



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA
DE MÉXICO

FACULTAD DE CIENCIAS

“La relación entre el cuidado parental y la
coloración por carotenoides en aves paseriformes:
Una aproximación macroevolutiva”

T E S I S

QUE PARA OBTENER EL TÍTULO DE

BIÓLOGA

PRESENTA:

VERÓNICA A. RINCÓN RUBIO



DIRECTOR DE TESIS:

Dr. Alejandro Gonzalez Voyer

Ciudad Universitaria, Cd. Mx.

2018



Universidad Nacional
Autónoma de México



UNAM – Dirección General de Bibliotecas
Tesis Digitales
Restricciones de uso

DERECHOS RESERVADOS ©
PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

Todo el material contenido en esta tesis esta protegido por la Ley Federal del Derecho de Autor (LFDA) de los Estados Unidos Mexicanos (México).

El uso de imágenes, fragmentos de videos, y demás material que sea objeto de protección de los derechos de autor, será exclusivamente para fines educativos e informativos y deberá citar la fuente donde la obtuvo mencionando el autor o autores. Cualquier uso distinto como el lucro, reproducción, edición o modificación, será perseguido y sancionado por el respectivo titular de los Derechos de Autor.

- 1. Datos de la alumna**
Rincón
Rubio
Verónica Alejandra
- 2. Datos del tutor**
Gonzalez
Voyer
Alejandro Emmanuel
- 3. Datos del sinodal 1**
Navarro
Siguënza
Adolfo Navarro
- 4. Datos del sinodal 2**
Avilés
Torres
Laura Roxana
- 5. Datos del sinodal 3**
Hernández
Baños
Blanca Estela
- 6. Datos del sinodal 4**
García
Trejo
Erick Alejandro
- 7. Datos del trabajo escrito**
“La relación entre el cuidado parental y la coloración por carotenoides en aves paseriformes: Una aproximación macroevolutiva”
59 pp
2018

Agradecimientos

Quisiera comenzar agradeciendo a mi tutor, Alejandro Gonzalez Voyer, por permitirme trabajar con él y otorgarme un proyecto que se adecuara perfectamente a mis ramas de interés. Por dejarme adueñarme del trabajo y hacerme sentir libre de opinar, añadir, quitar y darle la dirección que yo creyera conveniente, sin dejar de guiarme y aconsejarme siempre que perdía la pista de cómo, por qué y para qué estaba haciendo esto. Por su paciencia, su tiempo y su dedicación. En pocas palabras, por ser un excelente tutor.

A Tamas Szekely y demás colaboradores, por compartir sus datos de cuidado parental y poliginia, los cuales fueron fundamentales para el desarrollo de este proyecto.

Agradezco a mis sinodales, Roxana Torres, Erick García, Blanca Hernández y Adolfo Navarro, por darse el tiempo de revisar este trabajo, por sus valiosos comentarios y su interés en ayudarme a mejorar mi formación como científica.

A Tetsuya, Alfonso y Santiago por regalarme un día entero de sus vidas y dedicarlo a ver y calificar más de 350 esquemas de pájaros (y sin quejarse... tanto). Gracias por hacerle de mi grupo control y por compartir conmigo sus conocimientos y gusto por las aves.

Agradezco especialmente a mis padres, Gabriela y Eduardo, por apoyarme en todos mis planes de vida, desde mi precipitada decisión de cambiarme de ciudad porque al final decidí ser bióloga, hasta mi otra (ya no tan precipitada) decisión de ya no volver porque al final resultó que sí me gustó hacer lo que hago. Por involucrarse, motivarme y financiarme para que continúe haciendo lo que me hace feliz.

A mis hermanas, Gaby y Alma, por ser grandes modelos a seguir y motivarme siempre a su estilo único y particular (bullying) para que siga saliendo adelante.

A todas las invaluable amistades que hice durante la carrera: a mis amigxs de primer semestre, a mis “amigxs de un semestre”, a mis amigxs toluqueños y a lxs que no entran en ningún grupo pero que igual les agarré cariño. Gracias por darme tan buenas experiencias y por hacer la carrera más feliz y llevadera.

A Santiago, básicamente por todo, por acompañarme en todo momento desde muy inicios de la carrera hasta ahora. Gracias por ser y estar.

Al laboratorio de Conducta Animal, por darme un pequeño espacio donde arrumar mis cosas y trabajar, por el café e internet gratis y por la grata compañía. Especialmente quisiera agradecer a Dante y Pablo, por sus consejos y sus amenas pláticas.

A la UNAM y a la Facultad de Ciencias, por ser mi segundo hogar.

Índice

RESUMEN	6
INTRODUCCIÓN	7
HIPÓTESIS Y PREDICCIONES	16
OBJETIVO	16
MÉTODOS	17
Obtención de la información.....	17
Inversión en cuidado parental.....	17
Carotenoides.....	17
Covariables.....	20
Dieta.....	20
Tamaño corporal.....	21
Distribución geográfica.....	22
Poliginia.....	22
Análisis estadísticos.....	22
RESULTADOS	25
La presencia de carotenoides en las aves paseriformes.....	25
Análisis estadísticos.....	26
Presencia de coloración dependiente de carotenoides en los machos de todas las especies.....	26
Presencia de coloración dependiente de carotenoides en los machos con inversión en cuidado parental.....	29
La coloración por carotenoides y la alimentación de las crías.....	31

DISCUSIÓN	34
Diferencias en las estimaciones de la coloración dependiente de carotenoides.....	34
La coloración por carotenoides y el cuidado parental.....	36
La coloración por carotenoides y la dieta.....	38
La coloración por carotenoides y el tamaño corporal.....	39
La coloración por carotenoides y la distribución geográfica.....	41
La coloración por carotenoides y la poliginia.....	42
Limitantes del trabajo.....	44
CONCLUSIONES	46
REFERENCIAS	47
ANEXOS	54

Resumen

El uso de señales visuales para la comunicación intraespecífica es común dentro del grupo de las aves. Un ejemplo de señal es la coloración del plumaje la cuál puede deberse a la microestructura de las plumas y/o a los pigmentos depositados en ellas. Sin embargo, los factores que influyen sobre la evolución de los diversos tipos de coloración han sido poco estudiados. Los carotenoides son algunos de los pigmentos más comunes dentro de las aves y son responsables de los colores rojos, naranjas y amarillos brillantes. Estos pigmentos también tienen propiedades antioxidantes y pueden jugar un papel en la respuesta inmune. Estos pigmentos no pueden ser sintetizados *de novo* por las aves, por lo que se obtienen de la dieta. Tales requerimientos de adquisición y uso hacen que estas coloraciones impliquen complejos mecanismos fisiológicos y conductuales, convirtiéndolas en buenos candidatos para fungir como señales honestas. Dichas señales juegan un papel importante en la elección de pareja al facilitar el reconocimiento de individuos en buenas condiciones que podrían brindar mayores beneficios para el sexo opuesto. El cuidado parental es un ejemplo de beneficio directo y, debido a que las hembras no pueden observar el rendimiento de los machos en el cuidado de las crías antes de elegirlos como compañeros, la habilidad como padre debería poder evaluarse con señales honestas, como la coloración por carotenoides. En este trabajo se evaluó la presencia de carotenoides en el plumaje de los machos de 394 especies de aves paseriformes se relaciona con su inversión relativa en el cuidado parental mediante modelos de mínimos cuadrados generalizados (PGLS por sus siglas en inglés) y regresiones logísticas filogenéticas. Los modelos incluyeron covariables que pueden influir en dicha relación tales como la dieta, el tamaño corporal, la distribución geográfica y el grado de poliginia. Los resultados muestran una relación negativa entre el cuidado parental y la coloración por carotenoides en el plumaje de machos de aves paseriformes, lo que indica que la inversión en el cuidado parental por parte del macho es menor en aquellas especies que despliegan plumajes con coloraciones dependientes de carotenoides. Debido a su relación negativa con el cuidado parental, propongo que las coloraciones del plumaje basadas en carotenoides pueden evolucionar como indicadores de otros tipos de beneficios, ya sea directos, como la defensa del territorio y la dominancia, o indirectos, al reflejar la calidad genética. Finalmente, este trabajo también destaca la importancia de la dieta y el tamaño corporal en la evolución de las coloraciones dependientes de carotenoides.

Introducción

Las aves presentan una gran variedad de señales que utilizan para comunicarse, destacando las que sirven para atraer pareja, las cuales van desde un gran repertorio de bailes y cantos hasta vistosos ornamentos tales como arreglos de plumas elaboradas o alargadas, o la posesión un plumaje o piel pigmentada con llamativos colores (Jawor *et al.*, 2004). La evolución y el mantenimiento de muchas de estas señales se atribuye a la selección sexual, la cual explica la existencia de rasgos que implican un costo generalmente elevado para su producción y cuyo único propósito aparente es la atracción de individuos del sexo opuesto (Darwin, 1871; Andersson, 1994; Linville *et al.*, 1998; Davies *et al.*, 2012). En la mayoría de las especies es común que las hembras sean las que eligen pareja por lo que los machos son los que tienen que competir por el acceso a éstas mediante, por ejemplo, ornamentos atractivos (Darwin, 1871; Kokko & Jennions, 2008). Generalmente, dentro de las aves, los machos presentan ornamentos más elaborados y llamativos, mientras que las hembras suelen ser menos ornamentadas (Jawor *et al.*, 2004, Davies *et al.*, 2012). El hecho de cómo evolucionan y se mantienen estas señales sexuales ha sido el foco de numerosos estudios sobre la señalización de rasgos ornamentales (McGraw & Hill, 2000).

Para explicar la evolución de caracteres sexuales secundarios se han propuesto dos modelos: el primero de ellos es el modelo desbocado de Fisher (1930), éste plantea que los ornamentos de los machos evolucionarán según las preferencias de las hembras y los beneficios que pueden conseguir. Los machos que posean un carácter llamativo tendrán una mayor descendencia y las hembras se beneficiarán debido a que la progenie heredará el ornamento preferido por las hembras de esa población, aumentando así el éxito reproductivo de la progenie en la etapa adulta. Una vez que este carácter se haya fijado en la población, la preferencia y el atributo coevolucionarán, y el ornamento se hará cada vez más conspicuo hasta que los costos de producirlo o tenerlo sean mayores a los beneficios de la reproducción. De forma alternativa, pero no excluyente, el modelo de “hándicap” (Zahavi, 1975) propone que algunos ornamentos evolucionan como una señal honesta; es decir, que refleja la calidad y/o genes de los individuos que los despliegan, ya que tales ornamentos son costosos en términos de restricciones

fisiológicas y no todos los competidores podrán producir o mantener estos ornamentos exagerados. Al heredar estos “buenos genes”, la descendencia aumentará su supervivencia y calidad, lo que afectará su habilidad de expresar estas señales atractivas a pesar de los costos que éstas representan.

La preferencia de las hembras sobre ciertos caracteres sexuales secundarios puede deberse a que éstas obtengan ciertos beneficios directos o indirectos (Siefferman & Hill, 2003). Los beneficios indirectos consisten en aquellos de tipo genético que se pueden heredar a la descendencia. Por otro lado, los beneficios directos se refieren a los recursos que pueden mejorar el éxito reproductivo de la hembra, como la obtención de buenos territorio, regalos nupciales, la participación por parte del macho en el cuidado parental, entre otros (Møller & Thornhill, 1998; Davies *et al.*, 2012).

Uno de los caracteres sexuales secundarios más conspicuos dentro de las aves es la coloración del plumaje. En los primeros intentos de comprender el origen y el mantenimiento del plumaje con coloraciones brillantes, la coloración se caracterizó como un solo rasgo: ser colorido o no (McGraw & Hill, 2000). Sin embargo, ahora sabemos que las coloraciones brillantes en las plumas son producidas por diversos mecanismos que pueden seguir trayectorias evolutivas completamente diferentes (Fox & Vevers, 1960). A grandes rasgos, la coloración del plumaje puede deberse a dos mecanismos: a la microestructura de las plumas y/o a los pigmentos depositados en ellas. El mecanismo mejor estudiado es el basado en pigmentos (McGraw & Hill, 2000). Aunque en las aves existen diversos tipos de pigmentos, los más comunes y causantes de la mayoría de la coloración animal, son las melaninas, responsables de las coloraciones negras y marrones (Griffith *et al.*, 2006; McGraw *et al.*, 2004), y los pigmentos carotenoides, productores de algunos de los colores más llamativos como rojos, naranjas y amarillos brillantes (Fox, 1976; Brush, 1978; Gray, 1996; Hill, 1999; Toews *et al.*, 2017).

Los carotenoides son pigmentos naturales solubles en grasas (Goodwin, 1984). Las aves, y de hecho todos los animales, son incapaces de sintetizarlos *de novo* (Goodwin, 1984), por lo que antes de transportarlos, procesarlos y depositarlos en las plumas tienen que obtenerlos de la dieta (Goodwin, 1984; Hill, 1999; McGraw & Hill, 2000; Losdat *et al.*, 2011). Tales requerimientos

de adquisición y uso hacen que la coloración del plumaje basada en carotenoides implique complejos mecanismos fisiológicos y conductuales, como la modificación de la estructura de los pigmentos una vez ingeridos y el forrajeo (Hill, 1999). Algunos de los carotenoides más comunes que dan coloración a las plumas son las luteínas, zeaxantinas y β -carotenos (Stradi, 1998). Asimismo, los carotenoides no solo se encargan de proporcionar colores llamativos al plumaje, sino que también tienen propiedades antioxidantes que pueden aliviar el costo de la reproducción y de la actividad inmune al aumentar la resistencia al estrés oxidativo y disminuir el daño ocasionado por éste (Losdat *et al.*, 2011). Además de su papel como antioxidantes, los carotenoides y sus derivados, como los retinoides y la vitamina A, son inmunopotenciadores (“*immunoenhancers*”; Ewen *et al.*, 2008; Losdat *et al.*, 2011), ya que pueden potenciar la expresión de genes implicados en la proliferación y diferenciación de células inmunes. Además, dichos compuestos pueden ayudar a mantener la respuesta inflamatoria (e.g. fiebre y especies de oxígeno reactivo) por debajo de niveles nocivos para los organismos (Bendich, 1989, Chew & Park, 2004; Hartley & Kennedy, 2004).

Las hembras de muchas especies de aves que presentan ornamentos basados en carotenoides prefieren aparearse con machos más brillantes y coloridos (ver Olson & Owens, 1998; Hill, 1999; McGraw *et al.*, 2002; Losdat *et al.*, 2011). Aunque hasta ahora está bien establecido que los colores llamativos del plumaje de los machos de muchas aves han sido sujetos a la selección sexual, todavía se discute si las hembras se aparean con los machos coloridos para obtener beneficios indirectos o directos, como el cuidado parental (Smiseth *et al.*, 2001). El cuidado parental es una de las conductas más variables ya que puede diferir en todos los niveles: entre taxones, poblaciones, sexos e individuos (Westneat & Sargent, 1996). De acuerdo con Trivers (1972), quien identificó por primera vez las íntimas relaciones entre la inversión parental, la disponibilidad de parejas y la selección sexual y cuya propuesta ha servido como marco de referencia para explicar las diferencias entre los “roles” sexuales, es posible esperar que en especies anisogámicas, como las aves, exista un conflicto entre los sexos por el cuidado de la descendencia (Westneat & Sargent, 1996). La anisogamia surge cuando un sexo (hembras) comienzan a invertir energía para producir gametos más grandes y con mayor supervivencia, por lo que la selección comienza a favorecer que el otro sexo (machos) invierta en grandes cantidades de gametos pequeños. Este último paso crea un conflicto sexual sobre la inversión en

la supervivencia de las crías, es decir, una disminución en el tamaño de los gametos es favorable para los machos pero reduce la capacidad de las hembras cuyos gametos se fusionan con pequeños gametos. Este es el conflicto sexual sobre la inversión en calidad de descendencia a través de la atención pre-cigótica. Tal conflicto también ocurre con la atención posterior a los cigotos, porque (1) con dos cuidadores potenciales, cada uno se beneficia si el otro brinda más atención, y (2) a menudo puede haber asimetrías en los costos de la atención a los dos sexos, favoreciendo reducciones en el cuidado por uno de los padres a expensas del otro (Lessels, 1991; Westneat & Sargent, 1996).

Usualmente, la contribución en el cuidado parental difiere entre machos y hembras, siendo las hembras quienes brindan mayor cuidado en la mayoría de los taxones (Queller, 1997; Kokko & Jennions, 2012). En las aves, a diferencia de otros grupos de vertebrados, la participación del macho en el cuidado parental suele ser más trascendente que en mamíferos, por ejemplo, ya que 90% de las especies muestran cuidado biparental donde la participación del macho puede ir desde la construcción del nido, la incubación, la alimentación, hasta la protección de las crías (Smiseth *et al.*, 2001; Kokko & Jennions, 2008), por lo que los beneficios de una crianza compartida entre ambos sexos no son triviales. Debido a que las hembras normalmente no pueden observar el rendimiento de los machos en el cuidado de las crías antes de elegirlos como parejas, la habilidad como padre de la futura pareja debería poder evaluarse usando señales indirectas, tales como los ornamentos (Nisbet, 1973). Dicho en otras palabras, el conflicto entre los sexos por el cuidado parental podría favorecer la elección de caracteres que sirvan como señales de la “calidad de los padres”, es decir, de la propensión de un padre de invertir en sus futuras crías. Además, tales señales deberán de ser costosas para que sean confiables (Grafen, 1990). Es por esto que una señal que indique la “calidad de los padres” debería poder reflejar la condición corporal actual de un individuo, necesaria para satisfacer las demandas de las crías y aminorar los costos ocasionados por tal inversión.

A diferencia de otros pigmentos, las coloraciones dependientes de carotenoides son señales honestas que indican la condición fisiológica de los machos (McGraw & Hill, 2000). Estas coloraciones resultan particularmente sensibles a factores ambientales (e.g. alimentación,

parásitos, altos niveles de mercurio; McGraw & Hill, 2000; Giraudeau *et al.*, 2015), lo que las convierte en señales honestas (Zahavi, 1975; Gray, 1996; Siefferman & Hill, 2003) que reflejan la capacidad de un individuo de hacer frente al compromiso de usar los carotenoides para su mantenimiento o como ornamentos (Losdat *et al.*, 2011). Además, reflejan su capacidad de adquirir (mediante el forrajeo), absorber y metabolizar dichos pigmentos (Hill, 1992).

Ya que las coloraciones basadas en carotenoides son señales honestas, sólo los individuos de buena calidad, en términos de capacidad de forrajeo, estado nutricional, salud y condición, podrán expresar tales rasgos (Siefferman & Hill, 2003; Ewen *et al.*, 2008) convirtiendo a dichas coloraciones en buenos candidatos para señalar la calidad de un buen padre. Además, como se mencionó anteriormente, las propiedades antioxidantes de los carotenoides pueden ayudar a aliviar los costos de la reproducción (Losdat *et al.*, 2011), por lo que es posible pensar que un macho que expresa una señal basada en carotenoides podría invertir más en el cuidado parental sin comprometer futuros eventos reproductivos, uno de las principales limitantes del cuidado parental (Kokko & Jennions, 2008), ya que es capaz de aminorar los costos del cuidado actual.

La relación entre la coloración del plumaje en aves y el cuidado parental se ha explorado en numerosas ocasiones en estudios intra-específicos (por ejemplo: Møller & Thornhill, 1998; Linville *et al.*, 1998; Smiseth *et al.*, 2001; Senar *et al.*, 2002; Mitchell *et al.*, 2007) bajo tres principales hipótesis. Una de ellas es la hipótesis del buen padre, la cual sugiere que la expresión de los ornamentos refleja la capacidad del macho de invertir en su progenie (Heywood, 1989; Hoelzer, 1989; Linville *et al.*, 1998; Smiseth *et al.*, 2001). Por tanto, al elegir a los machos más ornamentados las hembras deberán beneficiarse directamente al obtener mayor aporte por parte de su pareja en el cuidado parental.

Contrarias a la del buen padre, las otras dos hipótesis establecen una relación negativa entre el cuidado parental y la coloración de los machos. La primera de ellas es la hipótesis de la asignación diferencial ("*differential allocation*"; Burley, 1986), la cual sugiere que en las especies con cuidado biparental, las hembras eligen a los machos más atractivos y ornamentados para adquirir beneficios indirectos (Smiseth *et al.*, 2001). Es por esto que, aún en especies donde

los machos invierten en la progenie, podría existir una relación negativa entre la señal de calidad y la inversión en el cuidado parental por parte de los machos, si las hembras, al estar con machos atractivos y de buena calidad, aumentan su inversión para compensar la pérdida de la inversión del macho. Por tanto, si la coloración masculina actúa como un indicador de los beneficios indirectos más que de los directos, las hembras con machos más coloridos pueden aumentar su inversión en el cuidado parental (Smiseth *et al.*, 2001; Mitchell *et al.*, 2007) ya que pretenden prevenir la deserción de sus atractivos compañeros (Sanz, 2001). Esto puede permitir que los machos atractivos reduzcan su inversión en el cuidado para obtener una ventaja en su propia supervivencia o en su éxito reproductivo (Møller & Thornhill, 1998; Sanz, 2001; Smiseth *et al.*, 2001).

Finalmente, la hipótesis de las disyuntivas (“*trade-off*”) (Williams, 1966; Magrath & Komdeur, 2003), que no está desligada de la hipótesis de asignación diferencial, supone que los machos más atractivos y ornamentados proporcionan menos cuidado parental porque logran un mayor éxito reproductivo al buscar nuevas oportunidades de apareamiento, como fertilizaciones extra-pareja o, en el caso de especies polígamas, nuevas compañeras (Mitchell *et al.*, 2007). En esta hipótesis, al igual que en la anterior, las hembras estarían obteniendo beneficios indirectos al aparearse con machos muy atractivos.

Estas tres hipótesis representan predicciones contrastadas. Es por esto que en este trabajo busco analizar si las disyuntivas observadas a nivel intraespecífico (micro-evolutivo) se observan también a nivel interespecífico (macro-evolutivo), en una escala amplia, con la finalidad de identificar los factores que influyen sobre la presencia y la evolución de la coloración; considerando como punto de partida la posible relación existente entre la coloración del plumaje basada en carotenoides y la inversión en el cuidado parental por parte de los machos del grupo de las passeriformes.

La relación que planteo entre la coloración por carotenoides y el cuidado parental, surge de las ideas de que la presencia de señales indirectas pueden indicar a las hembras la propensión del macho a ser un buen padre. Por tal motivo, propongo que la coloración dependiente de

carotenoides en el plumaje de los machos de aves paseriformes ha evolucionado como una señal honesta de la “calidad de los padres”, por lo que esta coloración estará presente en aquellas especies donde la inversión del macho sea relevante o hasta indispensable para el éxito de las crías. Además, busco averiguar si específicamente la actividad de la “alimentación de las crías” como parte crucial de la inversión en el cuidado parental de los machos se relaciona positivamente con la presencia y cantidad de estas señales dada su estrecha relación con la capacidad de forrajeo.

Las aves paseriformes (orden Passeriformes) conforman el orden más grande y diverso de todo el grupo de las aves (Edwards & Harshman, 2013). Son también conocidas como “aves de percha” (Edwards & Harshman, 2013) y representan el 61% de las *ca.* 10,000 especies de aves existentes con aproximadamente 5,983 representantes (Dale *et al.*, 2015). Se distribuyen por todo el mundo, exceptuando la Antártida, alcanzando mayor diversidad en los trópicos (Edwards & Harshman, 2013). Debido a su tamaño corporal generalmente pequeño (de 1.4 kg a solo unos pocos gramos), su alta diversidad y su relativa facilidad de observación, recolección y estudio, las aves paseriformes han atraído la atención de una amplia cantidad de biólogas y biólogos descriptivos y experimentales, incluyendo sistemáticos, ecólogos conductuales, y biólogos evolutivos (Edwards & Harshman, 2013). Al ser un grupo muy diverso, las paseriformes presentan diferentes tipos de coloración en su plumaje, como las melaninas y las coloraciones estructurales, sin embargo, el 41% de las especies de aves de percha presentan coloración por carotenoides (Thomas *et al.*, 2014). Además, en comparación con otros órdenes de aves, como por ejemplo las Galliformes, se ha observado que las paseriformes extraen y acumulan de manera más eficiente los carotenoides de los alimentos (McGraw, 2005). Las aves paseriformes desarrollan más comúnmente colores basados en carotenoides que las aves de antiguos linajes como las Galliformes, y las diferencias fisiológicas en la acumulación de carotenoides pueden explicar por qué los pájaros cantores aprovechan los pigmentos carotenoides como señales visuales.

Desde el punto de vista estadístico, al trabajar con un grupo de especies es necesario aplicar un método apropiado para establecer las relaciones entre las variables de interés debido a que al

tener diversas relaciones de parentesco entre las especies, resultado de los diferentes grados de ascendencia compartida, no pueden tratarse como datos independientes (Felsenstein, 1985; Martins & Hansen, 1997). Los métodos comparativos filogenéticos se han convertido en una herramienta ampliamente utilizada para abordar las cuestiones relacionadas con los procesos evolutivos a largo plazo mediante el análisis de datos recopilados en múltiples especies y la incorporación de su filogenia (von Hardenberg & Gonzalez-Voyer, 2013), con la finalidad de controlar el efecto que las relaciones filogenéticas puedan tener sobre la asociación de las variables (Mahler & Tubaro, 2002). En el caso particular de las variable de respuesta de este estudio, la tendencia de las especies de conservar características de coloración ancestral puede limitar la expresión de diversas señales.

Por otra parte, los análisis comparativos a menudo incluyen numerosas variables, que pueden estar directa o indirectamente relacionadas con las variables de interés por lo que es importante tomarlas en cuenta en los análisis (Freckleton, 2009; von Hardenberg & Gonzalez-Voyer, 2013). Es probable que la variación interespecífica en el color del plumaje se vea afectada por una variedad de factores, por lo que en este proyecto incluí cuatro variables que pueden estar influyendo en la coloración del plumaje basado en carotenoides: la dieta, el tamaño corporal, la distribución geográfica y la poliginia.

La dieta resulta de gran importancia para la coloración del plumaje basada en carotenoides debido a que los carotenoides se adquieren de los alimentos, por lo que la mayoría de los estudios filogenéticos que han trabajado con la coloración por carotenoides se han centrado en el papel de la dieta con la predicción de que las especies que muestran coloraciones basadas en carotenoides consumirán más alimentos ricos en estos pigmentos (McGraw, 2005). Sin embargo, la adquisición y uso de los carotenoides de la dieta parecen estar limitadas por aspectos ecológicos y fisiológicos relacionados con el tamaño corporal de cada especie (Tella *et al.*, 2004). El tamaño corporal está muy relacionado con las historias de vida de las especies, pudiendo plantear posibles restricciones para el desarrollo de la coloración del plumaje en las aves (Galván *et al.*, 2013). Por otra parte, la distribución geográfica puede influir en la coloración al existir marcadas diferencias en las zonas tropicales y templadas (e.g. la carga

parasitaria, la diversidad de alimentos con carotenoides y la estacionalidad; Møller, 1998; Martínez, 2013; Charles, 2014; Novotny & Miller, 2014). Además, la importancia de contemplar el grado de poliginia, cuyo definición radica en que, al estar fuertemente ligado con el cuidado parental de forma negativa, éste podría estar influyendo en la expresión de coloración por carotenoides. Asimismo, se ha observado que el dimorfismo en la coloración del plumaje es mayor en especies polígamas (Dunn *et al.*, 2001).

En este estudio pretendo relacionar la presencia de carotenoides en el plumaje de los machos de 394 especies de aves paseriformes con su inversión relativa en el cuidado parental mediante dos métodos comparados filogenéticos: El modelo de mínimos cuadrados generalizados (PGLS por sus siglas en inglés) y por regresiones logísticas filogenéticas. Ambos métodos controlan por la covarianza esperada en los residuales de los modelos lineales, basada en la historia evolutiva compartida de las especies, asumiendo que los rasgos han evolucionado bajo un modelo de movimiento browniano (PGLS) y un proceso de Markov (regresión logística) (Martins & Hansen, 1997; Ives & Garland, 2010; Symonds & Blomberg, 2014) con la finalidad de eliminar el error causado por la no independencia de los datos (Felsenstein, 1985). Además, los modelos incluyen covariables que pueden estar influyendo en dicha relación, estas son la dieta, el tamaño corporal, la distribución geográfica y el grado de poliginia.

Hipótesis y predicciones

Hipótesis: En especies en las cuales los machos contribuyen al cuidado parental, se favorecerá la evolución de señales de color dependientes de carotenoides que permitan a las hembras obtener información sobre qué tan propensos son los machos en invertir en sus futuras crías.

Predicción 1: La presencia de coloración por carotenoides en el plumaje de los machos estará presente en aquellas especies donde la aportación del macho en el cuidado parental sea equitativa o mayor a la de la hembra.

Predicción 2: La presencia de coloración por carotenoides en el plumaje de los machos estará presente en aquellas especies donde el macho participe en la alimentación de las crías al ser un indicador de la capacidad de forrajeo.

Objetivo

Analizar si la coloración por carotenoides en el plumaje de aves paseriformes evoluciona como una señal de la inversión del macho en el cuidado parental.

Métodos

OBTENCIÓN DE LA INFORMACIÓN

Inversión en cuidado parental

Evalué la inversión en el cuidado parental por parte del macho mediante un promedio de la participación relativa del macho en tres actividades:

1. Construcción del nido
2. Incubación de los huevos
3. Alimentación de las crías

La información del cuidado parental fue previamente colectada, catalogada y calificada por Liker *et al.*, 2015. Dada la varianza en la información disponible para las especies con respecto a la participación relativa del macho, los datos para cada una de las actividades evaluadas se basan en una puntuación del 0 al 4 donde el 0 indica la ausencia total de inversión en el cuidado paterno, 1: inversión del 1 al 33%, 2: inversión del 34 al 66%, 3: inversión del 67 al 99%, 4: 100%, el macho es el único responsable del cuidado parental (véase Liker *et al.*, 2015). La base de datos original de Liker y colaboradores incluye información para siete actividades de 792 especies de diversos órdenes de aves pero debido al enfoque de este trabajo, solo utilicé la información de 392 especies, correspondientes a 66 familias, pertenecientes al orden de los paseriformes.

Carotenoides

Para estimar la cantidad de carotenoides en el plumaje, únicamente tomé en cuenta las coloraciones que típicamente dependen de estos pigmentos: los rojos, naranjas y amarillos brillantes (Brush, 1990; Hill, 1999; McGraw, 2005; Mendes-Pinto *et al.*, 2012). Excluí de mi caracterización aquellas coloraciones resultantes de la combinación de carotenoides con otros pigmentos o mecanismos de coloración. Las coloraciones típicas dependientes de carotenoides fueron evaluadas a partir de las ilustraciones de los machos de cada especie disponibles en el *Handbook of the birds of the world alive* (HBW). En el caso de las especies con variación

intraespecífica, usé la ilustración de la subespecie nominal. Evalué la presencia de los carotenoides en el cuerpo del ave de manera binaria, otorgando un valor de 0 cuando no observé coloración típica de carotenoides y 1 cuando había presencia de estos pigmentos, sin importar el área del cuerpo que comprendiera la coloración. Realicé esta clasificación antes de la colecta de datos para las otras variables, y por lo tanto sin información sobre las variables que proponía asociar a la coloración por carotenoides.

Además de mis observaciones, utilicé una clasificación de la presencia/ausencia de coloración basada en carotenoides en el plumaje de las aves realizada por Thomas *et al.* (2014). En este estudio, los autores usaron como referencia una recopilación de especies con coloración por carotenoides, cuya presencia fue confirmada químicamente en análisis anteriores. Con base en estas especies, los autores realizaron una inspección visual, a partir de las ilustraciones del HBW, de la presencia de coloraciones basadas en carotenoides en el resto de las especies para las que no existen pruebas químicas. Posteriormente, para validar químicamente su codificación analizaron 357 especies utilizando cromatografía líquida de alta resolución (HPLC) y espectroscopía Raman con el objetivo de confirmar la presencia de carotenoides en el plumaje al nivel taxonómico de familia. Esta evaluación fue considerada con la intención de dar mayor soporte a los resultados de este trabajo, al comparar los análisis de mi evaluación con los de otra que ha comprobado por métodos físicoquímicos la presencia de carotenoides.

Por otra parte, con el propósito de obtener una caracterización cuantitativa de la cobertura de la coloración basada en carotenoides, tres observadores independientes al proyecto evaluaron la extensión de dicha coloración en el plumaje de los machos a partir de ocho parches. Para la determinación y calificación de los parches, modifiqué el método propuesto por Owens y Hartley (1998) adecuándolo a los objetivos de este proyecto. En total, dividí el cuerpo del ave en ocho parches: cabeza; garganta; pecho; vientre; dorso; rabadilla; alas; y cola (anexo 1, fig. A.1.1 y A.1.2). Cada parche fue calificado de manera independiente con un 0 cuando no contenía carotenoides, un 1 cuando la coloración por carotenoides se encontraba en menos de la mitad del parche y un 2 cuando se encontraba en más de la mitad. Posteriormente, realicé la suma del valor de cada parche para sacar un promedio por cada observador (véase anexo 3). Cabe resaltar que todas las clasificaciones fueron realizadas de tal manera que los observadores no sabían el

grado de inversión parental por parte de los machos, de esta manera eran “ciegos” con respecto a la hipótesis que se estaba poniendo a prueba.

Debido a que todos los coeficientes de correlación de Pearson entre los resultados de los observadores fueron mayores a 0.87, realicé un promedio final con los datos de los tres observadores para obtener la caracterización total de carotenoides para cada especie. Para facilitar el trabajo de los observadores, se les entregó un cuestionario con instrucciones detalladas sobre el área que abarca cada parche y cómo calificarlos, así como dos gamas de colores para facilitar la identificación de la presencia de carotenoides: una típica de coloraciones dependientes de éstos (Brush, 1990; Hill, 1999) y otra con coloraciones amarillas, naranjas y rojas opacas que podrían resultar confusas pero que probablemente son causadas por otros pigmentos (e.g. melaninas).

Estas muestras de coloraciones las extraje de las ilustraciones de las especies de las que existen análisis químicos sobre los pigmentos de su plumaje (Thomas *et al.*, 2014) (véase imagen A1.3 y A1.4). Asimismo, los observadores realizaron otro cuestionario de manera simultánea al que se describe anteriormente calificando únicamente la presencia (1) o ausencia (0) de coloración por carotenoides en cada parche (véase anexo 1, fig A1.3), con la finalidad de tener un control intra-observador. Sin embargo, el coeficiente de correlación de Pearson entre los promedios finales de ambos cuestionarios fue de 0.98 por lo que reportaré únicamente los resultados del primer cuestionario descrito al ser una caracterización ligeramente más fina.

La calificación de presencia y ausencia de cada una de las ilustraciones representa una hipótesis a resolver, por lo que es posible tener error tipo I (carotenoides presentes pero no codificados) y error tipo II (carotenoides ausentes pero codificados como presentes) por cada una de ellas. Los errores tipo I pueden presentarse ya que, al ser más difíciles de evaluar, excluí de la codificación aquellas coloraciones resultantes de la combinación de carotenoides con otros pigmentos, como las melaninas o con las coloraciones estructurales, que resultan en coloraciones azules, verdes, rosas o moradas (Olson & Owens, 2005). Los errores tipo II pueden presentarse por coloraciones confusas o exageradas por parte de los y las artistas de cada ilustración. Es evidente que la

presencia de ambos tipos de errores prevalecerá mientras no se tengan pruebas químicas sobre la presencia de carotenoides en cada una de las especies.

La evaluación de la coloración a partir de los esquemas del HBW representa una alternativa válida para determinar el color en aves passeriformes. De hecho, el objetivo de estos esquemas es reflejar con la mayor exactitud posible la coloración típica de una especie de tal manera que la imagen sea una referencia adecuada para la identificación del taxón o ejemplar. Como tal, se debe tener especial cuidado en reproducir la coloración con precisión y los esquemas ilustraciones del HBW son considerados de excelente calidad (Starck, 1996; Dale *et al.*, 2015). Por otra parte, estudios anteriores han encontrado que la coloración en estos esquemas está altamente correlacionada con la coloración en muestras de museo (medidas por espectrometría), y varios estudios comparativos previos han usado la coloración en estos esquemas para probar hipótesis sobre la evolución del color en aves (Dale *et al.*, 2015).

Covariables

Dieta

La información de la dieta, es decir de qué se alimentan y en qué proporción, la obtuve de la literatura, específicamente del HBW. De acuerdo con Olson & Owens (2005), clasifiqué la dieta en siete diferentes grupos según su contenido medio en carotenoides (Tabla 1) con la finalidad de estimar la cantidad de dichos pigmentos en la dieta de cada especie. Debido a que la mayoría de las especies no se alimenta únicamente de un solo grupo, les otorgué valores relativos según la importancia de cada grupo en su dieta basándome en las descripciones del HBW. Multipliqué los valores relativos para cada grupo por la cantidad de carotenoides contenidos para después sumarlos y obtener el total de carotenoides consumidos en 100g de alimento para cada especie.

Tabla 1. Categorías de dieta utilizadas en la evaluación de la ingesta de carotenoides en los alimentos. El contenido medio de carotenoides es la media registrada de la literatura disponible. Modificado de Olson & Owens (2005).

Categorías	Contenido medio de carotenoides (g/100g)
Semillas, nueces, madera	0.0001
Néctar, polen, sabia, exudados	0.003
Vertebrados	0.006
Invertebrados	0.007
Follaje, flores y hongos	0.033
Frutos	0.075
Algas, diatomeas	0.350

Por ejemplo, *Malurus coronatus* se alimenta únicamente de insectos, por lo que la cantidad de carotenoides en el grupo de insectos se multiplica directamente por 1 teniendo un total de 0.007g/100g de carotenoides, por el contrario *Piranga olivacea* se alimenta principalmente de insectos pero ocasionalmente llega a comer pequeños frutos, por lo que la cantidad de carotenoides en el grupo de insectos lo multipliqué por 0.8 mientras que la cantidad de carotenoides en el grupo de frutos lo multipliqué por 0.2 para finalmente sumar el resultado de ambas multiplicaciones. El valor de 0.8 se mantuvo en todos los alimentos que la literatura especifica como principales en la dieta, mientras que a los alimentos descritos como “esporádicos”, se les otorgó el valor de 0.2; valores que sumados dan 1 según la importancia del grupo en su dieta. En caso de que hubiera más de un grupo principal o esporádico, se dividió el 0.8 y el 0.2 respectivamente entre el total de grupos de alimentos ingeridos.

Tamaño corporal

Como medida de tamaño corporal utilicé la masa corporal de los machos medida en gramos. Para asegurar que los datos se apegan a los supuestos de los análisis comparados los transformé en logaritmo en base 10. Los datos de masa corporal fueron obtenidos de Liker *et al.* (2015) para casi todas las especies. En el caso de las especies que carecían de datos, los extraje del HBW.

Distribución geográfica

La distribución geográfica medida fue la zona en la que cada especie se reproduce y la obtuve a partir del HBW. Para obtener la distribución de reproducción, dividí la distribución de las ave en tres grandes zonas: tropicales (Distribución A), no tropicales (Distrución B) y las que se reproducen en ambas zonas (Distribución C). Consideré como tropicales aquellas que viven entre los trópicos de Cáncer (latitud de 23° 26' 50" al norte del ecuador) y de Capricornio (latitud de 23° 26' 14" al sur del ecuador). Por otra parte, consideré como especies no tropicales a todas aquellas que se reproducen fuera la zona intertropical. Además, tomé como tercera zona al grupo de aves que se reproducen tanto en la zona intertropical como en el resto del planeta. Usé las paralelas geográficas de la Tierra como referencia para facilitar la clasificación de la distribución. Sin embargo, desde el punto de vista biogeográfico, la zona tropical puede extenderse más allá de las líneas de los trópicos ya que éstas constituyen únicamente un concepto matemático.

Poliginia

La poliginia, que es cuando un macho se aparea con múltiples hembras (Davies et al., 2012), fue contemplada en este proyecto como un sucedáneo de las oportunidades de apareamiento. Siguiendo estudios anteriores (Olson *et al.*, 2008; Liker *et al.* 2013) la poliginia fue medida mediante una puntuación del 0 al 4, donde el 0: indica que no hay poliginia o es muy rara (< 0.1%), 1: poliginia rara (0.1-1%), 2: poliginia poco frecuente (1-5%), 3: poliginia moderada (5-20%) y 4: poliginia común (>20% incluyendo machos que forman leks). Los porcentajes fueron obtenidos de la frecuencia de poliginia para las especies en las que ésta estaba disponible, para las que no, se estimó el porcentaje según descripciones de la especie. Al igual que el cuidado paterno, estos datos nos fueron amablemente otorgados por Andrés Liker y Tamas Székely (ver Liker *et al.*, 2015).

ANÁLISIS ESTADÍSTICOS

Para representar las relaciones filogenéticas entre las especies extraje de *A Global Phylogeny of Birds* (<http://birdtree.org>) una muestra de 100 árboles filogenéticos basados en el superárbol

propuesto por Jetz *et al.* (2012). Únicamente utilicé un árbol, que fue elegido al azar, para los análisis estadísticos. Éstos los realicé con los paquetes CAPER para los datos continuos (Orme *et al.*, 2013) y PHYLOLM para los datos binarios (Ho & Ane, 2014) en el programa RStudio versión 0.99.473.

Para analizar los datos de presencia/ausencia utilicé una regresión logística filogenética para variables binarias dependientes, la cual es comparable con el modelo de mínimos cuadrados generalizados filogenéticos (PGLS por sus siglas en inglés). La regresión logística estima la señal filogenética a través de α , cuyo valor varía entre 0 y 1. Cuanto más grande es el valor de α , menor es la correlación filogenética entre las especies. Esto es debido a que α calcula la tasa de transición en la variable dependiente, o sea la velocidad a la que se pierden las correlaciones filogenéticas entre las especies, por lo que si tiene valores grandes, entonces las transiciones entre 0 y 1 ocurren rápidamente, rompiendo la tendencia de que las especies estrechamente relacionadas se parecen unas a otras (Ives & Garland, 2010).

Sin embargo, cabe destacar que este método se basa en simulaciones para estimar el valor de significancia de la relación entre variables. Cuando la señal filogenética es fuerte (α se acerca a 0), existe menos variabilidad en los estados de carácter discreto, y por tanto hay menos posibilidad de obtener combinaciones distintas de los estados de carácter en las simulaciones debido a que todas las especies tienen el valor de rasgo de su antepasado común, habiendo por tanto poca variación entre las especies lo que complica el poder que tiene el método para detectar correlaciones filogenéticas (ver Ives & Garland, 2010). Esto, aunado a un tamaño de muestra pequeño o, particularmente para este estudio, a una gran cantidad de variables a evaluar, hace que la estimación de p sea poco confiable, pudiendo obtener un resultado más robusto a través de intervalos de confianza (Ives & Garland, 2010). Los intervalos de confianza al 95% fueron calculados a través del método de “*bootstrap* paramétrico” con 1000 iteraciones.

Para los análisis con datos continuos (carotenoides medidos a través de parches), usé el modelo de mínimos cuadrados generalizados filogenéticos (PGLS) para considerar la no independencia de los datos debido a las relaciones evolutivas entre las especies (Martins & Hansen 1997; Freckleton *et al.*, 2002). Las regresiones de PGLS con una variable de respuesta continua utilizan

métodos de máxima verosimilitud para estimar λ , la señal filogenética, que evalúa el grado de covarianza en los residuos del modelo resultado de las relaciones filogenéticas entre las especies (cuando $\lambda= 0$ no existe señal filogenética, y cuando $\lambda= 1$ existe una fuerte señal filogenética) (Pagel, 1999; Freckleton et al., 2002). En otras palabras, estima el efecto de la ancestría compartida en la relación entre la coloración por carotenoides y el resto de las variables analizadas (Fitzpatrick *et al.*, 2012).

En total realicé nueve regresiones múltiples, tres PGLS y seis regresiones logísticas. El primer conjunto de análisis, tres en total, es decir, un análisis para cada caracterización de carotenoides, contempla el efecto combinado de todas las covariables, incluyendo la inversión en el cuidado paterno sobre la coloración basada en carotenoides de 346 especies. El tamaño de la n disminuyó debido a que la covariable “poliginia” carecía de información para 46 de las especies de este trabajo. Ya que la hipótesis de la asignación diferencial (Burley, 1986) establece una relación negativa entre la ornamentación y la inversión en el cuidado parental en especies con cuidado biparental, excluí del segundo conjunto de análisis a las especies sin inversión en el cuidado paterno con la finalidad de explorar si lo propuesto por Burley (1986) pudiera eliminar el sesgo que éstas podrían causar en la relación de la presencia de carotenoides con la inversión en el cuidado paterno. Este segundo conjunto de análisis evaluó el efecto combinado de las mismas variables sobre la coloración de únicamente 318 especies.

Finalmente, en el último conjunto de análisis evalué el efecto de cada una de las variables sobre la coloración basada en carotenoides para cada caracterización. La diferencia de este conjunto de análisis con relación al primero, radica en que la medición de la inversión en el cuidado paterno fue remplazada por uno de sus componentes, la alimentación de las crías, con la finalidad de observar cómo se relacionaba esta actividad con la presencia y cantidad de carotenoides en los machos, dada la relación de esta señal con la capacidad de forrajeo. La n de estos análisis fue de 333 taxones ya que 13 de las 343 especies evaluadas en el primer conjunto de análisis carecían de datos para la actividad de alimentación de las crías. Para cada uno de los análisis, el árbol filogenético fue recortado en función del tamaño de muestra.

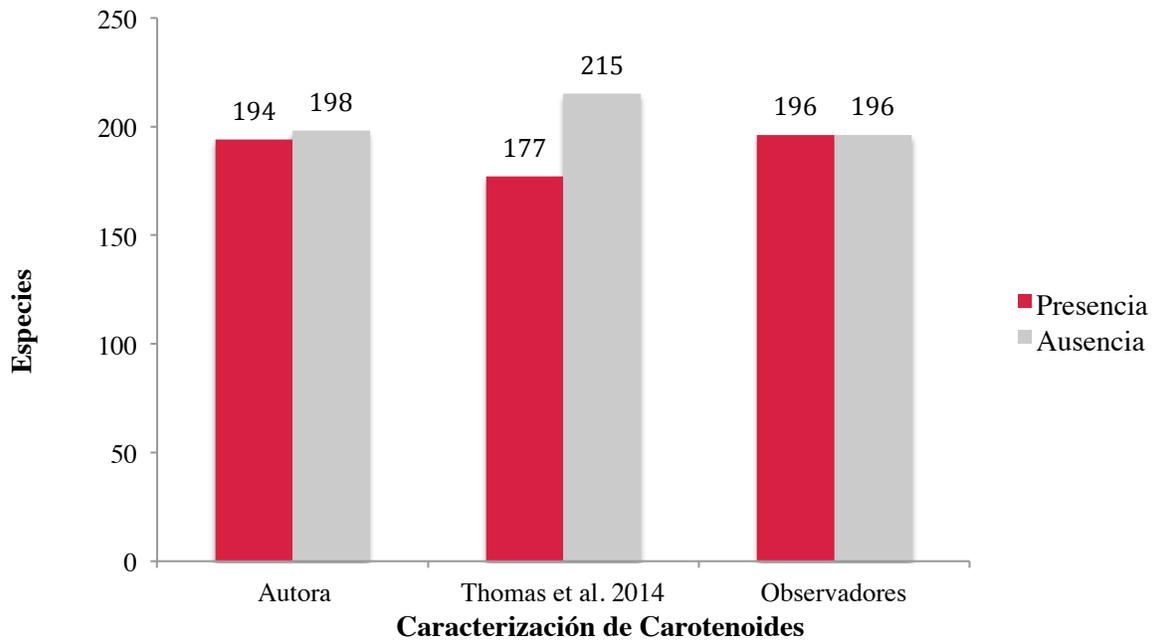
Resultados

Los análisis incluyeron a 392 especies de las 5,954 especies de aves paseriformes reportadas por Jetz *et al.*, (2012). Estas 392 especies representan el 6.57% de las especies totales de este orden, las especies están distribuidas en 66 familias, por lo que los análisis incluyeron un 66% de las familias reportadas para el orden Passeriformes. Sin embargo, el tamaño de muestra que pude incluir en los distintos conjuntos de análisis, disminuyó a 346 especies para los análisis con todas las variables, 318 especies para los análisis que excluyen a los machos que no participan en el cuidado y 333 especies para los análisis que consideraban a la alimentación de las crías como única actividad del cuidado paterno. Esto disminuye la proporción de especies contempladas a 5.8%, 5.3% y 5.6% respectivamente. La mayor limitante para incrementar el tamaño de muestra es la falta de información para la variable de la inversión en el cuidado paterno ya que es bastante detallada y por esto no está disponible para muchas especies.

Como se mencionó anteriormente, en este estudio se busca analizar el efecto de diversas variables sobre la coloración dependiente de carotenoides en el plumaje por lo que la coloración es la variable de respuesta y la inversión en el cuidado paterno, la dieta, el tamaño corporal, la distribución geográfica y la poliginia representan las variables predictoras.

LA PRESENCIA DE CAROTENOIDES EN LAS AVES PASERIFORMES

A pesar de la alta repetibilidad en la caracterización de la presencia/ausencia de carotenoides en el plumaje, las tres caracterizaciones arrojaron resultados ligeramente diferentes (Gráfica 1). Según el coeficiente de correlación de Kendall para variables binarias, la concordancia más elevada entre las caracterizaciones de la presencia/ausencia de carotenoides en el plumaje fue entre la clasificación realizada en este trabajo y la realizada por Thomas *et al.* (2014), la cual muestra un coeficiente de correlación de 0.74. Por otro lado, los coeficientes de correlación entre la caracterización realizada por los observadores independientes con respecto a la de Thomas *et al.* (2014) y a la de la autora fue de 0.60 y 0.68, respectivamente.



Gráfica 1. Presencia y ausencia de carotenoides en el plumaje de aves paseriformes

ANÁLISIS ESTADÍSTICOS

Presencia de coloración dependiente de carotenoides en los machos de todas las especies.

Regresión Logística Filogenética para Variables Binarias Dependientes

Los análisis realizados con la caracterización de Thomas *et al.* (2014) y la de la autora del proyecto arrojaron resultados muy similares. Ambos análisis tuvieron un α cercana a 0, lo que indica una elevada señal filogenética ($\alpha = 0.040$, Tabla 2.1 y $\alpha = 0.020$, Tabla 2.2). Además, según el valor de p y los intervalos de confianza, ambos análisis muestran un efecto negativo del cuidado paterno en la presencia de carotenoides en el plumaje. Esto indica que, contrario a lo predicho, las especies con machos que presentan coloración dependiente de carotenoides en su plumaje invierten menos en el cuidado de las crías. Sin embargo, ninguno de estos dos análisis mostró relación alguna entre la coloración y la poliginia (ver Tabla 2.1 y 2.2).

Aunque el efecto de algunas de las variables no presentó un valor de p significativo ($p < 0.05$) en la evaluación de carotenoides realizada en este estudio, los intervalos de confianza no incluyen al

valor de 0 por lo que no es posible descartar un efecto significativo de tales variables sobre la coloración por carotenoides. La dieta se relaciona de forma positiva con la coloración, lo cual indica que las especies con coloración por carotenoides consumen una mayor cantidad de carotenoides en su dieta. Por otra parte, el tamaño presentó una relación negativa con la coloración indicando que las especies con coloración dependiente de carotenoides son más pequeñas. Finalmente, la distribución geográfica no mostró resultados significativos para ninguno de los análisis, lo que indica que no existen diferencias en la coloración por carotenoides entre las aves tropicales y de regiones templadas (ver Tabla 2.1 y 2.2).

Tabla 2.1. Influencia de la inversión en el cuidado paterno y el resto de las covariables en la coloración dependiente de carotenoides. Modelo de regresión logística filogenética. Caracterización de carotenoides realizada en este estudio

	$\alpha^a = 0.04$					
	β^a	EE ^a	z^a	p^a	IC ^a	
Cuidado Parental	-0.489	0.209	-2.337	<u>0.019</u>	<u>-0.901</u>	<u>-0.102</u>
Dieta	13.693	7.636	1.793	0.072	<u>13.481</u>	<u>13.863</u>
Tamaño	-0.534	0.341	-1.565	0.117	<u>-1.284</u>	<u>-0.013</u>
Distribución B^b	0.050	0.374	0.133	0.893	-0.789	0.654
Distribución C^b	-0.080	0.343	-0.233	0.815	-0.891	0.459
Poliginia	0.028	0.069	0.408	0.683	-0.104	0.163

^a Valores estadísticos del modelo: α , señal filogenética; β , pendiente de la regresión; EE, error estándar; IC, intervalos de confianza. ^b Distribución de reproducción no tropical (Distribución B), distribución de reproducción en zonas tropicales y templadas (Distribución C)

Tabla 2.1. Influencia de la inversión en el cuidado paterno y el resto de las covariables en la coloración dependiente de carotenoides. Modelo de regresión logística filogenética. Caracterización de carotenoides realizada por Thomas *et al.* (2014).

	$\alpha = 0.02$					
	β	EE	z	p	IC	
Cuidado Parental	-0.454	0.200	-2.265	<u>0.023</u>	<u>-0.841</u>	<u>-0.118</u>
Dieta	23.771	8.120	2.927	<u>0.003</u>	<u>23.621</u>	<u>24.035</u>
Tamaño	-1.031	0.349	-2.949	<u>0.003</u>	<u>-1.810</u>	<u>-0.537</u>
Distribución B	0.330	0.379	0.871	0.383	-0.504	1.053
Distribución C	0.333	0.347	0.958	0.337	-0.456	1.000
Poliginia	0.036	0.066	0.556	0.577	-0.090	0.164

Modelo de mínimos cuadrados generalizados (PGLS)

En los análisis obtenidos a partir de la caracterización cuantitativa basada en la calificación de ocho parches de coloración, la regresión múltiple mostró una alta señal filogenética. A diferencia de la categorización binaria de la presencia de coloración, el tamaño corporal y cuidado parental no mostraron ningún efecto significativo aunque la pendiente se mantiene en la misma dirección en los tres análisis. Por otra parte, el PGLS mostró una relación significativa entre la dieta y la coloración por carotenoides. Finalmente, al igual que en las regresiones logísticas, ni la distribución ni la poliginia tuvieron un efecto significativo (ver Tabla 2.3)

Tabla 2.3. Influencia de la inversión en el cuidado paterno y el resto de las covariables en la coloración dependiente de carotenoides. Modelo de mínimos cuadrados generalizados filogenéticos. Caracterización de carotenoides realizada por los observadores.

	$\lambda^a = 0.69$		$R^2^a = 0.073$	
	β^a	EE ^a	t ^a	p ^a
Cuidado Parental	-0.071	0.054	-1.309	0.191
Dieta	5.141	1.914	2.685	<u>0.007</u>
Tamaño	-0.141	0.094	-1.499	0.134
Distribución B	-0.009	0.101	-0.095	0.924
Distribución C	0.021	0.090	0.232	0.816
Poliginia	-0.019	0.018	-1.064	0.287

^a Valores estadísticos del PGLS: λ , señal filogenética; R^2 , coeficiente de determinación; β , pendiente de la regresión; EE, error estándar.

Presencia de coloración dependiente de carotenoides en los machos con inversión en

Regresión Logística Filogenética para Variables Binarias Dependientes

Los resultados de los análisis donde se excluyeron las especies cuyos machos no participan en el cuidado parental fueron muy similares al conjunto de análisis anteriores. Una vez más, ambos análisis muestran una fuerte señal filogenética ($\alpha = 0.038$, Tabla 3.1.; $\alpha = 0.018$, Tabla 3.2). En este segundo conjunto de análisis con datos binarios, los efectos de la inversión en el cuidado parental y la dieta resultaron igualmente significativos (Tabla 3.1 y 3.2). Además la dirección de la pendiente se mantuvo igual que en los análisis anteriores. Sin embargo, el efecto del tamaño, aunque significativo en el análisis con la caracterización de Thomas *et al.* (2014) (Tabla 3.2), difiere del análisis anterior cuando la variable de respuesta fue caracterizada de acuerdo con este trabajo siendo no significativa aunque la dirección de la pendiente se mantiene negativa (Tabla 3.1). Al igual que en el primer conjunto de análisis, los efectos de la poliginia y el tipo de distribución no son significativos.

Tabla 3.1. Influencia de la inversión en el cuidado paterno y el resto de las covariables en la coloración dependiente de carotenoides de los machos con cuidado parental. Modelo de regresión logística filogenética. Caracterización de carotenoides realizada en este estudio

$\alpha = 0.038$						
	β	EE	z	p	IC	
Cuidado Parental	-0.670	0.244	-2.743	<u>0.006</u>	<u>-1.093</u>	<u>-0.267</u>
Dieta	13.553	8.401	1.613	<u>0.106</u>	<u>13.329</u>	<u>13.759</u>
Tamaño	-0.480	0.381	-1.259	0.207	-1.272	0.108
Distribución B	0.197	0.447	0.440	0.659	-0.962	1.143
Distribución C	0.077	0.417	0.185	0.853	-1.054	0.782
Poliginia	-0.017	0.078	-0.226	0.820	-0.123	0.148

Tabla 3.2. Influencia de la inversión en el cuidado paterno y el resto de las covariables en la coloración dependiente de carotenoides de los machos con cuidado parental. Modelo de regresión logística filogenética. Caracterización de carotenoides realizada por Thomas *et al.* (2014).

$\alpha = 0.018$						
	β	EE	z	p	IC	
Cuidado Parental	-0.451	0.223	-2.017	<u>0.043</u>	<u>-0.840</u>	<u>-0.157</u>
Dieta	18.372	8.360	2.197	<u>0.027</u>	<u>18.181</u>	<u>18.603</u>
Tamaño	-1.166	0.377	-3.093	<u>0.001</u>	<u>-1.870</u>	<u>-0.657</u>
Distribución B	0.573	0.442	1.297	0.194	-0.428	1.500
Distribución C	0.566	0.416	1.358	0.174	-0.297	1.477
Poliginia	-0.012	0.071	-0.176	0.859	-0.174	0.114

Modelo de mínimos cuadrados generalizados (PGLS)

Al igual que en el PGLS anterior, la única variable que parece tener un efecto significativo sobre la proporción de carotenoides en el cuerpo de los machos es la cantidad de carotenoides en la dieta, la cual mantiene su significancia y la dirección de su pendiente cuando se eliminan del análisis los machos que no realizan cuidado parental ($\beta = 5.452$, $p = 0.007$, Tabla 3.3). El resto de las variables no muestran ningún efecto cuando la variable de respuesta es continua.

Tabla 3.3. Influencia de la inversión en el cuidado paterno y el resto de las covariables en la coloración dependiente de carotenoides de los machos con cuidado parental. Modelo de mínimos cuadrados generalizados filogenéticos. Caracterización de carotenoides realizada por los observadores.

	$\lambda = 0.643$	$R^2 = 0.045$		
	β	EE	t	p
Cuidado Parental	-0.058	0.063	-0.927	0.354
Dieta	5.452	2.032	2.682	<u>0.007</u>
Tamaño	-0.165	0.103	-1.598	0.110
Distribución B	-0.030	0.116	0.264	0.791
Distribución C	0.078	0.107	0.730	0.465
Poliginia	-0.025	0.020	-1.261	0.208

La coloración por carotenoides y la alimentación de las crías

Regresión Logística Filogenética para Variables Binarias Dependientes

A excepción de pequeñas diferencias, al limitar el cuidado parental a la actividad de la alimentación de las crías, los resultados siguen siendo consistentes a los conjuntos de análisis anteriores. En primera instancia, la dieta y el tamaño resultaron significativas en ambas caracterizaciones de este conjunto de análisis (Tabla 4.1 y 4.2). Sin embargo, aunque presenta la misma dirección de la pendiente, la significancia del efecto de la alimentación de las crías difiere entre ambos análisis, resultando no significativo cuando la caracterización de carotenoides es la realizada por la autora (ver Tabla 4.1) y significativo cuando la caracterización es la realizada por Thomas *et al.* (2014) (ver Tabla 4.2). Esta relación negativa, indica que aquellas especies que presentan coloración por carotenoides, alimentan menos a sus crías o no realizan tal actividad como parte de su cuidado parental. Al igual que en el resto de los análisis con datos binarios, la distribución y la poliginia no presentan efectos significativos sobre la coloración del plumaje.

Tabla 4.1. Influencia de la alimentación de las crías como actividad en el cuidado parental y el resto de las covariables en la coloración dependiente de carotenoides. Modelo de regresión logística filogenética. Caracterización de carotenoides realizada en este estudio

$\alpha = 0.043$						
	β	EE	z	p	IC	
Alimentación	-0.137	0.165	-0.826	0.408	-0.467	0.190
Dieta	16.924	8.038	2.105	<u>0.035</u>	<u>16.769</u>	<u>17.045</u>
Tamaño	-0.866	0.355	-2.436	<u>0.014</u>	<u>-1.483</u>	<u>-0.352</u>
Distribución B	-0.096	0.410	-0.235	0.813	-1.003	0.561
Distribución C	-0.248	0.374	-0.661	0.508	-1.016	0.247
Poliginia	-0.014	0.069	-0.207	0.835	-0.090	0.089

Tabla 4.2. Influencia de la alimentación de las crías como actividad en el cuidado parental y el resto de las covariables en la coloración dependiente de carotenoides. Modelo de regresión logística filogenética. Caracterización de carotenoides realizada por Thomas *et al.* (2014).

$\alpha = 0.015$						
	β	EE	z	p	IC	
Alimentación	-0.288	0.156	-1.847	0.064	<u>-0.591</u>	<u>-0.082</u>
Dieta	28.109	8.451	3.326	<u>0.003</u>	<u>23.621</u>	<u>24.035</u>
Tamaño	-1.295	0.354	-3.652	<u>0.003</u>	<u>-1.810</u>	<u>-0.537</u>
Distribución B	0.550	0.393	1.399	0.161	-0.137	1.191
Distribución C	0.429	0.365	1.175	0.239	-0.239	1.132
Poliginia	0.041	0.065	0.641	0.521	-0.073	0.160

Modelo de mínimos cuadrados generalizados (PGLS)

En este caso, el PGLS solo mostró un efecto significativo de la dieta sobre la coloración dependiente de carotenoides en el plumaje aún cuando el cuidado parental es estimado únicamente con base en la alimentación de las crías ($\beta = 5.488$, $p = 0.005$, Tabla 4.3). El resto de las variables no muestran ningún tipo de efecto cuando la variable de respuesta es continua.

Tabla 4.3. Influencia de la alimentación de las crías como actividad en el cuidado parental y el resto de las covariables en la coloración dependiente de carotenoides. Modelo de mínimos cuadrados generalizados filogenéticos. Caracterización de carotenoides realizada por los observadores

	$\lambda = 0.658$		$R^2 = 0.032$	
	β	EE	t	p
Alimentación	-0.026	0.043	-0.593	0.553
Dieta	5.488	1.944	2.822	<u>0.005</u>
Tamaño	-0.124	0.097	-1.284	0.199
Distribución B	-0.001	0.106	0.016	0.987
Distribución C	0.035	0.096	0.372	0.710
Poliginia	-0.019	0.019	-1.004	0.315

Discusión

A grandes rasgos, los resultados son consistentes entre los modelos utilizados en este trabajo, aunque la significancia de las diversas covariables sobre la presencia de carotenoides en el plumaje varía entre las caracterizaciones contempladas en este proyecto a pesar de la alta repetibilidad. Sin embargo, las variables de distribución geográfica y poliginia no muestran efectos significativos en ninguno de los análisis realizados. Por otra parte, la señal filogenética es alta en todos los análisis (>0.5), independientemente de la caracterización de la presencia de carotenoides, lo que resalta la importancia de controlar los efectos de la ancestría compartida sobre nuestras variables. Generalmente, no incluir una filogenia en este tipo de análisis podría arrojar resultados engañosos y, en este estudio en particular, la elevada señal filogenética indica que el riesgo podría ser aún mayor. Por otra parte, los análisis con PGLS mostraron de manera general un valor pequeño de R^2 (varianza explicada), lo cual no es del todo sorprendente puesto que este tipo de análisis involucran una muestra grande y diversa de especies que tienen particularidades que pueden ser muy distintas, por lo que no se espera necesariamente observar valores elevados de varianza explicada por los modelos.

Diferencias en las estimaciones de la coloración dependiente de carotenoides

Por un lado, los análisis realizados con una categorización binaria de la coloración dependiente de carotenoides, realizados por Thomas *et al.* (2014) y por la autora de este trabajo, fueron similares al relacionar de forma negativa la inversión en el cuidado parental por parte del macho con la coloración por carotenoides. Esta relación se mantuvo negativa en todos los análisis sin importar la estimación de cuidado paterno considerada para cada uno. La relación entre estas variables es contraria a la esperada.

Esto quiere decir que los machos con presencia de carotenoides en su plumaje invierten menos en el cuidado de sus crías, por lo que las coloraciones dependientes de carotenoides no son seleccionadas como señales que indiquen la inversión del macho en sus futuras crías. Sin embargo, la poliginia, que comúnmente se asocia de forma negativa con el cuidado parental (Price *et al.*, 1993; Kokko, 1998; Magrath & Komdeur, 2003), no presentó efectos significativos

en ninguno de los análisis. Por otra parte, la dieta también presenta un efecto significativo y positivo sobre la coloración del plumaje en todos los análisis, con un efecto positivo por parte de la dieta lo que indica que especies que tienen una dieta rica en carotenoides presentan coloración por carotenoides en su plumaje. El tamaño corporal también presenta un efecto significativo, sin embargo, en este caso es negativo en todos los análisis logísticos, lo que quiere decir que especies más pequeñas tienden a presentar coloración por carotenoides.

En cuanto a los análisis que incluyeron como variable de respuesta una caracterización continua de la coloración (PGLS), solo es posible notar efectos significativos y positivos de la dieta. La relación significativa entre la dieta y la proporción de carotenoides en la superficie corporal indica que los machos de las especies que tienen una dieta rica en carotenoides no solo presentan coloración por carotenoides en su plumaje, sino que además la superficie corporal teñida con dichos pigmentos es mayor. Por otra parte, la inversión en el cuidado parental por parte del macho y el tamaño, no parecen tener efecto alguno sobre la superficie corporal con coloración por carotenoides. El hecho de que la relación con estas variables no resultara significativa en esta última estimación puede deberse a que dichas variables no están influyendo en la proporción de coloración por carotenoides en el cuerpo, sino que su influencia se nota en que tan propensas son las especies en presentar dicha coloración en el plumaje. En otras palabras, estas variables pueden estar influyendo únicamente en la presencia de carotenoides en el plumaje y no en la cantidad de éstos pigmentos.

A pesar de la similitud en los resultados, el estudio de Thomas *et al.* (2014) incluye un método de determinación química para la evaluación de la coloración. Estos datos podrían ayudar a disminuir la probabilidad de errores de tipo II (carotenoides ausentes pero codificados como presentes). Por ejemplo, al comparar la estimación binaria de este proyecto con la de Thomas *et al.* (2014), 34 especies fueron identificadas con presencia de carotenoides pero, de acuerdo con el trabajo de que yo calificué con presencia de carotenoides pero que Thomas y colaboradores, estas mismas especies fueron calificadas con ausencia de estos pigmentos; dentro de estas especies se encuentra el género *Lamprotornis*, el que incluye posee especies con coloraciones amarillentas que no presentan carotenoides.

La coloración por carotenoides y el cuidado parental

Los análisis de este trabajo muestran una relación negativa entre la coloración dependiente de carotenoides en el plumaje de los machos y su inversión en el cuidado parental. Por tanto, la presencia de coloraciones por carotenoides no se relaciona con el beneficio directo del cuidado parental. Estos resultados rechazan la hipótesis del estudio, por lo que la presencia de carotenoides en el plumaje no es una señal que evoluciona como un indicador de la propensión de un individuo de invertir en sus futuras crías. Sin embargo, las coloraciones brillantes proporcionadas por los carotenoides siguen siendo seleccionadas por las hembras en muchas especies (ver Olson & Owens, 1998; Hill, 1999; McGraw *et al.*, 2002; Losdat *et al.*, 2011).

La preferencia por las coloraciones dependientes de carotenoides puede deberse a que las hembras están recibiendo otro tipo de beneficios diferentes al cuidado parental. Por ejemplo, diversos estudios intra-específicos han relacionado la expresión de coloraciones dependientes de carotenoides con la defensa del territorio y la dominancia (ver Searcy, 1979; Shawcross & Slater, 1984; Eckert & Weatherhead, 1987; McGraw & Hill, 2000). De acuerdo en esto, se podría sugerir que las hembras podrían estar obteniendo los beneficios de un buen territorio de anidación, los cuales podrían resultar más trascendentes que una inversión equitativa entre ambos padres.

Por otra parte, los beneficios indirectos podrían ser los principales determinantes de la preferencia de las coloraciones basadas en carotenoides sobre otros mecanismos de coloración. Por tanto, la evolución de estas coloraciones dependerá de su capacidad de fungir como señales que indiquen los beneficios genéticos que heredará la descendencia, como crías atractivas o de buena calidad genética. Si bien la honestidad de estas señales no refleja la capacidad de un macho de ser buen padre, se ha sugerido que los colores basados en carotenoides reflejan la calidad genética general o las diferencias en las capacidades de metabolización (Hamilton & Zuk, 1982; Blount, 2004). Además, si la resistencia al estrés oxidativo es hereditaria (Kim *et al.*, 2010), las hembras estarán recibiendo beneficios indirectos al tener una descendencia con mayor resistencia a éste.

Sin embargo, sigue abierta la interrogante de por qué los machos de especies capaces de expresar coloraciones dependientes de carotenoides en su plumaje invierten menos en el cuidado parental, siendo posible que estas señales reflejen la condición de un macho. A nivel intraespecífico, Burley (1986) propone la hipótesis de la asignación diferencial para explicar la relación negativa entre la coloración y la inversión de los machos en el cuidado parental. La autora propone que en especies con cuidado biparental, los machos con coloraciones más atractivas prefieren invertir más en su propia supervivencia y/o tener más de una pareja, ya que las hembras están dispuestas a compensar la disminución en la inversión parental del macho con tal de que éste no deserte ya que los beneficios de compensar son mayores a los costos. Los análisis donde excluí a las especies cuya inversión del macho en el cuidado parental es nula, con la intención de explorar si lo observado por Burley (1986) a nivel intra-específico también se aplica a nivel macroevolutivo siguen mostrando una relación negativa entre el cuidado parental y la coloración, independientemente de la disminución del tamaño de muestra (ver Tablas 3.1 y 3.2). Por lo que los resultados sugieren que la hipótesis de la “asignación diferencial” podría también emplearse a nivel inter-específico.

Por otra parte, el tercer conjunto de análisis donde se relacionó la actividad de la alimentación de las crías con la presencia de coloración por carotenoides también mostró una pendiente negativa, aunque ésta solo fue significativa para la estimación de Thomas *et al.*, (2014). A pesar de la relación entre la coloración por carotenoides y la capacidad de forrajeo de los individuos (Hill, 1992; Linville & Breitwisch, 1997; Hōrak *et al.*, 2000), éstos no participan de forma más activa en la alimentación de las crías, incluso los machos de las especies que presentan coloración por carotenoides en el plumaje tienen una inversión relativa menor. Un ejemplo de esto a nivel intra-específico es el caso de pinzón mexicano (*Haemorhous mexicanus*), donde los machos más rojos (más elaborados) alimentan a los pichones muy poco, mientras que los machos opacos (menos elaborados) alimentan a las crías casi dos veces más (Badyaev & Hill, 2002). Esto podría deberse a que los machos prefieren forrajear para su beneficio directo y así mantener estas costosas señales. En segundo lugar, el patrón observado también puede deberse a que en varias especies, los machos con coloraciones dependientes de carotenoides más brillantes adquieren territorios de mayor calidad (Forslund & Pärt, 1995; Wolfenbarger, 1999; Pryke *et al.*, 2001), por lo que las

hembras podrían verse beneficiadas con mayor disponibilidad de alimento cerca de su sitio de anidación lo que facilitaría la labor de alimentar a las crías.

Aunque la hipótesis de este trabajo fue rechazada para la coloración dependiente de carotenoides en el plumaje, aún falta probar si el efecto de la inversión en el cuidado parental sobre la coloración se mantiene cuando ésta se expresa sobre las partes desnudas de las aves, tales como el pico y las patas (e.g. Montoya *et al.*, 2015). La coloración tegumentaria podría ser una mejor señal de la condición masculina o del estado fisiológico actual del macho ya que, a diferencia de la coloración del plumaje que refleja la condición de un individuo al momento de la muda (Duckworth *et al.*, 2003), es una señal dinámica que requiere de una inversión constante, siendo más sensible a las condiciones ambientales (Dale, 2000; Bennett and Owens, 2002; Blount *et al.*, 2003; Faivre *et al.*, 2003). Por lo que probar si esta disminución en el cuidado se mantiene en la expresión de la coloración por carotenoides en las partes desnudas de las aves resulta de gran interés para futuros estudios.

La coloración por carotenoides y la dieta

Tal como se esperaba, la relación entre la coloración por carotenoides y la cantidad de carotenoides en la dieta fue significativa y positiva en todos los análisis. Esta relación señala que las especies que presentan coloración por carotenoides en su plumaje, consumen una mayor cantidad de carotenoides en su dieta, apoyando la explicación tradicional de que las diferencias en la expresión de la coloración basada en carotenoides es la limitación dietética (Hill, 1994; Olson & Owens, 2005). Además, a diferencia del resto de las variables que se tomaron en cuenta para este trabajo, la relación de la coloración con la dieta fue significativa en los análisis de datos binarios y continuos, por lo que no solo podemos asumir que la cantidad de carotenoides en la dieta está relacionada con la expresión de los carotenoides en el plumaje, sino también con la superficie corporal que abarca esta coloración.

La relación encontrada entre la cantidad de carotenoides en la dieta y en el plumaje en este estudio apoya lo observado en diversos estudios intraespecíficos, los cuales han recibido un

mayor respaldo al observar los mismos resultados con diferentes especies, donde se muestra que la variación entre los individuos está estrechamente asociada con la variación en el acceso a los carotenoides de la dieta (e.g. Saino *et al.*, 1999; McGraw *et al.*, 2004; Pike *et al.*, 2007; Senar *et al.*, 2002). Aunque los estudios intraespecíficos tienen un enfoque diferente sobre la relación de la dieta y la coloración por carotenoides, los resultados de este estudio mantienen esta misma relación a un nivel interespecífico ya que es igualmente plausible suponer que las diferencias entre las especies en el uso de coloración basada en carotenoides pueden deberse a las diferencias entre las especies en su capacidad genética o fisiológica para absorber o sintetizar carotenoides. Además, al trabajar a nivel de especie, se robustecen y afinan los resultados encontrados en un estudio interespecífico (ver Olson & Owens, 2005) que aborda dicha relación en las diferentes familias del orden Passeriformes, en el cual encontraron que las familias que tienen coloraciones basadas en carotenoides tienen una dieta más rica en estos pigmentos que las que no muestra dicha coloración.

La coloración por carotenoides y el tamaño corporal

La relación encontrada entre el tamaño corporal y la coloración dependiente de carotenoides en el plumaje fue significativa en casi todos los análisis logísticos, indicando que las especies con presencia de coloración por carotenoides en su plumaje tienden a ser más pequeñas. Aunque recientemente, Dale *et al.* (2015) reportaron una correlación positiva entre el tamaño y la coloración del plumaje, este estudio no distingue entre los diferentes tipos de coloración (melánica, iridiscente o por carotenoides), ya que su cuantificación de la coloración tiene más relación con el dicromatismo que con la coloración *per se*, además de que el efecto del tamaño corporal es menor en machos que en hembras.

Por el contrario, los resultados de este proyecto coinciden con el hallazgo de Tella *et al.* (2004), quienes reportaron que la concentración de carotenoides en el plasma aumenta a medida que disminuye el tamaño de las especies, ya que las especies de aves más pequeñas tienen mayores tasas de ingesta de alimentos por unidad de masa corporal debido a que así lo requieren sus altas tasas metabólicas. Según la relación reportada anteriormente entre la dieta y la coloración por

carotenoides, una menor ingesta de alimentos por unidad de masa disminuirá la cantidad de carotenoides consumidos, por lo que esta limitación en los niveles de carotenoides circulantes podrían estar imponiendo una restricción a la evolución de la coloración del plumaje generada por carotenoides (Tella *et al.*, 2004).

La idea de esta restricción ha sido apoyada recientemente por Galván *et al.* (2013) quienes realizaron un estudio interespecífico para los machos de 111 especies de aves controlando los efectos de la filogenia. Además, los autores proponen una hipótesis alterna para explicar la relación negativa entre el tamaño y la coloración por carotenoides en el plumaje, la cual establece que la tendencia de exhibir un plumaje más llamativo en aves más pequeñas no es una consecuencia de restricciones fisiológicas, sino una adaptación a sus necesidades de comunicación visual, como la distancia espacial para detectar congéneres ya que parece estar relacionada positivamente con el tamaño corporal (Kiltie, 2000). Esto quiere decir que las especies más grandes son capaces de detectar conespecíficos a distancias más largas y, por lo tanto, las especies más pequeñas pueden verse obligadas a desarrollar coloraciones más vistosas para las interacciones intraespecíficas. Esta idea se ve reforzada por el hecho de que, en promedio, especies más coloridas suelen encontrarse en hábitats más densos (Polo & Carrascal, 1999) donde la vegetación restringe la detección visual a distancia. Por otra parte, tal como lo establece este estudio, la coloración del plumaje no solo está dirigida a mejorar la posibilidad de detectar congéneres, sino que también sirve como fuente de otros tipos de información no relacionada con la capacidad de distinguir a los individuos de la misma especie (Dale, 2006).

Tal como lo proponen los estudios de Tella *et al.* (2004) y de Galván *et al.* (2013), este estudio fortalece la idea de que el tamaño corporal debe considerarse un factor explicativo potencial para varios patrones ecológicos relacionados con la coloración del plumaje en las aves, planteando una posible restricción a la evolución de la coloración por carotenoides, al menos para aves paseriformes. Esto es de suma importancia ya que el tamaño corporal rara vez se considera en estudios interespecíficos de coloración animal (Galván *et al.*, 2013).

La coloración por carotenoides y la distribución geográfica

Aunque comúnmente suele pensarse que las aves tropicales son más coloridas que el resto, en este estudio no se encontró una relación significativa entre la coloración por carotenoides en el plumaje de aves paseriformes y la distribución tropical y no tropical en ninguno de los análisis, apoyando lo encontrado en estudios anteriores (Bailey, 1978). A pesar de que Willson y von Neumann (1972) reportaron un efecto de la distribución tropical en la coloración de las aves, ellos incluyeron diversas especies no paseriformes, sin embargo, al repetir los análisis únicamente con aves paseriformes, no encontraron efecto alguno de la distribución geográfica en la coloración. No obstante, en un estudio reciente, Dale *et al.* (2015) presentan resultados que sugieren que las especies de paseriformes tropicales son más coloridas que las especies que viven en zonas templadas. Sin embargo, como ya se mencionó, los autores no distinguen entre los diferentes mecanismos de coloración. Esta diferenciación no es trivial debido a que, según Bailey (1978), los colores iridiscentes sí son más comunes en zonas tropicales lo que no se ha demostrado para las coloraciones dependientes de carotenoides.

Es tentador pensar que los trópicos son zonas geográficas ideales para la expresión de señales basadas en carotenoides debido a que es aquí donde encontramos dos terceras partes de especies de las especies de angiospermas (Martínez, 2013) y la mayor diversidad de insectos (Rosenzweig, 1995; Novotny & Miller; 2014), los cuales forman parte de los alimentos con mayor cantidad de carotenoides, lo que podría estar disminuyendo las barreras impuestas en la expresión de las coloraciones dependientes de carotenoides por la limitación dietética. Además, Dale *et al.* (2015) propone que la función de la coloración del plumaje bajo un contexto de competencia es mayor en especies tropicales ya que se cree que las aves tropicales están en mayor competencia por la disponibilidad de parejas y recursos, además presentan una territorialidad más común durante todo el año (Stutchbury & Morton, 2001). Esto resulta particularmente interesante debido a la relación de la expresión de coloraciones dependientes de carotenoides con la defensa del territorio y la dominancia (ver Searcy, 1979; Shawcross & Slater, 1984; Eckert & Weatherhead, 1987; McGraw & Hill, 2000).

Por otra parte, muchas de las especies tropicales presentan lazos de pareja a largo plazo y una participación en la reproducción más equitativa entre los sexos (Stutchbury & Morton, 2001).

Aunque la participación del macho en el cuidado parental en especies tropicales podría considerarse un factor importante para la evolución y presencia de señales que indiquen la capacidad de un macho de hacer frente a tal compromiso, al encontrar una relación negativa entre el cuidado parental y la coloración por carotenoides una posible explicación puede ser que la monogamia o un lazo de pareja largo puede no beneficiar la presencia de señales indirectas, tal como la coloración del plumaje, ya que las hembras disponen de más tiempo y oportunidades para evaluar a su pareja (debido a la baja estacionalidad y a los largos lazos de pareja), por lo que una señal indirecta podría ser insuficiente, siendo de mayor utilidad para especies con un tiempo de reproducción limitado donde el reconocimiento y la evaluación de la pareja debe ser más rápido. Sin embargo, en la estimación de la distribución solo consideré la distribución de reproducción, más no la de la especie en general así como tampoco hice distinción en especies migratorias y no migratorias, lo cual podría darnos una mejor aproximación de lo propuesto en este párrafo. Por tanto, recomiendo ampliamente tomar medidas más precisas de la distribución en futuros estudios.

La coloración por carotenoides y la poliginia

Al encontrar una relación significativa y negativa entre la coloración por carotenoides y el cuidado parental, podría resultar desconcertante no observar relación alguna entre la coloración por carotenoides y la poliginia. Las especies polígamas nunca o rara vez proporcionan cuidado parental ya que éste puede restringir la búsqueda de nuevas oportunidades de apareamiento (Trivers, 1972; Møller & Pomiankowski, 1993). Esta idea surge de la teoría de juegos (Maynard Smith, 1977), la cual establece que un macho con una alta probabilidad de volverse a aparear, abandonará a su pareja dado a que está dispuesta a continuar con la crianza. Al existir una disyuntiva entre el tiempo invertido en apareamiento y en las actividades parentales (Price *et al.*, 1993; Kokko, 1998; Magrath & Komdeur, 2003) se espera que el cuidado paterno disminuya cuando la poliginia aumente (Clutton-Brock, 1991; Queller, 1997; Kokko & Jennions, 2008; Olson *et al.*, 2008), estableciendo una relación negativa entre ambas variables; por tanto, al encontrarnos con una relación negativa entre el cuidado parental y la coloración por carotenoides, era posible esperar una relación positiva entre la poliginia y la coloración por carotenoides. Sin embargo, esto no ocurrió.

Aunque la teoría predice una fuerte relación negativa entre la poliginia y el cuidado parental, nuestros datos no la reflejan. Tal como era de esperarse, el coeficiente de correlación entre la poliginia y el cuidado fue negativo pero no muy fuerte ($r^2 = -0.241$). La baja relación entre ambas variables puede deberse a que, a diferencia de otros estudios interespecíficos (Liker *et al.*, 2015), al trabajar con aves paseriformes donde la mayoría de las especies presentan un sistema de apareamiento monógamo (Lack, 1968), es posible que la frecuencia de poliginia no sea un sucedáneo ideal de las oportunidades de apareamiento.

Una posible aproximación podría obtenerse al considerar en el estudio la frecuencia de paternidad extra-pareja, la cual suele ser muy común en especies monógamas como las paseriformes (Dunn *et al.*, 2001). Ésta no solo contempla la oportunidad de un macho de volverse a aparear sino que también es un indicador de la probabilidad de pérdida de paternidad. Teóricamente, la relación genética con la descendencia predice la inversión relativa del macho ya que la alta frecuencia de descendencia extra-pareja se asocia con una menor inversión por parte del macho (Queller, 1997; Kokko & Jennions, 2008; Liker *et al.*, 2015). Durante el tiempo evolutivo, una disminución en la paternidad media debería reducir la atención masculina ya que siempre que haya una paternidad compartida, los machos deben tener mayores oportunidades reproductivas fuera de aquellas con su pareja social (Kokko & Jennions, 2008). Esto aumentaría el incentivo para buscar oportunidades adicionales de apareamiento, mientras que el beneficio del cuidado continuo por parte del macho disminuiría simultáneamente con la disminución de la paternidad (Queller, 1997, Kokko & Jennions, 2008). Por tanto, la frecuencia de paternidad podría darnos una aproximación más certera de las oportunidades de apareamiento, siendo posible esperar una relación negativa entre la paternidad extra-pareja y el cuidado parental por parte del macho a través de las especies (Kokko & Jennions, 2008).

Aunque Olson y Owens (2005) encontraron que el aumento en la prevalencia de los carotenoides en el plumaje se correlacionan consistentemente con aumentos en la poligamia, Møller y Birkhead (1993) y Owens y Hartley (1998) encontraron que el dimorfismo sexual en la coloración del plumaje está relacionado con la paternidad extra-pareja y no con el sistema de

apareamiento. En este estudio, al encontrar una relación negativa entre el cuidado parental y la coloración por carotenoides en aves, es posible que la evolución y presencia de dicha coloración se deba a una selección indirecta por parte de las hembras (como “buenos” genes). Debido a que las hembras rara vez obtienen beneficios directos de sus extra-parejas (Dunn *et al.*, 2001), la frecuencia de paternidad extra-pareja (selección indirecta), podría ser un mejor predictor de la coloración por carotenoides en el plumaje de los machos en lugar del sistema de apareamiento. Por lo que se recomienda ampliamente agregar la frecuencia de paternidad extra-pareja como variable predictora de la coloración por carotenoides en futuros estudios.

Limitantes del trabajo

Este trabajo es innovador al ser el primero que prueba a un nivel interespecífico la influencia de la inversión en el cuidado parental sobre la coloración de las aves. Sin embargo, es preciso tratar los resultados con cautela ya que presenta ciertas limitantes, algunas de las cuales son generales a los métodos comparados y otras son propias de este trabajo.

Una de las limitantes generales para los métodos comparados es que éstos no pueden mostrar una causalidad entre las variables y, por lo tanto, tampoco pueden revelar en qué dirección se ha producido dicha causalidad (Olson & Owens, 2005). Entonces, si bien se puede decir que existen relaciones entre la pigmentación de los carotenoides y diversos aspectos de las historias de vida y la ecología, solo podemos formular hipótesis sobre si los cambios en estas variables han dirigido cambios en la pigmentación, o viceversa. De manera similar, no es posible usar análisis comparativos para identificar compensaciones entre las diversas variables que están relacionadas con la pigmentación de los carotenoides; solo se puede sugerir dónde podrían estar y probarlas mediante estudios empíricos. Finalmente, los estudios comparativos son tan buenos como lo es la filogenia en la que se basan (Olson & Owens, 2005). Para este estudio, utilicé únicamente una filogenia de una muestra de 100 árboles filogenéticos basados en el superárbol propuesto por Jetz *et al.* (2012). Aunque es recomendable repetir los análisis con más filogenias para poder comparar los resultados, la incertidumbre de las filogenias se encuentra especialmente en las relaciones terminales, por tanto, el impacto esperado sobre los resultados debería ser menor y las

conclusiones del trabajo no se deberían de ver afectadas. Sin embargo, los resultados de este trabajo se beneficiarán de los futuros refinamientos de nuestra imagen de las interrelaciones aviarias.

Las limitaciones más importantes, específicas de este estudio, comienzan desde el tamaño de muestra. Aunque en un principio una n de 392 especies pueda parecer algo extravagante, es preciso recordar que abarcan únicamente un 6.57% de las especies de este orden y el 66% de las familias. Además, es probable que mi muestra no sea aleatoria ni representativa ya que depende de datos muy detallados de la inversión en el cuidado parental los cuales provienen de las especies mejor estudiadas. Por otra parte, aunque en los resultados de este trabajo incluí diversas caracterizaciones de la coloración por carotenoides con la intención de darle mayor soporte a los resultados, la presencia de errores tipo I y II prevalecerá mientras no se tengan pruebas químicas sobre la presencia de carotenoides en cada una de las especies, aunque la elevada correlación entre mi categorización y la de Thomas *et al.*, (2014) sugiere que existen pocos errores. También, asumí que la composición de la dieta de una especie es indicativa de la disponibilidad de carotenoides, sin embargo, este enfoque no considera las diferencias interespecíficas de cómo las aves absorben y utilizan los carotenoides (Olson & Owens, 2005). Finalmente, aunque intenté incluir algunos de los factores ecológicos que podrían influir en gran medida en la coloración por carotenoides, no incluí todos los factores posibles en los modelos de regresión múltiple, y aún puede haber otros que pueden estar jugando un papel importante en la relación entre la coloración y el cuidado parental.

Algunos de los factores que podrían añadirse en un futuro estudio por su ya establecida relación con los carotenoides y por su posible influencia en el cuidado parental podrían ser los siguientes:

- La apertura del hábitat (véase Bennett & Owens, 2002; McNaught & Owens, 2002)
- Masa de los huevos (véase Olson & Owens, 2005)
- Tamaño de puesta (véase Olson & Owens, 2005)
- Número de puestas por año (véase Olson & Owens, 2005)
- Paternidad extra-pareja (véase Møller & Birkhead, 1993; Owens & Hartley; 1998; Macedo *et al.*, 2008)

Conclusiones

Los resultados de este trabajo variaron dependiendo de cómo se cuantifica la presencia de coloración por carotenoides, lo que sugiere que las variables que juegan un papel importante en la presencia de carotenoides en el plumaje, no son las mismas que influyen en la cantidad que éstas ocupan en la superficie corporal de las aves.

La presencia, más no la cantidad, de carotenoides se relaciona negativamente con la inversión en el cuidado parental por parte del macho. Esto sugiere que las coloraciones dependientes de carotenoides pueden evolucionar como una señal que refleje otro tipo de beneficios diferentes al cuidado parental, ya sea directos, como la defensa del territorio y la dominancia, o indirectos, al reflejar la calidad genética de los individuos. Además, la disminución en el cuidado parental en las especies que presenten dichas coloraciones puede deberse a que los machos con coloraciones más atractivas prefieren invertir más en su propia supervivencia y/o tener más de una pareja, repercutiendo negativamente en la cantidad de cuidado que éstos proporcionan a sus crías. Por otra parte, la dieta y el tamaño corporal parecen influir en la evolución de la coloración por carotenoides ya que pueden ser capaces de imponer restricciones en la capacidad genética o fisiológica para absorber o sintetizar carotenoides.

Finalmente, los resultados de este trabajo destacan la importancia de considerar la filogenia para estudios interespecíficos al mostrar una alta señal filogenética en todos los análisis realizados. Futuros estudios podrían ayudar a esclarecer la relación entre el cuidado parental y la coloración dependiente de carotenoides al incluir otras variables que podrían influir en la expresión de dichas coloraciones o la presencia de la conducta del cuidado parental.

Referencias

- Andersson, M.** 1994. *Sexual selection*. Princeton, NJ: Princeton University Press.
- Badyaev, A. V., Hill, G. E.** 2002. Parental care as a conditional strategy: Distinct reproductive tactics associated with elaboration of plumage ornamentation in the house finch. *Behav Ecol.* **13**, 591–597
- Bailey, S. F.** 1978. Latitudinal gradients in colors and patterns of passerine birds. *Condor.* **80**, 372–381.
- Bendich A.** 1989. Symposium conclusions; biological actions of carotenoids. *Journal of Nutrition.* **119**, 135-136.
- Bennett, P. M., Owens, I. P. F.** 2002. *Evolutionary ecology of birds: life histories, mating systems, and extinction*. Oxford, UK: Oxford University Press.
- Blount, J. D.** 2004. Carotenoids and life-history evolution in animals. *Arch Biochem Biophys.* **430**, 10–15
- Blount, J.D., Metcalfe, N.B., Birkhead, T.R., Surai, P.F.** 2003. Carotenoid modulation of immune function and sexual attractiveness in zebra finches. *Science.* **300**, 125–127.
- Brush, A. H.** 1978 Avian pigmentation. In *Chemical zoology. X. Aves* ed. A. H. Brush, pp. 141-161. New York: Academic Press.
- Brush, A. H.** 1990. Metabolism of carotenoid pigments in birds. *FASEBJ.* **4**, 2969-2977.
- Burley, N.** 1986. Sexual selection for aesthetic traits in species with biparental care. *American Naturalist.* **127**, 415–445.
- Chew B. P., Park, J. S.** 2004. Carotenoid action on the immune response. *Journal of Nutrition.* **134**, 257–261.
- Clutton-Brock, T. H.** 1991. *The Evolution of Parental Care*. Princeton, New Jersey: Princeton University Press.
- Dale, J.** 2000. Ornamental plumage does not signal male quality in red-billed queleas. *Proc. R. Soc. Lond.* **B 267**, 2143-2149.
- Dale, J.** 2006. Intraspecific variation in coloration. In: Hill G. E., McGraw K. J. (eds). *Bird Coloration. Vol. II: Function and Evolution*. Harvard University Press, Cambridge. 36–86.
- Dale, J., Dey, C. J., Delhey, K., Kempenaers, B., Valcu, M.** 2015. The effects of life-history and sexual selection on male and female plumage coloration. *Nature.* **527**, 367–370.
- Darwin, C.** 1871 *The descent of man, and selection in relation to sex*. London, UK: John Murray.
- Davies, N. B. Krebs, J. R. & West, S. A.** 2012. *Sexual Selection, Sperm Competition and Sexual Conflict*. An Introduction to Behavioural Ecology. 4ta Edición. John Wiley & Sons, Ltd. 179-222.
- Duckworth, R. A., Badyaev. A. V., Parlow, A. F.** 2003. Elaborately ornamented males avoid costly parental care in the house finch (*Carpodacus mexicanus*): a proximate perspective. *Behav Ecol Sociobiol.* **55**, 176–183

- Dunn, P.O., Whittingham, L.A., Pitcher, T. E.** 2001 Mating systems, sperm competition and the evolution of sexual dimorphism in birds. *Evolution*. **55**, 161 – 175.
- Eckert, C. G., Weatherhead, P. J.** 1987. Ideal dominance distributions: a test using red-winged blackbirds (*Agelaius phoeniceus*). *Behav. Ecol. Sociobiol.* **20**, 43-52.
- Edwards, S. V., Harshman, J.** Passeriformes. Perching Birds, Passerine Birds. Version 06 February 2013 (under construction). <http://tolweb.org/Passeriformes/15868/2013.02.06> in The Tree of Life Web Project, <http://tolweb.org/>
- Ewen, J. G., Thorogood, R., Karadas, F., Cassey, P.** 2008. Condition dependence of nestling mouth colour and the effect of supplementing carotenoids on parental behaviour in the hihi (*Notiomystis cincta*). *Behavioral ecology*. **157**, 361–368
- Faivre B, Grégoire A, Prévault M, Cézilly F, Sorci G.** 2003. Immune activation rapidly mirrored in a secondary sexual trait. *Science*. **300**, 103
- Felsenstein, J.** 1985. Phylogenies and the comparative method. *American Naturalist*. **125**, 1–15.
- Fisher, R.A.** 1930. *The genetic theory of natural selection*. Oxford University Press, Oxford, UK. 318 págs.
- Fitzpatrick, J. L., Almbro, M., Gonzalez-Voyer, A., Kolm, N., Simmons, L. W.** 2012. Male contest competition and the coevolution of weaponry and testes in pinnipeds. *Evolution*. **66-11**, 3595–3604
- Forslund, P., Pärt, T.** 1995. Age and reproduction in birds-hypotheses and tests. *Trends Ecol Evol* **10**:374–378
- Fox, D. L.** 1976. *Animal biochromes and structural colours*. Berkeley, CA: University of California Press.
- Fox, H. M., Vevers, G.** 1960. *The Nature of Animal Colours*. New York: Macmillan.
- Freckleton, R. P., Harvey, P. H., Pagel, M. D.** 2002. Phylogenetic analysis and comparative data: a test and review of evidence. *American Naturalist*. **160**, 712 – 726.
- Freckleton, R.P.** 2009. The seven deadly sins of comparative analysis. *J. Evol. Biol.* **22**, 1367–1375.
- Galván, I., Negro, J. J., Rodríguez, A., Carrascal, L. M.** 2013. On showy dwarfs and sober giants: body size as a constraint for the evolution of bird plumage colouration. *Acta Ornithol.* **48**, 65–80.
- Garamszegi, L., Gonzalez-Voyer, A.** 2014. Working with the Tree of Life in Comparative Studies: How to Build and Tailor Phylogenies to Interspecific Datasets. In: *Modern Phylogenetic Comparative Methods and Their Application in Evolutionary Biology*. Heidelberg: Springer: László Zsolt Garamszegi, pp. 19-48.
- Giraudeau, M., Mateos-Gonzalez, F., Cotín, J., Pagani-Nuñez, E., Torné-Noguera, A., Senar, J. C.** 2015. Metal exposure influences the melanin and carotenoid-based colorations in great tits. *Science of the Total Environment*. **532**, 512–516
- Goodwin, T.W.** 1984. *The Biochemistry of the Carotenoids*, Chapman and Hall
- Grafen, A.** 1990. Biological signals as handicaps. *Journal of Evolutionary Biology*. **144**, 517–546

- Gray, D.A.** 1996. Carotenoids and sexual dichromatism in North American passerine birds, *The American Naturalist*. **148**, 453–480
- Griffith, S. C., Parker, T. H. & Olson, V. A.** 2006. Melanin- versus carotenoid-based sexual signals: is the difference really so black and red?. *Animal Behaviour*. **71**, 749–763.
- Hamilton, W. D., Zuk, M.** 1982. Heritable true fitness and bright birds: a role for parasites?. *Science*. **218**, 384–387.
- Hartley, R. C., Kennedy, M. W.** 2004. Are carotenoids a red herring in sexual display?. *Trends in Ecology & Evolution*. **19**, 353–354.
- Heywood, J. S.** 1989. Sexual selection by the handicap mechanism. *Evolution*. **43**, 1387–1397.
- Hill, G. E.** 1992. Proximate basis of variation in carotenoid pigmentation in male house finches. *Auk* **109**, 1–12
- Hill, G. E.** 1994. House finches are what they eat: a reply to Hudon, *Auk*. **111**, 221–225
- Hill, G. E.** 1999. Mate choice, male quality, and carotenoid-based plumage coloration. *Proc. Int. Ornithol. Congr.* **22**, 1654–1668.
- Ho, L. S. T., Ane, C.** 2014. A linear-time algorithm for Gaussian and non-Gaussian trait evolution models. *Systematic Biology*. **63**: **3**, 397–408.
- Hoelzer, G. A.** 1989. The good parent process of sexual selection. *Animal Behaviour*. **38**, 1067–1078.
- Hörak, P., Vellau, H., Ots, I., Møller, A. P.** 2000. Growth conditions affect carotenoid-based plumage coloration of great tit nestlings. *Naturwissenschaften*. **87**:460–464.
- Ives, A. R., Garland, T. Jr.** 2010. Phylogenetic logistic regression for binary dependent variables. *Systematic Biolog.* **59**: **1**, 9–26.
- Jawor, J. M., Gray, N., Beall, S. M. & Breitwisch, R.** 2004. Multiple ornaments correlate with aspects of condition and behaviour in female northern cardinals, *Cardinalis cardinalis*. *Animal Behaviour*, **67**, 875–882.
- Jetz, W., Thomas, G. H., Joy, J. B., Hartmann, K., Mooers, A. O.** 2012. The global diversity of birds in space and time. *Nature*. **491**, 444 – 448.
- Kiltie R. A.** 2000. Scaling of visual acuity with body size in mammals and birds. *Funct. Ecol.* **14**, 226–234.
- Kim, S. Y., Noguera, J. C., Morales, J., Velando, A.** 2010. Heritability of resistance to oxidative stress in early life. *J Evol Biol.* **23**: 769–775.
- Kokko, H.** 1998 Should advertising parental care be honest? *Proc. R. Soc. B.* **265**, 1871–1878.
- Kokko, H., Jennions, M. D.** 2008. Parental investment, sexual selection and sex ratios. *Journal of Evolutionary Biology*. **21**, 919–48.
- Kokko, H., Jennions, M. D.** 2012. Sex differences in parental care. N. J. Royle, P. T. Smiseth, and M. Ko'lliker, eds. The evolution of parental care. Oxford Univ. Press, Oxford, U.K. pp. 101–116

- Lack, D.** 1968. *Ecological adaptations for breeding in birds*. Methuen, London.
- Lessels, C. M.** 1991 The evolution of life histories. *Behavioural ecology* (eds J. R. Krebs & N. B. Davies). Oxford, UK: Blackwell. pp. 32–68.
- Liker, A., Freckleton, R. P., Remeš, V., Székely, T.** 2015. Sex differences in parental care: Gametic investment, sexual selection, and social environment. *Evolution*. **69-11**, 2862–2875.
- Liker, A., Freckleton, R. P., Székely, T.** 2013. The evolution of sex roles in birds is related to adult sex ratio. *Nat. Commun.* **4**, 1587.
- Linville SU, Breitwisch R.** 1997. Carotenoid availability and plumage coloration in a wild population of Northern Cardinals. *Auk*. **114**: 796-800.
- Linville, S. U., Breitwisch, R. & Schilling, A. J.** 1998. Plumage brightness as an indicator of parental care in northern cardinals. *Animal Behaviour*. **55**, 119-127.
- Losdat, S., Helfenstein, F., Gaude, B., Richner, H.** 2011. Reproductive effort transiently reduces antioxidant capacity in a wild bird. *Behavioral Ecology*. **22**, 1218–1226
- Macedo, R. H., Karubian, J., Webster, M. S.** 2008. Extrapair Paternity and Sexual Selection in Socially Monogamous Birds: Are Tropical Birds Different?. *The Auk* .**125**: 4,769-777.
- Magrath, M. J. L., Komdeur, J.** 2003. Is male care compromised by additional mating opportunity?. *Trends in Ecology and Evolution*. **18**, 424–430.
- Mahler, B., Tubaro, P. L.** 2002. Los Métodos Comparativos Filogenéticos en el estudio de las aves. *Hornero* **017, 01**: 001-008
- Martins, E. P., Hansen, T. F.** 1997 Phylogenies and the comparative method: a general approach to incorporating phylogenetic information into the analysis of interspecific data. *American Naturalist*. **149**, 646–667.
- Maynard Smith, J.** 1977. Parental investment: a prospective analysis. *Animal Behaviour*, **25**, 1–9.
- McGraw, K. J. & Hill, G. E.** 2000. Differential effects of endoparasitism on the expression of carotenoid- and melanin-based ornamental coloration. *The Royal Society*. **267**, 1525-1531
- McGraw, K. J.** 2005. Interspecific variation in dietary carotenoid assimilation in birds: Links to phylogeny and color ornamentation. *Comparative Biochemistry and Physiology*. B **142**, 245–250
- McGraw, K. J., Hill, G. E., Stradi, R., Parker, R. S.** 2002. The effect of dietary carotenoid access on sexual dichromatism and plumage pigment composition in the American Goldfinch. *Comparative Biochemistry and Physiology*. **131**, 261–269.
- McGraw, K. J., Wakamatsu, K., Ito, S., Nolan, P. M., Jouventin, P., Dobson, F. S., Austic, R. E., Safran, R. J., Siefferman, L. M., Hill, G. E., Parker, R. S.** 2004. You can't judge a pigment by its color: carotenoid and melanin content of yellow and brown feathers in swallows, bluebirds, penguins, and domestic chickens. *The Condor*. **106**, 390–395

- Menaught, M. K., Owens, I. P. F.** 2002. Interspecific variation in plumage colour among birds: species recognition or light environment? *Journal of Evolutionary Biology*. **15**, 505–514.
- Mendes-Pinto M. M., LaFountain, A. M., Stoddard, M. C., Prum, R. O., Franks, H. A., Robert, B.** 2012 Variation in carotenoid – protein interaction in bird feathers produces novel plumage coloration. *J. R. Soc. Interface*. **9**, 3338 – 3350.
- Mitchell, D. P., Dunn, P. O., Whittingham, L. A., Freeman-Gallant, C. R.** 2007. Attractive males provide less parental care in two populations of the Common Yellowthroat. *Animal Behaviour*. **73**, 165–170.
- Montoya, B., Torres, R.** (2015). Male skin color signals direct and indirect benefits in a species with biparental care. *Behav. Ecol*. **26**, 425-434.
- Møller, A. P.** 1998. Evidence of Larger Impact of Parasites on Hosts in the Tropics: Investment in Immune Function within and outside the Tropics. *Oikos*. **82**, 265-27
- Møller, A. P., Birkhead, T. R.** 1993. Certainty of paternity covaries with paternal care in birds. *Behav. Ecol. Sociobiol*. **33**, 261–268.
- Møller, A. P., Pomiankowski, A.** 1993 Why have birds got multiple sex ornaments? *Behav. Ecol. Sociobiol*. **32**, 167-176.
- Møller, A. P., Thornhill, R.** 1998. Male parental care, differential parental investment by females and sexual selection. *Animal Behaviour*. **55**, 1507–1515
- Nisbet, I. C. T.** 1973: Courtship-feeding, egg size and breeding success in common terns. *Nature, Lond*. **241**, 141-142.
- Novotny, V., Miller, S. E.** 2014. Mapping and understanding the diversity of insects in the tropics: past achievements and future directions. *Austral Entomology*. **53**, 259–267
- Olson, V. A.** 1996. Coccidia and sexual selection in the American gold finch (*Carduelis tristis*): a test of the Hamilton–Zuk hypothesis. MSc thesis, University of Guelph, Ontario, Canada.
- Olson, V. A., Liker, A., Freckleton, R. P., Székely, T.** 2008. Parental conflict in birds: comparative analyses of offspring development, ecology and mating opportunities. *Proc. R. Soc. Lond. B Biol. Sci*. **275**, 301–307.
- Olson, V. A., Owens, I. P. F.** 1998. Costly sexual signals: are carotenoids rare, risky or required? *Trends in Ecology & Evolution*. **13**, 510-514.
- Olson, V. A., Owens, I. P. F.** 2005. Interspecific variation in the use of carotenoid-based colouration in birds: diet, life history and phylogeny. *Journal of Evolutionary Biology*. **18**, 1534–1546.
- Orme, D., Freckleton, R., Thomas, G., Petzoldt, T., Fritz, S., Isaac, N., Pearse, W.** 2013. caper: Comparative Analyses of Phylogenetics and Evolution in R. R package version 0.5.2. <http://CRAN.R-project.org/package=caper>
- Owens, I. P. F., Hartley, I. R.** 1998. Sexual dimorphism in birds: Why are there so many different forms of dimorphism? *Proc. R. Soc. Biol. Sci. B*. **265**, 397–407.

- Pagel, M.** 1999. Inferring the historical patterns of biological evolution. *Nature*. **401**, 877–884.
- Pike, T.W., Blount, J.D., Lindstrom, J., Metcalfe, N.B.** 2007. Dietary carotenoid availability influences a male's ability to provide parental care. *Behavioral Ecology*. **18**, 1100–1105.
- Polo V., Carrascal L. M.** 1999. Shaping the body mass distribution of Passeriformes: habitat use and body mass are evolutionarily and ecologically related. *J. Anim. Ecol.* **68**, 324–337.
- Price, T., Schluter, D. & Heckman, N. E.** 1993. Sexual selection when the female directly benefits. *Biol. J. Linn. Soc.* **48**, 187–211.
- Pryke, S. R., Lawes, M. J., Andersson, S.** 2001. Agonistic carotenoid signaling in male red-collared widowbirds: aggression related to the colour signal of both the territory owner and model intruder. *Anim Behav* **62**, 695–704
- Queller, D. C.** 1997 Why do females care more than males? *Proc. R. Soc. B.* **264**, 1555–1557.
- Rosenzweig, M. L.** 1995. Species diversity in space and time. Cambridge University Press, Cambridge.
- Saino, N., Stradi, R., Ninni, P., Pini, E., Møller, A. P.** 1999. Carotenoid plasma concentration, immune profile, and plumage ornamentation of male Barn Swallows (*Hirundo rustica*). *American Naturalist*. **154**, 441–448.
- Sanz J. J.** 2001. Experimentally reduced male attractiveness increases parental care in the pied flycatcher *Ficedula hypoleuca*. *Behavioral Ecology*. **12**, 171–176
- Searcy, W. A.** 1979. Morphological correlates of dominance in captive male red-winged blackbirds. *Condor*. **81**, 417–420.
- Senar, J. C., Figuerola, J. & Pascual, J.** 2002. Brighter yellow blue tits make better parents. *Proc. R. Soc. B.* **269**, 257–261.
- Shawcross, J. E., Slater, P. J. B.** 1984. Agonistic experience and individual recognition in male *Quelea quelea*. *Behav. Process.* **9**, 49–60.
- Siefferman, L., Hill, G. E.** 2003. Structural and melanin coloration indicate parental effort and reproductive success in male eastern bluebirds. *Behavioral Ecology*. **14:6**, 855–861
- Smiseth, P., Ornborg, J., Andersson, S., Amundson, T.** 2001. Is male plumage reflectance correlated with paternal care in bluethroats?. *Behavioral Ecology*. **12**, 164–170.
- Starck, J. M.** 1996. Review of *Handbook of the Birds of the World*. *Ethology* **102**, 436–440.
- Stradi, R.** 1998. The Colour of Flight: Carotenoids in Bird Plumage. Milano: Solei Press.
- Stutchbury, B. J., Morton, E. S.** 2001. *Behavioral Ecology of Tropical Birds* (Academic, 2001).
- Symonds, M., Blomberg, S.** 2014. A Primer on Phylogenetic Generalised Least Squares. In: *Modern Phylogenetic Comparative Methods and Their Application in Evolutionary Biology*. Heidelberg: Springer: László Zsolt Garamszegi. Pp: 105–130.

- Tella, J. L., Figuerola, J., Negro, J. J., Blanco, G., Rodriguez- Estrella, A., Forero, M. G., Blazquez, M. C., Green, A. J., Hiraldo, F.** 2004. Ecological, morphological and phylogenetic constraints of interspecific variation in plasma carotenoid concentration in birds. *Journal of Evolutionary Biology*. **17**, 156–164.
- Thomas, D. B., McGraw, K. J., Butler, M. W., Carrano, M. T., Madden, O., James, H. F.** 2014. Ancient origins and multiple appearances of carotenoid-pigmented feathers in birds. *Proc. R. Soc. B*. **281**, 20140806.
- Toews, D. P. L., Hofmeister, N. R., Taylor, S. A.** 2017. The evolution and genetics of carotenoid processing in animals. *Trends in Genetics*
- Trivers, R. L.** 1972. Parental investment and sexual selection. In *Sexual selection and the descent of man* (ed. B. Campbell). 136–179. Chicago, IL: Aladine.
- von Hardenberg, A., Gonzalez-Voyer, A.** 2013. Disentangling evolutionary cause-effect relationships with phylogenetic confirmatory path analysis. *Evolution*. **67**, 378–387.
- Westneat, D. F., Sargent, R. C.** 1996. Sex and parenting: the effects of sexual conflict and parentage on parental strategies. *Trends in Ecology & Evolution*. **11**, 87–91.
- Williams, G. C.** 1966. *Adaptation and natural selection: a critique of some current evolutionary thought*. Princeton University Press, Princeton, N.J.
- Willson, M. F., Von Neumann, R. A.** 1972. Why are neotropical birds more colorful than North American birds? *Avic. Mag.* **78**, 141-147.
- Wolfenbarger, L.** 1999. Red coloration of male northern cardinals correlates with male quality and territory quality. *Behav Ecol.* **10**, 80–90
- Zahavi, A.** 1975. Mate selection—a selection for a handicap. *Journal of Theoretical Biology*. **53**, 205–214.

Anexos

ANEXO 1. CUESTIONARIO SOBRE LA PRESENCIA/AUSENCIA DE CAROTENOIDES.

A continuación te presentaremos 392 imágenes de machos de diversas especies de aves. En cada imagen tendrás que determinar la presencia o ausencia de carotenoides dentro de cada uno de los ocho parches que dividen al ave y que a continuación te mostramos:

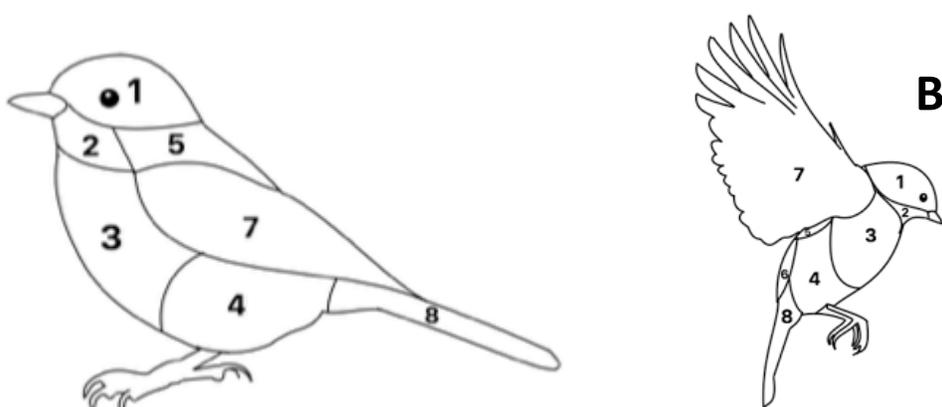


Figura A1.1. Parches visibles en la parte lateral del ave

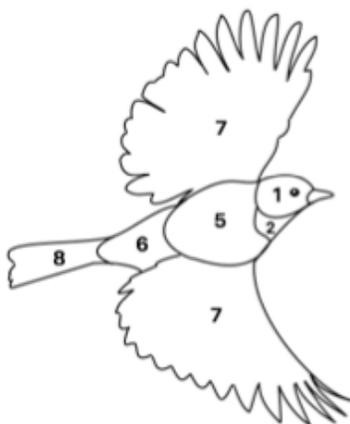


Figura A1.2. Parches visibles en la parte dorsal del ave

Estas figuras muestran los mismos parches, pero con un posicionamiento del ave ligeramente distinto en cada una. Si tienes dudas de la ubicación de alguno de los parches, revisa la Tabla 1.

Tabla A1.1. Nombre y ubicación de cada uno de los parches.

No. De parche	Parte del cuerpo	Ubicación
1	Cabeza	En la parte superior del cuerpo. Inicia justo en el borde del pico y se extiende hasta la nuca, justo por debajo del ojo.
2	Garganta	Correspondiente al área frontal del cuello. Comienza debajo del maxilar inferior y su término es paralelo al inicio del las alas.
3	Pecho	Correspondiente a la parte delantera del tronco situada inmediatamente por debajo del cuello.
4	Vientre	Parte inferior del cuerpo. Comienza un poco antes de las extremidades posteriores y termina en el borde posterior de la cloaca.
5	Dorso	Parte superior del tronco del ave que comienza inmediatamente después de la nuca y se extiende hasta el inicio de la rabadilla.
6	Rabadilla	Al final de la columna vertebral, encima de la cloaca, y del cual salen las plumas cobertoras de la cola.
7	Alas	Extremidades anteriores.
8	Cola	Extremo posterior del cuerpo, comienza con la presencia de plumas rectrices que se insertan a la altura de las últimas vértebras caudales

Te entregaremos una hoja de Excel, la cuál está dividida en 9 columnas, donde la primera columna se refiere al número de la especie que estarás calificando. Para evitar confusiones, este número también estará presente en las diapositivas que contienen las imágenes. Por favor, **fíjate bien que los números correspondan con los mostrados en las diapositivas.** El resto de las columnas corresponden a cada uno de los ocho parches y tendrás que llenar las celdas anotando un valor de **1** si éste presenta coloración amarilla, anaranjada y/o roja por carotenoides (Figura 3), **0** si no presenta ninguna de estas coloraciones o **N** si no estás seguro(a) si la coloración carotenoide está presente o no. Puedes colocar la N en las ocasiones en las que no estés seguro si la coloración entra en la gama de colores dada por carotenoides o **cuando en la ilustración no sea posible observar alguno de los parches.** También, cada especie tendrá dos filas, en la primera de ellas deberás contestar este primer cuestionario.

Recuerda que NO importa que tan grande sea el área que ocupe la coloración por carotenoide, lo importante es que esté presente en cada parche.

Tabla A1.2. Escala de coloración.

0	1	N
No hay coloración por carotenoides	Hay coloración por carotenoides	No puede determinarse



Figura A1.3. Gama de colores dada por carotenoides.

Es necesario recalcar que existen algunas coloraciones, que, aunque pueden considerarse rojas, amarillas o anaranjadas, no son derivadas de los carotenoides, sino de otros pigmentos. Estos colores corresponden a los rojos y anaranjados marrones y amarillos pálidos, por lo que estas coloraciones no se deben asumir como carotenoides. Al final de este documento (Figura 4) puedes observar algunos ejemplos de coloraciones que pueden parecerte confusas pero que deberás interpretar como ausencia de carotenoides.

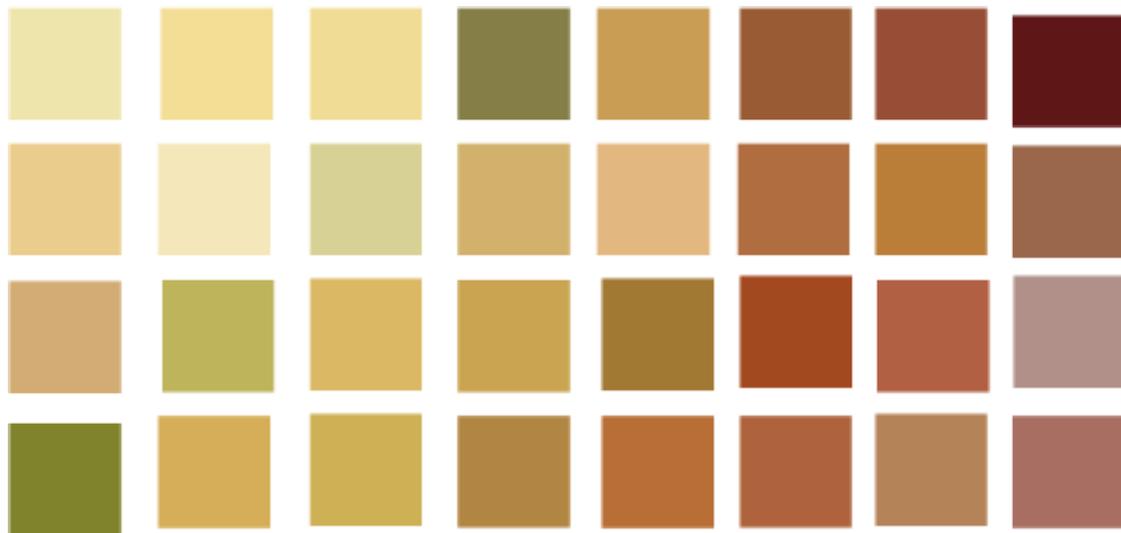


Figura A1.4. Coloraciones confusas ausentes de carotenoides

ANEXO 2. EJEMPLO DE RESOLUCIÓN DEL ANEXO 1

Tabla 3.1. Calificación otorgada en cada uno de los parches del cuerpo de la especie *Dendroica coronata* por cada uno de los observadores, así como el promedio de cada observador y el promedio final según el primer cuestionario.

	Parches								Promedio
	1	2	3	4	5	6	7	8	
Observador 1	1	0	1	0	0	1	0	0	0.375
Observador 2	1	0	1	0	0	1	0	0	0.375
Observador 3	1	0	1	0	0	1	1	0	0.5
Promedio final									0.416



Figura A2.1. Ilustración de *Dendroica coronata* tomada de HBW

ANEXO 3. CUESTIONARIO SOBRE LA COBERTURA DE CAROTENOIDES

Siguiendo la misma división de ocho parches y las imágenes mostradas en el cuestionario anterior, deberás llenar simultáneamente este cuestionario para cada especie mostrada en las diapositivas. El objetivo de éste segundo cuestionario es averiguar la proporción del área de cada uno de los ocho parches que presenta coloración por carotenoides.

En la misma hoja de Excel tendrás que llenar la segunda fila correspondiente a cada especie, en la que lo único diferente serán los criterios y los valores con los que deberás rellenar los campos, de acuerdo a la escala que se muestran a continuación:

- 0 cuando no hay presencia de rojos, naranjas o amarillos.
- 1 cuando la coloración de rojos, naranjas o amarillos se distribuye en menos de la mitad del parche.
- 2 cuando la coloración está presente en más de la mitad del parche.
- N cuando no puedas determinar la presencia de colores rojos, naranjas o amarillos.

Recuerda que en esta ocasión **SÍ importa qué tan grande es el área que ocupa la coloración por carotenoides.**

Tabla A3.1. Escala de calificación de la coloración.

0	1	2	N
No hay coloración por carotenoides	Menos de la mitad del parche tiene carotenoides	Más de la mitad del parche tiene carotenoides	No es posible determinar la presencia de carotenoides

**ANEXO 4. ANÁLISIS DE LA INFLUENCIA DEL CUIDADO SOBRE LA
COLORACIÓN SIN TOMAR EN CUENTA EL RESTO DE LAS VARIABLES**

Tabla A4.1. Tabla 2.1. Influencia de la inversión en el cuidado paterno y el resto de las covariables en la coloración dependiente de carotenoides. Modelo de regresión logística filogenética. Caracterización de carotenoides realizada en este estudio

$\alpha^a = 0.042$						
	β^a	EE ^a	z^a	p^a	IC ^a	
Cuidado Parental	-0.385	0.173	-2.221	<u>0.026</u>	<u>-0.651</u>	<u>-0.068</u>

Tabla A4.2. Influencia de la inversión en el cuidado paterno y el resto de las covariables en la coloración dependiente de carotenoides. Modelo de regresión logística filogenética. Caracterización de carotenoides realizada por Thomas *et al.* (2014).

$\alpha = 0.021$						
	β	EE	z	p	IC	
Cuidado Parental	-0.431	0.159	-2.703	0.006	-0.686	-0.222

Tabla A4.3. Tabla 2.1. Influencia de la inversión en el cuidado paterno y el resto de las covariables en la coloración dependiente de carotenoides. Modelo de mínimos cuadrados generalizados filogenéticos. Caracterización de carotenoides realizada por los observadores.

$\lambda^a = 0.714$		$R^{2a} = 0.004$		
	β^a	EE ^a	t^a	p^a
Cuidado Parental	-0.058	0.045	-1.279	0.201