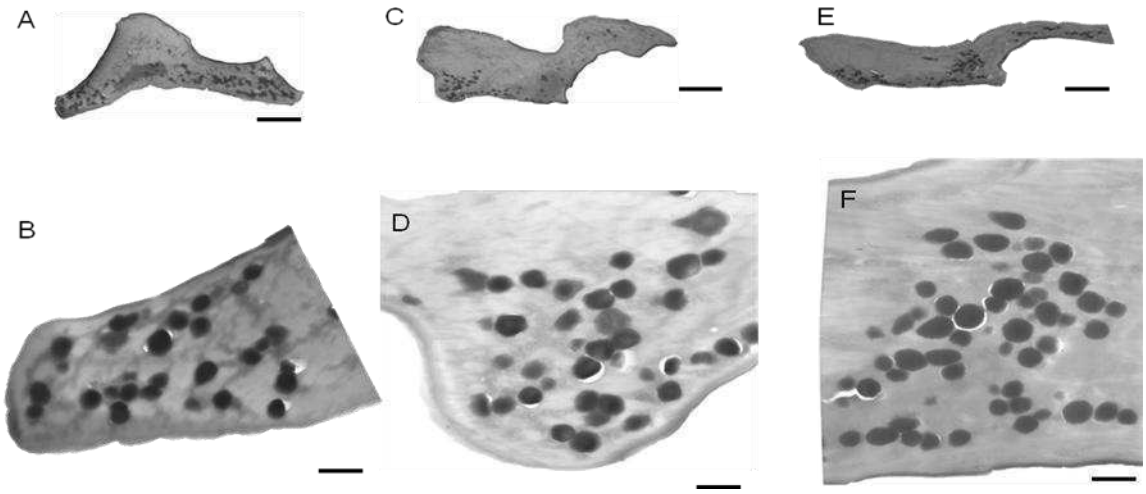

Figura 4.12: Cortes transversales de las bárbulas de plumas de machos adultos (A-B), hembras (C-D) y machos juveniles (E-F) de Sporophila hypoxantha. Las barras negras indican 292µm en A, 332 µm en C y E, 28,5 µm en B y 54 µm en D y F.

En los cortes de las bárbulas de las plumas de la corona de machos y hembras, se pueden observar los gránulos de melaninas y su distribución (Figura 4.13).

Figura 4.13: Cortes transversales de las bárbulas de plumas de la corona de machos adultos (A) y hembras (B) de Sporophila hypoxantha. La barra negra indica 250µm.

Las hembras presentan una gran cantidad de gránulos (mayor a 250 gránulos, lo que corresponde a 2,91 gránulos de melanina/μm^2), distribuidos a lo largo de la bárbula, con mayor concentración en los extremos. El corte de la bárbula de los machos adultos también muestra una gran concentración de gránulos (93, lo que corresponde a 3,83 gránulos de melanina/ μm^2) de melaninas dispuestos en capas uniformes. La principal diferencia que se observa en estos cortes es la organización de los gránulos de melanina (Figura 4.14).

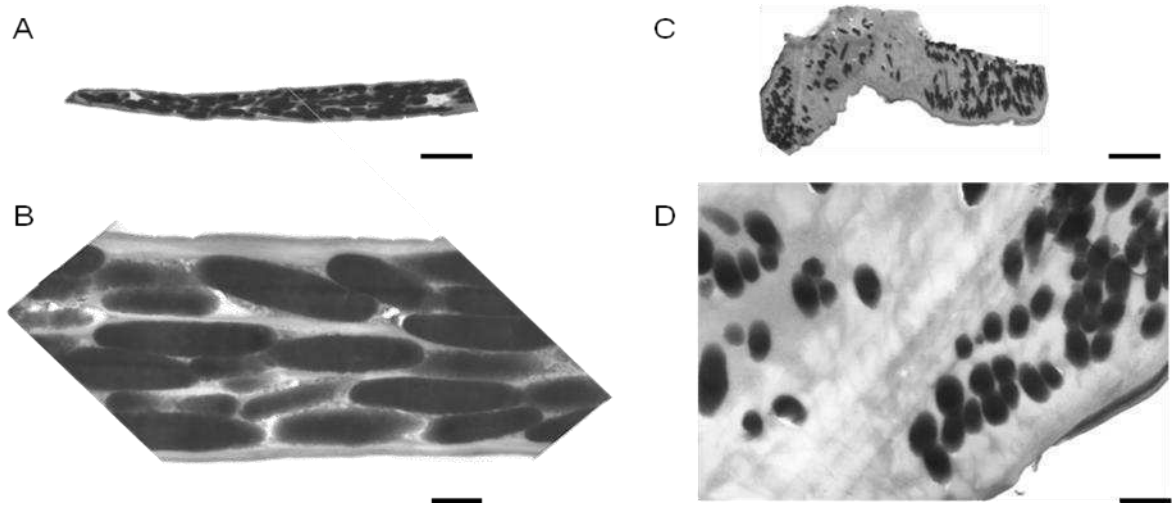

Figura 4.14: Cortes transversales de las bárbulas de plumas de machos adultos (A-C) y hembras (B-D) de Sporophila hypoxantha. Las barras negras indican 250 µm en A y C y 54 µm en C y D.

En la figura 4.14 se puede apreciar la diferencia de la organización de los gránulos en las bárbulas de la corona de machos y hembras, siendo en los machos adultos más ordenada que en las hembras, ocupando en los machos todo el espacio de la bárbula al contrario de lo que se observa en las bárbulas de las hembras que presentan gran parte de la bárbula sin gránulos de melanina. La organización de los machos parece ser clase 2 (Figuras 4.3 y 4.14) mientras que la de las hembras clase 1 (Figura 4.3 y 4.14).

4.3.2. Descripción de la coloración y variables morfométricas

La figura 4.15 muestra las curvas de reflectancia para todas las regiones analizadas de machos adultos, juveniles y hembras. En los gráficos correspondientes a las regiones de la garganta, pecho y vientre, se puede observar reflectancia en todas las longitudes de onda

analizadas, siendo mayor esta reflectancia en la zona del rojo (600-700 nm). Esto puede observarse tanto para hembras como para los machos. Por otro lado, las curvas reflectancia de la corona muestran otro patrón. Si bien se observa reflectancia en todas las longitudes de onda, la mayor reflectancia se encuentra en la región del UV-azul (350-500nm). Se encontraron diferencias en todas las regiones analizadas, tanto en la región del visible como del UV.

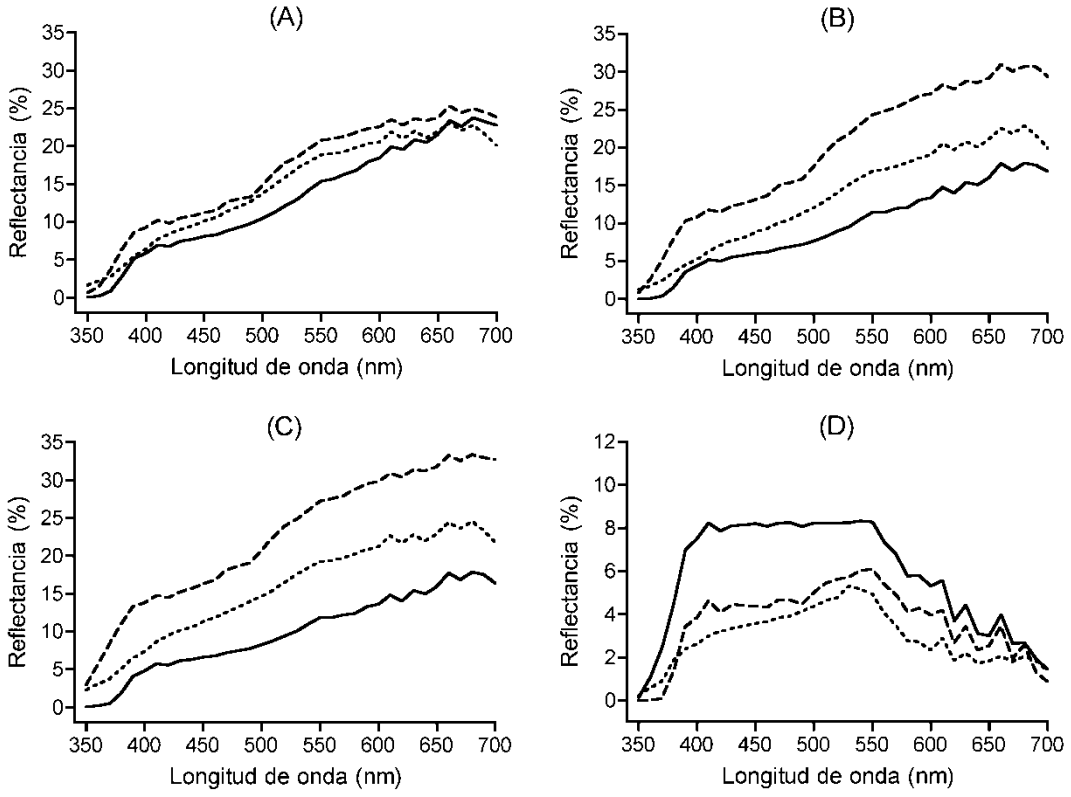

Figura 4.15: Curvas de reflectancia para las cuatro regiones medidas: garganta (A), pecho (B), vientre (C) y corona (D) de hembras (línea continua), machos juveniles (línea punteada) y machos adultos (línea de guiones) de Sporophila hypoxantha.

La coloración de los machos adultos difiere de la coloración de las hembras y de los machos juveniles en todas las regiones para todas las variables (Contrastes a posteriori,

Tukey P < 0,0001; Figura 4.16). Las diferencias de estos grupos se verán en detalle en el capítulo V.

Se encontraron diferencias en la coloración de machos juveniles y hembras. En las regiones de la garganta, pecho y vientre, las hembras presentaron mayor brillo que los machos juveniles (Contrastes a posteriori, Tukey P < 0.05 para todas las regiones; Figura 4.16). A su vez, los machos juveniles presentaron menor croma UV-azul y mayor croma rojo en la región del pecho y vientre (Contrastes a posteriori, Tukey P < 0,01). En cuanto a la corona, los machos juveniles presentaron menor brillo (Contraste a Posteriori, Tukey P < 0,0001; Figura 4.16).

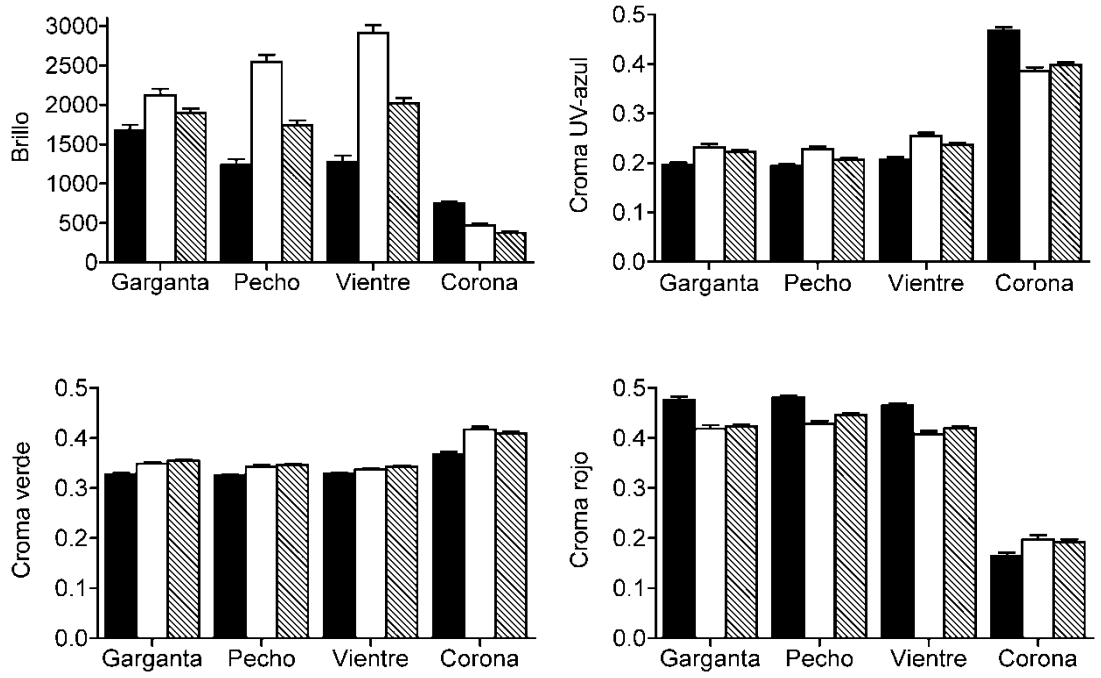

Figura 4.16: Brillo, cromas UV-azul, verde y rojo de las cuatro regiones medidas: garganta, pecho, vientre y corona de machos adultos (columnas negras), hembras (columnas blancas) y machos juveniles (columnas rayadas) de Sporophila hypoxantha. Las barras indican las medias y los errores estándar.

El modelo de Vorobyev-Osorio reveló que existen diferencias entre los machos juveniles y las hembras para las regiones de la garganta ($\Delta S > 1,23$ jnd), pecho ($\Delta S > 1,11$ jnd), vientre ($\Delta S > 1,2$ jnd) y corona ($\Delta S > 1,13$ jnd).

Respecto a las variables morfométricas, no se detectaron diferencias en el peso entre los machos adultos (10,01 ± 0,21 g, n = 16), hembras (10,17 ± 0,25 g, n = 11), y machos juveniles (10,17 ± 0,16 g, n = 25; $F_{2,48} = 0,21$, P = 0,81). El tamaño de ala varío entre los grupos ($F_{2,48} = 3,12$, P = 0,05). Los machos adultos presentan un mayor largo de alas que las hembras (51,5 ± 5 vs. 49,8 ± 5 mm, contrastes a posteriori, Tukey $P < 0,05$), pero no se detectaron diferencias entre los machos adultos y juveniles (50,9 ± 3 mm, contrastes a posteriori, Tukey P = 0,45) y entre los machos juveniles y las hembras (Contrastes a posteriori, Tukey P = 0,23).

4.4. Discusión

La microestructura de las bárbulas de machos y hembras reveló que el pigmento responsable de la coloración del plumaje del Capuchino Canela es la melanina. Observando los cortes de las bárbulas y los gráficos de reflectancia podemos determinar que la coloración del pecho de Capuchino Canela es principalmente pigmentaria (melánica) mientras que la coloración de la corona es principalmente estructural. Esto puede observarse en las curvas de reflectancia y en la organización de la microestructura de las bárbulas. En los gráficos de las regiones de la garganta, pecho y vientre se puede observar que el mayor porcentaje de reflectancia se encuentra en la zona del rojo, característico de la coloración principalmente melánica (Hill y McGraw 2006). Por otro lado en el gráfico de reflectancia de la zona de la corona, se observa que el mayor porcentaje de reflectancia se encuentra en las longitudes de onda correspondientes al azul-verde, colores que

generalmente son el resultado de la interacción de la luz con la nanoestructura de la pluma. Respecto a las diferencias que se encontraron entre los grupos estudiados, si bien el número de individuos estudiados fue bajo, los machos presentaron una mayor concentración de gránulos de melaninas que las hembras en las bárbulas del pecho. Tanto a simple vista, como en los análisis de espectrofotometría, la coloración del pecho de los machos adultos es más oscura que la de machos juveniles y de hembras. La diferencia con las hembras puede explicarse debido a una mayor concentración de gránulos de melaninas (Proctor y Lynch 1993). Sin embargo, la diferencia en la coloración de los machos adultos y juveniles estaría dada principalmente por la distribución de estos gránulos, ya que la concentración es similar, y en los cortes se puede observar que los gránulos de melaninas se concentran en una de las caras de la bárbula en los machos adultos, mientras que los machos juveniles presentan una distribución hacía el interior de la bárbula. En cuanto a la corona, la diferencia en la coloración de machos adultos y hembras estaría determinada principalmente por la organización de los gránulos de melanina. Sin embargo, los estudios de la microestructura de las bárbulas deben tomarse como estudios preliminares ya que están basados en pocos individuos. Aumentar el número de bárbulas y estudiar la micrografía de las barbas de machos y hembras es necesario para completar y confirmar estos resultados.

Los análisis de coloración mostraron que las hembras y machos juveniles que son indistinguibles a simple vista, presentan claras diferencias. Estas diferencias están presentes tanto en la región del UV como en la región del visible, y tanto en el brillo como en el croma. Los machos juveniles presentaron mayores valores de brillo en la región de la garganta pecho y vientre, y mayores valores de croma rojo y menores valores de croma UV-azul en la zona del pecho y vientre, en comparación a las hembras. En cuanto a la

corona, se encontraron diferencias en el brillo, siendo la coloración de las hembras más brillosa que la de los machos juveniles. Además, estas diferencias se mantuvieron cuando se utilizó el modelo visual de discriminación del color de Vorobyev-Osorio (Vorobyev y Osorio 1998), las diferencias en la coloración del plumaje detectadas por el espectrofotómetro podían ser detectadas por las aves. Esto indica que el Capuchino Canela tendría la capacidad de percibir diferencias en la coloración del plumaje entre hembras y machos juveniles.

Los resultados presentados son consistentes con estudios previos (Eaton 2005) que muestran que existen diferencias en la coloración del plumaje entre individuos de algunas especies, tanto en el visible (400-700 nm) como en UV (315-400 nm) que no son percibidas por el ojo humano. Estos resultados indican que evaluar la coloración de las aves basándose en la percepción visual humana puede llevar a conclusiones erróneas, y especies o individuos que parecen monocromáticos para un observador humano, pueden no serlo para las aves.

4.5. Referencias bibliográficas

Aidala Z. y M.E. Hauber. 2010. Avian egg coloration and visual ecology. Nature Education Knowledge 1:4.

Alcorn A. y H.S. Thompson. 2010. [Online] INF1-CG VMA Lecture 2: Neurons (for vision): photoreceptors, ganglia, etc. www.inf.ed.ac.uk/teaching/courses/inf1-cg/lectures/5/

Andersson M. 1994. Sexual selection. Princeton University Press, Princeton, Nueva Jersey.

Andersson S. y M. Prager. 2006. Quantification of avian coloration, pp. 41–89. En Hill G.E y K.J McGraw [eds.], Bird coloration, Vol. I: Mechanisms and measurements.

Harvard University Press, Cambridge, Massachusetts.

Armenta J.K., P.O. Dunn y L.A. Whittingham. 2008. Effects of specimen age on plumage color. The Auk 125:803–808.

Benites P., M.D. Eaton, D.A. Lijtmaer, S.C. Lougheed y P.L. Tubaro. 2010. Analysis from avian visual perspective reveals plumage colour differences among females of capuchino seedeaters (Sporophila). Journal of Avian Biology 41:597–602.

Bennett A.T.D., I.C. Cuthill y K. Norris. 1994. Sexual selection and the mismeasure of color. American Naturalist 144:848–860.

Bleiweiss R. 1997. Covariation of sexual dichromatism and plumage colours in lekking and non-lekking birds: a comparative analysis. Evolutionary Ecology 11:217–235.

Blount J.D. 2004. Carotenoids and life-history evolution in animals. Archives of Biochemistry and Biophysics 430:10–15.

Booth C.L. 1990 Evolutionary significance of ontogenetic colour change in animals. Biological Journal of the Linnean Society 40:25–163.

Bortolotti G.R. 2006. Natural selection and coloration: protection, concealment, advertisment, or deception? pp. 3–35. En Hill G.E. y K.J. McGraw [eds.], Bird coloration, Vol. II: Function and evolution. Harvard University Press, Cambridge, Massachusetts.

Bowmaker J.K. y G.R. Martin. 1985. Visual pigments and oil droplets in the penguin, Spheniscus humboldti. Journal of Comparative Physiology A 156:71–78.

Bowmaker J.K. y H.J.A. Dartnall. 1980. Visual pigments of rods and cones in a human retina. Journal of Physiology 298:501–511.

Bowmaker J.K., L.A. Heath, S.E. Wilkie y D.M. Hunt. 1997. Visual pigments and oil droplets from six classes of photoreceptor in the retinas of birds. Vision Research

37:2183–2194.

Bridge E.S., J. Hylton, M.D. Eaton, L. Gamble y S.J. Schoech. 2008. Cryptic plumage signaling in Aphelocoma Scrub-Jays. Journal of Ornithology 149:123–130.

Cuthill I.C. 2006. Color perception, pp.3–40. En Hill G.E. y K.J. McGraw [eds.], Bird coloration, Vol. II: Function and evolution. Harvard University Press, Cambridge, Massachusetts.

Cuthill I.C., Partridge, J.C., Bennett, A.T.D., Church, S.C., Hart N.S. y S. Hunt. 2000. Ultraviolet vision in birds. Advances in the study of behavior 29:159–214.

Cuthill I.C., A.T.D Bennett, J.C. Partridge y E.J. Maier. 1999. Plumage reflectance and the objective assessment of avian sexual dichromatism. American Naturalist 153:183–200.

Darwin C. 1871. The descent of man and selection in relation to sex. The Modern Library, Nueva York.

Das D., S.E. Wilkie, D.M. Hunt y J.K. Bowmaker. 1999. Visual pigments and oil droplets in the retina of a passerine bird, the Canary Serinus canaria: microspectrophotometry and opsin sequences. Vision Research 39:2801–2815.

Doucet S.M., M.D. Shawkey, G.E. Hill y R. Montgomerie. 2006. Iridescent plumage in satin bowerbirds: structure, mechanisms and nanostructural predictors of individual variation in color. The Journal of Experimental Biology 209:380–390.

Douglas R.H. y N.J. Marshall. 1999. A review of vertebrate and invertebrate ocular filters, pp. 95–162. En: Archer S.N., M.B.A. Djamgoz, E.R. Loew, J.C Partridge y S. Vallerga [eds.] Adaptive mechanisms in the ecology of vision. Kluwer, Dordrecht.

Eaton M.D. 2007. Avian visual perspective on plumage coloration confirms rarity of sexually monochromatic North American passerines. Auk 124:155–161.

Eaton M.D. 2005. Human vision fails to distinguish widespread sexual dichromatism among sexually "monochromatic" birds. Proceedings of the National Academy of Sciences USA 102:10942–10946.

Eaton M.D. y S.M. Lanyon. 2003. The ubiquity of avian ultraviolet plumage reflectance. Proceeding of the Royal Society of London B 270:1721–1726.

Fox H.M. y G. Ververs. 1960. The nature of animal colors. Macmillan, Nueva York.

Goodwin T.W. 1984. The biochemistry of the carotenoids. Vol. II: Animals. Chapman and Hall, Londres.

Griffith S.C. y S.R. Pryke. 2006. Benefits to females assessing color displays. pp. 233–279. En Hill G.E. y K.J. McGraw [eds.], Bird coloration, Vol. II: Function and evolution. Harvard University Press, Cambridge, Massachusetts.

Griffith S.C., I.R.K. Stewart, D.A. Dawson, I.P.F. Owens y T. Burke. 1999. Contrasting levels of extra-pair paternity in mainland and island populations of the House Sparrow (Passer domesticus): is there an 'island effect'? Molecular genetics in animal ecology 68:303–316.

Griggio M., L. Serra, D. Licheri, A. Monti y A. Pilastro. 2007. Armaments and ornaments in the Rock Sparrow: a possible dual utility of a carotenoid based feather signal. Behavioral Ecology and Sociobiology 61:423–433.

Hadfield J. 2010. [Online] SPEC: Processing Spectral Data. http://www.bio.ic.ac.uk/research/iowens/spec/welcome.htm, 2/02/2010.

Harrison C. 1985. A field guide to the nests, eggs and nestlings of European birds. Collins, Londres.

Hart N.S. 2001. The visual ecology of avian photoreceptors. Progress in Retinal and Eye Research 20:675–703.

Hart N.S. y D.M. Hunt. 2007. Avian visual pigments: characteristics, spectral tuning and evolution. The American Naturalist 169:S7–S26.

Hart N.S., J.C. Partridge e I.C. Cuthill. 1998. Visual pigments, oil droplets and cone photoreceptor distribution in the European Starling (Sturnus vulgaris). The Journal of Experimental Biology 201:1433–1446.

Hart N.S., J.C. Partridge, A.T.D. Bennett e I.C. Cuthill. 2000a. Visual pigments, cone oil droplets and ocular media in four species of Estrildid Finch. Journal of Comparative Physiology A 186:681–694.

Hart N.S., J.C. Partridge, I.C. Cuthill y A.T.D. Bennett. 2000b. Visual pigments, oil droplets, ocular media and cone photoreceptor distribution in two species of passerine bird: the Blue Tit (Parus caeruleus L.) and the Blackbird (Turdus merula L.). Journal of Comparative Physiology A 186:375–387.

Hill G.E. 2006. Female mate choice for ornamental coloration, pp.137–200. En Hill G.E. y K.J. McGraw [eds.], Bird coloration, Vol. II: Function and evolution. Harvard University Press, Cambridge, Massachusetts.

Hill G.E. 2002. A red bird in a brown bag: the function and evolution of ornamental plumage coloration in the House Finch. Oxford University Press, Oxford.

Hill G.E. 1991. Plumage coloration is a sexually selected indicator of male quality. Nature 350:337–339.

Hill G.E. y K.J. McGraw. 2006. Bird Coloration. Bird Coloration, Vol. II: Function and Evolution. Harvard University Press, Cambridge, Massachusetts.

Kilner R.M. 2006. Function and evolution of colour in young birds, pp. 201–230. En Hill G.E. y K.J. McGraw [eds.], Bird coloration, Vol. II: Function and evolution. Harvard University Press, Cambridge, Massachusetts.

Kinoshita S. y S. Yoshioka. 2005. Structural colors in nature: The role of regularity and irregularity in the structure. Chemical Physics and Physical Chemistry 6:1442–1459.

López-Albors O., F. Gil, J.M. Vázquez, R. Latorre, G. Ramíre-Zarzosa, M. Orenes y F. Moreno.1999. Revisión: nomenclatura e iconografía de las partes de la pluma y sus diferentes tipos. Anatomía y Embriología 15:3–16.

Lozano G.A. 1994. Carotenoids, parasites, and sexual selection. Oikos 70:309–311.

Lyon B.E., J.M. Eadie y L.D. Hamilton. 1994. Parental choice selects for ornamental plumage in American coot chicks. Nature 371 24–243.

Maier E.J. y J.K. Bowmaker. 1993. Colour vision in the passeriform bird, Leiothrix lutea: Correlation of visual pigment absorbance and oil droplet transmission with spectral sensitivity. Journal of Comparative Physiology A 172:295–301.

Mahler B. y B. Kempenaers. 2002. Objective assessment of sexual plumage dichromatism in the Picui Dove. Condor 104:248–254.

Massaro M., L.D. Davis y J.T. Darby. 2003. Carotenoid-derived ornaments reflect parental quality in male and female Yellow-eyed Penguins (Megadyptes antipodes). Behavioral Ecology and Sociobiology 55:169–175.

McGraw K.J. 2006a. Mechanics of carotenoid-based coloration, pp. 177–242. En Hill G.E. y K.J. McGraw [eds.], Bird coloration, Vol. I: Mechanisms and measurements. Harvard University Press, Cambridge, Massachusetts.

McGraw K.J. 2006b. Mechanics of melanin–based coloration, pp. 243–294. En Hill G.E y K.J. McGraw [eds.], Bird coloration, Vol. I: Mechanisms and measurements. Harvard University Press, Cambridge, Massachusetts.

McGraw K.J. 2006c. Mechanics of uncommon colors: pterins, porphyrins, and psittacofulvins, pp. 354–398. En Hill G.E. y K.J. McGraw [eds.], Bird coloration,

Vol. I: Mechanisms and measurements. Harvard University Press, Cambridge, Massachusetts.

McGraw K.J. y M.C. Nogare. 2005. Distribution of unique red feather pigments in parrots. Biological Letters 1:38–43.

Odeen A. y O. Hastad. 2003. Complex distribution of avian color vision systems revealed by sequencing the SWS1 opsin from total DNA. Molecular Biology and Evolution 20:855–861.

Olson V.A. e I.P.F. Owens. 1998. Costly sexual signals: are carotenoids rare, risky or required? Trends in Ecology and Evolution 13:510–514.

Osorio D., M. Vorobyev y C.D. Jones. 1999. Colour vision of domestic chicks. The Journal of Experimental Biology 202:2951–2959.

Osorio D. y A.D. Ham. 2002. Spectral reflectance and directional properties of structural coloration in bird plumage. The Journal of Experimental Biology 205:2017–2027.

Pettingill O.S. Jr. 1970. Ornithology in Laboratory and Field. 4ta edición. Burgess Publishing Company.

Proctor N.S. y P.J. Lynch. 1993. Manual of ornithology. Yale University Press, New Haven.

Prota G. 1995. The chemistry of melanins and melanogenesis. Fortschritte der Chemie Organischer Naturstoffe 64:93–148.

Prum R.O. 2006. Anatomy, physics, and evolution of structural colors, pp. 295–355. En Hill G.E. y K.J. McGraw [eds.], Bird coloration, Vol. I: Mechanisms and measurements. Harvard University Press, Cambridge, Massachusetts.

Prum R.O. 1999. The anatomy and physics of avian structural colours. En Adams N.J. y R.H. Slotow [eds.], Proceedings of the 22nd International Ornithological Congress.

Durban, South Africa.

Prum R.O. y R.H. Torres. 2003. A Fourier tool for the analysis of coherent light scattering by bio-optical nanostructures. Integrative and Comparative Biology 43:591–602.

Prum R.O., R. Torres, S. Williamson y J. Dyck. 1999. Two-dimensional Fourier analysis of the spongy medullary keratin of structurally coloured feather barbs. Proceedings of the Royal Society of London B. 266:13–22.

Prum R.O. R.H. Torres, .S Williamson y J. Dyck. 1998. Coherent light scattering by blue feather barbs. Nature 396:28–29.

Pryke S.R., S. y M.J. Lawes.2001. Sexual selection of multiple handicaps in the Red-collared Widowbird: female choice of tail length but not carotenoid display. Evolution 55:1452–1463.

Rasband W.S. 2011. [Online] ImageJ, U.S. National Institutes of Health, Bethesda, Maryland, USA. http://imagej.nih.gov/ij/

Rohwer S. y F.C. Rohwer. 1978. Status signalling in Harris Sparrows: experimental deceptions achieved. Animal Behavior 26:1012–1022.

Searcy W.A. y S. Nowicki. 2005. The Evolution of Animal Communication. Princeton University Press.

Senar J.C. 2006. Color displays as intrasexual signals of aggression and dominance, pp. 87–136. En Hill G.E. y K.J. McGraw [eds.], Bird coloration, Vol. II: Function and evolution. Harvard University Press, Cambridge, Massachusetts.

Senar J.C. 1999. Plumage colouration as a signal of social status. Proceedings of the International Ornithological Congress 22:1669–1686.

Shawkey M.D. y G.E. Hill. 2006. Significance of a basal melanin layer to production of non-iridescent structural plumage color: evidence from an amelanotic Steller's Jay (Cyanocitta stelleri). The Journal of Experimental Biology 209:1245 –1250.

Shawkey M.D. y G.E. Hill. 2005. Carotenoids need structural colours to shine. Biological Letters 1:121–124.

StatSoft Inc. 2009. STATISTICA (data analysis software system), version 8.0. www.statsoft.com.

Vorobyev M. y D. Osorio. 1998. Receptor noise as a determinant of colour thresholds. Proceedings of the Royal Society of London B 265:351–358.

Zahavi A. 1975. Mate selection - a selection for a handicap. Journal of Theoretical Biology 53:205–214.

Capítulo V

Descripción de la muda y maduración del plumaje de los machos de *Sporophila hypoxantha*

5.1. Introducción

La muda es el proceso por el cual las aves renuevan las plumas, una o más veces por ciclo, y puede ser completa o incompleta dependiendo si retienen o no algunas plumas viejas (Poulin y col. 1992, Piratelli y col. 2000). La muda es uno de los procesos más importantes en el ciclo de vida de las aves y a pesar de ser un evento que presenta un alto costo energético, es vital para mantener la función del plumaje durante la vida de las aves (Jenni y Winkler 1994). Las estrategias de muda están ligadas a otros aspectos de la historia de vida de las aves, como los ciclos de reproducción, disponibilidad de alimentos, y en algunos casos, los ciclos de migración (Jenni y Winkler 1994). Sin embargo, a pesar de la importancia que representa la muda en la vida de las aves es un tema que ha sido poco estudiado en general (Thompson y Leu 1995, Rohwer 1999) y en particular en especies de aves Neotropicales.

La muda puede ser completa, cuando se cambian todas las plumas viejas por nuevas o incompleta, cuando se renuevan plumas por sectores. Algunas especies presentan dos plumajes por ciclo, uno alternativo (durante la temporada reproductiva) y otro básico (durante la temporada no reproductiva) y por lo tanto dos mudas, la prealternativa (antes de la temporada reproductiva) y la prebásica (luego de la temporada reproductiva; Humphrey y Parkes 1959), que a su vez pueden ser completas o incompletas. En la mayoría de las

especies que presentan estas dos mudas, la muda prealternativa es una muda incompleta, mudando únicamente las plumas del cuerpo y/o cobertoras (variando en su grado), pero nunca las plumas de vuelvo, mientras que la muda prebásica es completa. Existen tantos plumajes como mudas. La aparición y ocurrencia de la muda prealternativa de especies cercanas e incluso subespecies puede diferir en forma considerable (por ejemplo, Banks 1978), posiblemente en relación con las diferencias en la ecología, migración y restricciones energéticas (Banks 1978, Greenwood y col. 1983, Mulvihill y Rimmer 1997). Por ejemplo, el Tordo Renegrido (Molothrus bonaeriensis) no presenta muda prealternativa y presenta un único evento de muda al año, prebásica, donde renueva todas las plumas (Lowther y Post 1999), mientras que el Tordo Ojo Rojo (M. aeneus) presenta ambos tipos de muda en todas las clases de edad (Lowther 1995). Por otra parte, las distintas edades y sexos dentro de una población pueden mostrar diferentes grados de la muda prealternativa (i.e. Selander 1958), que pueden ser vinculados a diferentes estrategias reproductivas (Pyle y Howell 2004).

En la mayoría de los paseriformes con dicromatismo sexual, los juveniles mudan completamente el plumaje de juveniles al plumaje definitivo (adulto), antes del primer evento reproductivo (primera muda prebásica, ver Humphrey y Parkes 1959). Sin embargo, en algunas especies, los machos retienen un plumaje similar al de las hembras a través del primer año de vida o más, lo que se denomina maduración tardía del plumaje (Lyon y Montgomerie 1986). El grado en el que se percibe esa maduración tardía difiere marcadamente entre especies, con especies en las que los machos juveniles son completamente diferentes de los adultos (i.e. Petroica longipes; Powlesland 2002) y especies en las que los machos juveniles difieren mínimamente de los adultos (i.e Aphelocoma coerulescens; Siefferman y col. 2008).

Las hipótesis adaptativas sobre la maduración tardía del plumaje se han centrado en los beneficios de expresar la edad y la inexperiencia de los juveniles tanto en la temporada reproductiva como en la no reproductiva. Durante la temporada reproductiva, los machos jóvenes podrían beneficiarse por no poseer la coloración adulta de dos maneras. Por un lado, en especies sexualmente dicromáticas la coloración de los machos juveniles es generalmente similar a la de las hembras y esa similitud podría aumentar la probabilidad de que machos jóvenes entren a los territorios de los machos adultos, teniendo acceso a las hembras (Rohwer y col. 1980). Por otro lado, la apariencia de los machos juveniles puede ser una señal de su status social, disminuyendo la agresión que reciben por parte de los machos de mayor edad cuando compiten por recursos limitados (Lyon y Montgomerie 1986). Se espera que la maduración tardía del plumaje ocurra con mayor frecuencia en especies donde existe una alta competencia por territorios o parejas (Lyon y Montgomerie 1986, McDonald 1989). A su vez, la competencia por parejas es generalmente más intensa en especies con dicromatismo o dimorfismo sexual (Dunn y col. 2001) y en especies donde las cópulas por fuera de la pareja son más frecuentes (Møller y Birkhead 1993, Møller y Birkhead 1994, Westneat y Sherman 1997). Fuera de la temporada reproductiva, presentar un plumaje diferente del de los machos adultos puede señalar el status social subordinado de los machos juveniles y reducir las agresiones por parte de los machos dominantes cuando se alimentan en grupos, situación en la que las oportunidades de interactuar con otros individuos es mayor y por lo tanto hay mayor probabilidad interacciones agonistas (ver Senar 2006).

En los paseriformes, la maduración tardía del plumaje ocurre más frecuentemente en especies que forrajean en bandadas que en especies solitarias (Beauchamp 2003). Por otro lado, también es más frecuente en especies con dicromatismo sexual que en especies

monocromáticas (Lyon y Montgomerie 1986, Beauchamp 2003) y en especies en donde las hembras eligen pareja basando su elección en la coloración del plumaje (Montgomerie y Lyon 1986). Consistentemente con este patrón, el Capuchino Canela forrajea en bandadas mixtas durante la temporada no reproductiva (Di Giacomo 2005), presenta cópulas por fuera de la pareja (Capítulo II) y es una especie sexualmente dicromática (Capítulo IV). Además, los machos juveniles presentan, a simple vista, un plumaje pardo similar al de las hembras (Ridgely y Tudor 1989, Facchinetti y col. 2011), pero no se conoce cuando adquieren el plumaje definitivo. Por lo tanto la hipótesis a poner a prueba es que los machos de S. hypoxantha presentan maduración tardía del plumaje.

En esta parte del trabajo se estudió la maduración del plumaje de los machos juveniles y los ciclos de muda en el Capuchino Canela. Para ello se estudió la población establecida en el Bioterio de la Facultad de Ciencias Exactas y Naturales (capítulo IV), midiéndose la coloración del plumaje de machos jóvenes cuando estos tenían 5-6, 12-13, 16-17 y 23-24 meses de edad y comparando estas medidas con las correspondientes a machos y hembras de 2 o más años de edad. Se analizó la coloración del plumaje en el rango completo al cual son sensibles las aves utilizando espectrofotómetría de reflectancia y el modelo de Vorobyev-Osorio (1998).

5.2. Materiales y métodos

5.2.1. Mediciones de coloración y variables morfométricas

Las mediciones de coloración se realizaron sobre los individuos mantenidos en el Bioterio de la FCEyN-UBA (ver capítulo IV). Se tomaron las medidas de reflectancia de los machos adultos, hembras y machos juveniles en cuatro momentos de su ciclo de vida (Figura 5.1): 1) julio 2007, cuando los machos adultos y hembras (plumaje básico definitivo, ver

Humphery y Parkes 1959) tenían 18 meses de edad o más y los machos juveniles tenían 5-6 meses de edad (primer plumaje básico), 2) febrero 2008, cuando los machos adultos y las hembras (plumaje alternativo definitivo) tenían 6 meses más que en la primer medición y los machos jóvenes tenían 12-13 meses de edad (primer plumaje alternativo), 3) junio 2008, cuando los machos y hembras (plumaje básico definitivo) tenían 11 meses más que en la primer medición y los machos jóvenes 16-17 meses de edad (segundo plumaje alternativo) y 4) enero 2009, cuando los machos adultos y hembras (plumaje alternativo definitivo) tenían 18 meses más que en la primer medición y los machos jóvenes tenían 23-24 meses de edad (plumaje alternativo definitivo). En la figura 5.1 y en la sección de los resultados nos referiremos a estas mediciones de acuerdo a la edad de los machos jóvenes.

Se analizaron las siguientes variables: brillo ($\sum R350–700$) y los cromas UV-azul, verde y rojo (croma UV-azul = $\sum R350–499/\sum R350–700$, croma verde = $\sum R500–599/\sum R350–700$ y croma rojo = $\sum R600–700/\sum R350–700$; ver Capítulo IV).

5.2.2. Modelo visual de discriminación del color

Se calculo la discriminación del color (ΔS) entre los distintos grupos utilizando el modelo de discriminación del color de Vorobyev–Osorio (Vorobyev y Osorio 1998, ver Capítulo IV).

5.2.3. Análisis estadísticos

Se realizaron correlaciones de Pearson para examinar la asociación de las variables entre las regiones del cuerpo. Las variables espectrales para las primeras tres mediaciones se analizaron con ANOVA de medidas repetidas y contrastes a posteriori de Tukey. La última medición no se incluyó en este análisis porque fue realizada con otro espectrofotómetro,

por lo que las mediciones no son comparables, sin embargo si se pudieron analizar las diferencias entre grupos mediante un ANOVA y contrastes a posteriori de Tukey. Se utilizó el programa Statistica Version 8.0 (StatSoft 2009). Todos los valores de P corresponden a una distribución de dos colas con un alfa (α) de 0.05. Los datos están presentados como medias ± ES.

5.3. Resultados

Los valores de reflectancia de garganta, pecho y vientre estuvieron altamente correlacionados ($r = 0.57 - 0.91$, $P < 0.05$ para todas las comparaciones entre las tres regiones), por lo tanto sólo se presentarán los resultados de pecho y corona.

5.3.1. Descripción de la muda

Los machos del Capuchino Canela, luego del plumaje juvenil presentan tres plumajes distintos (primer básico, primer alternativo y segundo básico) antes de adquirir los plumajes básico y alternativo definitivos (Figura 5.1). Los individuos adultos alternan entre los plumajes definitivos, básico y alternativo, durante el ciclo.

Existen dos eventos de muda por año, prealternativa y prebásica, que ocurren antes y después de la temporada reproductiva, respectivamente. La primer muda prebásica y las mudas prealternativas son incompletas, donde los individuos mudan parte de las plumas del cuerpo (garganta, pecho, vientre, corona y rabadilla), mientras que la segunda y (subsecuentes) mudas pre-básicas son completas, donde los individuos mudan todas las plumas del cuerpo y vuelo.

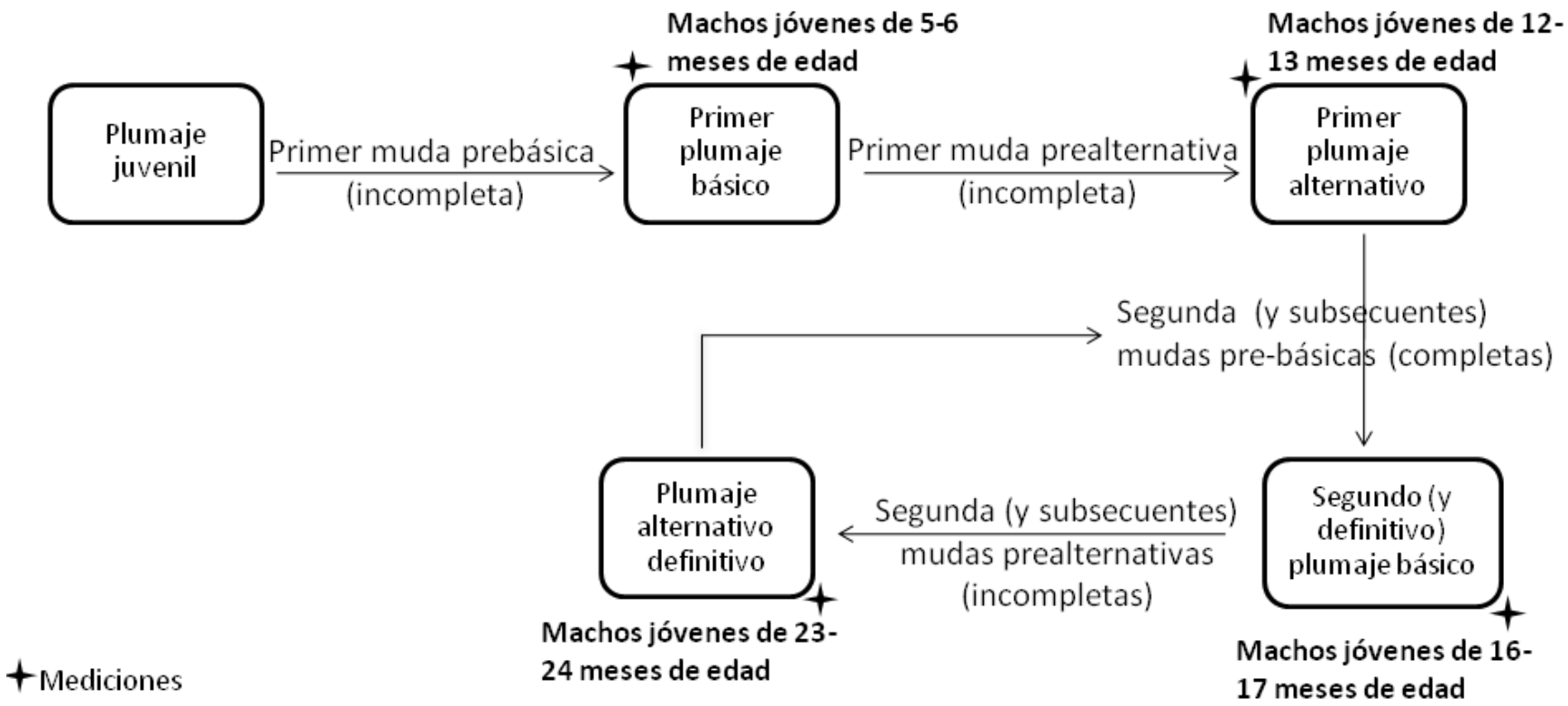

Figura 5.1: Diagrama de la muda y sucesiones de plumajes del Capuchino Canela, Sporophila hypoxantha (adaptado de Humphery y Parker 1959). Los plumajes juvenil, primer básico y primer alternativo corresponden a machos jóvenes, mientras que individuos adultos alternan entre los plumajes definitivos básico y alternativo durante el ciclo. Las mudas prealternativas son pre-reproductivas y las prebásicas son post-reproductivas.

5.3.2. Descripción de la maduración del plumaje de los machos

Las figuras 5.2 y 5.3 muestran los espectros de reflectancia del plumaje del pecho y la corona de machos adultos, hembras y machos juveniles en los tres primeros estadios de maduración del plumaje medidos en este estudio. Los plumajes del pecho y corona mostraron su máxima reflectancia en la zona del rojo (600-700 nm) y del UV-azul (350-500 nm) del espectro, respectivamente (Figuras 5.2 y 5.3). Por lo tanto, se analizan los cromas que mejor representan estas dos regiones (rojo para el pecho y UV-azul para la corona).

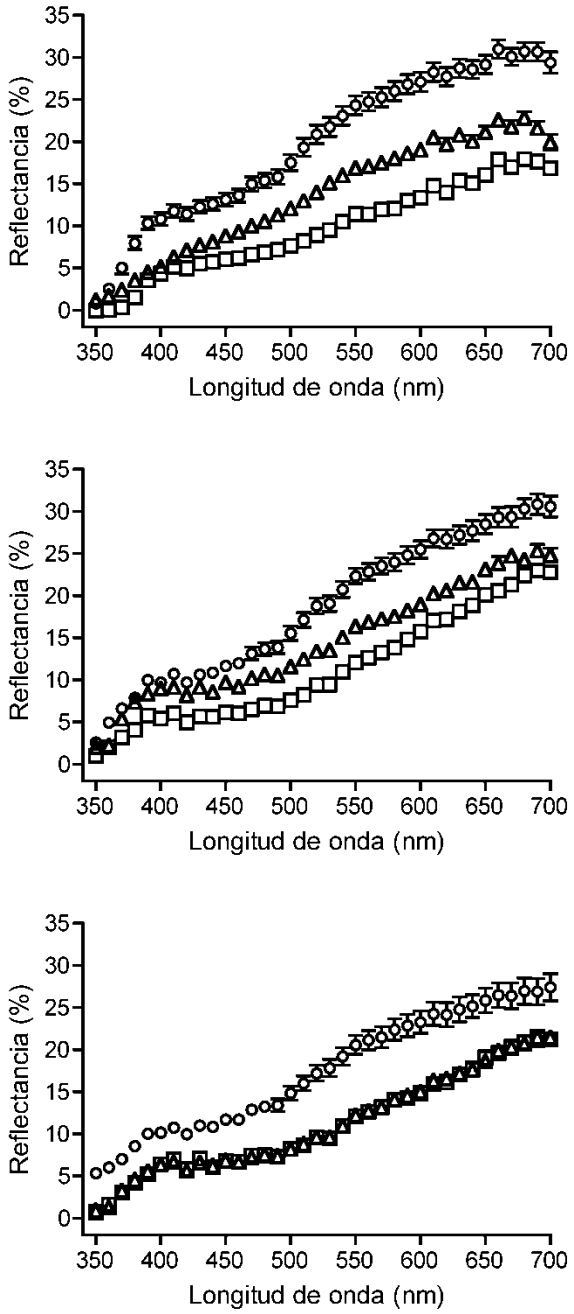

Figura 5.2: Espectros de reflectancia (media ± ES) del plumaje del pecho de machos adultos (cuadrados), hembras (círculos) y machos jóvenes (triángulos) de Sporophila hypoxantha, cuando los machos juveniles tenían 5-6 (grafico superior), 12-13 (gráfico medio) y 16-17 (gráfico inferior) meses de edad.

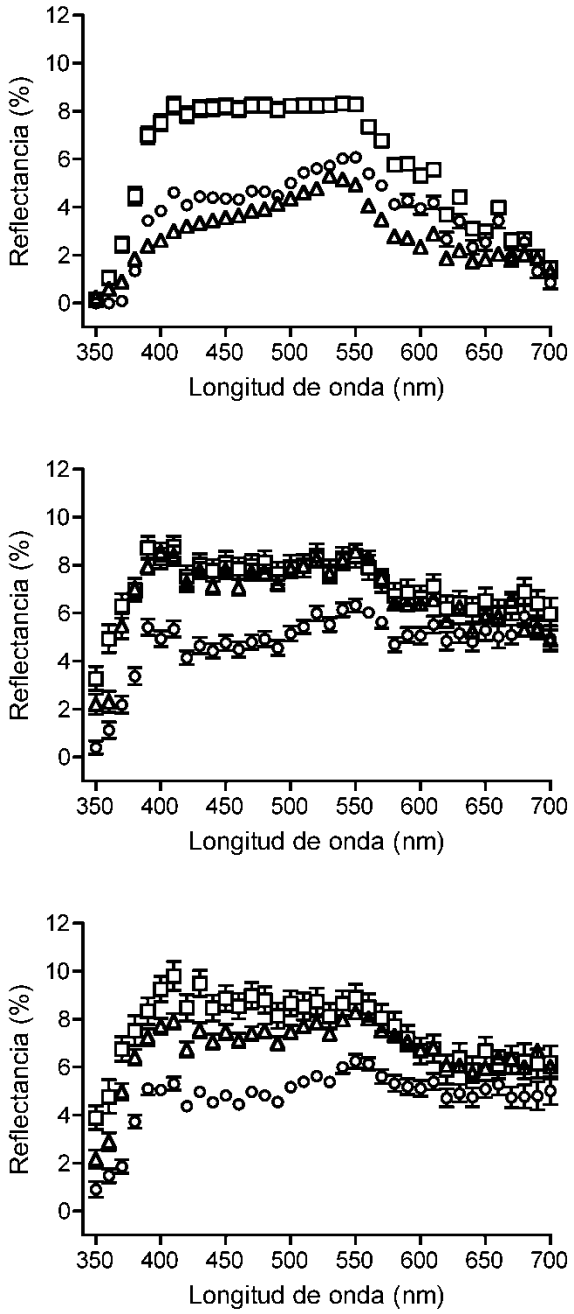

Figura 5.3. Espectros de reflectancia (media ± ES) del plumaje de la corona de machos adultos (cuadrados), hembras (círculos) y machos jóvenes (triángulos) de Sporophila hypoxantha, cuando los machos juveniles tenían 5-6 (grafico superior), 12-13 (gráfico medio) y 16-17 (gráfico inferior) meses de edad.

Se realizó un análisis de ANOVA de medidas repetidas con los grupos (machos adultos, hembras y machos juveniles) como factor entre sujetos, tiempo (primer, segunda y tercer medición) como factor intra-sujetos y brillo y rojo croma del pecho y brillo y croma UV-azul de la corona como variables dependientes. Para las variables de la coloración del pecho, encontramos diferencias significativas entre grupos (brillo: $F_{2,43} = 50,2$, $P < 0,0001$, croma rojo: $F_{2,43} = 45,17$, $P < 0,0001$) y tiempo (brillo: $F_{2,86} = 8,2$, $P < 0,01$, croma rojo: $F_{2,86} = 10,08$, $P < 0,0001$) y una interacción significativa entre grupos y tiempo (brillo: $F_{4,86} = 7,6$, $P < 0,01$, croma rojo: $F_{4,86} = 19,72$, $P < 0,0001$). Para la coloración de la corona, se encontraron diferencias significativas entre grupos (brillo: $F_{2,42} = 20,2$, $P < 0,0001$, croma UV-azul: $F_{2,42} = 19,73$, $P < 0,0001$) y en el tiempo (brillo: $F_{2,84} = 471,1$, $P < 0,0001$, croma UV-azul: $F_{2,84} = 126,06$, $P < 0,0001$) y una interacción significativa entre grupos y tiempo (brillo: $F_{4,84} = 41,8$, $P < 0,0001$, croma UV-azul: $F_{4,84} = 8,13$, $P < 0,0001$). El brillo del pecho de los juveniles, pero no el de los machos adultos y hembras, cambió con el tiempo, mientras que el croma rojo de ambos grupos de machos cambió con el tiempo. El brillo de la corona presentó diferencias en el tiempo para los machos, tanto jóvenes como adultos, y el croma UV-azul para todos los grupos.

El plumaje del pecho de los machos de 5-6 (machos juveniles) y 12-13 meses de edad presentó mayor brillo y menor croma rojo que el de los machos adultos (Contrastes a posteriori, $P < 0,001$ para todas las comparaciones; Figuras 5.4 A-B), mientras que el plumaje de los machos de 16-17 meses de edad se volvió indistinguible del de los machos adultos en brillo y rojo croma (Contrastes a posteriori, $P > 0,05$; Figuras 5.4 A-B), y no difirió en la última medición, cuando el grupo de machos juveniles tenía 23-34 meses de edad (Contrastes a posteriori, brillo $P = 0,67$ y croma rojo $P = 0,98$). Los machos de 5–6, 12–13, y 16–17 meses de edad difirieron de las hembras en la coloración del plumaje del

pecho (Figuras 5.4 A-B), presentando un menor brillo que las hembras (Contrastes a posteriori, P < 0,001). Cuando los machos de este grupo alcanzaron los 16–17 meses de edad presentaron un mayor croma rojo que las hembras (Contrastes a posteriori, P < 0,0001; Figuras 5.4 A-B).

El plumaje de la corona de los machos adultos presentó mayor brillo y mayores valores de croma UV-azul que el de las hembras en las cuatro mediciones (Contrastes a posteriori, P < 0,001 para todas las comparaciones; Figuras 5.4 C-D). El plumaje de la corona de los machos de 5-6 meses de edad presentó mayor brillo que el de las hembras (Contrastes a posteriori, P < 0.05) y menor croma UV-azul el de que los machos adultos (Contrastes a posteriori, P < 0.001; Figuras 5.4 C-D). El plumaje de la corona de los machos de 12-13 y 16-17 meses de edad presentó mayor brillo y croma UV-azul que el de las hembras (Contrastes a posteriori, P < 0.001 y P < 0.01, respectivamente; Figuras 5.4 C-D). El plumaje de la corona de los machos de 16-17 meses de edad presentó menor croma UV-azul respecto al de los machos adultos (Contrastes a posteriori, P < 0.001; Figuras 5.4 C-D), mientras que el plumaje de la corona de los machos de 23-24 meses de edad fue indistinguible del de los machos adultos (Contrastes a posteriori, brillo P = 0,73 y croma UV-azul P = 0,17). La coloración de la corona de los machos de 23-24 meses de edad difirió de la coloración de las hembras (Contrastes a posteriori, brillo P < 0.001 y croma UV-azul P < 0.001).

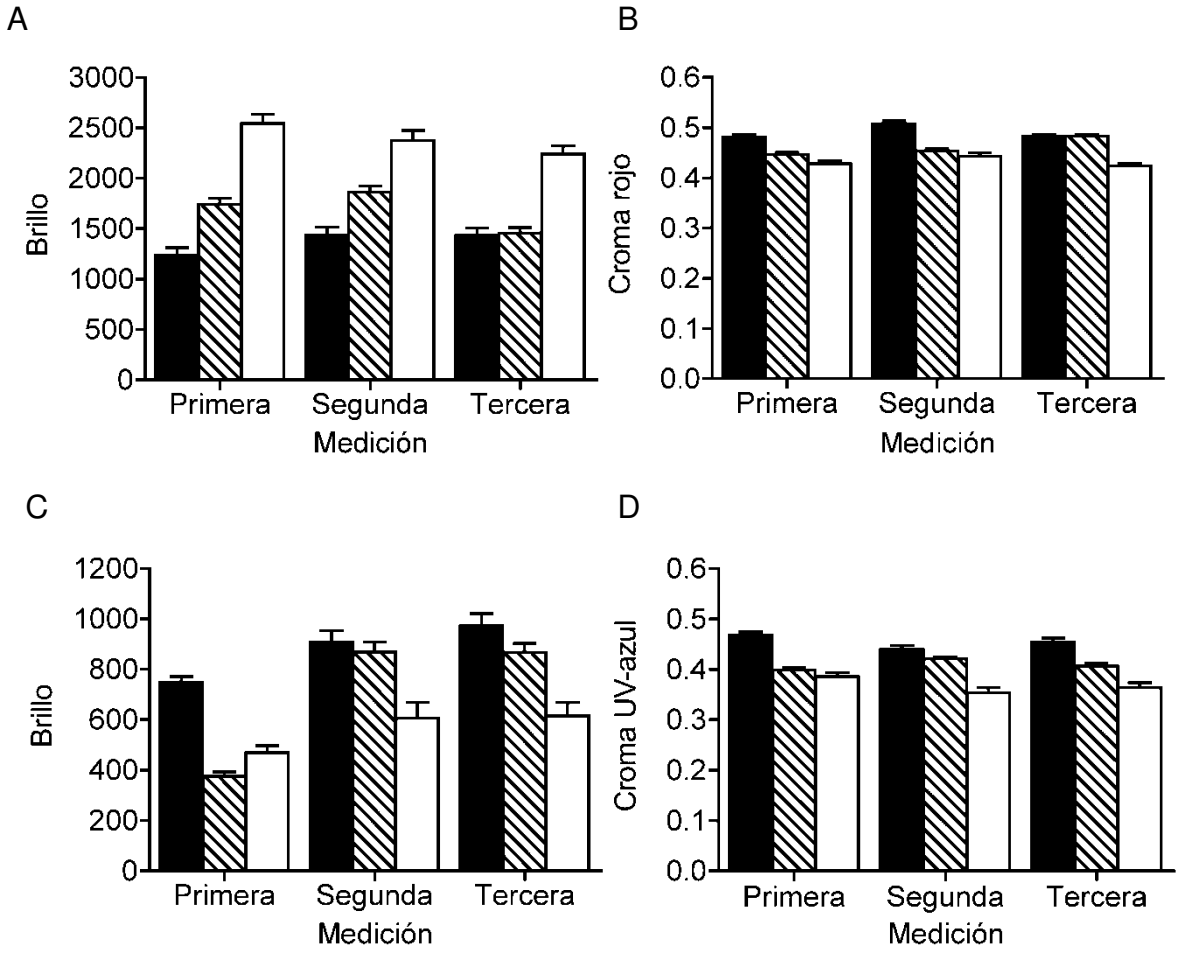

Figura 5.4: Brillo del pecho (A), croma rojo del pecho (B), brillo de la corona (C) y croma UV-azul de la corona (D) de machos adultos (negro), hembras (blanco) y machos jóvenes (rayado) de Sporophila hypoxantha, cuando los machos jóvenes tenían 5-6 (primera medición), 12-13 (segunda medición) y 16-17 (tercera medición) meses de edad. La altura de las barras indica la media (± ES).

5.3.3. Modelo visual de discriminación del color

El modelo de discriminación del color mostró que la coloración del pecho y de la corona de machos adultos y hembras difiere en todas las mediciones (Pecho: $\Delta S > 1{,}11$ jnd y Corona: $\Delta S > 2{,}01$ jnd) mientras que machos jóvenes y adultos difieren en la coloración del pecho en las dos primeras mediciones ($\Delta S = 1{,}37$ jnd y $\Delta S = 1{,}22$ jnd, respectivamente), pero se

vuelven indistinguibles a partir de la tercer medición (ΔS = 0,56 jnd). Los machos jóvenes y adultos también difieren en las tres primeras mediciones para la coloración de la corona (ΔS > 1,22 jnd). Finalmente, los machos jóvenes y las hembras difieren en todas las mediciones para la coloración del pecho (ΔS > 1,11 jnd) y de la corona (ΔS > 1,13 jnd).

En resumen, los primeros plumajes básico y alternativo y el segundo plumaje básico de los machos difieren de los plumajes definitivos, básico y alternativo, respectivamente. Luego de la segunda muda prealternativa, lo machos jóvenes adquieren el plumaje alternativo definitivo que no difiere del de los adultos. Además, el plumaje de los machos difiere del de las hembras durante todo el período de maduración.

5.4. Discusión

El Capuchino Canela tiene dos eventos de muda durante un ciclo (mudas prealternativa y prebásica), las cuales ocurren antes y después de la temporada reproductiva, respectivamente. Los machos juveniles son distinguibles de los machos adultos y de las hembras durante los primeros dos años de su vida. Luego de la segunda muda prealternativa los machos adquieren el plumaje alternativo definitivo, y a partir de allí durante el ciclo de muda alternan entre los plumajes definitivos básico y alternativo (Figura 5.1). Antes de adquirir el plumaje definitivo, los machos mudan en tres plumajes consecutivos (primer básico, primer alternativo y segundo básico). Los primeros plumajes alternativo y básico corresponden a individuos de un año de vida y los segundos plumajes básico y alternativo corresponden a individuos de dos años de vida, y todos, excepto el segundo alternativo, difieren de los plumajes definitivos básico y alternativo (dos años o más).

Los machos adultos y las hembras difirieron en la coloración del plumaje, con los machos mostrando un mayor brillo en la corona y menor brillo en el pecho que las hembras. También se observaron claras diferencias en la forma de la curva para todas las regiones del cuerpo y todas las mediciones. Por otro lado, como se mostró en el capítulo IV, las hembras difieren de los machos juveniles y estas diferencias se acentúan con la edad de los machos. Las diferencias estuvieron presentes tanto en la región del UV como en la región del visible. Incluso, utilizando el modelo de discriminación de lo color de Vorobyev-Osorio (1998), se encontraron diferencias en todos los estadios de maduración entre los machos jóvenes y los machos adultos y hembras. Estos resultados indican que el Capuchino Canela tendría la capacidad de percibir las diferencias en el plumaje entre los machos de menos de dos años de edad y las hembras y entre machos de menos de dos años de edad y machos de más de dos años de edad.

Los machos jóvenes difieren de los machos adultos en la coloración de la corona hasta la segunda muda prealternativa donde adquieren el plumaje definitivo. Estos resultados muestran que el Capuchino Canela no adquiere el plumaje definitivo del pecho antes del año de edad (primer evento reproductivo). Por lo tanto, la coloración del plumaje de los machos sería una señal dependiente de la edad que podría ser utilizada por las hembras al momento de la elección de pareja o como señal de la habilidad competitiva de los machos. Además, la maduración tardía del plumaje es aún visible luego de la segunda muda básica, ya que machos de 16-17 meses de edad aún difieren de los machos de mayor edad en la coloración de la corona, hasta la segunda muda prealternativa.

Las hipótesis adaptativas sobre la maduración del plumaje se han enfocado en los beneficios que podrían obtener los machos jóvenes al demostrar su edad e inexperiencia (hipótesis de la señalización del status; Lyon y Montgomerie 1986). El significado

adaptativo de la maduración tardía del plumaje en el Capuchino Canela no está claro, pero, considerando la biología de la especie y estudios previos en otras especies, la ocurrencia de la maduración tardía del plumaje en este grupo podría haber evolucionado como una señal que reduce la agresión que reciben los machos juveniles por parte de los machos adultos, durante las temporadas reproductiva y no reproductiva. Por otro lado, estas diferencias en coloración podrían indicarle a las hembras la inexperiencia de esos machos y servir como claves durante la elección de pareja. Se ha observado individuos con plumaje juvenil defendiendo territorios con nidos y hembras (Roesler I, observación personal), sin embargo, se desconoce si las hembras de esta especie eligen pareja basándose en la coloración del plumaje de los machos. Como la mayoría de especies de este género presentan un marcado dicromatismo sexual (Ridgely y Tudor 1989) y los machos juveniles son aparentemente indistinguibles de las hembras, sería interesante estudiar si el patrón observado en el Capuchino Canela se encuentra en otras especies del grupo.

En resumen, en este capítulo se describe la muda del Capuchino Canela y se muestran evidencias directas de maduración tardía del plumaje y diferencias en la coloración del plumaje entre individuos de distinta edad, que eran previamente desconocidas. En el próximo capítulo se analizará si las hembras de Capuchino Canela presentan preferencias por machos que difieren en su coloración o si las diferencias en coloración de los machos son buenas predictoras del ganador en interacciones de competencia por alimentos.

5.5. Referencias bibliográficas

Banks R.C. 1978. Prealternate molt in nuthatches. Auk 95:179–181.

Beauchamp G. 2003. Delayed plumage maturation in birds in relation to social foraging

and breeding competition. Evolutionary Ecology Research 5:589–596.

Di Giacomo A.G. 2005. Aves de la Reserva El Bagual, pp. 203–465. En Di Giacomo A.G. y S.F. Krapovickas [eds.], Historia natural y paisaje de la Reserva El Bagual, Provincia de Formosa, Argentina. Aves Argentinas/Asociación Ornitológica del Plata, Buenos Aires.

Dunn P.O., L.A. Whittingham y T.E. Pitcher. 2001. Mating systems, sperm competition, and the evolution of sexual dimorphism in birds. Evolution 55:161–75.

Greenwood H., P.J. Weatherhead y R.D. Titman. 1983. A new age- and sex-specific molt scheme for the Red-winged Blackbird. Condor 85:104–105.

Humphrey P.S. y K.C. Parkes. 1959. An approach to the study of molts and plumages. Auk 76:1–31.

Jenni L. y R. Winkler. 1994. Moult and ageing of european passerines. Academic Press, Nueva York.

Lowther P.E. 1995. Bronzed Cowbird (Molothrus aeneus), No.144. En Poole A. y F. Gill [eds.], The birds of North America. Academy of Natural Sciences, Filadelfia.

Lowther P. y W. Post. 1999. Shiny Cowbird (Molothrus bonariensis), No. 399. En Poole A. y F. Gills [eds.], The birds of North America. Academy of Natural Sciences, Filadelfia.

Lyon B.E. y R.D. Montgomerie. 1986. Delayed plumage maturation in passerine birds: reliable signalling by subordinate males? Evolution 40:605–615.

McDonald D.B. 1989. Cooperation under sexual selection: age-graded changes in a lekking bird. American Naturalist 134:709–730.

Møller A.P. y T.R. Birkhead. 1994. The evolution of plumage brightness in birds is related to extra-pair paternity. Evolution 48:1089–1100.

Møller A.P. y T.R. Birkhead. 1993. Certainty of paternity covaries with paternal care in birds. Behaviour Ecology and Sociobiology 33:361–368.

Montgomerie R.D. y B.E. Lyon. 1986. Does longevity influence the evolution of delayed plumage maturation in passerine birds? American Naturalist 128:930–936.

Mulvihill R.S. y C.C. Rimmer. 1997. Timing and extent of the molts of adult Red-eyed Vireos on their breeding and wintering grounds. Condor 99:73–82.

Piratelli A.J., M.A.C. Siqueira y L.O. Marcondes-Machado. 2000. Reprodução e muda de penas em aves de sub-bosque na região leste do Mato Grosso do Sul. Ararajuba 8:99–107.

Poulin B., G. Lefebvre y R. McNeil. 1992. Tropical avian phenology in relation to abundance and exploitation of food resources. Ecology 73:2295–2309.

Powlesland R.G. 2002. Delayed plumage maturation in the male North Island Robin (Petroica longipes). Notornis 49:263–265.

Pyle P. y S.N.G. Howell. 2004. Ornamental plume development and the "prealternate molts" of herons and egrets. Wilson Bulletin 116:287 –292.

Ridgely R.S. y G. Tudor. 1989. The birds of South America, Vol. I. Oxford University Press, Oxford.

Rohwer S. 1999. Time constraints and moult-breeding tradeoffs in large birds, pp. 568 – 581. En Adams N.J. y R.H. Slotow [eds.], Proceedings of the 22nd International Ornithological Congress. Durban, Sudáfrica.

Rohwer S., S.D. Fretwell y D.M. Niles. 1980. Delayed plumage maturation in passerine plumages and the deceptive acquisition of resources. American Naturalist 115:400–437.

Selander R.K. 1958. Age determination and molt in the Boattailed Grackle. Condor 60:355-376.

Senar J.C. 2006. Color displays as intrasexual signals of aggression and dominance, pp. 87–136. En Hill G.E y K.J. McGraw [eds.], Bird coloration, Vol. II: Function and evolution. Harvard University Press, Cambridge, Massachusetts.

Siefferman L., M.D. Shawkey, R. Bowman y G.E. Woolfenden. 2008. Juvenile coloration of Florida Scrub-Jays (Aphelocoma coerulescens) is sexually dichromatic and correlated with condition. Journal of Ornithology 149:357–363.

StatSoft Inc. 2009. STATISTICA (data analysis software system), version 8.0. www.statsoft.com.

Thompson C.W. y M. Leu**.** 1995. Molt and plumages in orange-breasted buntings: implications for theories of male and female delayed plumage maturation. Auk 112:1–19.

Vorobyev M. y D. Osorio. 1998. Receptor noise as a determinant of colour thresholds. Proceedings of the Royal Society of London B 265:351–358.

Westneat D.F. y P.W. Sherman. 1997. Density and extrapair fertilizations in birds: A comparative analysis. Behavioral Ecology and Sociobiology 41:205–215.

Capítulo VI

Efectos de la coloración de los machos de Sporophila hypoxantha sobre la preferencia de las hembras y las interacciones con otros machos

6.1. Introducción

La competencia entre machos y las preferencias de las hembras juegan un papel importante en la evolución de los caracteres secundarios de los machos (Darwin 1871). Dentro de los caracteres secundarios, la coloración del plumaje ha sido ampliamente estudiada en numerosas especies de aves (Andersson 1994, Bradbury y Vehrencamp 1998, Hill y McGraw 2006, Senar 2006, Kigma y col. 2008) y en la mayoría de las especies estudiadas se ha observado que ésta tiene un rol importante en las interacciones tanto intrasexuales (Senar 2006) como intersexuales (Andersson 1994).

Varios caracteres sexuales secundarios que son preferidos por las hembras al momento de la elección de pareja parecen haber evolucionado como señales honestas de la condición de los machos (hipótesis de buenos padres; Holzer 1989, Norris 1990, Hill 2002, Massaro y col. 2003) o de la calidad genética de los machos (hipótesis de buenos genes; Hamilton y Zuk 1982). El significado adaptativo de la elección de pareja es diferente para estas hipótesis, pero ambas asumen que las ornamentaciones elaboradas de los machos de algunas especies evolucionaron, o al menos se mantienen, como resultado de la preferencia de las hembras por machos que exhiben esa ornamentación (Darwin 1871). Por otro lado, la hipótesis que plantea que los caracteres sexuales secundarios son indicadores de la calidad del macho, sugieren que las hembras que se apareen con machos que presentan caracteres

más elaborados (i.e. plumaje más colorido, parches de color más grandes o colas más largas) podrían obtener beneficios directos (para ellas mismas o para sus hijos en ese intento reproductivo) o indirectos (a través de los hijos cuando estos se reproduzcan; Andersson 1994, Hill 2006b). Estas preferencias han sido puestas a prueba experimentalmente y para algunas especies se obtuvieron evidencias de la preferencia de las hembras por machos que presentan caracteres más elaborados (Andersson 1982, Hill 1991, Senar y col. 2005, Hill 2006a, Pogány y Székely 2007, Kigma y col. 2008). Por ejemplo, Hill (1991) observó que las hembras de Carpoducus mexicanus preferían machos más coloridos y Kigma y col. (2008) observaron que los machos de Remiz pendulinus que tenían máscaras faciales más grandes presentaban mayor éxito reproductivo que los machos con tamaños de máscara faciales menores.

La competencia por recursos limitados, ya sean territorios, comida o pareja, es muy común dentro de las especies sociales (Senar 1999). Resolver dichos conflictos a través de enfrentamientos físicos implica un alto costo energético, e incluso, podría llevar a daños físicos o hasta la muerte (Rohwer 1975, 1982). Por lo tanto, la utilización de ciertas características de los individuos, como su tamaño corporal, coloración o tipo de canto, entre otros, como una clave para dirimir contiendas entre machos podría ser ventajoso en la medida en que dichos caracteres sean indicadores honestos de la capacidad de dichos individuos de imponerse en una contienda (Maynard Smith 1982, Rohwer 1982, Bradbury y Vehrencamp 1998, Maynard Smith y Harper 2003). Estos caracteres favorecerían a sus portadores ya que reducirían el costo de las contiendas en aquellos casos en que los contendientes sean asimétricos (i.e. uno de los contendientes tiene una mayor probabilidad que el otro de ganar) y la señal sea un indicador honesto de dicha asimetría (Maynard Smith

y Parker 1976). En este caso se beneficiarían tanto el macho de mayor rango, ya que accedería sin costos al recurso que está en juego, como el macho de menor rango, que evitaría los costos de la contienda (Senar 1999).

La coloración de los machos puede ser un indicador de su habilidad de pelea y un indicador de la dominancia dentro de grupos donde la competencia por recursos, parejas y refugios es intensa (Senar 1999, Senar 2006). Como se mencionó anteriormente, indicar el grado de dominancia o la habilidad de pelea puede ser una ventaja, ya que de esta manera se podrían reducir la frecuencia e intensidad de las interacciones agonistas. Por ejemplo, las señales que predicen el rango social del portador podrían servir para resolver conflictos entre individuos de diferentes categorías o habilidades (Rohwer 1975, 1977, Gonzales y col. 2002, Pryke y Andersson 2003)

El pigmento responsable de la coloración marrón-rojiza del pecho del Capuchino Canela es la melanina, mientras que la coloración de la corona es el resultado principalmente de la interacción de la luz con la microestructuras de la pluma (ver Capítulo IV). Los estudios sobre la función de la coloración basada en melaninas han mostrado que en ciertas especies este plumaje actúa como señal de la habilidad competitiva en contiendas y de la dominancia social (Senar 1999, Quesada y Senar 2007). Por ejemplo Quesada y Senar (2007), encontraron que la coloración basada en melanina del Carbonero Común, Parus major, estaba asociada a la agresión de los machos, incluyendo la dominancia y la defensa del nido. Por otro lado, otros autores han encontrado que la coloración basada en melaninas está asociada a la calidad parental del macho (Roulin y col. 2001, Siefferman y Hill 2003), o está involucrada en la elección de pareja (Riters y col. 2004). En forma semejante, Kigma y col. (2008) encontraron que la máscara facial de los machos de Remiz

pendulinus está basada en melaninas y que el tamaño era un indicador del éxito reproductivo de los machos.

Los machos adultos del Capuchino Canela presentan un plumaje más colorido (pero no mayor tamaño corporal) que las hembras y los machos juveniles (ver capítulo IV, Facchinetti y col. 2011). Por otro lado, los machos presentan maduración tardía del plumaje, adquiriendo el plumaje alternativo definitivo a los dos años de edad, previo al inicio de la segunda temporada reproductiva (ver Capítulo V, Facchinetti y col. 2011). Esto nos llevo a preguntarnos si la coloración de los machos es una característica elegida por las hembras y si es un indicador de dominancia de los machos. Los objetivos de esta parte del estudio fueron: 1) estudiar si las hembras del Capuchino Canela prefieren machos con coloración del pecho más oscura y 2) estudiar si la coloración de los machos es un indicador del rango social de los mismos. Bajo condiciones de laboratorio, evaluamos si hembras expuestas a una elección entre machos que difieren en la coloración del pecho, prefieren los machos de coloración más oscura o si hembras expuestas a pares de machos que difieren en edad pero no en la coloración del pecho, prefieren machos de mayor edad. La preferencia fue evaluada como tiempo transcurrido en la zona de cada macho. Si las hembras del Capuchino Canela prefieren machos con coloración del pecho más oscura (mayor concentración de melanina), se espera que las hembras pasen más tiempo con los machos de pecho más oscuro en los experimentos donde los machos difieren en la coloración del pecho. Por el contrario, si las hembras del Capuchino Canela prefieren machos adultos, se espera que las hembras pasen más tiempo con los machos de mayor edad en los experimentos de elección de pareja en donde los machos difieren en la edad pero no en la coloración del pecho.

Por otro lado, para estudiar si la coloración de los machos es un indicador del grado de dominancia de los mismos, evaluamos el resultado de contiendas entre pares de machos que diferían en coloración y entre pares de machos que diferían en coloración y edad. El grado de dominancia se evalúo como el tiempo de acceso en forma exclusiva a un recurso limitado, en este caso comida. Si la coloración es un indicador de la dominancia de los machos, entonces esperamos que los machos de coloración más oscura, o sea con mayor concentración de melanina, pasen mayor porcentaje del tiempo en el comedero que los machos de coloración más clara.

6.2. Materiales y métodos

Los experimentos se realizaron con individuos de la población de Capuchino Canela establecida en el Bioterio de la FCEyN-UBA (ver capítulo IV) durante las temporadas reproductivas 2008-2009, 2009-2010 y 2010-2011.

6.2.1. Medición de la coloración del plumaje

Dos semanas antes de comenzar los experimentos de cada temporada reproductiva se midió la coloración del plumaje de los machos siguiendo la metodología descripta en el Capítulo IV. Para asignar los individuos a las distintas parejas, en los experimentos de elección por parte de la hembra se utilizaron los datos de brillo total para el pecho y en los experimentos de dominancia por acceso a un recurso el croma rojo del pecho.

6.2.2. Experimentos de elección de pareja

Durante la temporada reproductiva 2008-2009 se realizaron pruebas para poner a punto el set experimental (diseño y tamaño de las jaulas y tiempo de habituación de las hembras a las jaulas). Por lo tanto sólo se presentan los resultados de las últimas dos temporadas reproductivas.

6.2.2.1. Formación de las parejas de machos

En la temporada 2009-2010, los machos se asignaron a 2 grupos: machos adultos de 3 o más años de edad y machos de 2 años de edad. Para el primer experimento, en el que los machos diferían en la edad pero no en la coloración del pecho, una vez realizada la medición de la coloración y el cálculo del brillo, se armaron las parejas eligiendo un macho de 2 años de edad y otro de 3 o más años de edad que no difiriesen en el brillo del pecho. Para el segundo experimento, en el que los machos diferían en la coloración del pecho, dentro de cada grupo de edad se ordenaron los machos según el valor del brillo total del pecho (coloración natural). Luego, los pares se formaron intentando mantener un valor similar para la diferencia en brillo entre los miembros de la pareja. De esta forma, en la temporada reproductiva 2009-2010 se realizaron experimentos donde las hembras podían elegir entre un par de machos que pertenecían a uno de los siguientes tres grupos experimentales: 1) machos con coloración del pecho similar pero que diferían en edad ($t = 0,13$, $P = 0,89$, $n = 9$, media ± SD brillo machos de dos años: 473,81 ± 14,41 y brillo machos de 3 años: 470,55 ± 18,45), 2) machos de dos años de edad que diferían en el brillo del pecho ($t = 5,39$, $P < 0,0001$, $n = 8$, media ± SD más brillosos: 573,61 ± 47,33 y menos brilloso: 473,35 ± 34,78); y 3) machos de tres años o más de edad que diferían en la

coloración del pecho ($t = 3,98$, $P < 0,01$, $n = 6$, media ± SD más brilloso: 521,91 ± 34,79 y menos brilloso: 431,54 ± 43,23).

Durante la temporada reproductiva 2010-2011 realizamos experimentos donde la hembras sólo podían elegir entre machos que diferían en la coloración del pecho ($t = 8,77$, $P < 0,0001$, $n = 6$, media ± SD más brilloso: 1679,47 ± 132,95 y menos brilloso: 1228,88 ± 77,81). Los valores de brillo durante la temporada 2010-2011 fueron mayores que los de la temporada 2008-2009 debido a que se utilizó otro espectrofotómetro y otros parámetros para medir la coloración. Esta diferencia entre años no representó un problema ya que no se compararon mediciones realizadas en distintos años.

6.2.2.2. Diseño experimental

Los experimentos de elección de pareja se realizaron en una arena experimental (Figura 6.1) bajo condiciones de luz artificial. El set experimental consistió de tres jaulas, dos para los machos de 30 x 20 x 20 cm y una para las hembras de 120 x 40 x 40 cm. A su vez, la jaula de la hembra estaba dividida en tres zonas de igual tamaño (40 x 40 x 40 cm): la zona del macho 1, donde la hembra sólo podía ver al macho 1; la zona del macho 2, donde la hembra sólo podía ver al macho 2, y la zona neutra, donde la hembra no podía ver a ninguno de los machos. Los machos a su vez estaban aislados visualmente entre sí, de manera de evitar interacciones entre ellos que pudiesen interferir en la elección de la hembra. En cada una de las zonas de la jaula de la hembra se colocó agua, comida y perchas, de manera que no existan diferencias entre las zonas de la jaula de la hembra.

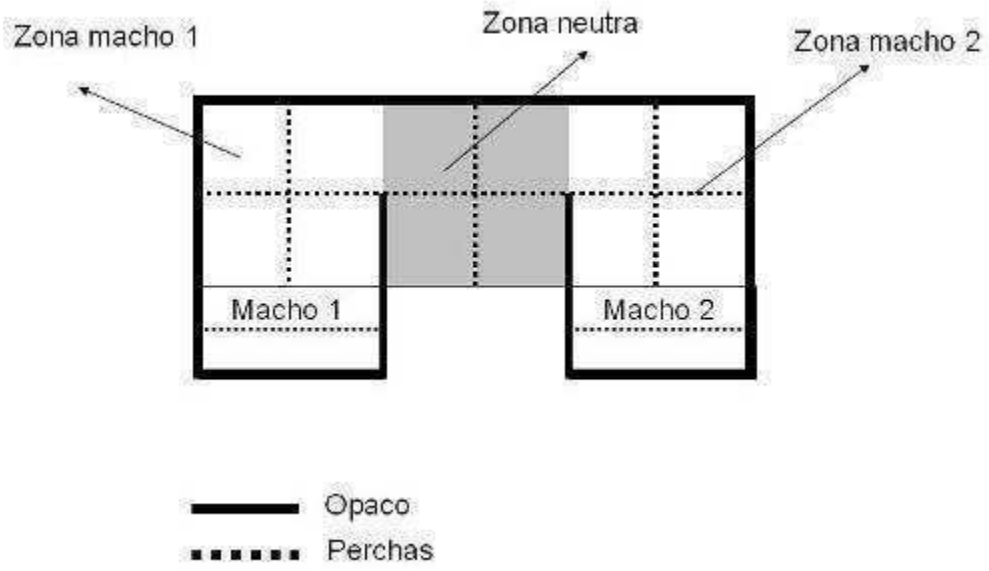

Figura 6.1. Diseño experimental de los ensayos de elección de pareja. La jaula de la hembra estaba dividida por material opaco (líneas sólidas) en tres zonas: zona del macho 1, zona del macho 2 y zona neutra. En todas las zonas había perchas (líneas punteadas) en las que las hembras se podían posar.

En cada experimento los pares de machos fueron asignados al azar a las hembras evitando testear una hembra con el mismo macho en una misma temporada o entre temporadas, para descartar la posibilidad que las hembras elijan a los machos con los que ya han tenido alguna experiencia previa.

Los experimentos fueron realizados durante la mañana (entre las 07:00 y las 12:00 hrs). Previo a cada ensayo se removieron los anillos de colores de los machos para evitar la interferencia de los mismos al momento de la elección de la hembra, ya que en algunas especies las hembras prefieren machos con anillos de un cierto color (Burley y col. 1982) o grado de simetría (Swaddle y Cutchill 1994). Cada ensayo duró 90 minutos, los primeros

30 minutos fueron de aclimatación y durante este período la hembra podía recorrer la jaula y escuchar a los machos pero no verlos (se colocó un paño oscuro frente a las jaulas de los machos que impedía que la hembra pudiese verlos). Luego de este período de aclimatación, se removieron los paños y durante los 60 minutos siguientes se evaluaron las preferencias de las hembras en función del tiempo de permanencia en cada una de las zonas. La ubicación del macho más oscuro o de mayor edad respecto de la hembra (a la derecha o a la izquierda de la hembra) fue contrabalanceada entre ensayos.

En la temporada 2010-2011, durante la semana previa al inicio del experimento cada hembra recibió una dosis diaria, vía oral, de 1µg por gr de masa corporal de β-estradiol (Sigma Aldrich Chemical). El estradiol fue disuelto en una solución de alcohol al 1%. Una hembra fue tratada sólo con la solución como control del vehículo.

6.2.2.3 Análisis de los datos

Los experimentos fueron filmados con una cámara Sony Hi-8 y desgrabados en el laboratorio utilizando el programa Etholog 2.2 (Ottoni 2000). Se comenzó a registrar el tiempo una vez que la hembra había visitado las dos zonas en las que podía ver a los machos, por lo que los ensayos en los que la hembra no recorrió las tres zonas no se tomaron en cuenta para el análisis. Combinando ambas temporadas (2009-2010 y 2010-2011) se llevaron a cabo 36 ensayos, de los cuales 8 fueron descartados ya las hembras no vieron a ambos machos durante los 60 min de duración del ensayo. Se registró el tiempo que pasó la hembra en cada zona (se expresa como % del tiempo total) y la cantidad de veces que visitó cada zona (frecuencia de visitas), así como las interacciones con los machos o cualquier comportamiento de la hembra hacia los mismos. Consideramos como positivos los ensayos en los que la hembra pasó más tiempo en la zona de los machos (% de

tiempo macho 1 + % de tiempo macho 2) que en la zona neutra. Por lo tanto, primero analizamos si las hembras pasaron más tiempo en la zona de los machos que en la neutra, y en ese caso analizamos si el porcentaje de tiempo difería entre machos utilizando una prueba de Wilcoxon. Para los análisis se utilizó el programa Statistica Version 8.0 (StatSoft 2009). Todos los valores de P son para una distribución de dos colas con un alfa (α) de 0.05.

6.2.3. Experimentos de dominancia

En junio de 2010 se realizaron las mediciones de coloración como se explicó en el capítulo IV y se formaron tres grupos: 1) machos de 3 años de edad que diferían en el croma rojo del pecho, 2) machos de 4 o más años de edad que diferían en el croma rojo del pecho y 3) machos de diferente edad que no diferían en el croma rojo del pecho.

6.2.3.1. Diseño experimental y análisis de datos

Los sujetos experimentales fueron deprivados de alimento durante las 12 hrs previas al ensayo. Cada ensayo comenzó con la introducción de una pareja de machos a una jaula de 30 x 20 x 20 cm cm que contenía un único comedero (Figura 6.2). La duración del ensayo fue de 30 minutos. Los primeros 10 minutos fueron de adaptación a la jaula permaneciendo el comedero tapado. Posteriormente, se retiró la tapa del comedero y se registró con una videocámara el acceso al comedero y las interacciones agonistas entre los sujetos. Las filmaciones fueron analizadas mediante el programa Etholog 2.2 (Ottoni 2000). Se consideraron positivos los ensayos en los que los ambos individuos respondieron (i.e. intentaron acceder al comedero; 20 de 24 ensayos en los 3 grupos experimentales). Se analizaron las interacciones entre los machos y se calcularon los siguientes valores: 1)

tiempo de acceso al comedero en forma exclusiva por cada uno de los sujetos, 2) tiempo de acceso al comedero en forma compartida y 3) tiempo que el comedero permaneció vacío. Las diferencias entre sujetos en el tiempo de acceso al comedero se analizaron mediante una prueba de Wilcoxon. Para los análisis se utilizó el programa Statistica Version 8.0 (StatSoft 2009). Todos los valores de P son para una distribución de dos colas con un alfa (α) de 0,05.

Figura 6.2: Foto de la jaula y comedero utilizados en los experimentos de dominancia.

6.3. Resultados

6.3.1. Experimentos de elección de pareja

En primer lugar se evaluó que las hembras no presentaran una preferencia por uno de los lados de la jaula (derecha-izquierda). En los 3 experimentos realizados en la temporada 2009-2010 no encontramos diferencias significativas entre el porcentaje de tiempo transcurrido en los lados derecho e izquierdo de la jaula (Prueba de Wilcoxon: machos de diferente edad z = 1,18, P = 0,23, machos de dos años y distinta coloración z = 0,42, P =

0,67 y machos de tres años y distinta coloración z = 0,94, P = 0,34 y 2010-2011: z = 0,84, P = 0,4).

Durante la temporada reproductiva 2009-2010, en 20 ensayos de elección las hembras pasaron más tiempo con los machos que en la zona neutra (Prueba de Wilcoxon: machos que difieren en edad z = 2,36, P < 0,01, n = 7, machos de dos años que difieren en coloración: z = 2,38, P < 0,01, n = 8, y machos de tres años que difieren en coloración z > 2,02; P < 0,04, n = 5; Figura 6.3 A-C). Sin embargo, no se encontraron diferencias significativas en el porcentaje de tiempo que las hembras pasaron con machos que diferían en la edad pero no en la coloración (z = 0,84, P = 0,39; Figura 6.3 A), o con machos que diferían en la coloración pero no en la edad (z = 0,84, P = 0,4 para machos de dos años y z = 0,4, P = 0,68 para machos de tres o más años de edad; Figura 6.3 B y C, respectivamente).

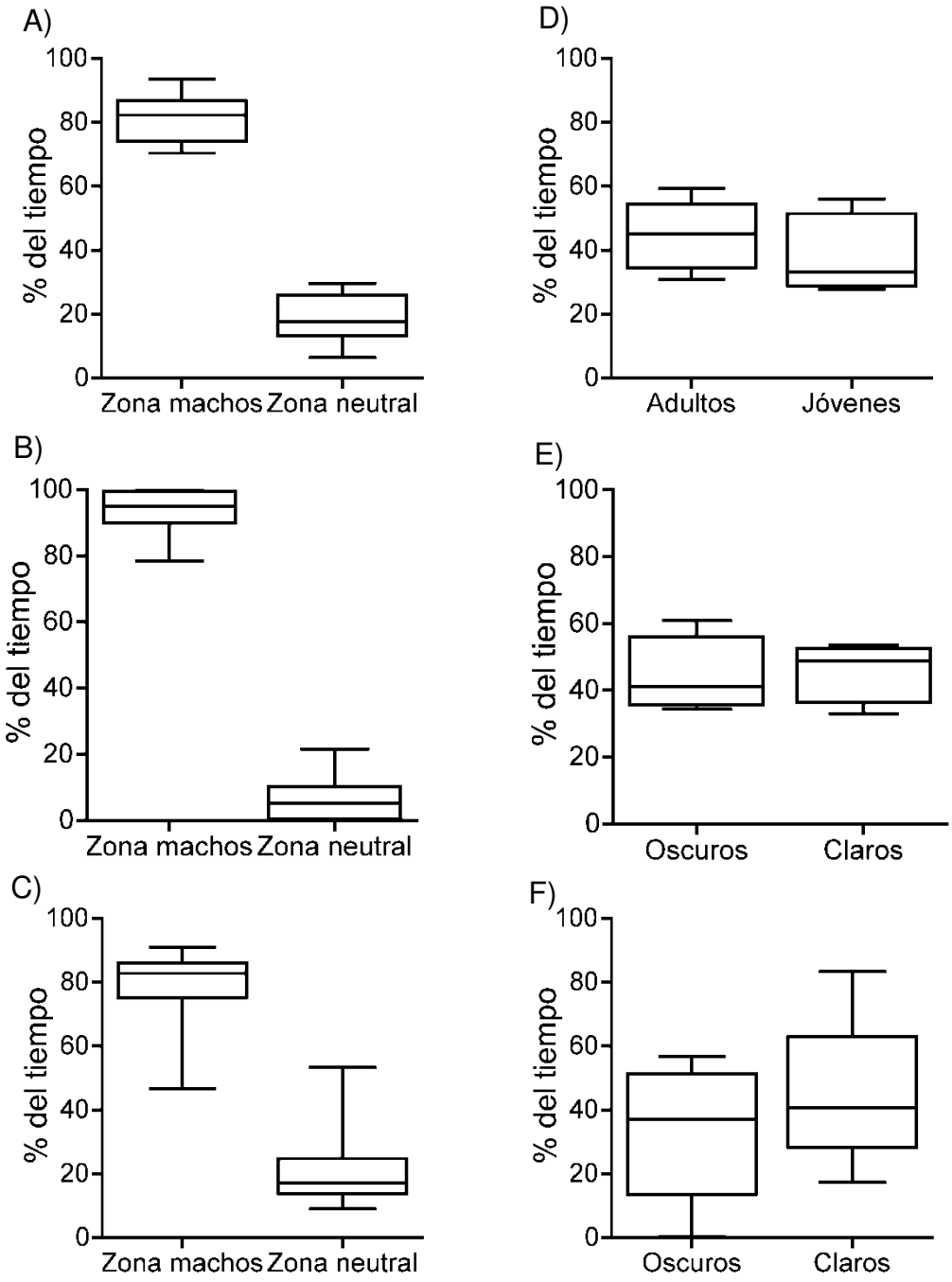

Figura 6.3: Porcentaje de tiempo que las hembras pasaron en las distintas zonas de la jaula durante los ensayos de elección de pareja. Las figuras de la izquierda (A, B y C) indican el porcentaje de tiempo transcurrido en la zona neutra de la jaula y en las zonas junto a las jaulas de los machos mientras que las figuras de la derecha (D, E y F) indican el porcentaje de tiempo transcurrido en las zonas junto a las jaulas de los machos en los siguientes experimentos: machos que diferían en edad pero no en el brillo del pecho (D), machos de dos años de edad que diferían en el brillo del pecho (E) y machos de tres años o más de edad que difieren en el brillo del pecho (F). Los gráficos muestran los valores de la mediana (línea horizontal), primer y tercer quartil (caja) y rango (línea vertical).

En la temporada 2010-2011, se repitieron los experimentos de la temporada 2009-2010 pero con hembras tratadas hormonalmente con estradiol durante una semana. Se realizaron 10 ensayos de los cuales 8 fueron positivos, en los cuales la hembra pasó más tiempo en la zona de los machos que en la neutra ($z = 2,52$, $P < 0.01$; Figura 6.4A), pero no se encontraron diferencias significativas en el porcentaje de tiempo que la hembra pasó en las zonas de machos oscuros o claros ($z = 0,21$, $P = 0.83$; Figura 6.4B).

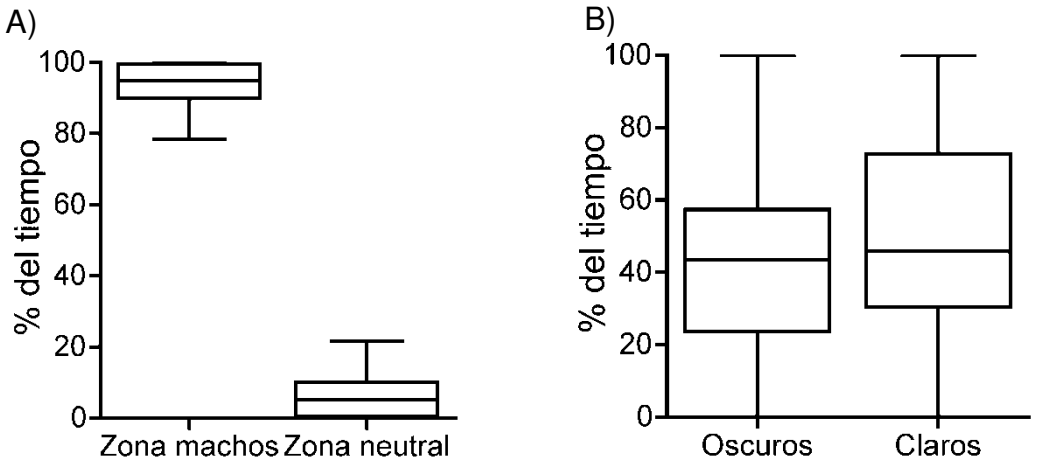

Figura 6.4: Porcentaje de tiempo que pasaron las hembras de S. hypoxantha tratadas con estradiol en los ensayos de elección de pareja frente a machos que difieren en el brillo del pecho. A) Porcentaje de tiempo transcurrido en las zonas de los machos (macho 1 + macho 2) y en la zona neutra. B) Porcentaje de tiempo transcurrido por las hembras en las zonas del macho oscuro y del macho claro. Los gráficos muestran los valores de la mediana (línea horizontal), primer y tercer quartil (caja) y rango (línea vertical).

Se repitió el mismo análisis utilizando los datos de los primeros 15 min y de los primeros 30 minutos, ya que podría haber ocurrido que las hembras luego de un tiempo sin poder acceder a la jaula del macho preferido dejen de mostrar dicha preferencia y esto enmascare su preferencia inicial pero los resultados no variaron. Por otro lado, también se reanalizaron los pares por el brillo de la corona, y tampoco se encontraron diferencias significativas.

6.3.2. Experimentos de dominancia

No se encontraron diferencias significativas en el tiempo de acceso al comedero entre machos de 4 o más años de edad de mayor y menor croma (Prueba de Wilcoxon, z = 0,73, P = 0,46; Figura 6.5A), como tampoco entre los machos de 3 años de edad de mayor y menor croma (Prueba de Wilcoxon, z = 0,67, P = 0,49; Figura 6.5B) ni entre machos de 4 o más años de edad y machos de 3 años de edad (Prueba de Wilcoxon, z = 1,01, P = 0,31; Figura 6.5C).

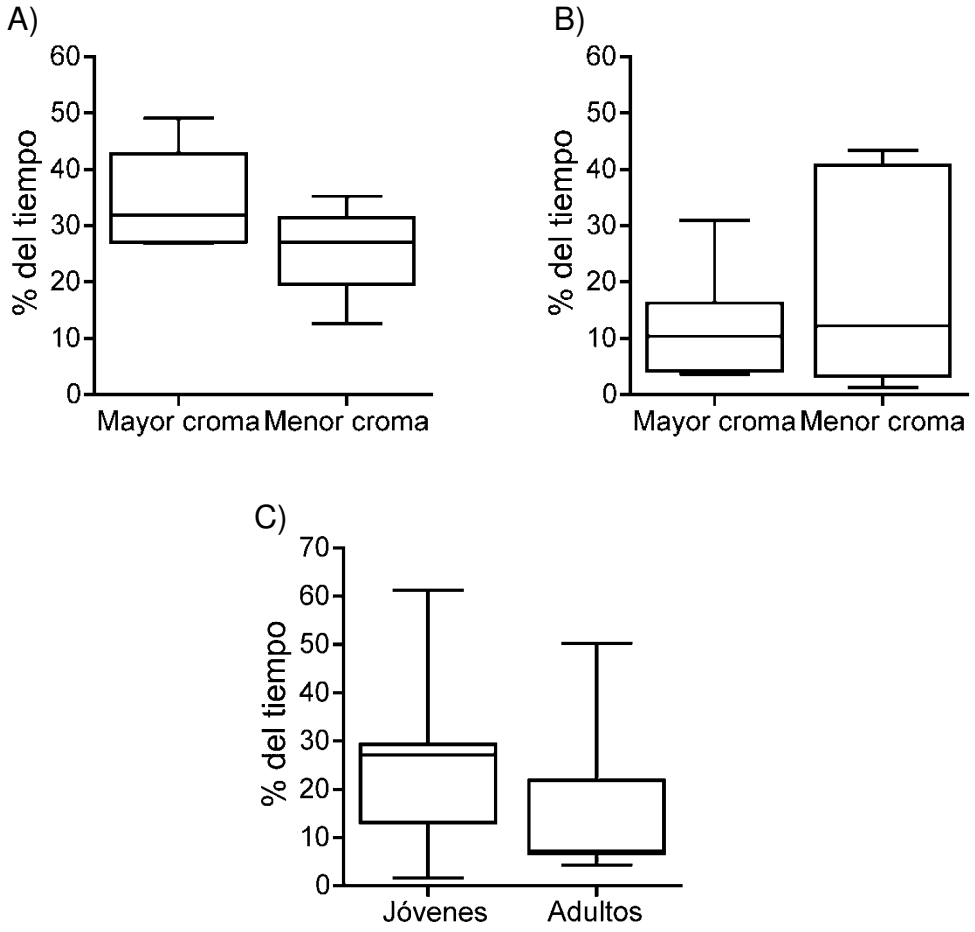

Figura 6.5: Porcentaje de tiempo de acceso exclusivo al comedero de: A) machos mayores a 4 años que difieren en el croma rojo del pecho, B) machos de 3 años que difieren en el croma rojo del pecho y C) machos de 4 o más años versus machos de 3 años. Los gráficos muestran los valores de la mediana (línea horizontal), primer y tercer quartil (caja) y rango (línea vertical).

Si bien no se observó una clara dominancia por el acceso al comedero entre machos de 4 o más años de edad que diferían en el croma rojo, la proporción de tiempo de acceso compartido al comedero fue significativamente menor en este grupo que en el grupo de machos de 3 años de edad que diferían en croma o en el grupo de machos de 4 o más años de edad y 3 años de edad (Prueba de Kruskal-Wallis $H = 7{,}29$, $P < 0{,}02$, contrastes a posteriori $z = 2{,}61$, $P < 0{,}05$; Figura 6.6). Consistentemente, la frecuencia de interacciones agonistas entre machos de 4 o más años de edad que diferían en croma rojo fue mayor que entre machos de 3 años de edad que diferían en croma rojo o entre machos de 4 o más años de edad y 3 años de edad (Prueba de Kruskal-Wallis $H = 7{,}08$, $P < 0{,}02$, contrastes a posteriori $z = 2{,}46$, $P < 0{,}05$; Figura 6.7). No se detectaron diferencias ni en la proporción de tiempo de acceso compartido al comedero ni en la frecuencia de interacciones agonistas entre machos de 3 años de edad que diferían en croma o entre machos de 4 o más años de edad y 3 años de edad (Contrastes a posterior $z < 0{,}5$, $P > 0{,}05$).

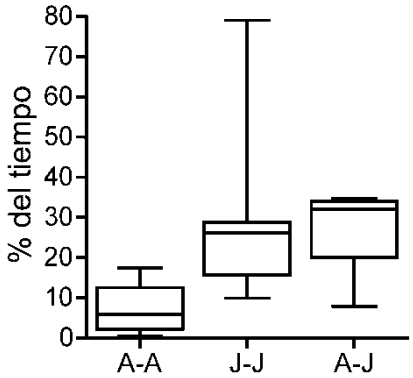

Figura 6.6: Porcentaje de tiempo de acceso compartido al comedero en los experimentos con machos mayores a 4 años que difieren en el croma rojo del pecho (A-A), machos de 3 años que difieren en el croma rojo del pecho (J-J) y machos de 4 o más años vs. machos de 3 años (A-J). Los gráficos muestran los valores de la mediana (línea horizontal), primer y tercer quartil (caja) y rango (línea vertical).

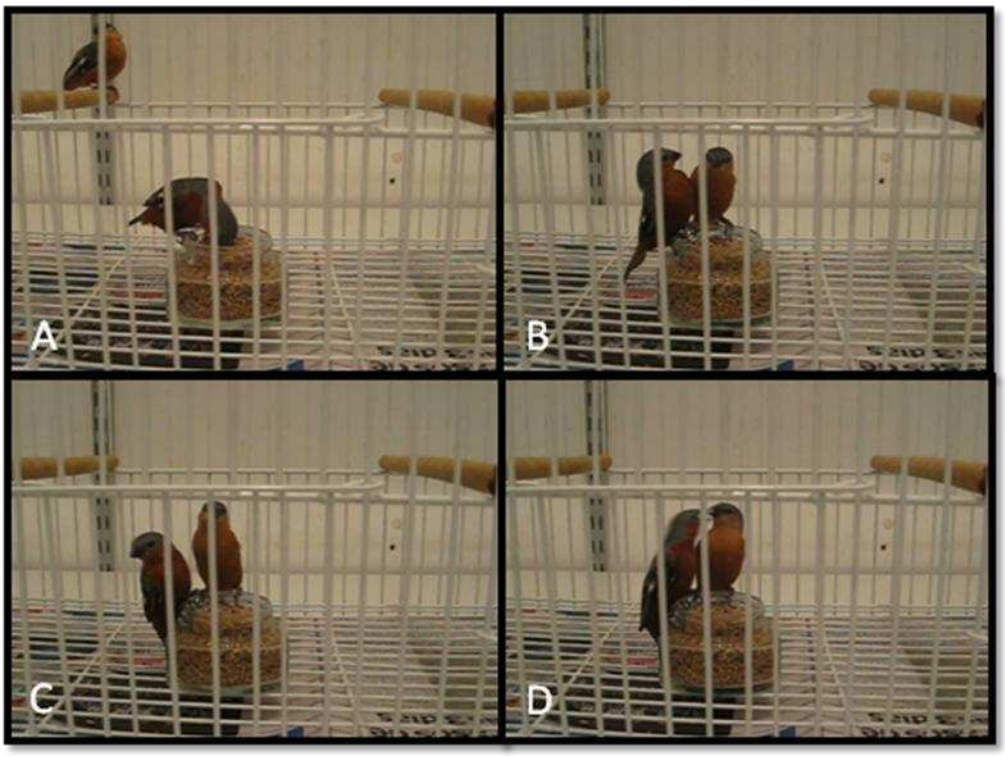

Figura 6.7: Secuencia de fotos de un ensayo de competencia por recursos entre machos adultos de 4 o más años de edad que difieren en croma donde se observan las interacciones agonistas entre los machos.

6.4. Discusión

Los resultados obtenidos muestran que no existe un patrón de preferencias de las hembras del Capuchino Canela, ni por machos de coloración del pecho más intensa (menor brillo y mayor rojo croma), ni por machos de mayor edad. Estos resultados indican que, bajo las condiciones de este estudio, las hembras de Sporophila hypoxantha no basan su elección de pareja en el brillo de la coloración del pecho de los machos. Los resultados negativos podrían ser interpretados como una evidencia de que no existe preferencia de las hembras por el carácter específico que se está estudiando sólo si los experimentos presentan suficiente potencia y si los animales son receptivos a los estímulos (Liu y col. 2007). Si bien el tamaño muestral en los experimentos no fue grande, la ausencia de resultados

significativos no parecería ser un problema de potencia. En relación a la receptividad de los animales a los estímulos, durante la temporada reproductiva 2010-2011, las hembras fueron tratadas con estradiol de manera de estimularlas en el caso en que no estuviesen activas sexualmente. Los resultados no variaron respecto de los obtenidos la temporada anterior y las hembras tratadas con estradiol no presentaron preferencias por la coloración del pecho de los machos. Sin embargo, se deberían confirmar estos resultados negativos realizando experimentos a campo en los que se evalué, por ejemplo, si existe correlación entre la coloración de los machos y el inicio de la temporada reproductiva o el éxito reproductivo de los mismos (por ejemplo, Kigma y col. 2009).

Por otra parte, no se observó que la coloración del pecho o la edad de los individuos estén asociados con el tiempo transcurrido en el comedero. Sin embargo, la frecuencia de comportamientos agresivos fue mayor y la proporción de acceso compartido al comedero fue menor cuando las interacciones fueron entre machos de cuatro o más años de edad, que cuando fueron entre machos de 3 años de edad o entre machos de 4 o más y 3 años de edad. Los machos más jóvenes (3 años de edad) fueron capturados cuando tenían 2-3 meses de edad, por lo que es probable que no hayan tenido una amplia experiencia en enfrentamiento con otros machos en condiciones naturales. Esto podría indicar que los comportamientos agonistas no son totalmente innatos sino que se desarrollan en parte durante las contiendas por recursos. Si bien durante nuestro estudio los individuos jóvenes permanecieron en una jaula junto a otros individuos, ni la comida ni el agua fueron limitantes y no existían territorios, como sucede en condiciones naturales.

La respuesta observada en los juveniles criados en cautiverio no es representativa de lo que ocurre en el campo ante el ingreso de otro individuo al territorio. Benites (2012)

estudió la respuesta de individuos de S. hypoxantha frente a cantos homoespecíficos en el territorio observando una respuesta activa de los machos, que aumentaban el número de vuelos y la cercanía a la fuente de sonido (parlante). Además, en experimentos realizados en el campo (C. Facchinetti, datos no presentados), se observó que ante la presencia de una modelo taxidermizado y playbacks de canto, el dueño del territorio atacaba con intensidad al modelo. Quesada y Senar (2007) mostraron que la coloración de los machos de Parus major basada en melaninas está asociada con la defensa del nido y que machos con un mayor tamaño de parche defienden más los nidos que los machos con menor tamaño de parche. En tal sentido, sería interesante evaluar si la coloración de los machos del Capuchino Canela es un indicador de la capacidad de defensa del territorio y del nido. Esta especie es socialmente monógama y los machos defienden activamente sus territorios de intrusos (CF observación personal, Benites 2012, Franz 2012). Las hembras podrían beneficiarse del uso de territorios de calidad donde ellas puedan aparearse, alimentarse y anidar con la protección del macho (Alatalo y col. 1986, Reyer y col. 1998). Generalmente, los territorios de mayor calidad son limitantes, por lo que la competencia entre machos suele determinar el acceso a ese recurso. Los individuos de mejor calidad tienden a presentar territorios de mejor calidad, y la discriminación entre la elección por parte de la hembra entre la condición del macho y la calidad del territorio se hace difícil (Griffith y Pryke 2006). Por lo tanto, las hembras podrían no elegir a sus parejas basándose en la coloración de los machos, sino en la calidad del territorio que podría estar asociada con la coloración de los machos (Alatato y col. 1986). Si los machos con ornamentaciones más elaboradas establecen y defienden territorios de mayor calidad, la aparente preferencia de machos con ornamentación más elaborada sería un subproducto de la preferencia por

territorios de mayor calidad, pero si se realiza un experimento de elección de pareja en cautiverio probablemente estas hembras no muestren preferencias por la característica del macho (Griffith y Pryke 2006). Alatalo y col. (1986) encontraron que las hembras simplemente eligen los territorios de mejor calidad, independientemente de las características del macho que este defendiendo el territorio. A partir de los resultados obtenidos en este capítulo, sería interesante evaluar si la coloración de los machos está correlacionada con la calidad de sus territorios y si las hembras de Capuchino Canela eligen indirectamente a los machos al elegir el territorio en el cual reproducirse.

6.5. Referencias bibliográficas

Andersson M. 1994. Sexual selection. Princeton University, Press Princeton, Nueva Jersey.

Andersson M. 1982. Female choice selects for extreme tail length in a Widowbird. Nature 299:818–820.

Alatalo R.V., A. Lundberg y C. Glynn. 1986. Female Pied Flycatchers choose territory quality and not male characteristics. Nature 323:152–153.

Benites P. 2012. Análisis de las diferencias de coloración y vocalizaciones en especies de aves cercanamente emparentadas y simpátricas, y su importancia como mecanismos de aislamiento reproductivo. Tesis doctoral, Universidad de Buenos Aires.

Bradbury J.W. y S.L. Vehrencamp. 1998. Principles of Animal Communication. Sinauer Associates Inc., Sunderlan, Massachusetts

Burley N.T., G. Krantzberg y P. Radman. 1982. Influence of colour–banding on the conspecific preferences of Zebra Finches. Animal Behaviour 30:444–455.

Darwin C. 1871. The descent of man, and selection in relation to sex. John Murray, Londres.

Facchinetti C., B. Mahler, A.G. Di Giacomo, y J.C. Reboreda. 2011. Evidence of delayed plumage maturation and cryptic differentiation between juveniles and females in the Tawny-bellied Seedeater (Sporophila hypoxantha). Condor 113:907–914.

Franz I. 2012. História natural de Sporophila hypoxantha Cabannis, 1851 (Aves: Emberizidae) em campos de altitude no sul do Brasil. Tesis de Maestría, Pontifícia Universidade Católica Do Rio Grande Do Sul, Porto Alegre, Brasil.

Golzalez G., G. Sorci, L.C. Smith y F. de Lope. 2002. Social control and physiological cost of cheating in Status signalling male House Sparrows (Passer domesticus). Ethology 108:289–302.

Griffith S.C. y S.R. Pryke. 2006. Benefits to females of assessing color displays, pp. 233–279. En Hill G.E. y K.J. McGraw [eds.], Bird Coloration, Vol. II: Function and Evolution. Harvard University Press, Cambridge, Massachusetts.

Hamilton W.D. y M. Zuk. 1982. Heritable true fitness and bright birds: a role for parasites? Science 218:384–387

Hill E.G. 2006a. Female mate choice for ornamental coloration, pp. 137–200. En Hill G.E. y K.J. McGraw [eds.], Bird Coloration, Vol. II: Function and Evolution. Harvard University Press, Cambridge, Massachusetts.

Hill 2006b. Environmental Regulation of Ornamental Coloration, pp. 507–560. En Hill G.E. y K.J. McGraw [eds.], Bird Coloration, Vol II: Function and Evolution. Harvard University Press, Cambridge, Massachusetts.

Hill G.E. 2002. A red bird in a brown bag: the function and evolution of ornamental

plumage coloration in the House Finch. Oxford University Press, Oxford.

Hill G.E. 1991. Plumage coloration is a sexually selected indicator of male quality. Nature 350:337–339.

Hill G.E. y K.J. McGraw. 2006. Bird Coloration. Bird Coloration, Vol. II: Function and Evolution. Harvard University Press, Cambridge, Massachusetts.

Hoelzer G.A. 1989. The good parent process of sexual selection. Animal Behaviour 38:1067–1078.

Kigma S.A., I. Szentirmai, T. Székely, V. Bókony, M. Bleeker, A. Liker y J. Komdeur. 2008. Sexual selection and the function of a melanin-based plumage ornament in polygamous Penduline Tits Remiz pendulinus. Behavioral Ecology and Sociobiology 62:1277–1288.

Liu M., Siefferman, L. y G.E. Hill. 2007. An experimental test of female choice relative to male structural coloration in Eastern Bluebirds. Behavioral Ecology and Sociobiology 61:623–630.

Massaro M., L. D. Davis y J. T. Darby. 2003. Carotenoid-derived ornaments reflect parental quality in male and female yellow-eyed penguins (Megadyptes antipodes). Behavioral Ecology and Sociobiology 55:169–175.

Maynard Smith J. 1982. Evolution and the Theory of Games. Cambridge University Press.

Maynard Smith J. y D. Harper. 2003. Animal Signals. Oxford University Press.

Maynard Smith J. y G.A. Parker. 1976. The logic of asymmetric contests. Animal Behaviour 24:159–75.

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.

Ottoni E.B. 2000. EthoLog 2.2 - a tool for the transcription and timing of behavior observation sessions. Behaviour Research Methods, Instruments, and Computers, 32:446–449.

Pogány A. y T. Székely. 2007. Female choice in the Penduline Tit Remiz pendulinus: the effects of nest size and male mask size. Behaviour 144:411–427.

Pryke S.R y S. Andersson. 2003. Carotenoid-based status signalling in Red-shouldered Widowbirds (Euplectes axillaris): epaulet size and redness affect captive and territorial competition. Behavioral Ecology and Sociobiology 53:393–401.

Quesada J. y J.C. Senar. 2007. The role of melanin- and carotenoid-based plumage coloration in nest defence in the Great Tit. Ethology 113:640–647.

Reyer H.U., W. Fischer, P. Steck, T. Nabulon y P. Kessler. 1998. Sex-specific nest defense in House Sparrows (Passer domesticus) varies with badge size of males. Behaviour Ecology and Sociobiology 42:93–99.

Riters, L.V., D.P. Teague y M.B. Schroeder. 2004. Social status interacts with badge size and neuroendocrine physiology to influence sexual behavior in male House Sparrows (Passer domesticus). Brain Behaviour Ecology 63:141–150.

Rohwer S. 1982. The evolution of reliable and unreliable badges of fighting ability. American Zoologist 22:531–546.

Rohwer S.A. 1977. Status signalling in Harris Sparrows: some experiments in deception. Behaviour 61:107–129.

Rohwer S.A. 1975. The social significance of avian winter plumage variability. Evolution 29:593–610.

Roulin A, C. Riols, C. Dijkstra y A.L. Ducrest. 2001. Female- and male-specific signals of quality in the barn owl. Journal of Evolutionary Biology 14:255–267.

Senar J.C. 2006. Color displays as intrasexual signals of aggression and dominance, pp. 87–136. En Hill G.E y K.J. McGraw [eds.], Bird Coloration, Vol. II: Function and Evolution. Harvard University Press, Cambridge, Massachusetts.

Senar J.C. 1999. Plumage colouration as a signal of social status. Proceedings of the International Ornithological Congress 22:1669–1686.

Senar J.C, J. Domenech y M. Camerino. 2005. Females siskins choose mates by the size of the yellow wing stripe. Behavior Ecology and Sociobiology 57:465–469.

Siefferman L. y G.E. Hill. 2003. Structural and melanin coloration indicate parental effort and reproductive success in male Eastern Bluebirds. Behavioral Ecology 14:855–861.

Statsoft Inc. 2009. STATISTICA (data analysis software system), version 8.0. www.statsoft.com.

Swaddle J.P. e I.C. Cutchill. 1994. Preferences for symmetric males by female Zebra Finches. Nature 367:165–166.

Capítulo VII

Conclusiones generales

La información recopilada a lo largo de esta tesis aporta al conocimiento de algunos aspectos del sistema de apareamiento genético, grado de participación de machos y hembras en actividades de cuidado parental, ontogenia del dicromatismo sexual y posible rol de la coloración del plumaje de los machos en la selección de pareja por parte de las hembras y en la dominancia social entre machos en el Capuchino Canela, *Sporophila hypoxantha*. Esta especie se distribuye en Bolivia, Brasil, Paraguay, Uruguay y Argentina (BirdLife International 2009) e integra un grupo de especies dentro del género, los capuchinos, que incluye varias especies con problemas de conservación (BirdLife International 2012). Si bien el Neotrópico es la región biogeográfica con mayor riqueza de especies de aves (Martin 2004), los estudios de especies neotropicales son comparativamente escasos. Al comenzar este estudio se contaba con poca información sobre la biología reproductiva de especies del género *Sporophila* y la mayoría de los trabajos publicados abarcaban aspectos taxonómicos y de distribución (por ejemplo Sick 1963, Ouellet 1992, Stiles 1996, Lijtmaer y col. 2004, Filloy y Bellocq 2006), o trabajos generales sobre la biología reproductiva de especies de América Central (Gross 1952, Skutch 1954, Alderton 1961, Stutchbury y col. 1996, Marcondes–Machado 1997). Más recientemente se publicaron trabajos sobre la biología reproductiva de *Sporophila caerulescens* y *S. leucoptera* en Brasil (Francisco 2006, 2009). En relación al Capuchino Canela, no existían antecedentes, a excepción del trabajo de Di Giacomo (2005), realizado

en la Provincia de Formosa, Argentina. En el último año se han completado dos trabajos de tesis de maestría que analizan algunos aspectos de la biología reproductiva de especies de capuchinos en Brasil, *Sporophila melanogaster* (Rovedder 2011) y *Sporophila hypoxantha*, (Franz 2012). A su vez, Benites y col. (2011) y Campagna y col. (2010, 2011) han publicado trabajos sobre la coloración de las hembras y la filogenia del grupo, repectivamente.

El Capuchino Canela pertenece al grupo de los capuchinos del sur (Campagna y col. 2010, 2011), grupo caracterizado por un marcado dicromatismo sexual (Ridgely y Tudor 1989). Al inicio de este trabajo se conocía que el Capuchino Canela era una especie socialmente monógama con cuidado biparental (Di Giacomo 2005) pero no se había cuantificado cual era la participación de hembras y machos en el cuidado de los huevos y/o pichones. En este trabajo se encontró que el Capuchino Canela, presenta cuidado biparental, con una participación exclusiva de la hembra en las tareas de incubación de los huevos y empolle de los pichones y donde el macho participa únicamente de la alimentación de la hembra y de los pichones y de la limpieza del nido. Este patrón es coincidente con el encontrado en otras especies del grupo (Facchinetti y col. 2008) y en otra población del Capuchino Canela en el Sur de Brasil (Franz 2012). Sin embargo, este último trabajo informa una menor participación del macho en la alimentación de los pichones en comparación a lo encontrado para la población de la Provincia de Formosa. Esta diferencia podría deberse a las diferencias en el comportamiento migratorio entre poblaciones (la población del Sur de Brasil es migrante y la de Formosa es residente) lo que resulta en diferencias en la extensión de la temporada reproductiva. Por otro lado, a partir de algunas las características de la especie estudiada, como lo son el marcado dicromatismo sexual, la alta territorialidad y la existencia de una temporada reproductiva relativamente acotada, se

planteó analizar si esta especie, al igual que otras especies de paseriformes (Griffith y col. 2002), presentaba cópulas por fuera de la pareja. Se encontró que al menos un 13% de los pichones posee un genotipo que no es consistente con el genotipo del padre social, lo que indica la presencia de fertilizaciones por fuera de la pareja. Esta información es de sumo interés ya que existen muy pocos trabajos que estudiaron la presencia de cópulas por fuera de la pareja en especies del Neotropico y las distintas explicaciones sobre este fenómeno estan basadas en estudios realizados en especies del Paleártico y Neártico (Macedo y col. 2008).

Owens y Hartley (1998) reportaron diferencias sexuales en el cuidado parental asociadas al dimorfismo sexual basado en melaninas, patrón que también se encontró en este trabajo (Facchinetti y col. 2008). Además, estos autores encontraron que la paternidad por fuera de la pareja estaba asociada a la presencia de colores estructurales que reflejan luz en el UV, como es la coloración de la corona de los machos. Los análisis de coloración realizados en el Capuchino Canela revelaron la presencia del pigmento melanina, tanto en la coloración del pecho como en la coloración de la corona. Por otra parte, los análisis espectrofotométricos y los estudios de microscopía electrónica de transmisión de cortes de las bárbulas permitieron determinar que la coloración del pecho es principalmente el resultado de la presencia de melanina, mientras que la coloración de la corona es principalmente estructural.

El estudio de la maduración del plumaje de los machos reveló que éstos presentan maduración tardía del plumaje adquiriendo el plumaje definitivo antes de la segunda temporada reproductiva (Facchinetti y col. 2011). Los machos juveniles, aunque resultan indistinguibles de las hembras para el ojo humano, difieren de éstas durante todo el primer año de vida y esas diferencias podrían ser detectadas por sus conespecíficos (Facchinetti y

col. 2011). Estos resultados suman nueva evidencia acerca de la importancia de utilizar modelos de discriminación que incorporen características del sistema visual de las aves y el posible rol de las diferencias en la coloración del plumaje en la comunicación, no sólo entre sexos, sino también entre individuos de distintas edades.

La coloración del plumaje presenta un rol muy importante en las interacciones conespecíficas (Andersson 1994, Hill y McGraw 2006). En algunas especies, los distintos tipos de coloración fueron reportados como señales de la habilidad competitiva y dominancia social (Senar 1999, 2006), y en otras especies como una señal honesta de la calidad parental de los machos (Siefferman y Hill 2003, Hill y McGraw 2006). En este trabajo se puso a prueba la hipótesis de que las hembras, al momento de elegir pareja, prefieren machos de coloración del pecho más oscura pero no se encontraron preferencias de las hembras por machos de coloración más oscura. Por otro lado, también se puso a prueba la hipótesis de que la coloración de los machos es un indicador de la dominancia de los mismos pero no se encontró que los machos de pecho más oscuro fuesen dominantes en contiendas por acceso a alimento. Bajo las condiciones estudiadas, podríamos concluir que la coloración del pecho del Capuchino Canela no es una característica elegida por las hembras al momento de la elección de pareja y tampoco sería un indicador del status social de los machos. Este último estudio debería repetirse tanto en cautiverio, aumentando el número de individuos, como realizando experimentos a campo. En particular, sería interesante evaluar en estudios de campo si las hembras presentan preferencias por la coloración de los machos o por las características de sus territorios y si existe alguna asociación entre la coloración de los machos y las características de sus territorios o la calidad del cuidado parental que proveen.

Referencias bibliográficas

Alderton C.C. 1961. The breeding cycle of the Yellow–bellied Seedeater in Panamá. Condor 63:390–398.

Andersson M. 1994. Sexual selection. Princeton University Press, Princeton, Nueva Jersey.

Benites P. 2012. Análisis de las diferencias de coloración y vocalizaciones en especies de aves cercanamente emparentadas y simpátricas, y su importancia como mecanismos de aislamiento reproductivo. Tesis doctoral, Universidad de Buenos Aires.

Benites P., M.D. Eaton, D.A. Lijtmaer, S.C. Lougheed, y P.L. Tubaro. 2010. Analysis from avian visual perspective reveals plumage colour differences among females of capuchino seedeaters (Sporophila). Journal of Avian Biology 41:597–602.

BirdLife 2012. IUCN Red list of threatened species. Version 2011.2. www.iucnredlist.org

BirdLife International. 2009. Sporophila hypoxantha. En: IUCN 2012. IUCN Red List of Threatened Species. Version 2012.2. www.iucnredlist.org.

Campagna L., P. Benites, S.C. Loygheed, D.A. Lijtmaer, A.S. Di Giacomo, M.D. Eaton y P.L. Tubaro. 2011. Rapid phenotypic evolution during incipient speciation in continental avian radiation. Proceeding of the Royal Society B, en prensa. DOI:10.1098/rspb.2011.2170.

Campagna L., D.A. Lijtmaer, K.C.R. Kerr, A.S. Barreira, P.D.N. Hebert, S.C. Lougheed y P.L. Tubaro. 2010. DNA barcodes provide new evidence of a recent radiation in the genus Sporophila (Aves: Passeriformes). Molecular Ecology Resources 10:449–458.

Di Giacomo A.G. 2005. Aves de la Reserva El Bagual, pp. 203–465. En Di Giacomo A.G. y S.F. Krapovickas [eds.], Historia natural y paisaje de la Reserva El Bagual, Provincia de Formosa, Argentina. Aves Argentinas/Asociación Ornitológica del Plata, Buenos Aires.

Facchinetti C., B. Mahler, A.G. Di Giacomo, y J.C. Reboreda. 2011. Evidence of delayed plumage maturation and cryptic differentiation between juveniles and females in the Tawny-bellied Seedeater (Sporophila hypoxantha). Condor 113:907–914.

Facchinetti C., A.G. Di Giacomo y J.C. Reboreda. 2008. Parental Care in Tawny-bellied (Sporophila hypoxantha) and Rusty-collared (S. collaris) Seedeaters. Wilson Journal of Ornithology 120:879–883.

Filloy J. e I. Bellocq. 2006. Spatial variations in abundance of Sporophila seedeaters in the southern Neotropics: contrasting the effects of agricultural development and geographical position. Biodiversity and Conservation 15:3329–3340.

Francisco M.R. 2009. First description of nests and eggs of the White–bellied Seedeater (Sporophila leucoptera). The Wilson Journal of Ornithology 121:628–630.

Francisco M.R. 2006. Breeding biology of the Double–collared Seedeater (Sporophila caerulescens). Wilson Journal of Ornithology 118:85–90.

Franz I. 2012. História natural de Sporophila hypoxantha Cabannis, 1851 (Aves: Emberizidae) em campos de altitude no sul do Brasil. Tesis de Maestría, Pontifícia Universidade Católica Do Rio Grande Do Sul, Porto Alegre, Brasil.

Griffith S.C., I.P.F. Owens y K.A. Thuman. 2002. Extra-pair paternity in birds: A review of interspecic variation and adaptive function. Molecular Ecology 11:2195–2212.

Gross A.O. 1952. Nesting of Hicks' Seedeater at Barro Colorado Island, Canal Zone. Auk 69:433–446.

Hill G.E. y K.J. McGraw. 2006. Bird coloration. Bird coloration, Vol. II: Function and evolution. Harvard University Press, Cambridge, Massachusetts.

Lijtmaer D.A., N.M.M. Sharpe, P.L. Tubaro y S.C. Lougheed. 2004. Molecular phylogenetics and diversification of the genus Sporophila (Aves: Passeriformes). Molecular Phylogenetics and Evolution 33:562–579.

Macedo R.H., J. Karubian y M.S. Webster. 2008. Extrapair paternity and sexual selection in socially monogamous birds: are tropical birds different? The Auk 125:769–777.

Marcondes-Machado L. O. 1997. Reproductive behavior of Sporophila lineola (Linnaeus) (Passeriformes, Emberizidae). Revista Brasileira de Zoologia 14:517–522.

Martin T.E. 2004. Avian life-history evolution has an eminent past: does it have a bright future? Auk 121:289–301.

Ouellet H. 1992. Speciation, zoogeography and taxonomic problems in the neotropical genus Sporophila (Aves: Emberizinae). Bulletin of the Brithish Ornithological Club 112A:225–235.

Owens I.P.F. e I.R. Hartley. 1998. Sexual dimorphism in birds: why are there so many different forms of dimorphism? Proceedings of the Royal Society of London Series B 265:397–407.

Ridgely R.S. y G. Tudor. 1989. The birds of South America. Vol. I. University of Texas Press, Austin, Texas.

Rovedder C.E. 2011. História natural de Sporophila melanogaster (Pelzeln 1870) (Aves: Emberizidae) com ênfase em sua biologia reprodutiva. Tesis de maestría, Pontifícia Universidade Católica Do Rio Grande Do Sul, Porto Alegre, Brasil.

Senar J.C. 2006. Color displays as intrasexual signals of aggression and dominance, pp. 87–136. En Hill G.E. y K.J. McGraw [eds.], Bird coloration, Vol. II: Function and evolution. Harvard University Press, Cambridge, Massachusetts.

Senar J.C. 1999. Plumage colouration as a signal of social status. Proceedings of the International Ornithological Congress 22:1669–1686.

Sick H. 1963. Hybridization in certain brazilian Fringillidae. Proceedings of the International Ornithological Congress 13:161–170.

Siefferman L. y G.E. Hill. 2003. Structural and melanin coloration indicate parental effort and reproductive success in male Eastern Bluebirds. Behavioral Ecology 14:855–861.

Skutch A.F. 1954. Life histories of Central American birds. Families Fringillidae, Thraupidae, Icteridae, Parulidae and Coerebidae. Pacific Coast Avifauna 31:19–49.

Stiles G. 1996. When black plus white equals gray: the nature of variation in the Variable Seedeater complex (Emberizinae: Sporophila). Ornitología Neotropical 7:75–107.

Stutchbury B.J.M., P.R. Martin y E.S. Morton. 1996. Nesting behavior of the Slate–Colored Seedeater (Sporophila schistacea) in Panamá. Ornitología Neotropical 7:63–65.