



UNIVERSIDAD DE BUENOS AIRES

*Facultad de Ciencias Exactas y Naturales*  
*Departamento de Ecología, Genética y Evolución*

**Carrera de Ciencias Biológicas**

EVOLUCIÓN MORFOLÓGICA  
DE LAS COLAS EN EL GÉNERO *TYRANNUS*:  
COSTOS AERODINÁMICOS Y ORIGEN HOMOPLÁSICO  
DE LAS COLAS DE LAS TIJERETAS

*Tesis de Licenciatura*

**Fasanelli, Martín Nicolás**

**Director de tesis:** Tuero, Diego T.

**Codirector de tesis:** Soto, Ignacio M.

**Lugar de trabajo:** Laboratorio de Ecología y Comportamiento Animal,  
Facultad de Ciencias Exactas y Naturales, Universidad de Buenos Aires.

Ciudad de Buenos Aires, República Argentina.

Marzo de 2018

# EVOLUCIÓN MORFOLÓGICA DE LAS COLAS EN EL GÉNERO *TYRANNUS*: COSTOS AERODINÁMICOS Y ORIGEN HOMOPLÁSICO DE LAS COLAS DE LAS TIJERETAS

## Resumen

¿Qué procesos evolutivos están involucrados en la diferenciación morfológica de las especies y cuál es la importancia relativa de cada uno de ellos? Estas son preguntas recurrentes para explicar la variación observada entre especies. Los patrones evolutivos que generaron estas variaciones son difíciles de describir sin hacer referencia a teorías evolutivas que consideren a las estructuras como funcionalmente óptimas. Por este motivo, es conveniente incorporar mecanismos evolutivos que puedan explicar las variaciones observadas por fuera de este enfoque, como por ejemplo la Selección Sexual, la herencia filogenética o las restricciones evolutivas.

El género *Tyrannus* es un grupo de Aves conformado por trece especies que se distribuyen desde Canadá hasta la Patagonia argentina y habitan gran variedad de ambientes. La mayoría tiene hábitos migratorios y forrajea desde perchas altas. Las especies de este grupo presentan una llamativa variación morfológica de sus colas. Poseen, al menos, cuatro morfotipos de colas diferentes; incluyendo a dos especies denominadas comúnmente como tijeretas (*T. forficatus* y *T. savana*), caracterizadas por sus extensas plumas externas de la cola y por su notable dimorfismo sexual.

El objetivo principal de esta tesis es analizar el patrón de evolución morfológica de las colas en las diferentes especies del género *Tyrannus*, poniendo especial atención en la historia evolutiva de las tijeretas. Se utilizaron abordajes de morfometría geométrica para describir las morfologías de las colas y así estudiar: la funcionalidad de las colas mediante indicadores de eficiencia de vuelo que también permiten evaluar la existencia de costos, los grados de dimorfismo sexual en tamaño corporal, tamaño y formas de las colas y diferencias interespecíficas de patrones alométricos. Además, se evaluó el nivel de homología de las formas de las colas a la luz de la filogenia datada más reciente del género.

Los resultados principales fueron: (1) las colas de las tijeretas no han surgido de un mismo estado morfológico ancestral, y el dimorfismo sexual tampoco fue una característica generalizada en el género, a nivel macroevolutivo; (2) se corroboró que las colas tipo tijereta experimentaron una tasa de cambio morfológico alta partiendo de estados ancestrales menos exagerados; (3) se evidenció que las tijeretas no adoptan la misma morfología tipo actualmente y que, por lo tanto, no son formas enteramente convergentes; (4) se observó un dimorfismo sexual marcado en las tijeretas, dominado por el tamaño corporal y la forma y superficie de sus colas; (5) se establecieron costos aerodinámicos a dichas estructuras, siendo las tijeretas (*T. forficatus* y *T. savana*) las que poseen las morfologías menos eficientes en generar sustentación en el vuelo de largas distancias; (6) se demostró que existen diferencias interespecíficas en las relaciones alométricas entre el tamaño corporal y el tamaño de la cola.

**Palabras clave:** *Morfología – Tyrannus – Tijeretas – Colas – Aerodinámica – Dimorfismo sexual – Alometría*

## Agradecimientos

Finalmente concluye la extensísima etapa de estudiante de una carrera que, sobre todo, pidió a gritos desarrollar una virtud: perseverancia. Es por eso que espero no dejar de lado ninguna de mis gratitudes a quienes sostuvieron mi persistencia en el camino.

A la FCEyN – UBA, o ¡Exactas!, por albergarme y haberme instruido durante tantos años, únicamente esperando que yo pueda allanarme mi propio camino profesional.

A mis directores, Diego y Nacho, por haberme dado la chance (y la responsabilidad) de tomar una gran tema de estudio en mi área de interés en un momento que las ofertas escaseaban. Gracias por su valiosísimo tiempo y su dedicación en que las cosas salieran de la mejor manera. También por mostrarme una mirada sensata y realista de cómo hacer ciencia y especialmente por sus claras respuestas a preguntas nada claras.

Al Chileno, mi tutor metodológico, quien relegó muchas horas de sus tardes desbordadas de entretenimiento para prestar algo de atención a mis datos mañosos. Gracias por tus consejos y por los mates y tererés para combatir la modorra.

A los investigadores de los laboratorios de Ecología y Comportamiento Animal y de Evolución, por haberme abierto las puertas con afectuosidad y hacerme un lugar entre ustedes con toda la confianza que alguien puede pedir.

A todos los amigos y compañeros que me dio la intensa cursada: Un desfile de personajes de lo más interesantes que no intentaré enumerar ante el temor de olvidarme de alguno. No son, ni más ni menos, que aquellos con los que tuvimos que hacernos el aguante, día a día, para lidiar con el pesar de las horas en la facultad. Compartiendo innumerables almuerzos y meriendas en los que nos dábamos el gusto de tener charlas *nerd*, que sabíamos que nos avergonzaríamos de tener en algún otro ámbito. Ciertamente, la amabilidad y la calidez de la comunidad de Exactas es un bien muypreciado.

A Herni, el Negro, Dudi, Nico, Dani y Mati, mis amistades que se remontan a tiempos previos al reinado de los celulares y las redes sociales; épocas en las que todo pasaba por la calle, las bicicletas y el fútbol. Gracias por haber creado (y seguir viviendo) recuerdos tan entrañables.

A mis afectos del Grupo Scout Santa Margarita, que se han tenido que bancar mis licencias de estudio cuando pasé a mi rol de dirigente, que fue cuando más nos pesó a todos. Principalmente agradezco la enorme predisposición ante mi situación y las de todos los demás. Pero por sobre todo, por haberme transmitido el entusiasmo por el servicio, la solidaridad y la vida en la naturaleza. De igual modo, a todas las personas de la comunidad parroquial, que siempre me han tratado con un cariño encomiable.

A mi querida familia, la que siempre me contuvo con un amor inconmensurable. La que siempre me esperó con una rica comida y ganas de compartir, aunque sea un ratito, luego de largos días en la facultad. La que se aguantó tantísimos fines de semana domingos que yo prefiriera quedarme en casa a estudiar en detrimento de una salida colorida y encantadora. La que se aunaba una vez a la semana, religiosamente, en la casa de la Nona Mela. La que me dio su apoyo rotundo en todas las pequeñas y grandes decisiones que he ido tomando cuatrimestre a cuatrimestre. La que me dio empuje para que me enfoque en mi camino; y que me enseñó que la vida hay que enfrentarla con una sonrisa y fuerza de voluntad, porque el único camino posible es hacia adelante. Tal como lo sentenciaba el emérito Dr. Ian Malcolm:

*“If there is one thing the history of evolution has taught us  
it's that life will not be contained.  
Life breaks free, it expands to new territories  
and crashes through barriers, painfully,  
maybe even dangerously.  
[...]  
I'm simply saying that life, uh...  
finds a way.”*

Jurassic Park (1993)

*“[...] Nuestra comprensión de la naturaleza debe reflejar siempre una sutil interacción entre mensajes de fenómenos genuinos que realmente ‘están ahí afuera’ en el mundo real y el filtrado necesario de tales datos a través de todas las flaquezas y dispositivos de ordenación internos a la mente humana y sus modos de acción evolucionados. No podemos comprender la complejidad de la naturaleza (en particular para temas generales tales como la evolución y la estructura taxonómica de la diversidad orgánica) a menos que imponamos nuestras teorías mentales de orden sobre el caos evidente que saluda a nuestros sentidos. Los diferentes estilos que siguen los científicos para equilibrar y reconciliar estas dos fuentes interactuantes (pero parcialmente contradictorias) de orden definen prácticamente la rica diversidad de enfoques fructíferos que sigue una profesión que con demasiada frecuencia, falsamente, es caracterizada como una empresa monolítica comprometida con un conjunto de procedimientos fijos denominados ‘el método científico’. [...]”*

S. J. Gould (2001)

# Índice

---

|  |           |
|--|-----------|
| <b>Resumen .....</b>   | <b>2</b>  |
| <b>Introducción.....</b>   | <b>7</b>  |
| <i>Biología funcional vs. Biología evolutiva .....</i>                   | <i>7</i>  |
| <i>Las aves, el vuelo y la morfología de las colas.....</i>              | <i>9</i>  |
| <i>Selección sexual en aves .....</i>                                    | <i>11</i> |
| <i>El caso de estudio: el género Tyrannus .....</i>                      | <i>11</i> |
| <i>Objetivos e hipótesis .....</i>                                       | <i>14</i> |
| <b>Materiales y métodos.....</b>   | <b>16</b> |
| <i>Recolección de datos.....</i>   | <i>16</i> |
| <i>Cuantificación de la morfología .....</i>                             | <i>16</i> |
| <i>Eficiencia aerodinámica .....</i>                                     | <i>18</i> |
| <i>Relaciones alométricas .....</i>                                      | <i>18</i> |
| <i>Dimorfismo sexual .....</i>   | <i>19</i> |
| <i>Relaciones filogenéticas en Tyrannus y mapeado de caracteres.....</i> | <i>20</i> |
| <b>Resultados .....</b>  | <b>22</b> |
| <i>Cuantificación de la morfología .....</i>                             | <i>22</i> |
| <i>Eficiencia aerodinámica .....</i>                                     | <i>25</i> |
| <i>Dimorfismo sexual .....</i>   | <i>27</i> |
| <i>Patrones alométricos .....</i>  | <i>31</i> |
| <i>Relaciones filogenéticas en Tyrannus y mapeado de caracteres.....</i> | <i>33</i> |
| <b>Discusión.....</b>  | <b>36</b> |
| <i>Árbol evolutivo y la obtención de la morfología ahorquillada.....</i> | <i>36</i> |
| <i>La forma de las colas y su eficiencia aerodinámica.....</i>           | <i>38</i> |
| <i>Hipótesis sobre el desarrollo de las colas ahorquilladas.....</i>     | <i>38</i> |
| <i>Consideraciones a futuro .....</i>                                    | <i>40</i> |
| <b>Bibliografía.....</b>   | <b>41</b> |

“En el estudio de cualquier fenómeno biológico, cualquiera sea su nivel de complejidad, podemos plantear dos tipos de preguntas: ¿Cuál es su funcionamiento? y ¿Cuál es su origen?”

F. Jacob (1981)

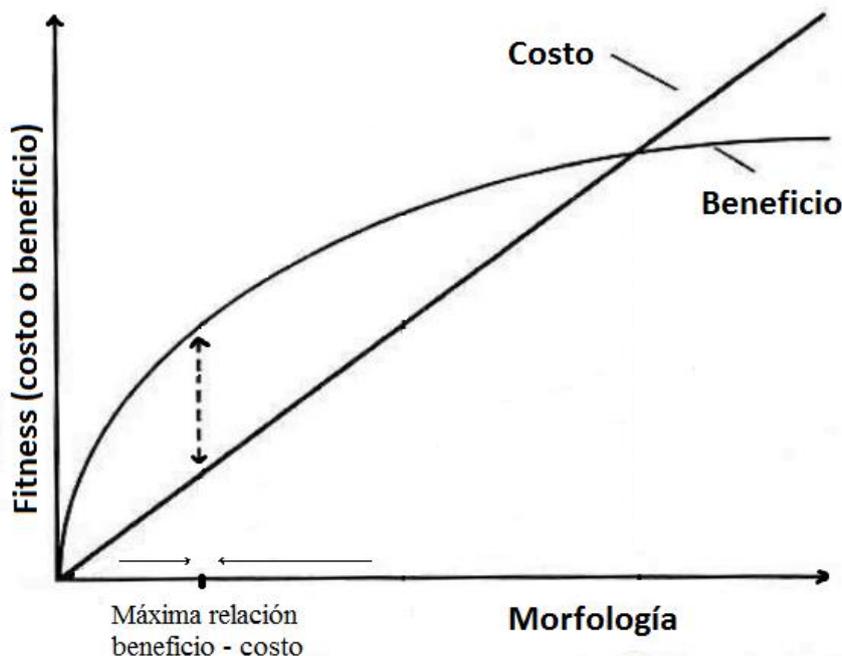
“Justificar la presencia actual de una característica no es lo mismo que explicar su ocurrencia histórica. No puede mostrarse la evolución a través de los propósitos de perfección, porque la perfección no tiene por qué tener historia.”

S. J. Gould (1966)

## Introducción

### *Biología funcional vs. Biología evolutiva*

La Teoría de la Optimización (Alexander 1996) plantea que las estructuras de los animales, sus movimientos, sus comportamientos y su vida en general son características que se optimizan durante el proceso evolutivo. De esta manera, se obtiene el mejor resultado funcional posible con los menores costos implicados (Figura 1). Entendiéndose como el “mejor resultado posible” al de mayor relación *beneficio–costo*, siendo los costos de índole energético (fisiológico, anatómico, comportamental, reproductivo u ontogenético). Asimismo, se ha propuesto que estos sistemas complejos requieren procesos de constitución, desarrollo, y redundancias, como factores de seguridad y preservación, ante la posibilidad de “imperfecciones” (Caponi 2002; Vizcaíno y col. 2016).



**Figura 1.** Maximización de los beneficios en relación al costo de una estructura según la Teoría de la Optimización. Modificado de Parker y Smith (1990).

En los estudios en morfología animal, rara vez se puede evitar dar veredictos sobre la forma y la función de las estructuras corporales y de la concepción del *diseño anatómico*. En muchos casos, diseñar implica consideraciones utilitarias: formas, producto de soluciones, muchas veces recurrentes, a problemas funcionales comunes, que los organismos desarrollan a través de las generaciones (Vizcaíno y col. 2016). Es seguramente esta visión ingenieril lo que reafirma la aplicación del término “diseño”, independientemente de la existencia de un diseñador y, consecuentemente, de un plan prefijado (Padian 1995).

Así, mientras el biólogo funcional se pregunta cuál es la función de un determinado fenómeno (*causa próxima*) en la producción de un determinado efecto o resultado, el biólogo evolutivo indaga, además, sobre el proceso histórico involucrado en la conformación de una estructura o fenómeno orgánico (*causa última*, según Caponi 2001). El conjunto de hipótesis que aspira dar respuestas al respecto, sumado al cuerpo de fuentes de información y concepciones paleobiológicas y paleoecológicas, es conocido como el *escenario evolutivo*.

Como es sabido, el enfoque clásico de la propuesta darwiniana propone el determinismo de una *economía natural*, presentando a la *selección natural* como mecanismo causante de la adaptación al medio ambiente (Darwin 1859). Para él, la estructura de todo ser orgánico está relacionada con sus costos de mantenimiento y las exigencias ambientales, sopesada por la competencia por recursos y las interacciones de predación, mutualismo y división del trabajo con otros seres vivos.

Llamativamente, numerosas especies animales presentan características morfológicas exageradas de tamaño, forma y/o proporción respecto al resto del cuerpo, poniendo en jaque a una concepción de determinismo económico que solo considere factores de presión selectiva ambiental. Frente a estos casos, se propone principalmente a la *selección sexual*, un caso particular de selección natural, como potencial fuerza evolutiva (Darwin 1871). La misma ocurre cuando existen diferencias en las habilidades de los individuos para competir por las parejas disponibles y/o en lograr atraer al sexo opuesto (Ruhela y Sinha 2010). Su consecuencia es que aquellos individuos poseedores de características o comportamientos que les otorgue una ventaja en la competencia reproductiva, obtendrán un aumento en su *fitness* (Birkhead y Moller 1998). Los atributos y comportamientos susceptibles de ser moldeados por selección sexual incluyen características físicas, cortejos elaborados, luchas entre rivales del mismo sexo, posesión de territorio, entre otros (Ruhela & Sinha 2010). Sugestivamente, la mayoría de las especies que exhiben estos rasgos son sexualmente dimórficas con sistemas de apareamiento poligínicos, en los cuales los machos tienen más de una pareja reproductiva y no suelen proveer cuidado parental (*e.g.* en *Euplectes progne*, Andersson 1982, 1994).

Entonces ¿qué apreciación se le debería dar a los llamados “óptimos utilitarios”? Autores como Montero y Autino (2009) sostienen que los escenarios evolutivos requieren numerosas conjeturas concatenadas que expliquen las ventajas adaptativas de las distintas formas intermedias o transicionales necesarias antes de que tengan una razón de ser como un todo. No obstante, visiones gradualistas y deterministas como esta última comulgan con una concepción de la evolución orgánica donde el progreso normal sigue determinados caminos porque su agente primero, la selección natural, construye diseños que prevalecen en la competencia contra diseños preexistentes (Gould

1980). Probablemente la historia evolutiva de cualquier carácter haya incluido una conjunción secuencial de adaptaciones, pero también podría moldearse a partir de exaptaciones, e incluso cambios no necesariamente aptativos. Cualquier estructura, que haya evolucionado atribuida a una función (anatómica, fisiológica o comportamental) y que luego fuere cooptada para cumplir un rol distinto del original, probablemente no haya surgido totalmente apta para su nuevo papel. Consecuentemente, y por acción de un proceso selectivo, una exaptación podría desarrollar adaptaciones secundarias para incrementar su aptitud orgánica en su nuevo rol (Gould y Vrba 1982). Establecido esto, sería incauto atribuir la evolución de una estructura biológica compleja a un único mecanismo impulsor de cambio o a una mera ecuación de costos y beneficios frente a los requerimientos de un ambiente cambiante.

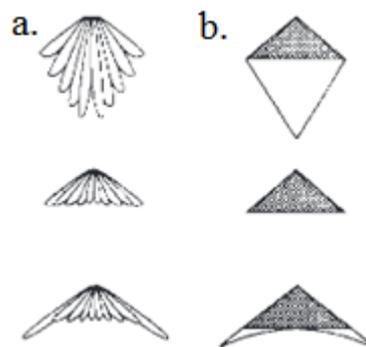
No hay que desatender, tampoco, que los organismos reflejan una dualidad entre la adaptación a las demandas ambientales y la tendencia a permanecer relativamente constantes a lo largo de las generaciones por el fenómeno de herencia. Las explicaciones evolutivas no pueden ser evasivas de cualquier moderación o límite impuesto por la ontogenia, la correlación de partes y las relaciones alométricas, las heterocronías y el efecto pleiotrópico de los genes, entre otros. A su vez, están sujetos a eventos de contingencia histórica (Gould 1982; Lewontin 1998). Por otro lado, la macroevolución trata fundamentalmente de la combinación de sucesos, patrones y procesos a gran escala y caracteres de interés biológico; y puede entenderse como una expansión diferencial de los procesos evolutivos a lo largo y ancho de una o más entidades filéticas (poblaciones, especies, linajes, etc; Eldredge y Gould 1972; Gould 1982). En este contexto, el uso de filogenias no solo permite discutir la presencia y herencia de caracteres, sino también estudiar tasas y patrones de especiación y evolución (Benton 2015; Gontier 2015). Y más aún, al tomar en cuenta los patrones de registro paleontológico y las series temporales de los taxones en estudio, la combinación de la información actual con la histórica admite la construcción de árboles evolutivos: hipótesis de ancestro–descendencia que permiten hacer una interpretación que vaya más allá de una hipótesis cladística.

### *Las Aves, el vuelo y la morfología de las colas*

Las aves tienen más de 120 millones de años de existencia como grupo y la mayoría de los órdenes actuales aparecieron durante el Cretácico, el último período de la Era Mesozoica (Paton y col. 2002). El surgimiento de este grupo fue un evento histórico que se busca comprender desde varias disciplinas de la biología evolutiva (van Tuinen y col. 2000; Hackett y col. 2008). Por su lado, la aparición del vuelo en las aves es un evento evolutivo que involucra la evolución de un conjunto complejo de caracteres. Muchas son las modificaciones anatómicas, fisiológicas, comportamentales y ecológicas que favorecen el vuelo en las aves (Montero y Autino 2009); y posiblemente son pocas las que son absolutamente indispensables, ya que si bien muchas promueven aquella facultad, individualmente, no son la clave de esta (Padian y Chiappe 1998). Dentro de este escenario general, las colas también forman parte del set de caracteres involucrados.

En las aves actuales, la morfología de las colas afecta el desempeño durante el vuelo (Thomas 1993), la migración (Alerstam 1979a, b), el comportamiento de forrajeo

(Nudds y Spencer 2008) e incluso la probabilidad de obtener pareja (Andersson 1982). El largo y forma de las colas de las aves están determinados por las plumas que se denominan timoneras o rectrices. Estas contribuyen tanto a la estabilidad del vuelo y a la capacidad de giro como al control del ángulo de ataque de las alas (ángulo formado entre el flujo de aire y las alas) que permite aumentar o disminuir la sustentación (Thomas 1993; Evans 2003); permitiendo a los individuos tomar diferentes velocidades de vuelo (Alerstam y Lindström 1990). Esto se debe a que las colas, complementando la acción de las alas, generan una fuerza perpendicular al flujo del aire, llamada sustentación ( $L$ , del inglés “*lift*”), que es proporcional a su apertura máxima (Thomas 1993). Cualquier punto que no esté contenido en la superficie continua encerrada entre los puntos del inicio de la cola y los vértices de las plumas externas que delimiten su envergadura generan una fuerza paralela al flujo de aire, denominada lastre o  $D$  (del inglés “*drag*” según el Modelo del “Ala Delta” de Thomas en 1993). El óptimo aerodinámico es, entonces, aquella superficie continua (y mínima) que maximice la relación *sustentación:lastre* ( $L/D$ ) cuando la cola está expandida en  $120^\circ$  (Balmford y col. 1993; Evans 2004; Clark 2010; ver Figura 2). El máximo de la relación  $L/D$  determina los ángulos de apertura más apropiados que toman las colas en los distintos tipos de vuelo (ej. el planeo, el giro, el vuelo crucero) así como la eficiencia, la maniobrabilidad (relacionada con el radio de giro durante el vuelo) y la agilidad (relacionada con el cambio del ángulo de giro durante el vuelo) resultante. De esto se desprende que la morfología de las colas es un potencial blanco para la selección natural.



**Figura 2.** (a) Dibujo de diferentes colas avianas abiertas a  $120^\circ$ , (b) Modelado geométrico de dichas colas: En los polígonos sucesivos pueden verse la base de la cola/área de sustentación (gris) y las superficies generadoras de lastre (blanco) (Balmford y col. 1993).

En teoría, el incremento del  $L/D$  total puede lograrse por dos vías: teniendo una cola en forma de horquilla, que cuando es expandida forma una superficie triangular continua, o minimizando el área total de la cola y, por lo tanto, su lastre (Thomas 1993). De acuerdo con esto último, y en términos de optimización, la selección natural favorecería la reducción del área de las colas en pos de un abaratamiento de costos y ajuste de la asignación de recursos a estas estructuras. Siguiendo dicha lógica, este efecto aplicaría a aves adaptadas al vuelo rápido (ya que la velocidad está incluida como factor del lastre en el vuelo; Thomas y Balmford 1995) y en aquellas especies que se trasladan para alimentarse, alimentar a sus crías, o tienen comportamientos migratorios (Fitzpatrick 2000).

No obstante, en 1994, Norberg, planteó que la flexibilidad de las plumas extendidas ha sido una novedad en la naturaleza del vuelo de las aves. Mediante la manipulación del largo de las colas de golondrinas, se ha comprobado que estas estrategias pueden generar cierto grado de empuje aerodinámico, contribuyendo a la maniobrabilidad en el vuelo lento y serpenteante; cosa no prevista en otros trabajos. El límite inferior de la reducción de la superficie de la cola podría estar contrapuesto por una presión selectiva que promueva el control, la estabilidad y la maniobrabilidad de los individuos; más aún de aquellos que se alimentan en vuelo.

### *Selección sexual en aves*

Los mecanismos de selección sexual aceptados que actúan en la fijación de los caracteres exagerados son procesos tipo *runaway* (Fisher 1930), o vía selección por alta calidad fenotípica o genética (Zahavi 1975, 1977). Estos mecanismos son los propuestos para explicar las colas morfológicamente muy conspicuas en algunas especies de aves. Fitzpatrick (1999) planteó que, las preferencias por la exageración de las colas en aves pudieron haber surgido de manera arbitraria, y comenzado a evolucionar de manera propuesta por Fisher hasta que los costos arrestaran el desarrollo en largo. El modelo Fisheriano plantea una asociación positiva entre la exageración de un carácter y la preferencia del sexo opuesto por dicho carácter, independientemente del beneficio que puede otorgar dicho preferencia; todo ligado, a su vez, a bases genéticas heredables. En torno a esto, Moller y Jennions (2001) han propuesto que la preferencia por individuos con colas conspicuas podría estar asociada a la obtención de beneficios directos (*i.e.* mayor número de descendientes o mejor cuidado parental) y/o indirectos (*i.e.* descendientes con el carácter preferido o de mejor calidad genética). Todo esto resultaría en una selección de individuos con colas cada vez más exageradas (Andersson 1982).

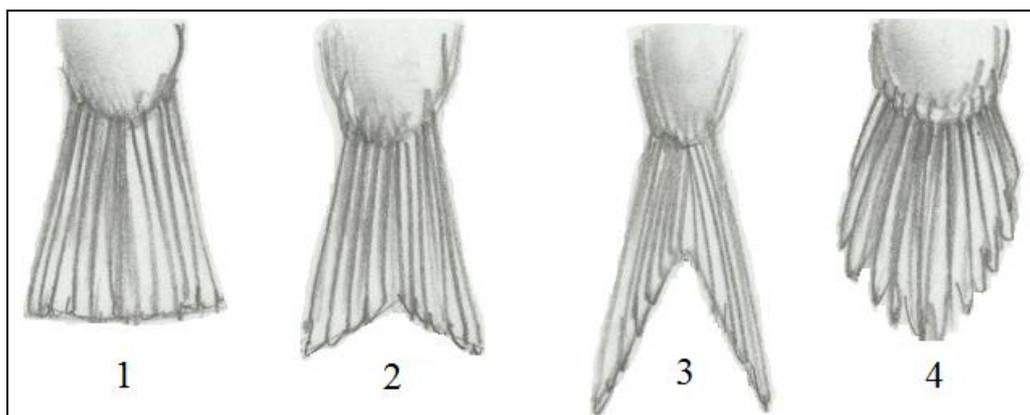
Hipotéticamente, desde el momento histórico en que una cola comenzó a actuar como un ornamento muy posiblemente hayan aparecido conflictos inevitables entre su rol aerodinámico y su rol señalizador (Evans y Thomas 1997). Este tipo de conflictos se resuelven muchas veces con situaciones de equilibrio entre costos y beneficios comportamentales, energéticos o evolutivos (Mayr 1983; Stearns 1992; –en aves– Rowe y col. 2001). En este punto crucial, algunos autores arguyen que los compromisos no son más que un salvamento ante una inconsistencia en la interpretación adaptativa, un artilugio conceptual que comprende los casos en que se identifican subóptimos para que tampoco puedan escapar de la visión mecanicista e ingenieril del “*mejor mundo posible*”.

### *El caso de estudio: el género Tyrannus*

El género *Tyrannus* está conformado por trece especies que se distribuyen desde Canadá hasta la Patagonia argentina (del Hoyo y col. 2010). La mayoría tiene hábitos migratorios con ciclos estacionales pero, aún así, presentan distintos comportamientos. Algunas especies son migrantes de larga distancia (ej. *T. Tyrannus*, Jahn y col. 2013b), otros de corta (ej. *T. verticalis*, Jahn y col. 2013b) e inclusive algunas especies, como *T. savana*, son migradoras parciales (*i.e.* poseen poblaciones residentes y migratorias; Jahn

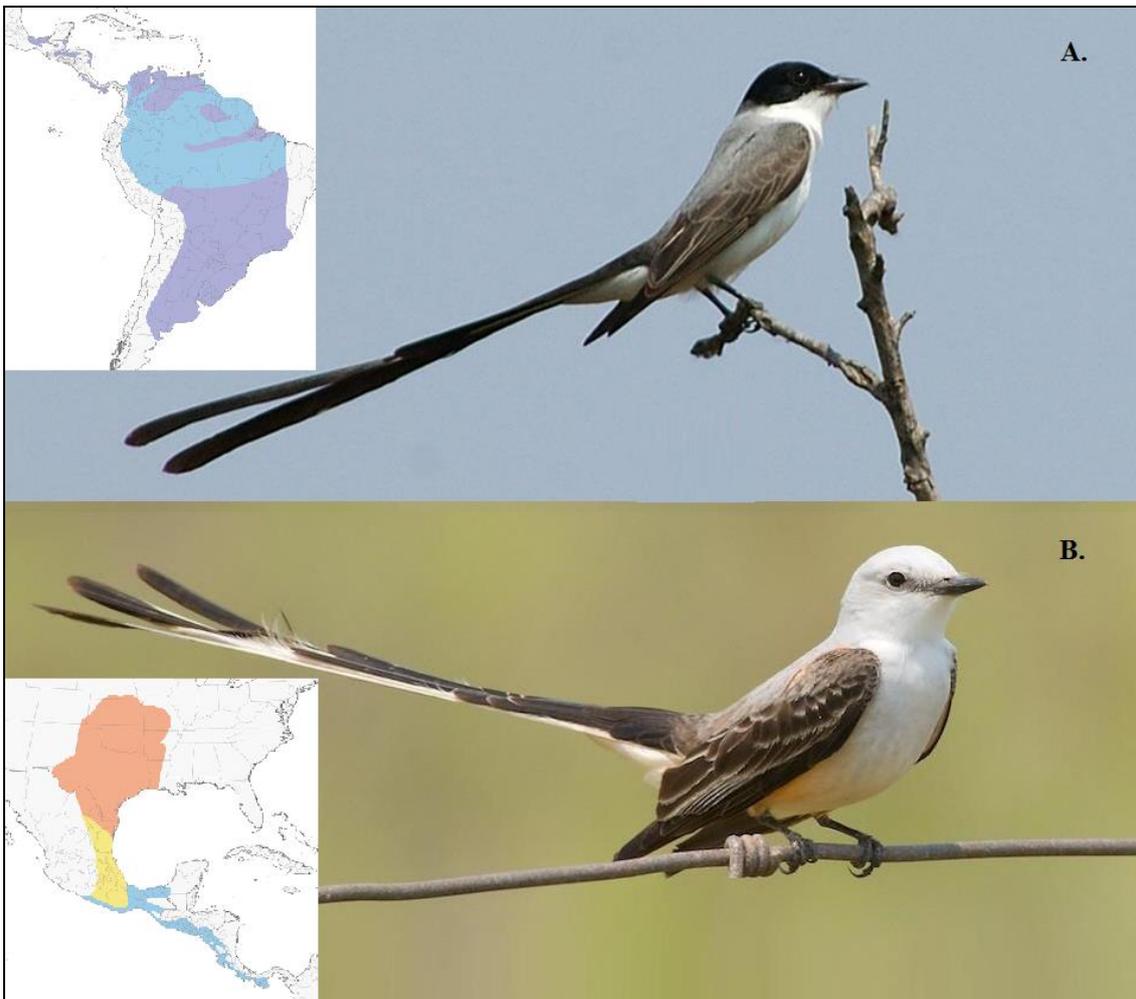
y Tuero 2013). Estas especies habitan una amplia variedad de ambientes como pastizales abiertos, sabanas, bosques y hasta áreas urbanas y residenciales (del Hoyo y col. 2010). Sus dietas suelen basarse en insectos y otros artrópodos voladores, y forrajean tanto desde perchas altas, como desde el suelo y sobre la vegetación (Fitzpatrick 1980; Traylor y Fitzpatrick 1982).

Las especies del grupo presentan, al menos, cuatro formas de colas diferentes según la clasificación propuesta por Fitzpatrick (1997): cuadradas, marginadas, ahorquilladas y ahorquilladas elongadas (ver Figura 3).



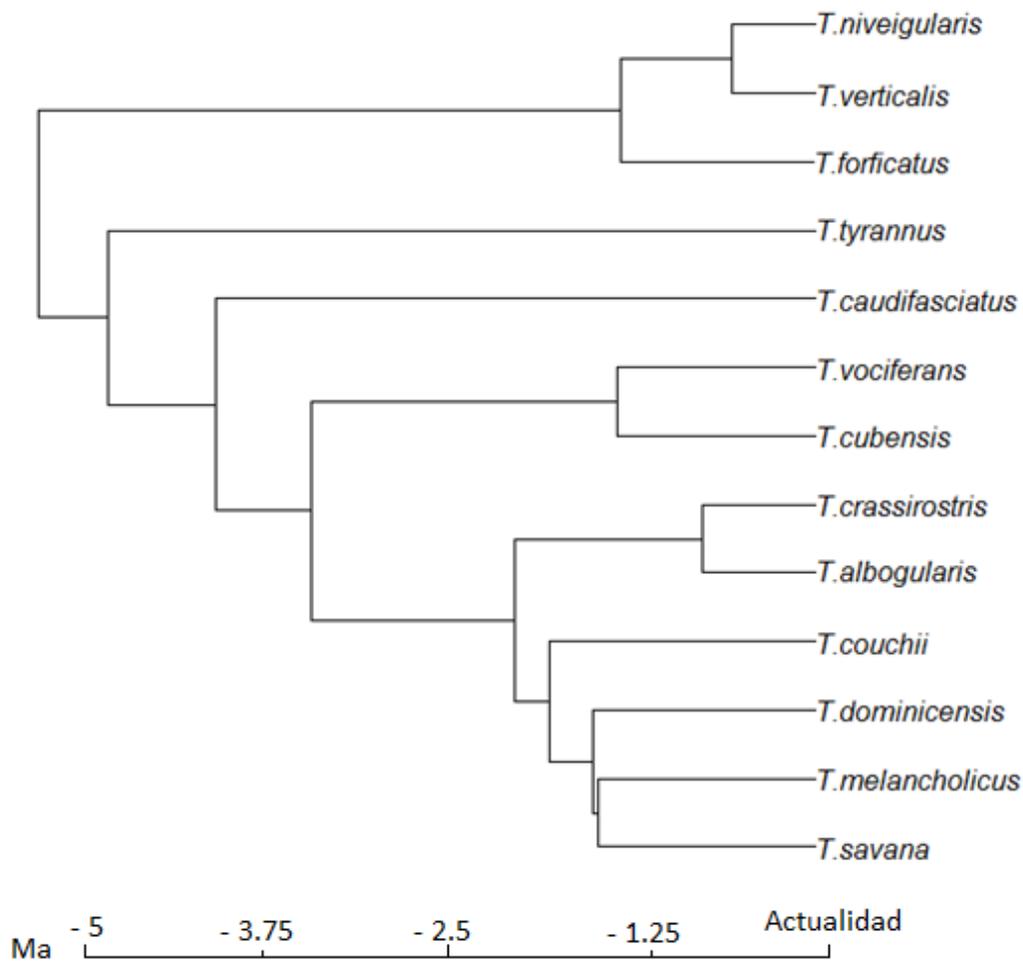
**Figura 3.** Esquemas representativos de las caracterizaciones morfológicas hechas por Fitzpatrick en 1997: (1) cuadrada, (2) ahorquillada, (3) ahorquillada elongada y (4) marginada. (Modificado de © Sandy Scott Art)

Las dos especies con colas ahorquilladas extremadamente elongadas son *T. forficatus* y *T. savana*, conocidas vulgarmente como tijeretas, caracterizadas por una sorprendente agilidad y maniobrabilidad en el vuelo rasante y por sus extensas plumas timoneras externas (Figura 4). Estas colas exageradamente elongadas, respecto a lo que puede encontrarse en las otras especies del género, no son explicadas por la variación interespecífica del tamaño corporal (Regosin y Pruett-Jones 2001). En ambas especies de tijeretas, el largo de cola presenta un muy marcado dimorfismo sexual (Regosin y Pruett-Jones 2001), siendo los machos de colas más largas que las hembras (aunque estas presentan colas elongadas en comparación con las otras especies del género). Pero a pesar de este dimorfismo, y en contraposición con las predicciones teóricas propuestas anteriormente para especies poligínicas, las tijeretas tienen un sistema de apareamiento de monogamia social y los machos participan en cierta medida en el cuidado parental de las crías (Regosin y Pruett-Jones 1995, 2001; Pucheta 2015; Roeder y col. 2016).



**Figura 4.** (A) *Tyrannus savana* fotografiado en Parque Nacional San Rafael, Paraguay (Foto: Paul Smith). Su distribución es casi exclusiva a América del Sur (Jahn y col. 2013a). (B) *Tyrannus forficatus* fotografiado en Texas, EEUU (Foto: Paul A. Guris). Su distribución es mayoritaria en América del Norte (Fitch 1950; Regosin 1998).

Partiendo de la base de que, hoy en día, las dos especies tienen distribuciones geográficas no solapadas (ver Figura 4), se alimenta entonces la interrogante sobre si tales estructuras se retrotraen a un único estado ancestral o si, más probablemente, pudieron haber evolucionado de manera independiente. En base a la hipótesis filogenética más reciente del género *Tyrannus* (Jetz y col. 2012, Figura 5), las especies de tijeretas pertenecen a clados monofiléticos distintos; soportando la idea de adquisición independiente de la morfología. Asimismo, con los datos temporales de la diversificación del clado *Tyrannus* surge la posibilidad de explorar interrogantes referentes a la tasa con la que ocurrió la evolución morfológica, la convergencia evolutiva entre los mismos tipos de colas y la posible existencia de *constraints* o restricciones al desarrollo que las limiten o condicionen. La presente tesis se enfocará en la variación morfológica de las colas de este grupo de aves y su rol en el vuelo será el escenario base a la hora de estudiar sus patrones evolutivos.



**Figura 5.** Filograma del género *Tyrannus*, en el que se observa que *T. forficatus* y *T. savana* comparten un ancestro hipotético no inmediato y con una estimación del tiempo de divergencia de 5 Ma. antes del presente. Modificado de Jetz y col. 2012.

### Objetivos e hipótesis

El objetivo general de este trabajo consiste en analizar el patrón de evolución morfológica de las colas en las diferentes especies del género *Tyrannus*, poniendo especial atención en la historia evolutiva de las especies de tijeretas. Los objetivos específicos son:

- i. Caracterizar cuantitativamente la forma de las colas del género a partir del uso de morfometría geométrica.
- ii. Poner a prueba la hipótesis de homología secundaria de los tipos de colas utilizando la filogenia más reciente del género y proponer mecanismos de evolución del carácter.
- iii. Comparar el grado de dimorfismo sexual de las tijeretas respecto al resto de las especies.
- iv. Determinar la existencia de costos aerodinámicos en las diferentes morfologías y corresponderlos con el grado de exageración de rasgos de la cola.
- v. Evaluar patrones de variación morfológica inter e intraespecífica, enfatizando en las alometrías entre diferentes atributos corporales.

Las hipótesis (y predicciones) derivadas son:

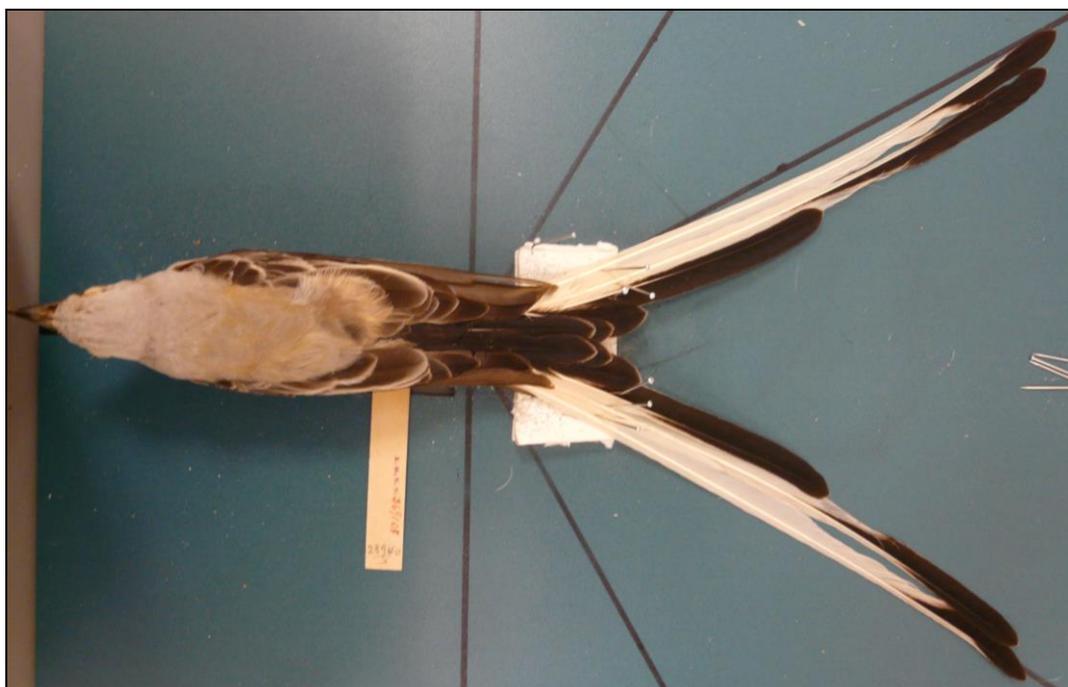
- a) Mediante un análisis cuantitativo, se recuperaran las conformaciones de colas correspondientes a las cuatro categorías cualitativas tradicionales presentes en el género *Tyrannus*.
- b) Las colas con rasgos exagerados son estados derivados de los mismos morfotipos preexistentes, son convergentes y evolucionaron más de una vez en el género *Tyrannus*. Su evolución se dio a una tasa acelerada, esperada bajo un escenario de selección sexual, respecto a la tasa de evolución de fondo presentada por el grupo.
- c) Los distintos tipos de cola tienen diferentes características aerodinámicas. Particularmente, las colas exageradamente largas son las más ineficientes en términos aerodinámicos con un costo asociado mayor; por lo que, para su desarrollo y mantenimiento, no pueden atribuirse a una adaptación al vuelo de largas distancias.

## Materiales y métodos

### *Recolección de datos*

Se tomaron fotografías de pieles pertenecientes a la colección del Museo Americano de Historia Natural de Nueva York correspondientes a doce especies del género *Tyrannus*. Las fotos de la 13ª especie (*T. savana*) se obtuvieron en el Museo Argentino de Ciencias Naturales “Bernardino Rivadavia”. Como se observa en la Figura 6, las fotografías se tomaron de manera estandarizada sobre un fondo de mismo color, sobre el dorso de las pieles, y a la misma distancia focal. Las colas se desplegaron con el mismo ángulo ( $60^\circ$ ) luego de ubicar el punto de inicio de las plumas timoneras. Cabe aclarar que no se respetó la apertura de  $120^\circ$  (tal como se indica en Balmford y col. 1993) para conservar la integridad de las pieles del museo.

Se obtuvieron números muestrales equilibrados entre sexos y entre las trece especies ( $n_{\text{especie}} > 20$ ). El tamaño muestral total consistió de 282 pieles fotografiadas. De estos especímenes se registró la especie, el sexo y los largos del pico, tarso y ala.



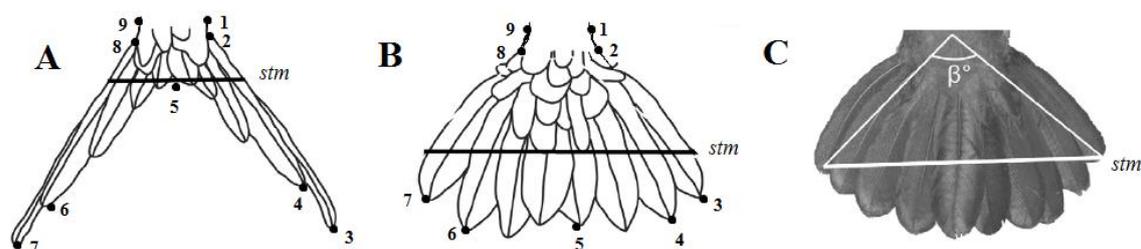
**Figura 6.** Vista dorsal de una piel de museo fotografiada (ejemplar de *T. forficatus*) (Foto: Diego T. Tuero)

### *Cuantificación de la morfología*

La morfología de las colas se cuantificó y describió a través de métodos de morfometría geométrica. Abordajes como este son muy útiles para capturar, de manera cuantitativa, las formas y la variabilidad de una estructura corporal, teniendo en cuenta la geometría de la estructura y conservándola a lo largo de todo el proceso de análisis.

En el presente trabajo se utilizó el Método de Referencias Anatómicas o *landmarks* (también conocidos como hitos o referencias). Para lo cual, se determinaron 9 *landmarks* (Figura 7A y 7B) para capturar la forma de la cola digitalmente en relación

a: la extensión antero–posterior, la elongación de las plumas timoneras externas *versus* las internas, el tamaño de la superficie triangular continua que servirá para la medición de la sustentación en el vuelo (base de la cola, Figura 7C) y la concavidad del extremo caudal. Los criterios para la asignación y ubicación de cada uno de los *landmarks* fue la siguiente: los puntos 1 y 9 se ubicaron en el inicio de la cola, por detrás del pigostilo. Los puntos 2 y 8 se localizaron en el punto de inflexión y apertura de las plumas timoneras externas. Los puntos 3,4, 6 y 7 se colocaron en los extremos de las timoneras quintas y sextas. Por último, el *landmark* 5 se situó en el punto de intersección del eje sagital con el extremo central de la cola. De esta manera cada ejemplar quedó descrito por nueve pares de coordenadas cartesianas.



**Figura 7.** Los 9 *landmarks* utilizados para una cola ahorquillada (A) y para una cola cuadrada (B). La base queda delimitada por sólo 5 de los 9 *landmarks* (C). Modificado de Clark 2010.

La captura digital de conformación de todas las colas (con la demarcación de *landmarks*) se hizo mediante el paquete *tps* (Rohlf 1993). A continuación se utilizó el paquete *geomorph* (Adams y Otárola–Castillo 2013) del ambiente R versión 3.2.1 (R Core Team 2017) para importar y analizar las configuraciones geométricas. El alineamiento y escalado de las conformaciones se obtuvo mediante el método de superposición de Procrustes (*Generalized Procrustes analysis*, GPA, Rohlf 1993). Este método superpone las configuraciones utilizando el criterio de cuadrados mínimos para los parámetros de rotación y traslación. De esta manera se descompone la variación morfológica de la muestra en el componente de tamaño (Tamaño de centroide) y en el componente de conformación. El tamaño de centroide funciona como estimador del tamaño de la estructura biológica original. Este se calcula como la suma del cuadrado de las distancias de cada *landmark* de la configuración al centroide de esta.

Para obtener las variables del cambio conformacional de las colas se realizó un análisis de componentes principales (PCA) de las coordenadas alineadas por Procrustes. De esta manera los datos originales quedan descritos en términos de una serie de vectores de varianza decreciente (MacLeod 2005). Estos componentes principales (PC) constituyen los ejes que capturaron la mayor variación morfológica de la muestra y permiten representar a los ejemplares de acuerdo a sus aspectos geométricos en lo que se conoce como un morfoespacio. La metodología por componentes principales reduce así la dimensionalidad de los datos multivariados (geométricos) y ordena a los individuos de estudio en función de su puntaje o *score* en nuevas variables morfológicas sintéticas.

Finalmente se hizo un análisis de agrupamiento jerárquico para evaluar la existencia, dentro de la muestra, de grupos discretos diferenciables por su morfología. Se usó la metodología *Machine learning* (paquete *mclust* en R, Fraley y col. 2012), que

trabaja con el algoritmo iterativo EM (del inglés “*expectation–maximization*”) para calcular la probabilidad del número de clusters (lo esperado); y luego, maximizar la distribución de parámetros dados los datos (lo maximizado) (Witten y col. 2016). El criterio de optimalidad que se utilizó fue la maximización del BIC (Criterio Bayesiano de información). Dicha herramienta penaliza la sobreparametrización de modelos a la vez que maximiza el ajuste de los parámetros dados los datos.

### *Eficiencia aerodinámica*

Las coordenadas también se usaron para calcular el rendimiento aerodinámico de las colas. A partir del modelo del Ala Delta de Thomas (1993), se utilizaron el tamaño del centroide de la base y el de la cola en su totalidad (ver Figuras 2 y 7) para calcular la *Eficiencia Aerodinámica* (Ecuación 1).

La estimación de la eficiencia aerodinámica en vuelo se calculó mediante la Ecuación 1, o sea, usando el cociente entre la superficie generadora de sustentación (L) y el área causante de lastre (D): esto es L/D. Para calcular el área de lastre se tomó cada una de las superficies totales de las colas digitalizadas y se les restó el tamaño del centroide correspondiente a la base de su cola.

$$\text{Eficiencia aerodinámica} = \frac{\text{Área de sustentación}}{\text{Área de lastre}} \quad \text{Ec. 1}$$

Una vez hechos estos cálculos a partir de la Ecuación 1, se realizó un ANOVA mediante el cual se compararon los valores medios que tomó la variable dependiente L/D explicada por el factor fijo Especie.

Dicho análisis estadístico fue efectuado con el programa R v3.2.1 (R Core Team 2017). Las visualizaciones gráficas de eficiencia aerodinámica fueron hechas con STATISTICA 8.0. Los análisis estadísticos fueron efectuados con el programa R v3.2.1 (R Core Team 2017) y los resultados representados con SigmaPlot 10.0.

### *Relaciones alométricas*

En todos los organismos, el tamaño de cada parte del cuerpo típicamente escala con el tamaño corporal total. Esta relación de escala entre el tamaño (o forma) de caracteres individuales y el tamaño corporal total se denomina alometría (revisado en Shingleton y col. 2007). La forma de la función alométrica se modela tradicionalmente usando la siguiente ecuación:

$$y = a x^b \quad \text{Ec. 2}$$

(Donde  $x$  e  $y$  representan los valores de dos caracteres dados.) Con el fin de linealizar las relaciones entre caracteres (para obtener el valor del índice  $b$ ), se suelen realizar transformaciones de las variables de interés a escalas logarítmicas, como se muestra a continuación:

$$\text{Log}(y) = \text{Log}(a) + b \text{Log}(x)$$

Ec. 3

Se estudiaron, entonces, los patrones alométricos entre el tamaño corporal y el tamaño de la cola (tamaño de centroide de las configuraciones geométricas, ver *Cuantificación de la morfología*) de las 13 especies del grupo de interés. La manera de hacer una estimación del tamaño corporal de las muestras fue fabricando una variable sintética mediante un PCA, llamada *índice de tamaño corporal*, que reunió las variables largos de pico, tarso y ala. En base a Rising y Somers (1989), y a Freeman y Jackson (1990), se determinó el uso de esta metodología de aproximación multivariada como satisfactoriamente explicativa del tamaño del cuerpo. Esta nueva variable sintética global se construyó a partir de los *scores* de cada ejemplar en el primer Componente Principal. Este eje es el que explica la mayor parte de la varianza de las mediciones morfológicas mencionadas. Ya que el análisis requiere que los ejemplares posean datos las tres variables métricas, se omitieron aquellos casos con datos faltantes ( $N_{\text{seleccionado}}=269$ ). Las regresiones lineales se trataron tanto a nivel inter como intraespecífico.

Por último, se indagó en busca de un patrón de relación entre lo que es la superficie total de las colas (estimada con 9 *landmarks*) y su base (estimada con sólo 5 *landmarks*). El análisis se hizo tomando a todas las especies del género: Se realizó un ANOVA a partir del el cual se compararon los valores medios que tomó la variable dependiente *Superficie total/Superficie de la base de la cola* explicada por el factor fijo Especie.

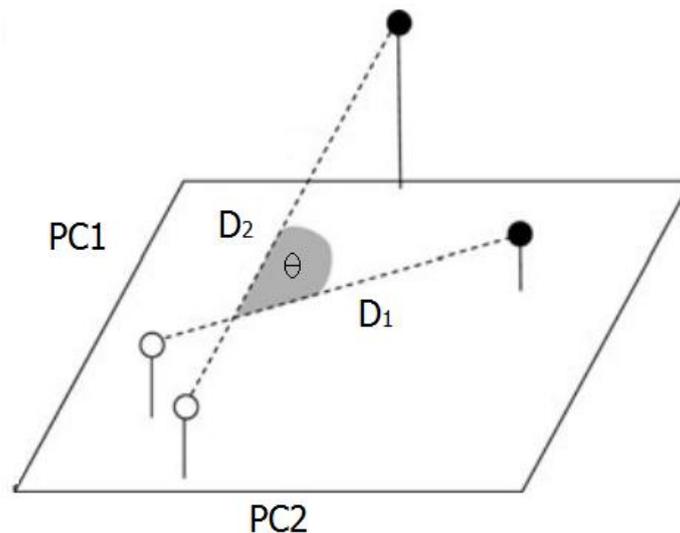
Todos los análisis estadísticos fueron llevados a cabo en el entorno R v3.2.1 (R Core Team 2017).

### *Dimorfismo sexual*

Se evaluó la existencia de diferencias del grado de dimorfismo sexual que presentan las distintas especies. Las variables que se utilizaron fueron el índice de tamaño corporal, el tamaño y la forma de las colas (ver *Cuantificación de la morfología*).

El dimorfismo se analizó según dos metodologías distintas. La primera fue mediante análisis de varianza de dos factores (Especie y Sexo) de las diferentes variables cuantitativas mencionadas. El supuesto de normalidad se verificó mediante el test de Shapiro–Wilks y gráficamente mediante QQ–Plot. La homocedasticidad fue verificada mediante el gráfico de residuos en función de los valores predichos. Los contrastes múltiples *a posteriori* se realizaron mediante una prueba de Tukey.

Además, se realizó un análisis de trayectorias para las variables que presentaron dimorfismo sexual significativo. Este análisis consiste en la descripción y comparación de los vectores del cambio fenotípico en el morfoespacio. Específicamente, las trayectorias en espacios de datos multivariados, al igual que las configuraciones de *landmarks* en 2D o 3D, pueden diferir en cuatro atributos: posición, tamaño, orientación y forma (Collyer y Adams 2013). Las diferencias en el sentido y magnitud entre trayectorias de cambio son análogas a las diferencias fenotípicas generales entre los grupos que se estén comparando (Figura 8).



**Figura 8.** Vectores de evolución fenotípica y sus atributos de dirección ( $\Theta$ ) y magnitud ( $D$ ) en un morfospacio. Cada trayectoria comienza en una población representada en blanco y finaliza en una representada en negro. Modificado de Adams y Collyer (2009).

Con los análisis de trayectorias se generaron sets de datos simulados obtenidas a partir de una hipótesis nula de no asociación entre las variables originales para establecer el grado de significación de los valores estimados. Este procedimiento (basado en permutaciones) atribuye un estadístico ( $Z$ -score) a cada uno de estos subsets y construye una distribución normal de datos morfológicos. Luego, reporta la distancia que existe entre los datos observados ( $Z$ -score<sub>obs</sub>) y la media de dicha distribución normal de valores simulados ( $Z$ -score<sub>esp</sub>), lo que se denomina *effect size* (o magnitud del efecto) de magnitud y de orientación del cambio fenotípico. Finalmente, esta diferencia es evaluada estadísticamente mediante un  $p$ -valor (Adams y Collyer 2016). Generalmente, estos datos están acompañados por un gráfico en el que se ilustran la magnitud y la dirección de la trayectoria fenotípica (datos adimensionales descriptivos). Para simplificar la visualización, aquí se reportarán los  $p$ -valores de las magnitudes del efecto de la integración entre la forma de las colas con los factores Sexo y Especie.

Nuevamente, los análisis estadísticos fueron efectuados utilizando el entorno R v3.2.1 (R Core Team 2017): para el ANOVA se utilizó el paquete *car* (Fox y Weisberg 2001), *agricolae* (de Mendiburu 2017) y para el análisis de trayectorias, el *geomorph* (Adams y Otárola-Castillo 2013). Las visualizaciones gráficas se realizaron con el entorno R v3.2.1 y SigmaPlot 10.0.

### *Relaciones filogenéticas en Tyrannus y mapeado de caracteres*

Se utilizó una filogenia del género proveniente de un estudio molecular a gran escala (9993 spp. de aves; Jetz y col. 2012 y 2014). Estos trabajos incluyeron la datación de clados avianos con buen soporte estadístico con relojes moleculares relajados, y la combinación con árboles calibrados con fósiles de representantes de cada clado. A través del sitio web de BirdTree y OneZoom (Rosindell y Harmon 2012) pudieron explorarse las relaciones de parentesco del género *Tyrannus* y registrar las dataciones temporales de los correspondientes nodos ancestrales para construir el filograma de interés. Esta filogenia se utilizó para mapear caracteres discretos como la morfología cualitativa de la cola y las pendientes alométricas (estados discretos

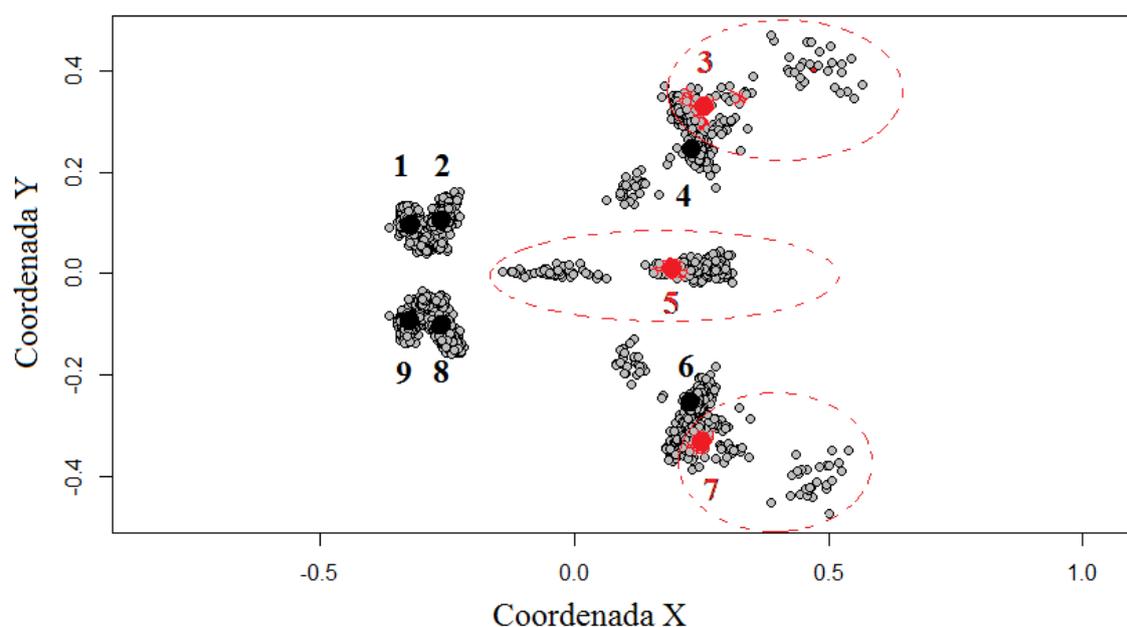
ordenados) y se le acoplaron los resultados de la cuantificación de la morfología de las terminales y la estimación de morfologías ancestrales para construir filomorfoespacios. Esta herramienta ofrece la visualización de la historia evolutiva de las morfologías actuales desplegando las configuraciones del carácter y revelando reconstrucciones de los estados ancestrales a los terminales en estudio (Sidlauskas 2008). Dicho filomorfoespacio está constituido por componentes principales que resumen la variabilidad morfológica corregida filogenéticamente, ya que incluye la falta de independencia por ancestralidad común de los terminales (*e.g.* especies hermanas podrían ser más similares entre sí respecto a otras especies debido al mayor parentesco evolutivo).

En este sentido, y con ayuda de los paquetes *ape* (Paradis y col. 2004), *picante* (Kembel 2010) y *phytools* (Revell 2012), se importaron las topologías de interés a R y se reconstruyeron los valores fenotípicos de los nodos ancestrales mediante máxima parsimonia, lo que minimiza el largo de pasos (cambios de estado) entre ancestros y descendientes. Asimismo, se tomaron los largos de rama (internos y externos) del filomorfoespacio y se calculó la cantidad de cambio morfológico acumulado para cada una de los terminales como distancias euclidianas entre los puntos (especies)  $n$ -dimensionales.

## Resultados

### *Cuantificación de la morfología*

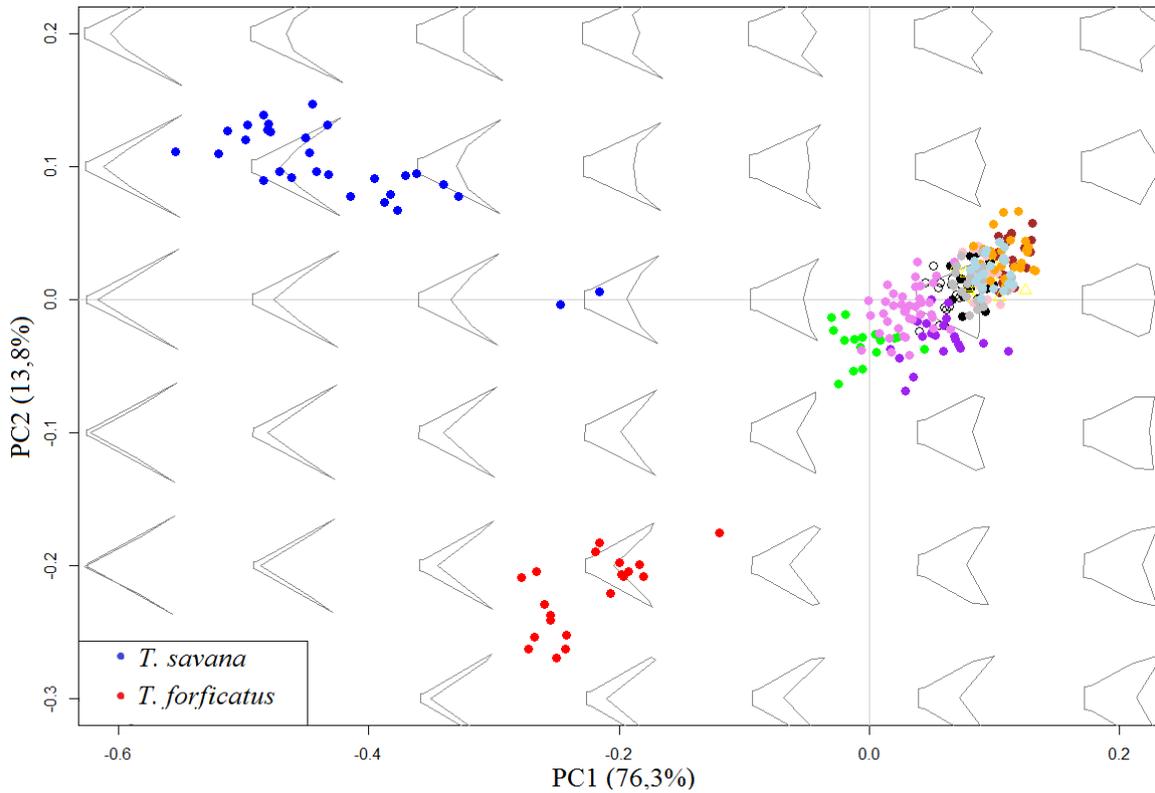
La Figura 9 muestra la disposición de los *landmarks* totales de la muestra luego de la superimposición de Procrustes (todas las configuraciones alineadas y escaladas). Puede observarse cómo los *landmarks* 3 y 7 (que denotan alargamiento de las plumas timoneras externas) y el 5 (que marca la concavidad, por plumas timoneras internas) son los que registraron más desplazamiento general.



**Figura 9.** Posición de las 282 configuraciones de *landmarks* centradas mostrando la ubicación de la forma consenso (promedio de cada *landmark*). En rojo se denotan los *landmarks* más variables: 3, 5 y 7.

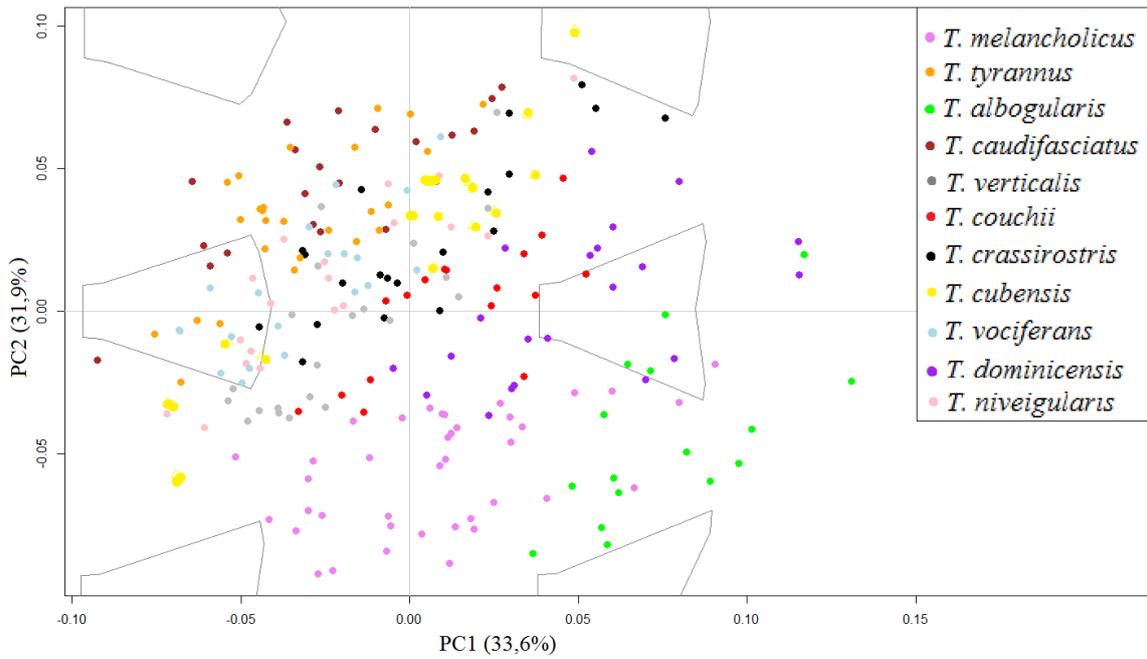
El PCA de las coordenadas brindó las variables morfológicas de trabajo. Los dos componentes principales de mayor importancia son ilustrados en la Figura 10. Se observa como la variación a lo largo del PC1 (76.3%) está explicada mayoritariamente por traslaciones relativas de los *landmarks* 3, 5 y 7; mientras que el PC2 (13.8%) contempla variación relativa de los *landmarks* 4, 5 y 6. Se distinguen tres nubes de puntos agrupados con zonas intermedias del morfoespacio sin ocupar. El grupo que se encuentra cerca del origen de coordenadas corresponde a once de las trece especies de *Tyrannus* (la variabilidad interespecífica no aparenta ser lo suficientemente potente para separar los puntos como si ocurre en los otros *clusters*). Y las otras dos nubes segregadas corresponden a las dos especies de tijeretas.

Es notorio el hecho de que, en el morfoespacio (Figura 10), la dispersión de *T. forficatus* se encuentra alineada al eje de mayor variación morfológica de las restantes once especies no tijeretas (se alinean en una recta de inclinación positiva). Mientras que, por otra parte, la distribución de puntos de *T. savana* parece ubicarla en una dirección oblicua a la antes mencionada (*i.e.* los valores de estos dos PCs no sigue el patrón de covariación predominante en la muestra).



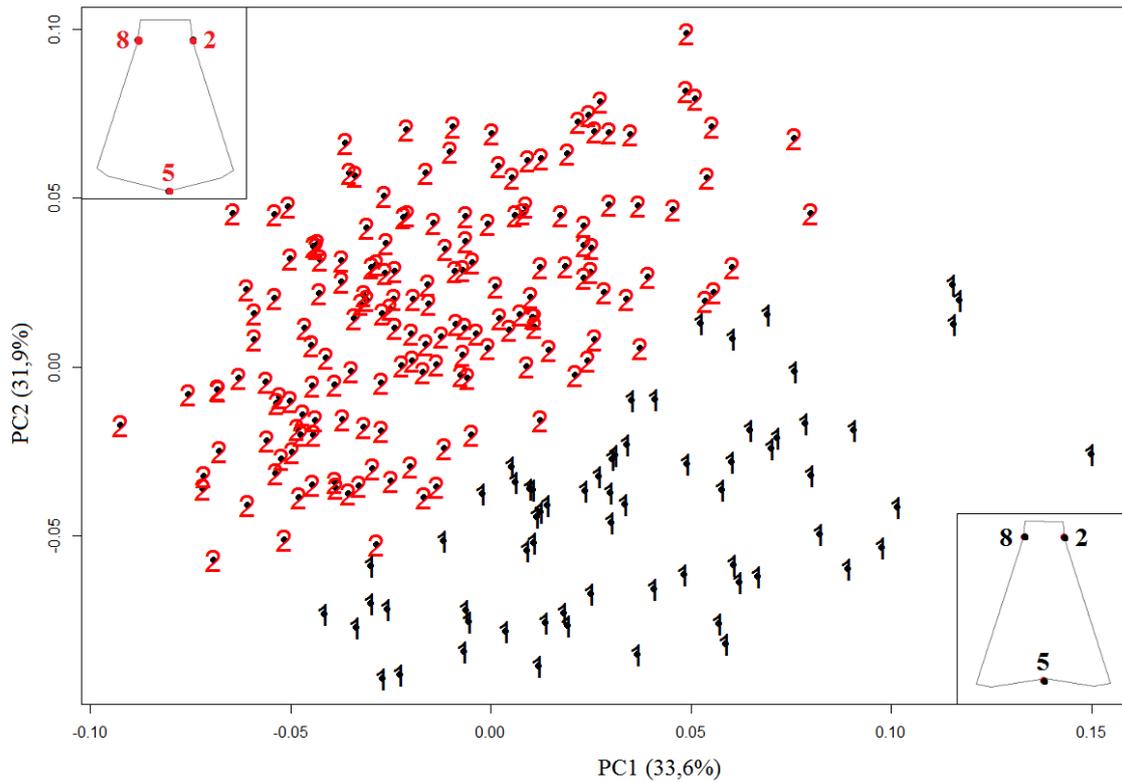
**Figura 10.** Morfoespacio multivariado de los tipos morfológicos de cola en el género *Tyrannus*. Los PC fueron construidos a partir de la variabilidad geométrica de configuraciones de *landmarks* de la muestra. Entre paréntesis se observa el porcentaje de la varianza total explicada. En el fondo se ilustra una reconstrucción teórica de formas de cola que se abarcan. Cada punto representa un espécimen ubicado según los valores de su conformación geométrica en los dos primeros componentes principales.

Posteriormente se decidió hacer un nuevo PCA exclusivamente con los datos para las once especies que no son tijaeretas con el propósito de ordenar esta variabilidad sin el efecto atractor que tienen, en la muestra, las morfologías exageradas. A diferencia del resultado anterior, en la Figura 11 se observa que hay una nube de puntos relativamente homogénea sin distinción obvia de grupos morfológicos diferenciados. La varianza total, contenida en los dos primeros ejes principales, fue menor al 70%: el PC1 (33.6%), explicado mayoritariamente por el *landmark* 5 y el PC2 (31.9%), explicado mayoritariamente por los *landmarks* 2 y 8.



**Figura 11.** Morfoespacio excluyendo a las especies de tijaletas. Se representan los dos primeros componentes principales. Entre paréntesis se reporta el porcentaje explicado por el eje de la varianza total)

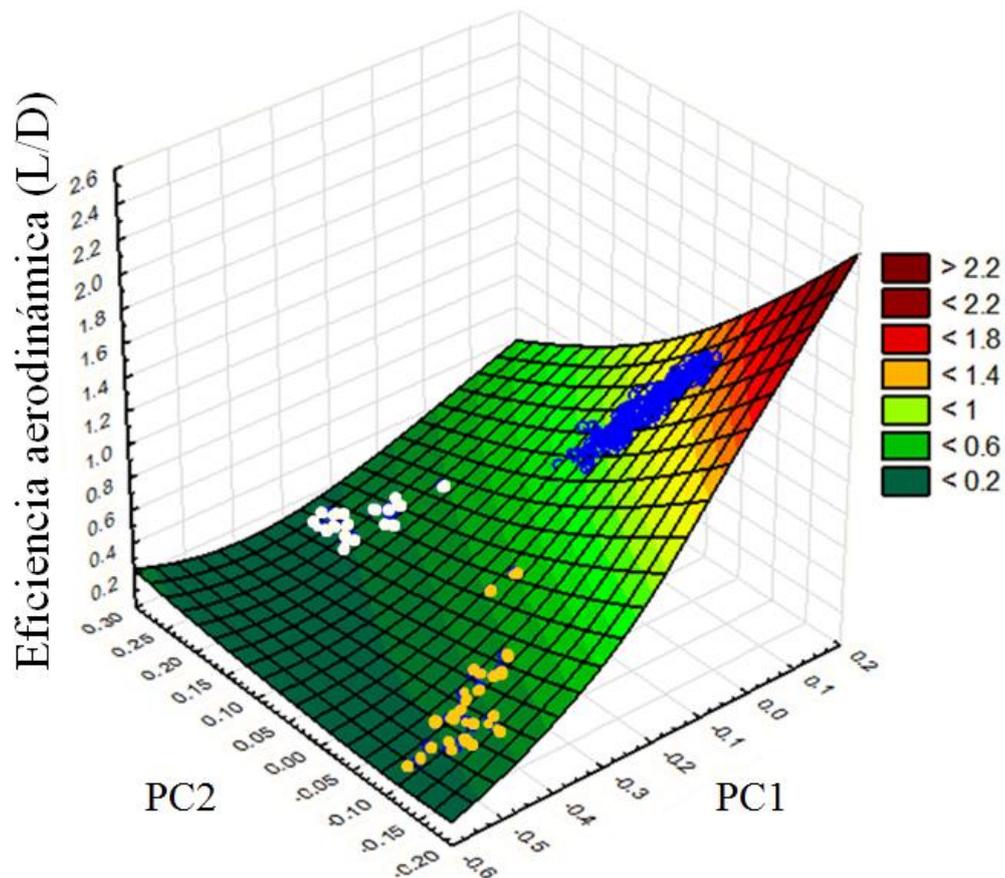
El análisis de agrupamiento jerarquizado por *Machine learning* reportó, como solución más óptima (por criterio BIC), la presencia de dos grupos morfológicos (Figura 12). Esta división parece estar considerando el grado de concavidad de las colas (efecto capturado por el *landmark* 5) y la apertura de la base (capturada por los *landmarks* 2 y 8). Al superponer estos resultados con la Figura 11, el grupo 1 (negro) aparenta estar conformado por especies como *T. albogularis*, *T. melancholicus* y gran parte de los individuos de *T. dominicensis*, mientras que el resto se agruparía en el *cluster* 2 (rojo).



**Figura 12.** Morfoespacio ilustrando el resultado del agrupamiento jerarquizado con dos grupos morfológicos. Modelo EEE (elipsoidal, de igual volumen, forma y orientación) de agrupamiento. BIC= 1611,5, elegido por criterio de optimalidad. Extremo superior izquierdo: Morfología (convexa) promedio del grupo 2 (rojo). Extremo inferior derecho: morfología (cóncava) promedio del grupo 1 (negro). Se observan allí los *landmarks* (variantes) 2, 5 y 8.

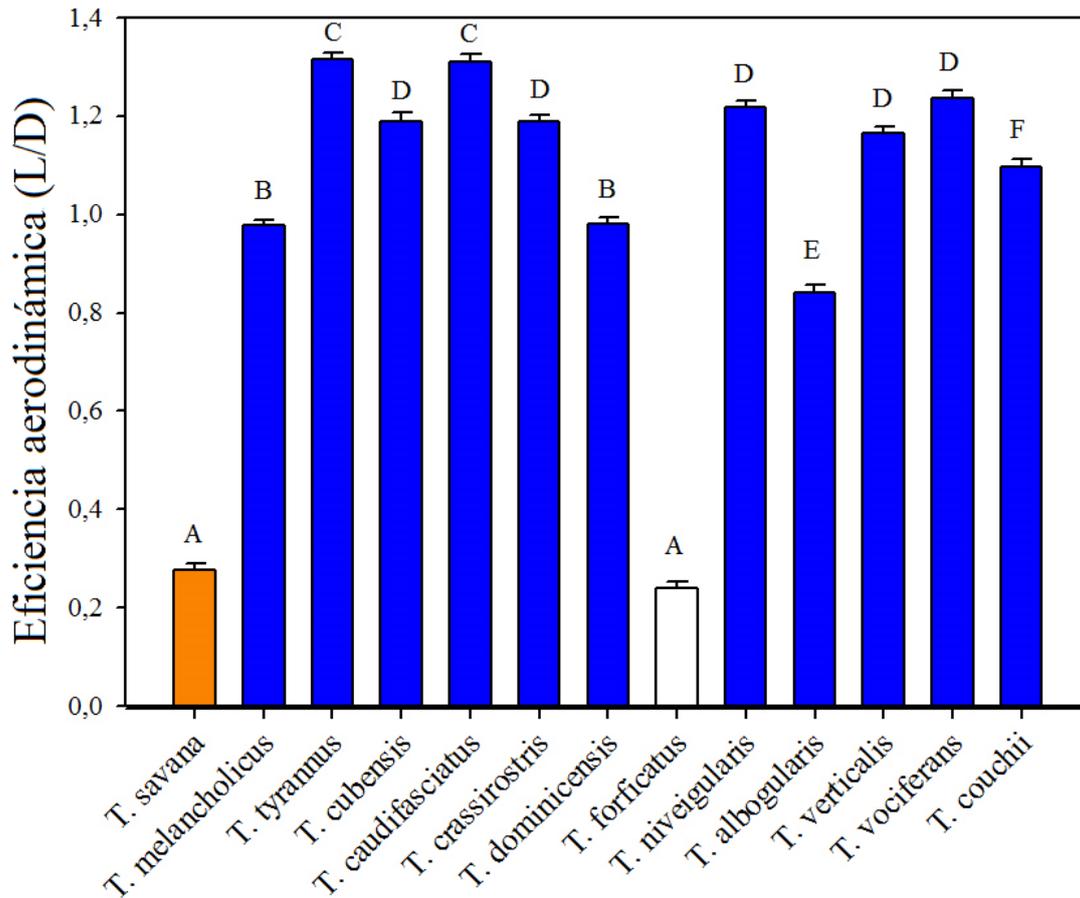
### *Eficiencia aerodinámica*

En la Figura 13 se puede visualizar una aproximación del rendimiento aerodinámico de todas las colas ordenadas según el tipo de conformación que las caracteriza. Las dos especies de tijereta, con su forma de cola ahoquillada y elongada, se encuentran en un “valle de ineficiencia” o de valores bajos de L/D. Por el otro lado, se observa una agregación de puntos, correspondientes a las once especies no tijeretas que se disponen muy cerca del óptimo matemático teórico. Estos son morfotipos que minimizan la extensión de la cola por fuera de los límites impuestos por la conformación óptima triangular del modelo Ala Delta.



**Figura 13.** Superficie de eficiencia aerodinámica aplicada al morfoespacio del género *Tyrannus*: *T. forficatus* (blanco), *T. savana* (naranja), especies no tijeretas (azul).

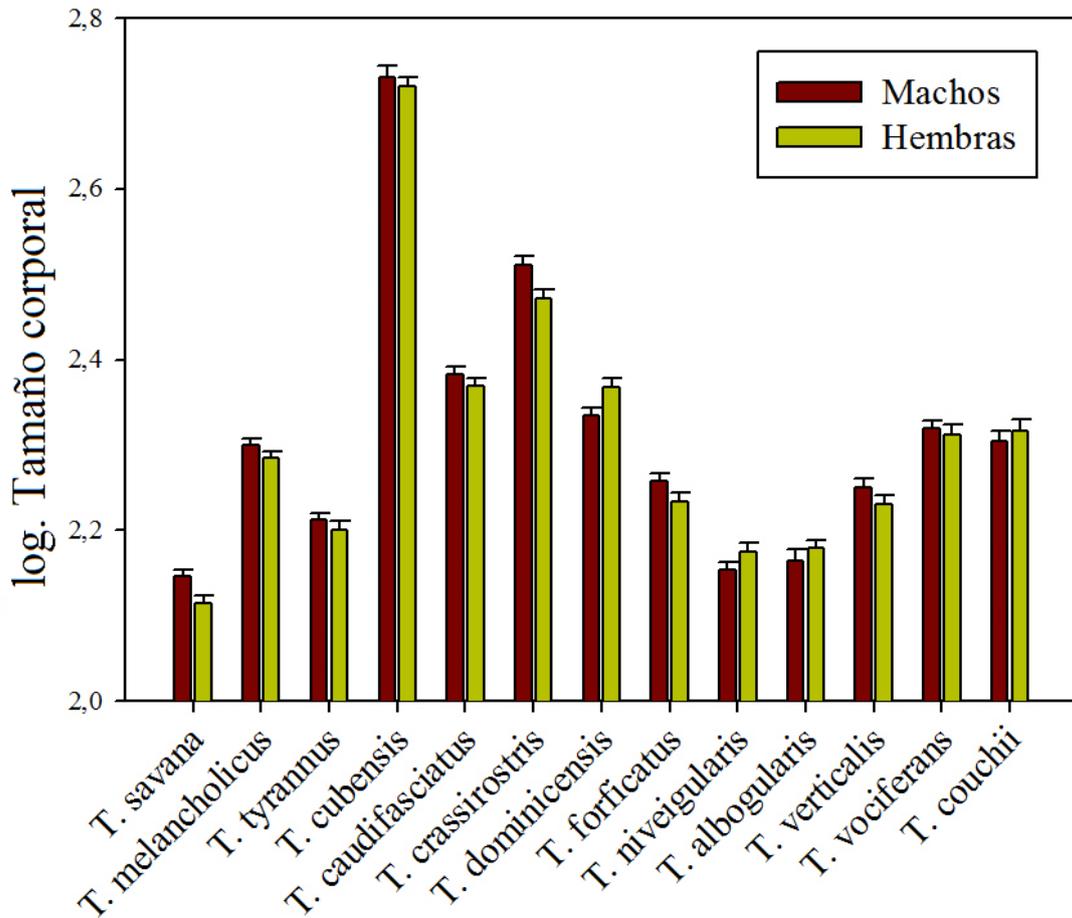
Las tijeretas resultan las menos eficientes en términos de sustentación debido a que portan una base de la cola muy pequeña en relación a la superficie total delimitada por sus plumas timoneras (ANOVA:  $F_{12, 256}$ : 672.38,  $p < 0.05$ , Figura 14). Los contrastes a posteriori no encontraron diferencias entre los dos grupos de tijeretas, pero sí que toman valores distintos al resto de las especies.



**Figura 14.** Eficiencia aerodinámica promedio por especie. Las letras indican los contrastes a posteriori de Tukey.

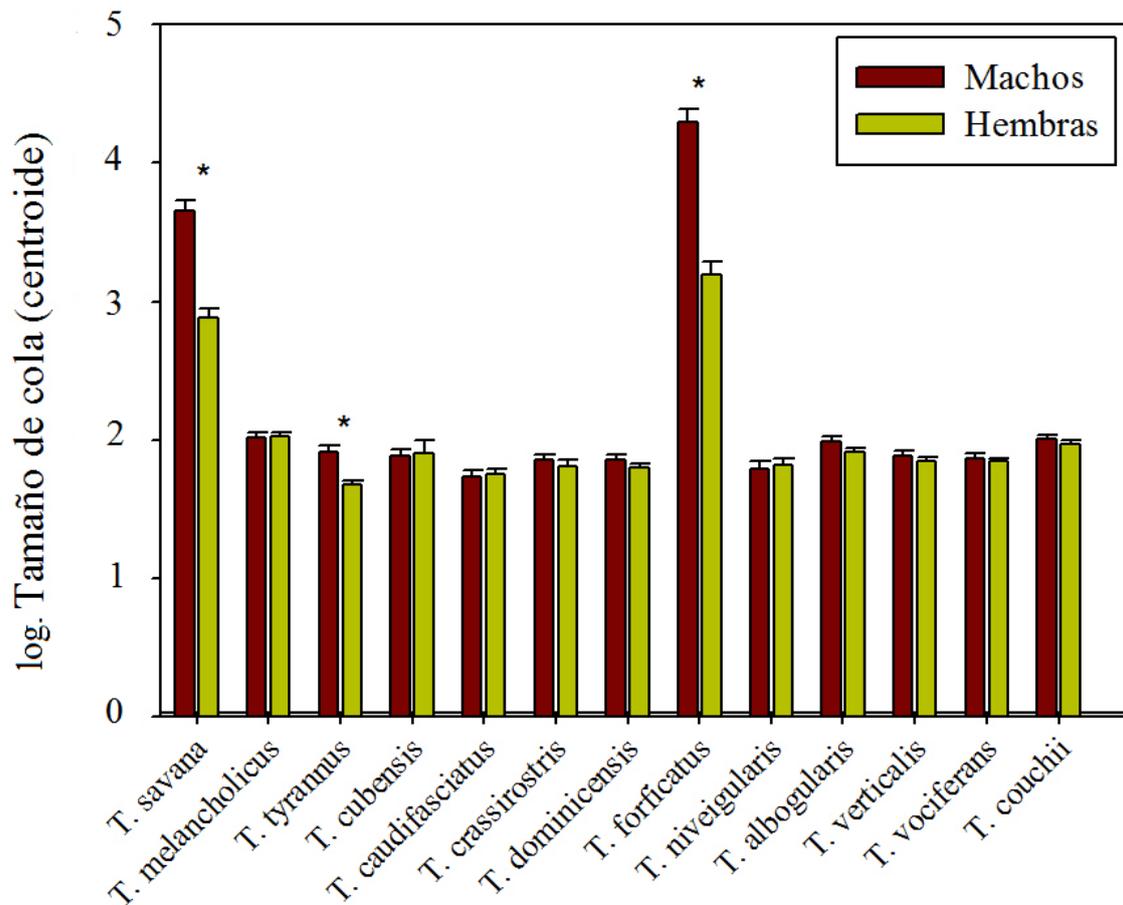
### *Dimorfismo sexual*

El índice de tamaño corporal (Figura 15) varió entre las especies como indicó una interacción significativa (ANOVA [Sexo x Especie]:  $F_{12, 243}: 238.2, p < 0.05$ ). Los factores simples Especie (ANOVA:  $F_{12, 243}: 238.4, p < 0.05$ ) y Sexo (ANOVA:  $F_{1, 243}: 54.4, p < 0.05$ ) también tuvieron efectos significativos. Los contrastes a posteriori no tuvieron la potencia suficiente como para diferenciar machos y hembras de la misma especie en ninguna de las trece del género. Pero, aplicando la corrección de Bonferroni para realizar las comparaciones entre los cuatro casos más llamativos que se desprenden de la Figura 15 (*T. savana*, *T. crassirostris*, *T. dominicensis* y *T. forficatus*), la única que arroja diferencias significativas de tamaño corporal entre sexos es *T. dominicensis*. *T. savana* resultó ser la especie con tamaño corporal más pequeño.



**Figura 15.** Índice de tamaño corporal según el sexo en las especies estudiadas. La única especie que arroja diferencias significativas de tamaño corporal entre sexos es *T. dominicensis*, por corrección de Bonferroni.

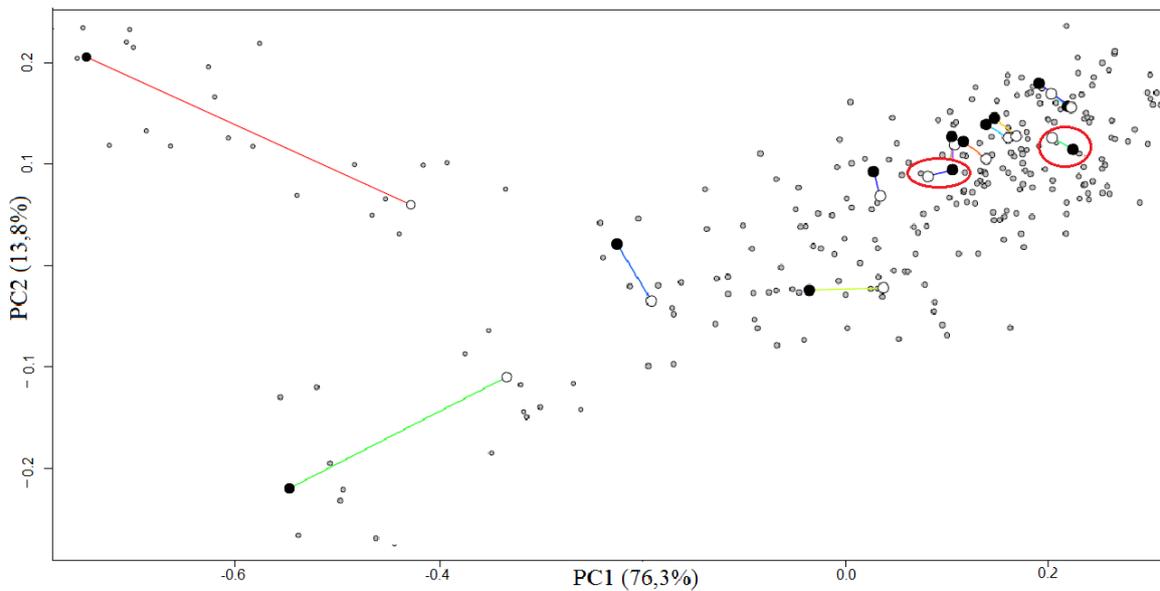
El tamaño de la cola (centroide) también mostró una interacción significativa entre los factores analizados (ANOVA:  $F_{12, 243}; 22.4; p < 0.05$ ). Al realizarse las comparaciones múltiples quedó en evidencia que esa interacción estaba fundada en la presencia de dimorfismo sexual significativo en *T. forficatus*, *T. savana* y *T. Tyrannus* (Figura 16) y su ausencia en el resto de las especies.



**Figura 16.** Dimorfismo sexual por especie según el tamaño de centroide de las colas. (\*) Diferencias significativas ( $p < 0.05$ ).

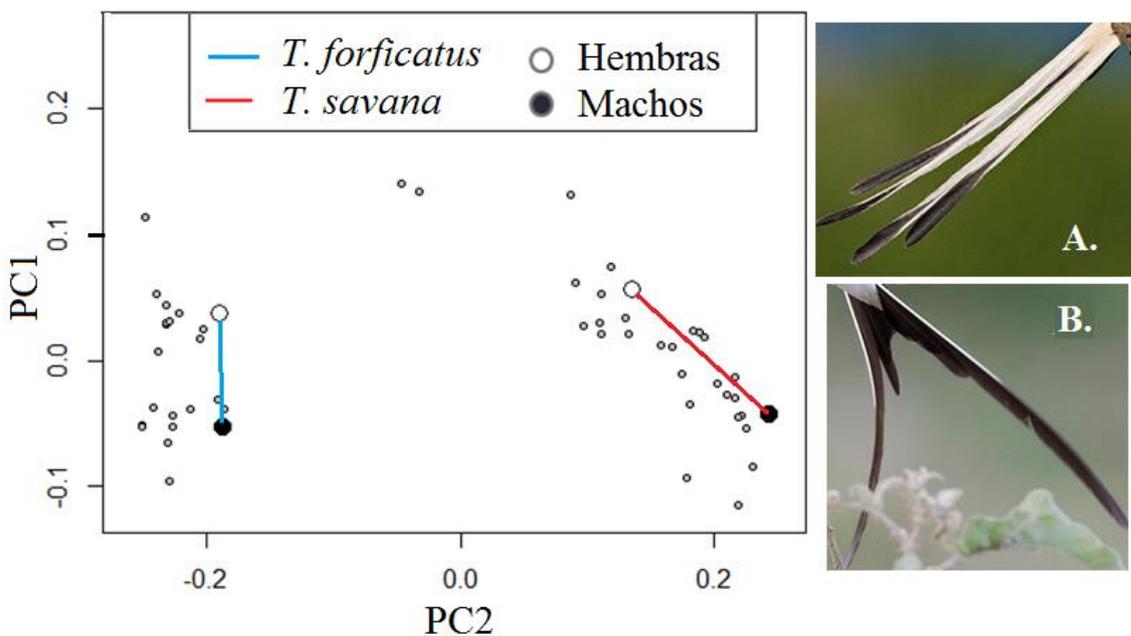
Hasta aquí, las especies del grupo *Tyrannus* difieren interespecíficamente en su tamaño corporal, hallándose diferencias significativas entre sexos de *T. dominicensis*, únicamente. En cuanto al tamaño de las colas, en tres especies (incluyendo ambas tijeretas) existe un dimorfismo sexual.

En el análisis fenotípico de trayectorias (Figura 17) se representan los patrones de divergencia fenotípica de la forma geométrica de la cola que se da en el género, contrastando las especies y los sexos. Se encontró una interacción significativa entre los factores Especie y Sexo (ANOVA:  $F_{12, 255}: 13.73.6, p < 0.05$ ). En los contrastes a posteriori, la magnitud del dimorfismo resultó mayor y significativa para las tijeretas en comparación con el resto de las especies. Las restantes once manifiestan un dimorfismo sexual bajo y equiparable entre sí (de igual magnitud, indistinguibles entre sí). Además de eso, resulta interesante que no todas las especies repiten el mismo estilo de dimorfismo (orientación del cambio). El patrón más habitual es aquel en que los machos (círculos negros, Figura 17) son los que presentan una morfología más exagerada; o sea, que estén desplazados hacia valores más negativos del PC1, que captura un 76% de la varianza total. Pero la excepción se da en *T. crassirostris* y *T. caudifasciatus* (círculos rojos), especies en las que las hembras son las que tienen morfologías más exacerbadas.



**Figura 17.** Morfoespacio con la media fenotípica (círculos grandes) en función del sexo y especie. Las rectas indican la dirección y magnitud del cambio intersexual ( $p < 0,05$ ). Los círculos blancos representan a las hembras y los negros a los machos. A la izquierda se representa la dispersión de *T. savana* (rojo) y *T. forficatus* (verde).

Haciendo hincapié en la divergencia geométrica de las colas de las tijeretas, se encontró una interacción significativa entre los factores Especie y Sexo (ANOVA:  $F_{1,45}: 5,6, p < 0,05$ ). La diferencia de magnitud del efecto dimórfico entre especies y la orientación del cambio entre especies resultaron significativas ( $p < 0,05$ ), indicando que las direcciones de divergencia fenotípica entre especies no son paralelas. A modo descriptivo, la Figura 18 ilustra estas diferencias en la magnitud y dirección del cambio entre las dos especies de tijeretas.



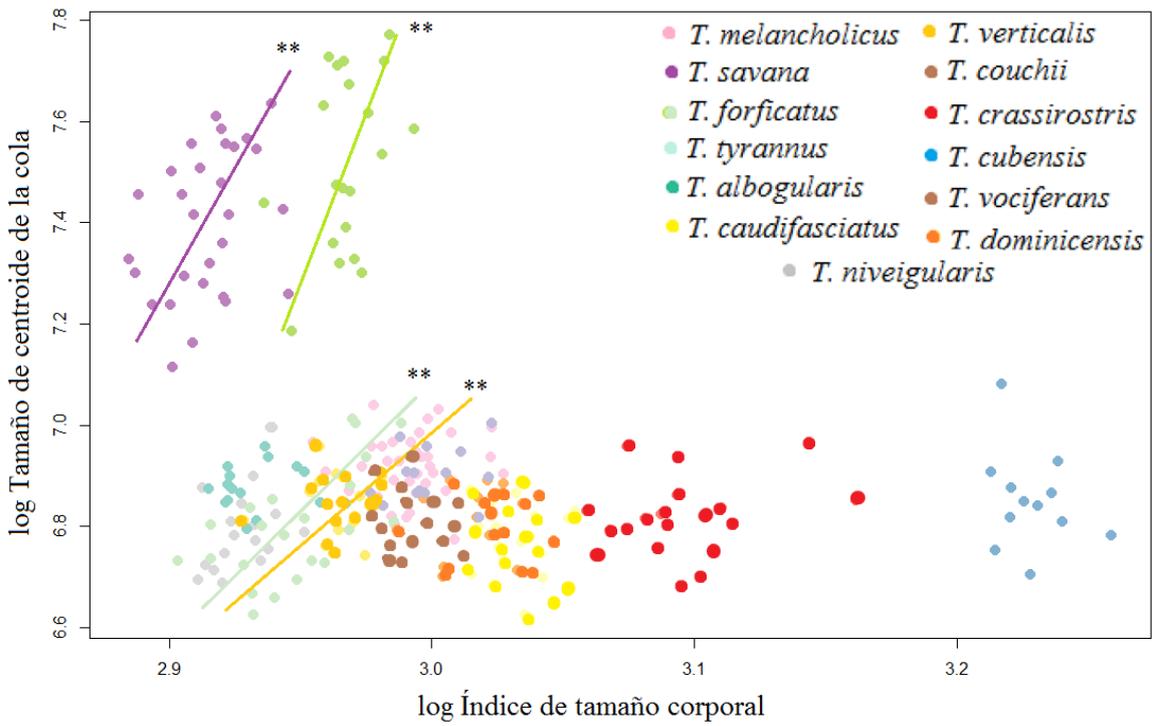
**Figura 18.** A la izquierda, el morfoespacio con la media fenotípica (círculos grandes) en función del sexo y especie. Las rectas indican la dirección y magnitud del cambio intersexual. El PC1 está explicada mayoritariamente por las extensiones de las timoneras externas (*landmarks* 3, y 7); mientras que el PC2 contempla la variación de las timoneras internas (*landmarks* 4, 5 y 6). A la derecha, las fotografías corresponden a *T. forficatus* (A) y *T. savana* (B).

## Patrones alométricos

La regresión del tamaño de cola (centroide) en función del tamaño corporal reveló que en sólo cuatro especies (*T. forficatus*, *T. savana* y *T. tyrannus* y *T. verticalis*) existe un componente alométrico en la variación total del tamaño (Tabla 1 y Figura 19). Para estas especies con relaciones alométricas significativas, *T. tyrannus* y *T. verticalis* manifestaron alometrías negativas ( $b < 1$ ) mientras que ambas especies de tijeretas evidenciaron un crecimiento isométrico del tamaño de la cola respecto al resto del cuerpo ( $b = 1$ ). Las tijeretas se encuentran dentro de las especies de menor tamaño de todo el género. Sin embargo, y como era de esperar, los individuos de ambas especies poseen tamaño de colas considerablemente más grandes que el predicho de acuerdo a otras especies que tienen el mismo tamaño corporal (Figura 19).

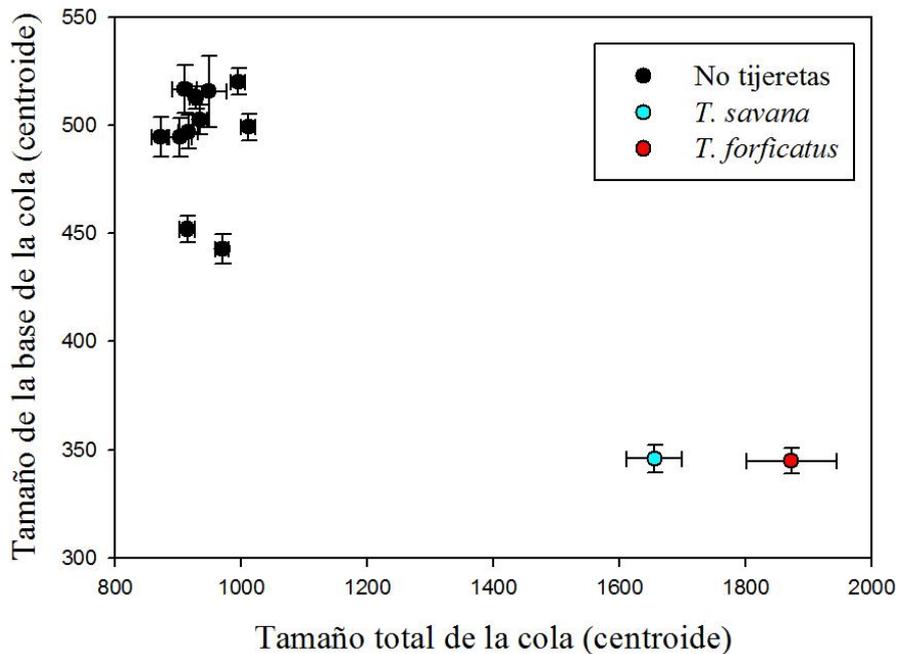
**Tabla 1.** Relaciones alométricas por especie entre el log. Tamaño total de la cola vs. log. Índice de tamaño corporal. Sólo se muestran aquellos intervalos de confianza de las pendientes que son significativamente distintas de cero (isometría en *T. forficatus* y *T. savana*-, y alometría negativa en *T. tyrannus* y *T. verticalis*).

| Especie                  | Pendiente<br>( <i>b</i> ) | Significación<br>estadística        |
|--------------------------|---------------------------|-------------------------------------|
| <i>T. albogularis</i>    | -0.22                     | F <sub>1, 14</sub> : 0,06; p=0.80   |
| <i>T. caudifasciatus</i> | 0.10                      | F <sub>1, 19</sub> : 0,66; p=0.43   |
| <i>T. crassirostris</i>  | 0.03                      | F <sub>1, 18</sub> : 0,04; p=0.84   |
| <i>T. couchii</i>        | -0.08                     | F <sub>1, 12</sub> : 0,31; p=0.59   |
| <i>T. cubensis</i>       | 0.21                      | F <sub>1, 10</sub> : 0,94; p=0.35   |
| <i>T. dominicensis</i>   | 0.12                      | F <sub>1, 19</sub> : 1,51; p=0.25   |
| <i>T. forficatus</i>     | <b>1.13 (± 0.21)</b>      | F <sub>1, 18</sub> : 43,09; p<0.05* |
| <i>T. melancholicus</i>  | 0.07                      | F <sub>1, 36</sub> : 0,62; p=0.43   |
| <i>T. niveigularis</i>   | 0.17                      | F <sub>1, 16</sub> : 0,73; p=0,45   |
| <i>T. savana</i>         | <b>0.84 (± 0.24)</b>      | F <sub>1, 27</sub> : 8,9; p<0.05*   |
| <i>T. tyrannus</i>       | <b>0.49 (± 0.16)</b>      | F <sub>1, 21</sub> : 9,09; p<0.05*  |
| <i>T. verticalis</i>     | <b>0.27 (± 0.08)</b>      | F <sub>1, 18</sub> : 10,9; p<0.05*  |
| <i>T. vociferans</i>     | 0.09                      | F <sub>1, 15</sub> : 0,77; p=0.40   |



**Figura 19.** Relación del tamaño de las colas en función del tamaño corporal de todas las especies del grupo *Tyrannus*.

En último lugar, se presenta la relación entre la superficie total de colas y su base (Figura 20). Se destacan las tijeretas, con un tamaño total de cola muy grande (Figura 16), pero con las menores superficies de la base de las colas del género (ANOVA:  $F_{12, 256}: 71.2, p < 0.05$ ).



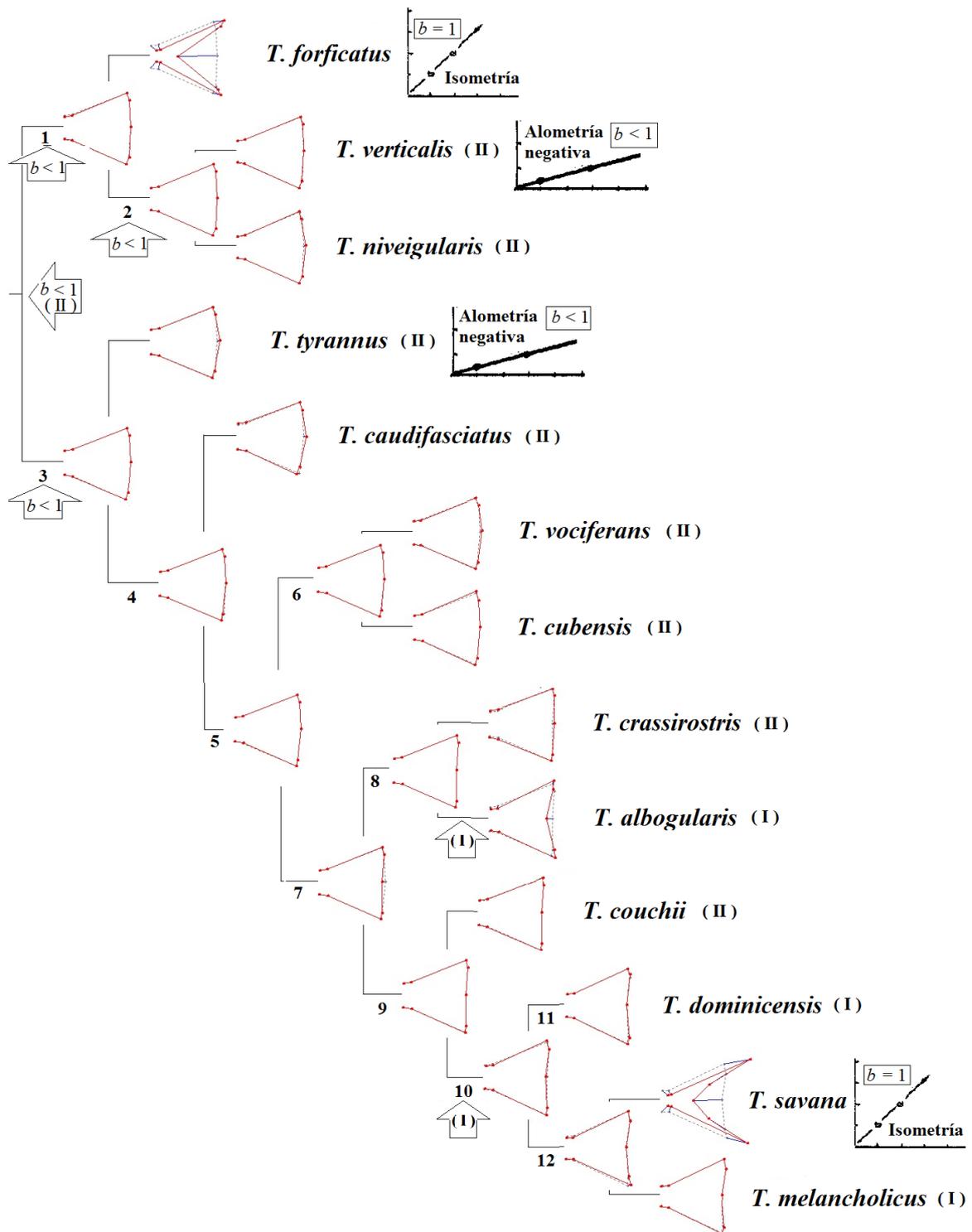
**Figura 20.** Comparación entre la superficie de cola total vs. sus bases.

La Figura 5 ilustra el filograma extraído de Jetz y col. (2012). Se utilizó esta topología para hacer un mapeo y optimización del carácter de interés: la configuración de cola tipo tijereta. En la Figura 21 pueden observarse los estados ancestrales reconstruidos por parsimonia para el género incluyendo a los nodos ancestrales de *T. forficatus* y *T. savana*.

Para el caso particular de las tijeretas, la recuperación de los estados ancestrales arrojó distintos tipos de formas. En *T. forficatus*, el estado ancestral se reconstruye como un morfo cuadrado (nodo 1), mientras que el estado ancestral que antecede a *T. savana* parece haber sido un morfo más cóncavo que el de *T. forficatus* (nodo 12).

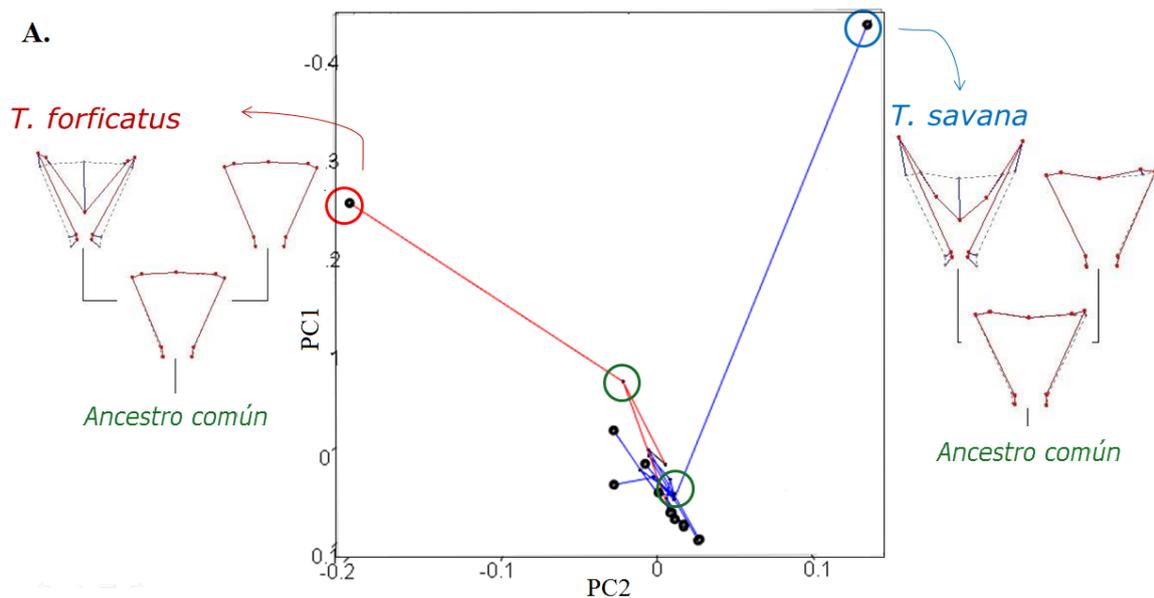
En vistas de los resultados de la cuantificación morfológica (Figura 12), también puede verse el mapeo de los otros dos tipos de morfos: el levemente cóncavo (I) y el levemente convexo (II). En este sentido, la figura 21 revela que el estado convexo resulta basal y puede rastrearse desde los nodos 1 al 6. El estado cóncavo aparenta ser derivado, y aparece independientemente en el nodo 10 y en *T. albogularis*. Esto plantea que en el nodo 10 hay una sinapomorfía que defina el estado cóncavo de *T. dominicensis* y *T. melancholicus*. Estas habrían adquirido ese estado de manera independiente al de *T. albogularis*, luego de la cladogénesis del nodo 7, por lo que esta última similitud sería homoplásica.

En último lugar, cuando se mapean los estados de la alometría existente entre el Tamaño de cola y el Índice de tamaño corporal, se observa que, a la par del rasgo morfológico exagerado, la isometría que exhiben las dos especies de tijereta han sido novedosas en términos evolutivos ya que no se reconstruye en otros nodos. No sucede lo mismo con la alometría negativa, que se mapea como basal para todo el género y que luego sufre reversiones hasta los estados en que la pendiente  $b$  es igual a cero (a partir del nodo 4 y en *T. niveigularis*).



**Figura 21.** Optimización de la conformación de las colas de los tiránidos en la filogenia más reciente del grupo (score=1.95). Entre paréntesis, los grupos morfológicos determinados por *machine learning*: (I) cóncavo, (II) convexo, también mapeados en los terminales y con flechas en los nodos. Asimismo, se muestra el mapeo de las alometrías significativas (de tamaño de las colas en función del tamaño corporal) con flechas en los nodos: isometrías y alometrías negativas (no se muestran los casos donde la alometría está ausente).

La Figura 22 muestra la reconstrucción del filomorfoespacio por máxima parsimonia. Se superpusieron las reconstrucciones ancestrales y las actuales a un mismo espacio multivariado considerando las relaciones filogenéticas. El algoritmo de parsimonia opta por condensar el cambio en la menor cantidad de pasos.



**Figura 22.** Filomorfoespacio reconstruido por máxima parsimonia. En rojo, el clado, linaje y terminal correspondiente a *T. forficatus*. En azul, el clado, linaje y terminal correspondiente a *T. savana*. En verde, la reconstrucción de los estados ancestrales de tijeretas con sus respectivas especies hermanas.

Finalmente, en la Tabla 2 se estiman las tasas de cambio a partir del filomorfoespacio de la Figura 22 y los tiempos de divergencia de cada clado (Figura 5). En ella, puede verse como *T. savana* es la especie que manifestó la mayor tasa de cambio morfológico del género. Se puede apreciar, también, que el clado que contiene a *T. forficatus* mostró valores altos de tasa de cambio. Es muy probable que los parámetros de *T. forficatus* no superen tanto a los de sus especies hermanas por cuestiones metodológicas del método de máxima parsimonia, en el que el nodo ancestral esté desplazado de la media morfológica de las 13 especies del grupo (ver nodo en Figura 22).

**Tabla 2.** Tasa de acumulación de cambio desde la divergencia de los clados de especies a los que pertenecen las tijeretas: (A) *T. forficatus* y especies hermanas, (B) *T. savana* y especies hermanas; y un ejemplo de un clado de especies no relacionadas con las tijeretas (C). Los tiempos de divergencia se estimaron desde la Figura 5. Las especies no mostradas presentan tasas de cambio menores.

|                             | <b>Cambio morfológico</b> | <b>Tiempo desde la divergencia (Ma)</b> | <b>Tasa de cambio (1/Ma)</b> |
|-----------------------------|---------------------------|---|------------------------------|
| <i>T. forficatus</i> (A)    | 0.27                      | 1.4                                     | 0.2                          |
| <i>T. niveigularis</i> (A)  | 0.19                      | 1.4                                     | 0.14                         |
| <i>T. verticalis</i> (A)    | 0.18                      | 1.4                                     | 0.13                         |
| <i>T. savana</i> (B)        | 0.54                      | 1.4                                     | 0.39                         |
| <i>T. melancholicus</i> (B) | 0.09                      | 1.4                                     | 0.06                         |
| <i>T. vociferans</i> (C)    | 0.02                      | 1.4                                     | 0.01                         |
| <i>T. cubensis</i> (C)      | 0.03                      | 1.4                                     | 0.02                         |

## Discusión

Los resultados obtenidos en este estudio sugieren que los rasgos derivados de las colas de las tijeretas no han surgido de un mismo estado morfológico precursor. La reconstrucción morfológica por máxima parsimonia mostró que los ancestros de ambas especies no habrían tenido colas exageradas ni habrían compartido la misma morfología ancestral. En estas dos especies también se observó una acelerada tasa de cambio morfológico en poco tiempo, compatible con una evolución por selección sexual. Además, a nivel macroevolutivo, el dimorfismo sexual en la estructura de la cola tampoco fue una característica generalizada en todo el linaje. Por lo tanto, el proceso de selección sexual parece haber ocurrido independientemente en al menos dos linajes de la filogenia del grupo *Tyrannus*, correspondientes a *T. forficatus* y *T. savana*: especies donde se observó un marcado dimorfismo sexual, dominado por la forma y superficie de sus colas. Este estudio mostró también que las tijeretas no adoptan la misma morfología tipo actualmente, o sea, despliegan dos formas diferentes de exageración de los rasgos culminando así en estados de carácter no totalmente convergentes.

En esta tesis también se estimaron costos aerodinámicos producidos por las diferentes morfologías de las colas de las trece especies del género siendo las tijeretas (*T. forficatus* y *T. savana*) las menos eficientes. Esta ineficiencia se debería a que generan una menor sustentación en el vuelo en comparación con el resto de las especies. Estos resultados apoyan la hipótesis planteada sobre que ciertas morfologías no son explicadas solamente por su adaptación al vuelo. Se demostró, además, que existen diferencias interespecíficas en relaciones alométricas entre el tamaño corporal y el tamaño de la cola. Finalmente, el abordaje de la cuantificación del aspecto de las colas por morfometría geométrica permitió caracterizar las colas de las especies del género *Tyrannus* de una manera distinta a la reportada previamente (Fitzpatrick 1999), contraponiéndose con las predicciones de este trabajo.

### *Árbol evolutivo y la obtención de la morfología ahorquillada*

En las especies no tijeretas del género *Tyrannus* se observó que las morfologías de las colas son caracteres que han ido fluctuando sus estados conformacionales (cóncavo y convexo) a lo largo de la filogenia (Figura 21). En los morfoespacios de las colas construidos en este estudio, todas estas especies se han dispuesto muy cercanamente entre sí, e inclusive se han solapado en algunos casos. El enfoque de cuantificación geométrica empleado hecha por tierra la hipótesis de recuperación de los cuatro tipos de cola propuestas por Fitzpatrick (1999) al demostrar que existe una variabilidad intraespecífica (o continuo fenotípico) tal que puede trascender y desafiar la tipificación clásica de las colas. Es más, los individuos de la especie *T. dominicensis* se encuentran representados en dos conformaciones de cola reconstruidas por métodos iterativos de agrupamiento (Figura 12), lo que resalta los posibles problemas de mapeo filogenético por asumir una codificación de caracteres discretos. También se ha abordado esta problemática de tipificación en estudios como el de Clark (2010), en la que el autor pone en evidencia no sólo la dificultad de categorizar machos y hembras de una misma especie dimórfica, sino también la gran cantidad de reversiones de estados discretos que puede arrojar la filogenia. Por lo tanto, es necesario profundizar el estudio

de los tipos morfológicos de colas propuestos para las especies de este género y posiblemente re-categorizar estas estructuras.

El hecho de encontrar morfologías de la cola tan diversas en un grupo de especies cercanamente emparentadas, sugiere cierto grado de plasticidad o potencialidad de cambio intraespecífico subyacente. Cómo esta variabilidad puede ser aprovechada o generada por procesos evolutivos, qué factores la promovieron y cómo estos cambios estuvieron asociados a procesos de especiación, de expansión o incluso influenciados por el comportamiento migratorio de estas especies, son algunas preguntas que permitirán entender parte de la diversificación de las aves del nuevo mundo.

Por otra parte, el grado de divergencia morfológica que han alcanzado tanto *T. forficatus* como *T. savana* respecto de las especies no tijeretas ocurrió tanto de manera rápida como independiente. Como primera medida, el surgimiento y evolución de estas especies ocurrió en los últimos 1.4 millones de años (Figura 5), a una tasa de evolución elevada respecto a la tasa de evolución de fondo presentada por el grupo (Figura 22 y Tabla 2). Y aunque nada se pueda aseverar sobre los procesos de cambio particulares que afectaron a estas especies, se ve que no todos los linajes se rigen bajo un mismo *tempo y modo*. En segundo lugar, los linajes de *T. forficatus* y *T. savana* no sólo no comparten un nodo ancestral próximo en la filogenia molecular, sino que el surgimiento de su morfología ahorquillada elongada han sido eventos evolutivos independientes que tampoco comparten un mismo resultado final. Entre las tijeretas no hay convergencia, principalmente, porque las configuraciones de las colas de ambas especies están determinadas por distintas plumas. Tampoco tuvieron el mismo margen de cambio posicional para cada una de ellas (Figuras 10 y 18). La 5<sup>ta</sup> pluma timonera está muy extendida en *T. forficatus* (tanto o más que la 6<sup>ta</sup> timonera), mientras que la misma pluma en *T. savana* puede alcanzar la mitad del tamaño de la 6<sup>ta</sup> timonera.

Muy probablemente haya actuado más de un proceso en la evolución de la exageración de la cola en ambas especies. *T. forficatus* y *T. savana* fueron las que revelaron un marcado dimorfismo sexual para casi todas las variables de estudio (tamaño de la cola y forma de la cola; Figuras 16 y 17). Este patrón heterogéneo da cuenta de que el dimorfismo no es una cualidad recurrente en la genealogía del género (o no ha sido conservada a lo largo del tiempo), por lo que propone que la selección sexual ha sido un proceso oportunista que poco habría tenido que ver con los estados ancestrales de estos taxones o su “predisposición” filética. Como sugiere Price (1998), la selección sexual es capaz de acelerar las tasas de especiación, pero tiene poco efecto sobre las tasas de diversificación adaptativa. No obstante, es innegable que el hábitat crea un nexo entre adaptación y especiación vía selección sexual: el traslado hacia nuevos ambientes comúnmente se asocia con diversificación de requerimientos y atributos ecológicos, y esto puede resultar en una potencial evolución de la naturaleza de las señales de comunicación intraespecífica usadas para la identificación entre sexos. De cualquier modo, el escenario evolutivo que hoy se puede reconstruir en torno a las tijeretas tiende a complejizarse si hay evidencia de que las colas son foco de procesos como los de selección sexual y natural simultáneamente (Evans y Thomas 1997); en especial, si se pone en tela de juicio al rol que cumplen estas estructuras durante el vuelo.

## *La forma de las colas y su eficiencia aerodinámica*

El patrón morfológico del género es consistente con las predicciones del modelo del Ala Delta. Los resultados obtenidos aquí sobre la aerodinámica de la cola han mostrado que las configuraciones de cola que se alejan de la forma óptima (triangular) predicha por el modelo de Ala Delta son poco eficientes. Particularmente, las colas de las tijeretas generan menos sustentación que el resto de las conformaciones, apoyando la hipótesis planteada. Así, las colas de las tijeretas se encuentran en un valle de ineficiencia funcional (Figuras 13 y 14). Esto resultaría en un vuelo costoso en términos energéticos, especialmente durante el viaje migratorio de estas especies. Sin embargo, este tipo de colas podrían tener otro tipo de ventajas aerodinámicas; especialmente en aquellas situaciones en que las aves efectivamente despliegan sus colas en ángulos cercanos a 120°, como cuando vuela a baja velocidad y logra una alta agilidad (velocidad con la que se cambia el ángulo de giro durante el vuelo) y maniobrabilidad (ángulo de giro) durante el vuelo (Thomas 1993; Norberg 1994; Evans y Thomas 1997). Seguramente, en estas especies esta característica aerodinámica este asociada a comportamientos de forrajeo durante el vuelo, al escape de predadores o a la defensa de los nidos. Por lo tanto, se torna difícil justificar la existencia de este tipo de colas como una mera adaptación al vuelo de largas distancias tal como predice Hasegawa (2016).

Quizás, el problema esté en pensar a la evolución como un resultado y no como un proceso. Estructuras que ahora resultan indispensables para la supervivencia pudieron haber generado un desplazamiento funcional y canalizado su evolución por nuevos rumbos. Por ejemplo, las colas basales de las tijeretas (cuadradas, para *T. forficatus* y cóncavas, para *T. savana*) pudieron ser cooptadas para rol de carácter reproductivo y haber sido ventajosas durante la obtención de pareja, independientemente del proceso evolutivo que les había dado origen. Además, el hecho de que haya una correlación de ese patrón de morfos extremos entre machos y hembras sugiere que estaríamos observando el accionar de una base genética subyacente compartida. Por ende, podría hipotetizarse que las plumas timoneras externas pudieron haberse extendido mediante un proceso de selección sexual, generado por la preferencia del sexo opuesto al momento de elegir pareja, lo que condujo la morfología de ambos sexos a estados derivados exagerados (siendo más marcado para el caso de los machos) y a morfos previamente inexplorados.

## *Hipótesis sobre el desarrollo de las colas ahorquilladas*

En los morfoespacios que contienen a las trece especies (Figuras 10 y 17), se puede distinguir cierto patrón de distribución de la variabilidad a través de un eje de mayor covariación. Por ejemplo, se puede trazar una recta de tendencia de cambio morfológico registrado entre las once especies no tijeretas y *T. forficatus*. Esta última parece haber explorado zonas del morfoespacio simplemente exacerbando la misma regla de cambio morfológico general del género. Por otro lado, *T. savana* explora conformaciones que no se adecuan a esa posible regla de cambio, estableciendo una evolución morfológica más compleja ya que involucra nuevas reglas de crecimiento alométrico y de covariación entre estructuras. Estos resultados, dan lugar a pensar si las tijeretas pudieron haber acotado el desarrollo de las plumas internas (que determinan la

base de la cola), y quizás de manera independiente haber experimentado un alargamiento de las externas, resultando en un incremento de la superficie total. En ese aspecto, podría pensarse en un desacople de la maquinaria génica que regule el desarrollo de plumas internas y externas; o sea, la exploración de nuevas reglas de crecimiento que no se encuentran en otras especies del género y fue diferente en cada tipo de tijereta. A su vez, los resultados denotan que las tijeretas han logrado tamaños totales de cola poco comunes (para lo que es el género) a partir de la reducción de la superficie de base a tamaños “poco óptimos” desde un punto de vista aerodinámico (Figura 20). Esto propone una posible restricción al desarrollo que limite la cantidad de energía y recursos que se designen a la producción de plumas en la zona caudal de los organismos (Evans 2004; Clark 2010); lo que aporta nuevas apreciaciones sobre cómo pueden examinarse los patrones alométricos de estas dos especies de aves con características tan llamativas.

En su conjunto, las alometrías de las morfologías de las colas a lo largo del género *Tyrannus* resultaron consistentes con otros límites relacionados al tamaño corporal (por ejemplo en colibríes; Clark 2010). Las especies más pequeñas del género *Tyrannus* exhiben mayor variación en la morfología de sus colas y en el grado de dimorfismo que las especies más grandes (Figura 19), lo que sugiere que las últimas estarían más restringidas en su morfología. Motivos que expliquen eso pueden ser un proceso selectivo o la limitación por una restricción fisiológica y/o anatómica al cambio. Este tipo de resultado da la pauta de que puede existir (a nivel interespecífico) una desvinculación entre el desarrollo del tamaño corporal y la evolución de morfos exagerados de colas. Es más, parece que especies de mayor tamaño como (*T. crassirostris* o *T. cubensis*) no tienen un tamaño de cola que crezca más que lo que poseen otras representantes de especies no tijeretas. Un mayor tamaño corporal no aparenta ser un buen predictor del tamaño de las colas. Lo mismo fue observado en las tijeretas que, en el caso de *T. savana* es la especie más pequeña de su clado (de tres especies más cercanas); y, en cambio, *T. forficatus* es de las más grandes del suyo (ver Figura 5). Tal como sostiene Regosin (2001), las colas exageradamente elongadas no son explicadas por la variación interespecífica del tamaño corporal.

Es sabido que las reglas alométricas son consideradas “autopistas evolutivas” por la que el carácter puede explorar nuevas variantes morfológicas de manera relativamente sencilla ya que sigue reglas de desarrollo ya existentes que, por lo tanto, no modifican la proporcionalidad entre estructuras (Shingleton 2010). Desde el punto de vista intraespecífico, parece ser que tanto a nivel de *T. forficatus* como de *T. savana*, existe una asociación reguladora isométrica entre el tamaño corporal y el tamaño de la cola; característica que las diferencia de muchas especies cercanamente emparentadas que presentan una alometría negativa o ninguna relación en absoluto (Figura 21). Es probable que la isometría sea un estado de carácter novedoso en el linaje de las tijeretas, y esto haya implicado una condición propia de la ontogenia de los organismos (*e. g.* durante el crecimiento y muda de las plumas de la cola en estadios juveniles –cambio heterocrónico–), o bien un patrón que es consecuencia de un mecanismo evolutivo (*e. g.* debido a un proceso de selección sexual o de regulación génica).

Tomando la filogenia como partida, estos resultados evidencian nuevamente que la posibilidad de que las colas ahorquilladas elongadas se adquirieron partiendo de estados ancestrales distintos y evolucionaron siguiendo eventos independientes. Las

reglas de crecimiento y desarrollo no se han manejado bajo un paralelismo en estas especies.

#### *Consideraciones a futuro*

El presente trabajo permitirá echar luz sobre la historia evolutiva del género *Tyrannus* y comenzar a entender qué factores pudieron determinar la variación morfológica en las especies que lo componen. De esta manera, es posible comprender con mayor exactitud, por ejemplo, los hábitos de forrajeo, de migración y los hábitat que estas especies utilizan. Además, este estudio se complementa con los trabajos que se vienen llevando a cabo con algunas especies del género, pero principalmente con *T. savana*. En ella se están investigando los beneficios reproductivos en relación con el largo de la cola tanto en machos como en hembras. También, en esta especie, en *T. forficatus*, *T. verticalis* y *T. melancholicus* se están estudiando las características migratorias. Por lo tanto, conocer la variación morfológica de estas estructuras desde un punto de vista filogenético permitirá entender con mayor amplitud el comportamiento migratorio de las especies de este grupo.

Por otra parte, estos resultados permiten entender patrones de evolución morfológica presentes en las especies del género abriendo la posibilidad de futuras investigaciones que incluyan la morfología general, especialmente de las alas. Adicionalmente sería muy interesante (y muy afortunado) integrar hallazgos paleontológicos y registros bioestratigráficos de este grupo que puedan echar luz sobre: estados de caracteres ancestrales (como el surgimiento de alguna morfología ahorquillada elongada fósil), primeros y últimos registros de las especies, inferencias de ancestría–descendencia, y la existencia de factores extrínsecos que pudieron haber moldeado la biodiversidad.

## **Bibliografía**

- Adams, D. C. and M. L. Collyer. 2009. A general framework for the analysis of phenotypic trajectories in evolutionary studies. *Evolution* 63: 1143–1154.
- Adams, D. C. and M. L. Collyer. 2016. On the comparison of the strength of morphological integration across morphometric datasets. *Evolution* 70: 2623–2631.
- Adams, D. C. and E. Otarola–Castillo. 2013. Geomorph: an R package for the collection and analysis of geometric morphometric shape data. *Methods in Ecology and Evolution* 4: 393–399.
- Alerstam, T. 1979a. Wind as selective agent in bird migration. *Ornis Scandinavica* 10: 76–93.
- Alerstam, T. 1979b. Optimal use of wind by migrating birds: combined drift and overcompensation. *Journal of Theoretical Biology* 79: 341–353.
- Alerstam, T. and A. Lindström. 1990. Optimal bird migration: The relative importance of time, energy and safety. E. Gwinner (Ed). *Bird migration*. Springer–Verlag Berlin Heidelberg.
- Alexander, R. McN. 1996. *Optima for Animals*. Princeton University Press.
- Andersson, M. 1982. Female choice selects for extreme tail length in a widowbird. *Nature* 299: 818–820.
- Andersson, M. 1994. *Sexual selection*. Princeton University Press. Princeton, New Jersey.
- Balmford, A.; Thomas A. L. R. and I. L. Jones. 1993. Aerodynamics and the evolution of long tails in birds. *Nature* 361: 628–631.
- Benton, M. J. 2015. Exploring macroevolution using modern and fossil data. *Proceedings of the Royal Society London B* 282: 20150569.
- Birkhead, T. R. and A. P. Møller (Eds). 1998. *Sperm Competition and Sexual Selection*. Academic Press.
- Bookstein, F. L. 1989. Principal warps: Thin–plate splines and the decomposition of deformations. *IEEE Transactions on Pattern Analysis and Machine Intelligence* 11: 567–585.
- Caponi, C. 2001. *Biología Evolutiva vs. Biología Funcional*. *Episteme* 12: 23–46.
- Caponi, C. 2002. Explicación selectional y explicación funcional: la teleología en la biología contemporánea. *Episteme* 14: 57–88

- Clark, C. 2010. The evolution of tail shape in hummingbirds. *The Auk* 127: 44–56.
- Collyer, M. L. and D. C. Adams. 2013. Phenotypic trajectory analysis: comparison of shape change patterns in evolution and ecology. *Hystrix* 24: 75–83.
- Darwin, C. 1859. *The origin of species*. London: John Murray. Facsimile edition, E. Mayr (ed.), Harvard University Press, 1964.
- Darwin, C. 1871. *The Descent of Man, and Selection in Relation to Sex*. London: Murray.
- del Hoyo, J.; Elliott A. and D. Christie. 2010. *Handbook of the Birds of the World*. Lynx Edicions, Barcelona.
- Eldredge, N. and S. J. Gould. 1972. Punctuated equilibria: an alternative to phyletic gradualism. In: Schopf TJM (ed) *Models in paleobiology*, Freeman, Cooper and Co., New York, pp 82–115.
- Evans, M. R. 2003. Birds' tails do act like delta wings but delta wing theory does not always predict the forces they generate. *Proceedings of the Royal Society London B* 270: 1379–1385.
- Evans, M. R. 2004. Limits on the evolution of tail ornamentation in birds. *American Naturalist* 163: 341–357.
- Evans, M. R. and A.L.R. Thomas. 1997. Testing the functional significance of tail streamers. *Proceedings of the Royal Society London B* 264: 211–217.
- Fisher, R. A. 1930. *The genetical theory of natural selection*. Oxford Clarendon Press.
- Fitch, F. W. 1950. Life history and ecology of the Scissor-tailed Flycatcher, *Muscivora forficata*. *The Auk* 67: 145–167.
- Fitzpatrick, J. 1980. Foraging behavior of neotropical flycatchers. *Condor* 82: 43–57.
- Fitzpatrick, S. 1997. Patterns of morphometric variation in birds' tails: length, shape and variability. *Biological Journal of the Linnean Society* 62: 145–162.
- Fitzpatrick, S. 2000. *A Signalling Tail*. *Animal signals: Signalling and signal design in animal communication*. Tapir Academic Press.
- Fraley, C; Raftery, A. E.; Murphy, T. B. and L. Scrucca. 2012. *mclust Version 4 for R: Normal Mixture Modeling for Model-Based Clustering, Classification, and Density Estimation Technical Report No. 597*, Department of Statistics, University of Washington.
- Freeman, S. and W. Jackson. 1990. Univariate Metrics Are Not Adequate to Measure Avian Body Size. *The Auk* 107: 69–74.

- Fox, J. and S. Weisberg. 2011. An {R} Companion to Applied Regression, Second Edition. Thousand Oaks
- Gontier, N. 2015. Uniting Micro– with Macroevolution into an Extended Synthesis: Reintegrating Life’s Natural History into Evolution Studies. In: Serrelli E., Gontier N. (eds) Macroevolution. Interdisciplanr Evolution. Research, vol 2. Springer, Cham.
- Gould, S. J. 1966. Allometry and size in ontogeny and phylogeny. *Biological Reviews* 41: 587–638.
- Gould, S. J. 1980. The Panda's Thumb: More Reflections in Natural History. Chapter XII. W. W. Norton & Company, Inc. (ed.), New York (2010).
- Gould, S. J. 1982. Darwinism and the Expansion of Evolutionary Theory. *Science, New Series*, 216: 380–387.
- Gould, S. J. 2001. Las piedras falaces de Marrakech. Penúltimas reflexiones sobre historia natural [*The Lying Stones of Marrakech. Penultimate Reflections in Natural History*]. Crítica. Barcelona.
- Gould, S. J. and R. C. Lewontin. 1979. The spandrels of San Marco and the Panglossian paradigm: a critique of the adaptacionist programme. *Proceedings of the Royal Society London B* 205: 581–598.
- Gould, S. J. and E. S. Vrba. 1982. Exaptation: a missing term in the science of form. *Paleobiology* 8: 4–15.
- Grantham, T. 2007. Is macroevolution more than successive rounds of microevolution? *Palaeontology* 50: 75–85.
- Hackett, S. J.; Kimball, R. T.; Reddy, S.; Bowiel, R. C. K.; Braun, E. L.; Braun, M. J.; Chojnowski, J. L.; Cox, W. A.; Han, K.; Harshman, J.; Huddleston, C. J.; Marks, B. D.; Miglia, K. J.; Moore, W. S.; Sheldon, F. H.; Steadman, D. W.; Witt, C. C. and T. Yuri. 2008 A phylogenetic study of birds reveals their evolutionary history. *Science* 320: 1763–1768.
- Hasegawa, M.; Emi A. and N. Kutsukake. 2016. Evolution of tail fork depth in genus *Hirundo*. *Ecology and Evolution* 6: 851-858.
- Jablonski, D. 2007. Scale and Hierarchy in macroevolution. *Palaeontology* 50: 87–109.
- Jacob, F. 1981. *Le Jeu des Possibles*. Paris: Fayard.
- Jahn, A. E.; Levey, D. J.; Cueto, V. R.; Ledezma, J. P.; Tuero, D. T.; Fox, J. W.; and D. Masson. 2013a. Long–Distance Bird Migration within South America Revealed by Light–Level Geolocators. *The Auk* 130: 223–229.

- Jahn, A. E.; Cueto, V. R.; Fox, J. W.; Husak, M. S.; Kim, D. H.; Landoll, D. V.; Ledezma, J. P.; Lepage, H. K.; Levey, D. J.; Murphy, M. T. and R. B. Renfrew. 2013b. Migration timing and wintering areas of three species of flycatchers (*Tyrannus*) breeding in the great plains of North America. *The Auk* 130: 247–257.
- Jahn, A. E. and D. T. Tuero. 2013. Fork-tailed Flycatcher (*Tyrannus savana*), Neotropical Birds Online (T. S. Schulenberg, Editor). Ithaca: Cornell Lab of Ornithology; retrieved from Neotropical Birds Online: [http://neotropical.birds.cornell.edu/portal/species/overview?p\\_spp=482636](http://neotropical.birds.cornell.edu/portal/species/overview?p_spp=482636).
- Jetz, W.; Thomas, G. H.; Joy, J. B.; Hartmann, K. and A. O. Mooers. 2012. The global diversity of birds in space and time. *Nature* 491: 444–448.
- Jetz, W.; Thomas, G.H.; Joy, J. B.; Hartmann, K.; Redding, D. and A. O. Mooers. 2014. Distribution and conservation of global evolutionary distinctness in birds. *Current Biology* 24: 919–930.
- Kembel, S. W.; Cowan, P. D.; Helmus, M. R.; Cornwell, W. K.; Morlon, H.; Ackerly, D. D.; Blomberg, S. P. and C. O. Webb. 2010. Picante: R tools for integrating phylogenies and ecology. *Bioinformatics* 26: 1463–1464.
- Lewontin, R. 1998. The evolution of cognition: Questions we will never answer. An Invitation to Cognitive Science, Volume 4: Methods, models and conceptual issues; Cambridge MIT Press.
- MacLeod, N. 2005. Principal components analysis (eigenanalysis & regression 5). *Palaeontological Association Newsletter* 59: 42–54.
- Mayr, E. 1983. How to carry out the adaptationist program? *The American Naturalist* 121: 324–334.
- de Mendiburu F. 2017. agricolae: Statistical procedures for agricultural research. R package version 1.2–8. <https://CRAN.R-project.org/package=agricolae>.
- Møller, A. and Jennions, M. 2001. How important are direct fitness benefits of sexual selection? *Naturwissenschaften* 88: 401–415.
- Montero, R. y A. Autino. 2009. Sistemática y filogenia de los Vertebrados, con énfasis en la fauna argentina. Segunda edición.
- Norberg, R. A. 1994. Swallow tail streamer is a mechanical device for self-deflection of tail leading edge, enhancing aerodynamic efficiency and flight manoevrability. *Proceedings of the Royal Society London B* 257: 227–233.
- Nudds, R.L. and K. A. Spencer. 2008. Daily energy expenditure of male barn swallows correlates with tail-streamer length: handicap-mediated foraging strategies. *Proceedings of the Royal Society London B* 271: S160–S163.

- Padian, K. 1995. Form and function: The evolution of a dialectic. En Thomason, J. J. (Ed.). *Functional morphology and vertebrate paleontology* (pp. 264–277). Cambridge: Cambridge University Press.
- Padian, K. and Chiappe, L. 1998. The origin and early evolution of birds. *Biological Reviews* 73: 1–42.
- Paradis, E.; Claude J. and K. Strimmer. 2004. APE: analyses of phylogenetics and evolution in R language. *Bioinformatics* 20: 289–290.
- Parker, G. A. and J. M. Smith. 1990. Optimality theory in evolutionary biology. *Nature* 348, 27-33.
- Paton, T. A.; Haddrath, O. and A. J. Baker. 2002. Complete mitochondrial DNA genome sequences show that modern birds are not descended from transitional shorebirds *Proceedings of the Royal Society London B* 269: 839–846.
- Penny D. and M. J. Phillips. 2004. The rise of birds and mammals: are microevolutionary processes sufficient for macroevolution? *Trends in Ecology and Evolution* 19: 516–522.
- Pucheta, F. 2015. ¿Existen beneficios directos para las hembras de *Tyrannus savana* al aparearse con machos de colas más largas? (Tesis de licenciatura). UBA, Facultad de Ciencias Exactas y Naturales. Buenos Aires, Argentina.
- R Core Team. 2017. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. URL <https://www.R-project.org/>.
- Regosin, J. V. and S. Pruett–Jones. 1995. Aspects of breeding biology and social organization in the Scissor–tailed flycatcher. *Condor* 97:154–164.
- Regosin, J. V. 1998. Scissor–tailed flycatcher (*Tyrannus forficatus*). In: *The Birds of North America*, ed. Poole, A. & Gill, F. Philadelphia: The Birds of North America Inc, No. 342.
- Regosin J. V. and S. Pruett–Jones. 2001. Sexual selection and tail–length dimorphism in scissor–tailed flycatchers. *The Auk* 118:167–175.
- Revell, L. J. 2012. Phytools: An R package for phylogenetic comparative biology (and other things). *Methods in Ecology and Evolution* 3: 217–223.
- Rising, J. and K. Somers. 1989. The Measurement of Overall Body Size in Birds. *The Auk*, 106, 666–674.
- Rohlf, F. J. 1993. Relative warp analysis and an example of its application to mosquito. *Contributions to Morphometrics* 8: 131.

- Roeder, D. V.; Husak, M. S. and M. T. Murphy. 2016. Frequency of extra-pair paternity in Scissor-tailed Flycatchers (*Tyrannus forficatus*) and other suboscines: are oscines and suboscines different? *The Wilson Journal of Ornithology* 128: 494–502.
- Rosindell, J. and L. J. Harmon. 2012. OneZoom: A Fractal Explorer for the Tree of Life. *PLoS Biol* 10(10): e1001406. / [http://www.onezoom.org/OneZoom/static/OZLegacy/EDGE\\_birds.htm](http://www.onezoom.org/OneZoom/static/OZLegacy/EDGE_birds.htm).
- Rowe, L. V.; Buchanan K. L. and M. R. Evans. 2001. The function and evolution of the tail streamers in hirundines. *Behavioral Ecology* 12: 157–163.
- Ruhela, A. and M. Sinha. 2010. *Recent trends in animal behaviour*. Oxford Book Co.
- Shingleton, A. W.; Frankino, W. A.; Flatt, T.; Nijhout, H. F. and D. J. Emlen. 2007. Size and shape: the developmental regulation of static allometry in insects. *Bioessays* 29: 536–48.
- Shingleton, A. 2010. Allometry: The Study of Biological Scaling. *Nature Education Knowledge* 3: 2.
- Sidlauskas, B. 2008. The Society for the Study of Evolution. *Evolution* 62 :3135–3156.
- Soto, I. M. 2008. Evolución morfológica asociada al proceso de divergencia entre especies: el cluster *Drosophila buzzatii* (Diptera, Drosophilidae) (Tesis doctoral). UBA, Facultad de Ciencias Exactas y Naturales. Buenos Aires, Argentina.
- Stearns, S. C. 1992. *The evolution of life histories*. Oxford; Oxford University Press.
- Thomas, A. L. R. 1993. On the aerodynamics of birds' tails. *Philosophical Transactions of the Royal Society London B* 340: 361–380.
- Thomas A. L. R. and A. Balmford. 1995. How natural selection shapes birds' tails. *The American Naturalist* 146: 848–868.
- Traylor Jr, M. A., and J. W. Fitzpatrick. 1982. A survey of the tyrant flycatchers. *Living Bird* 19: 7–50.
- Van Tuinen, M; Sibley, C. G. and Hedges, S B. 2000. The early history of modern birds inferred from DNA sequences of nuclear and mitochondrial ribosomal genes. *Molecular Biology & Evolution* 17: 451–457.
- Vizcaíno, S; Bargo, M. S.; H. Cassini, Guillermo y N. Toledo. 2016. *Forma y función en paleobiología de vertebrados*. Editorial de la Universidad Nacional de La Plata (EDULP)
- Wickham H. 2009. *ggplot2: Elegant Graphics for Data Analysis*. Springer–Verlag New York.

Witten, I; Frank, E; Hall, M. A. and C. J. Pal. 2016. Data Mining: Practical Machine Learning Tools and Techniques. Morgan Kaufmann (Ed).

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

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

© Sandy Scott Art: <http://sandyscottblog.blogspot.com.ar/2013/04/>.