



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA
DE MÉXICO

FACULTAD DE CIENCIAS

Ornamentos femeninos y la coloración del
huevo de *Sialia mexicana* (Aves:
Passeriformes)

T E S I S

QUE PARA OBTENER EL TÍTULO DE:

B i o l o g o

P R E S E N T A:

César Fragoso Huerta



TUTOR:
Dr. Constantino Macías García.

COTUTOR:
René Beamonte Barrientos



Universidad Nacional
Autónoma de México

Dirección General de Bibliotecas de la UNAM

Biblioteca Central



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.

Datos del alumno:

Fragoso

Huerta

César Augusto

5537278290

Universidad nacional Autónoma de México

Facultad de ciencias

Biología

Número de cuenta: 309559164

Datos del tutor:

Dr.

Constantino de Jesús

Macías

García

Datos del sinodal 1:

Dr.

Adolfo Christian

Montes

Medina

Datos del sinodal 2:

Dr.

Luis Antonio

Sánchez

González

Datos del sinodal 3:

Dra.

Montserrat

Suárez

Rodríguez

Datos del sinodal 4:

Dr.

Sergio Iván

Ancona Martínez

Datos del trabajo escrito:

Ornamentos femeninos y la coloración del huevo de *Sialia mexicana* (Aves:

Passeriformes.

43 p

2017

Este trabajo está dedicado a la memoria del doctor René Beamonte Barrientos. Desarrollé gran parte de este trabajo bajo su tutela, desde elaborar el marco teórico hasta antes del análisis estadístico pasando por la obtención de datos en campo. Sus enseñanzas y su dirección fueron cruciales en la elaboración de esta tesis.

Agradecimientos

Este proyecto fue realizado gracias al fondo SEP-CONACyT 220418. Agradezco al CTBC (Centro Tlaxcala de Biología de la Conducta) y a la UATx (Universidad Nacional Autónoma de Tlaxcala), así como a la Estación Científica de la Malinche por el apoyo y por prestar sus instalaciones y recursos durante las salidas al campo. Así mismo agradezco al Laboratorio de Conducta Animal del Instituto de Ecología de la UNAM y al Dr. Constantino Macías García y a la Dra. Montserrat Suarez, por ayudarme a concluir esta tesis al faltar el Dr. René Beamonte. También quiero agradecer a la Facultad de Ciencias y a todos los profesores que impulsaron mi formación y a los amigos que conocí y me ayudaron durante la carrera. Finalmente agradezco a mis padres por su apoyo incondicional, por formarme hasta este punto de mi desarrollo personal y por su paciencia, a mi hermano por los impactos positivos en mi vida, y por último a mis amigos (Iker, Natalia, Ana, Rodrigo y Christian) por el apoyo y las risas, fueron cruciales en los momentos de presión y estrés.

Índice

RESUMEN	5
INTRODUCCIÓN	6
SELECCIÓN NATURAL Y SELECCIÓN SEXUAL.	6
ELECCIÓN DE PAREJA.	8
ORNAMENTOS COLORIDOS EN LAS AVES.	10
LA COLORACIÓN DEL HUEVO AVIAR.	13
AZULEJO GARGANTA AZUL: <i>SIALIA MEXICANA</i>.	19
OBJETIVO E HIPÓTESIS	22
MATERIALES Y MÉTODO	22
COLECTA DE DATOS.	22
OBTENCIÓN DE DATOS DE COLORACIÓN.	26
ANÁLISIS ESTADÍSTICO.	27
RESULTADOS	30
DISCUSIÓN	33
CONCLUSIÓN	37
REFERENCIAS	38
APÉNDICE	43

Ornamentos Femeninos y la Coloración del Huevo de *Sialia mexicana* (Aves: Passeriformes)

Resumen

Los huevos de las aves pueden presentar diversos colores y patrones de coloración. Los colores azules y verdes se deben a la biliverdina, mientras que los colores rojos cafés y morados se deben a la protoporfirina. Existen muchas hipótesis sobre la evolución de los patrones de coloración del huevo. Una de ellas postula que la coloración actúa como señal sexual honesta de las hembras a los machos, indicando su capacidad antioxidante o su eficiencia para conseguir alimento. Los pigmentos en el huevo pueden ser costosos de producir o de depositar en el cascaron y no parecen beneficiar directamente a los pollos dentro del huevo. Este estudio se realizó en el Parque Nacional la Malinche, donde existe un sistema de cajas-nido que son ocupadas por el Azulejo de garganta azul (*Sialia mexicana*) para reproducirse; los huevos de esta especie son azules a causa de la biliverdina en sus cascarones. Para analizar si el color de los huevos es una señal sexual honesta, medimos el color y el desempeño reproductivo en una muestra de 53 nidos. Exploramos la relación entre el color de los huevos y el desempeño reproductivo probando modelos de ecuaciones estructurales. Encontramos que las hembras con más peso son capaces de poner puestas numerosas cuyos huevos son más grandes y más coloridos. Además, los nidos con huevos coloridos tienen mejor éxito de emplumados y los pollos de dichos nidos tienen una mayor tasa de crecimiento; esto puede indicar que los padres de pollos que provienen de nidos coloridos tienen mayor desempeño en el cuidado parental. Nuestros resultados sugieren que la coloración de los huevos es más intensa en parejas cuyo rendimiento para criar es mejor y es probable que los machos ajusten su cuidado parental en función de la coloración de los huevos.

Introducción

Selección natural y selección sexual.

En el libro *El Origen de las Especies* Charles Darwin (1859) describió a la selección natural como un mecanismo que puede causar evolución actuando sobre la variación de los individuos; aquellos que posean variaciones fenotípicas que se adapten mejor a un ambiente determinado podrán sobrevivir y reproducirse en mayor proporción. Por otro lado, en el libro *El Origen del Hombre y la Selección en Relación al Sexo* el mismo Darwin (1871) desarrolló detalladamente la teoría de selección sexual. Darwin observó en algunos animales atributos que poseen los machos, pero no las hembras (por ejemplo, la enorme cola de un pavo real o las astas de un ciervo). Para explicar esto, Darwin sugirió dos tipos de conflicto que explican esta diferencia. El primero es el conflicto entre individuos del mismo sexo, en el que generalmente los machos desarrollan un gran tamaño y armamentos que les permiten competir con otros machos, ya sea peleando con sus rivales o monopolizando a un grupo de hembras con las que se puede reproducir. En este mecanismo las hembras se mantienen aparentemente pasivas, aceptando aparearse con el macho ganador del encuentro (por ejemplo en los ciervos). El segundo es la elección de uno de los sexos; los individuos compiten por tener acceso a miembros del sexo opuesto mediante ornamentos que les parezcan atractivos. También es el macho el que generalmente porta estos ornamentos (sin embargo en algunas especies las hembras han desarrollado ornamentos; ver Jones & hunter 1993 y Bomb & Pagel 2001), mientras que las hembras participan activamente escogiendo entre los machos aquel macho les resulte más atractivo (por ejemplo en los pavo reales).

La selección sexual es una fuerza evolutiva que promueve el incremento de atributos heredables que aumentan específicamente el éxito reproductivo de sus portadores, y cuya magnitud está típicamente acotada por presiones de selección natural opuestas (Dimijian, 2005). En 1932 Malte Andersson realizó un experimento (Fig. 1) en machos de pájaro obispo africanos (*Euplectes sp.*) cuyas largas plumas de la cola atraen a las hembras. En su experimento,

Andersson recortó las colas de algunos machos y las pegó a las colas de otros machos haciéndolas más largas, mientras que a los machos control les pegó de nuevo su misma cola. Posteriormente observó que los machos con colas alargadas artificialmente incrementaron su éxito reproductivo considerablemente, sin embargo su habilidad de forrajeo y la frecuencia de despliegues disminuyó (Andersson 1982). Podemos concluir con este ejemplo que las hembras seleccionan ornamentos cada vez más grandes, cuyo tamaño se encuentra limitado por la selección natural (Andersson 1982; Davies 2012). En este mismo sentido los machos que utilizan armamentos para monopolizar hembras desarrollaran tamaños corporales y armamentos cada vez más grandes, y de igual manera la selección natural limitará el tamaño de los mismos (Le Boeuf & Reiter 1988; Davies 2012).

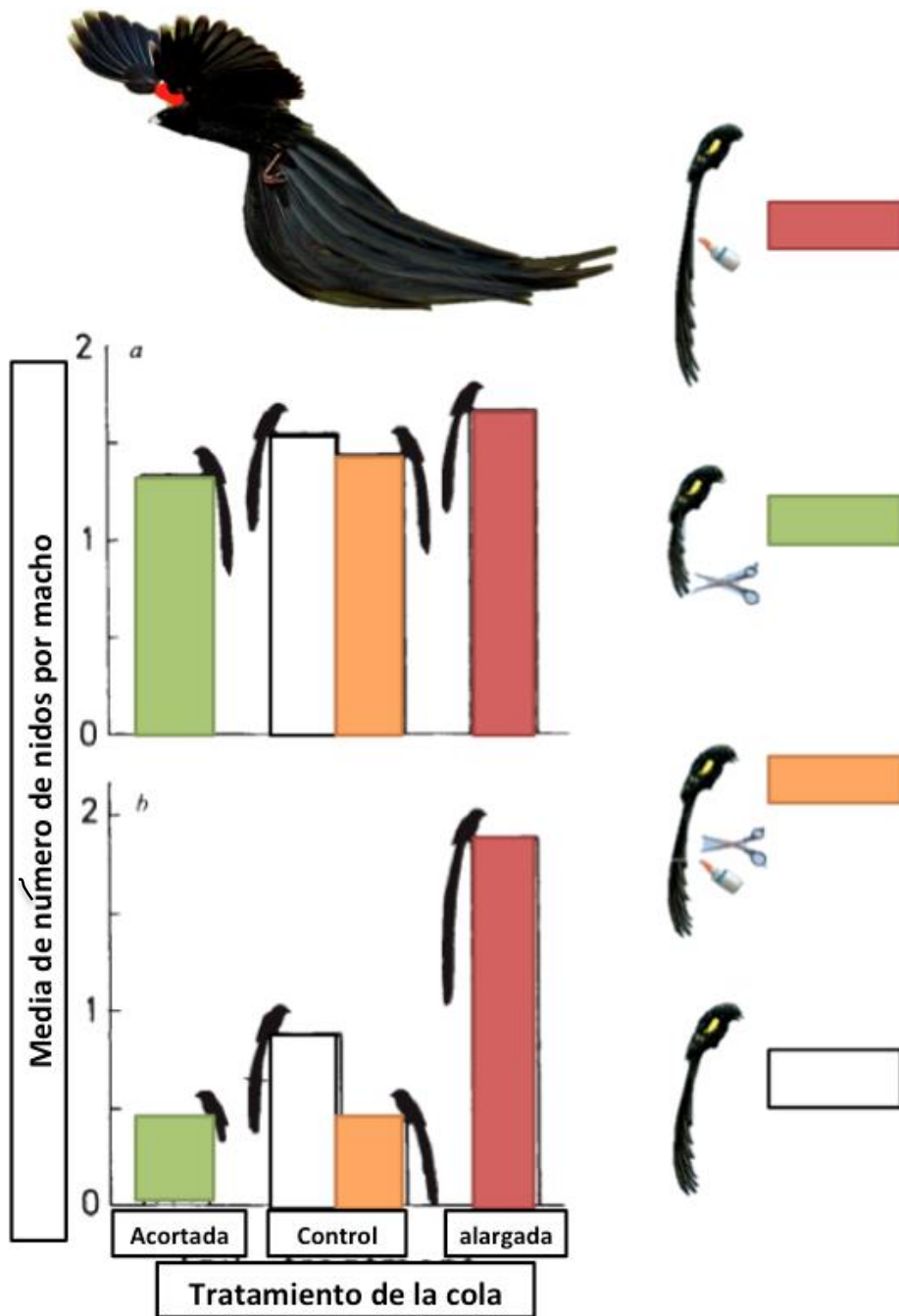


Fig. 1: Imagen modificada de Andersson 1982. Se aprecia cómo se modifica el número de nidos por macho después de aplicar el tratamiento y cómo se manejaron los grupos control. (a) Machos antes del tratamiento. (b) Machos después del tratamiento. En la parte superior se muestra un macho haciendo un

Elección de pareja.

Las hembras escogen machos cuyos atributos les resultan atractivos (Andersson 1982; Fisher 1930; Zahavi 1975) (en ocasiones los machos escogen a las hembras). Una posible explicación es que al seleccionar estos atributos ganan acceso a buenos recursos, pues los machos atractivos suelen

defender territorios más grandes y productivos; otras veces los machos ofrecen regalos nupciales a las hembras, los cuales les proveen de alimento (Howard 1978; Thornhill 1976). En otros casos la hembra no obtiene beneficios directos, pero gana buenos genes para su descendencia. De este supuesto se desprenden dos teorías; la primera (Fisher 1930) postuló que las hembras obtienen hijos atractivos al reproducirse con un macho atractivo; es decir, que las hembras han seleccionado rasgos atractivos para que su descendencia porte dichos rasgos que a su vez les parecerán atractivos a otras hembras. La segunda (Zahavi 1975) postuló que los atributos sexuales de los machos conllevan una desventaja para su supervivencia. Los colores llamativos los vuelven más detectables por los depredadores, ornamentos elaborados como largas colas son difíciles de producir y de mantener (y pueden impedir la maniobrabilidad). Estos rasgos muestran a la hembra la calidad fenotípica del macho, pues es capaz de sobrevivir a pesar de tener una desventaja.

Los machos, al contribuir al cuidado de las crías, pueden volverse selectivos respecto a con qué hembra aparearse; el grado de inversión en el cuidado parental determina que tan selectivos son los machos. (Davies 2012; Amundsen 2000). La inversión del macho en el cuidado parental está determinada por distintos factores. Uno de ellos es la anisogamia, pues las hembras producen pocos gametos, grandes y con reservas de alimento, mientras que los machos producen muchos, pequeños gametos y mucho menos costosos de producir (Parker et al. 1972). De esta manera los machos pueden fertilizar óvulos más rápidamente de lo que las hembras pueden producirlos (Parker et al. 1972). Para incrementar su potencial reproductivo, las hembras invierten más recursos en la supervivencia de las crías, (incluyendo la elección de padres apropiados), mientras que los machos fertilizan tantas hembras como pueden (Parker et al. 1972; Davies 2012). En aves monógamas es común la elección mutua de pareja; ambos padres invierten en el cuidado parental, ambos sexos desarrollan ornamentos sexuales y ambos participan en rituales cortejándose uno a otro (Jones & Hunter 1993). Los machos reducen su potencial reproductivo cuando invierten en el cuidado pues resulta costoso reproducirse con más de una hembra y a la vez cuidar a todos sus hijos. Sin embargo, esto se compensa por la monogamia; al reducir considerablemente la

paternidad compartida e invertir en el cuidado parental, los machos aseguran la paternidad de sus hijos y su supervivencia (Davies et al. 2012; Amundsen 2000). En algunos casos, la competencia de las hembras por los machos es tan fuerte que los roles se invierten y son los machos los que seleccionan rasgos sexuales en las hembras. Por ejemplo, en los caballitos de mar (familia: Syngnathidae, género: *Hippocampus*) los machos quedan preñados con los huevos de la hembra y durante este tiempo los proveen de oxígeno y nutrientes, mientras que las hembras producen más huevos para reproducirse con otros machos. Como los machos son un recurso limitado y la reproducción les es más costosa, ellos escogen a hembras más ornamentadas y más grandes que producen puestas más numerosas (Davies et al. 2012; Amundsen 2000).

Ornamentos coloridos en las aves.

Las señales sexuales en forma de ornamentos pueden ser el tamaño, la coloración de la piel, pelo o plumas, rasgos conductuales como la construcción de nidos o elaborados rituales de cortejo, entre otros. En una sola especie puede haber más de una señal y de distinta naturaleza (Dimigian 2005). Para que estas señales sean honestas deben ser costosas de producir y/o difíciles de mantener; de esta forma reflejan la condición del individuo (Zahavi 1975).

En el caso de las aves, la mayoría de las especies hace rituales de cortejo y/o porta señales coloridas en plumas o tegumentos (pico, garras, piel) (Ralph 1969; Stettenheim 2000). La coloración de las aves se obtiene por una mezcla de pigmentación y configuraciones estructurales de las proteínas que componen la piel y las plumas (Ralph 1969). Las melaninas, los pigmentos más comunes y abundantes, son responsables de colores oscuros (negros, marrones, grises) y se combinan con otros colores para dar tono al color. La melanina se sintetiza en células especializadas llamadas melanocitos a partir de la oxidación de la tirosina. Dependiendo del grado de oxidación de la tirosina es la intensidad del color, yendo del marrón claro al negro intenso (Ralph 1969). El color gris se obtiene con pocas cantidades de melanina negra (Ralph 1969). Por otra parte, los colores rojos, naranja y amarillos comúnmente

dependen de pigmentos llamados carotenoides (Olson & Owens 2005). A diferencia de las melaninas estos no pueden ser sintetizados de manera endógena y deben ser obtenidos de la dieta; la forma en la que los pigmentos son transportados y depositados en las plumas aún no es del todo clara (Ralph 1969; Olson & Owens 2005). Además, los carotenoides son de gran importancia para el mantenimiento corporal de los individuos, ya que funcionan como activadores de vitamina A, estimulan el crecimiento del timo (por ende la producción de linfocitos), y tienen propiedades antioxidantes, pudiendo ligarse a radicales libres y por tanto disminuir el estrés oxidativo (Chew 1996). La obtención de carotenoides depende de qué tan abundantes son en el ambiente y de la habilidad del individuo para forrajear, por lo tanto pueden ser un buen ornamento pues reflejan la habilidad de forrajeo del individuo y su condición oxidativa (Alonso-Álvarez et al. 2007; Olson & Owens. 2005). Algunas especies de aves son capaces de almacenar carotenoides en el hígado o en tejidos adiposos (Ralph 1969 & Hargitai et al. 2016).

Otros pigmentos que dan color a las aves son las porfirinas, protoporfirinas y las turacinas. Estos pigmentos sí pueden ser sintetizados por los organismos (Ralph 1969). Las porfirinas confieren a las plumas y a los huevos un color que va de morado a rosa (Ralph 1969). Las turacinas son pigmentos exclusivos de un grupo de aves africanas llamadas turacos; estos pigmentos proveen una coloración roja o morada. El color verde de los turacos depende de la turacoverdina, el único pigmento conocido que da una coloración verde en aves (Ralph 1969).

En algunos casos, la coloración no depende de pigmentos sino de la naturaleza física de la piel o plumas (Ralph 1969; Stettenheim 2000). Los tegumentos están formados por fibras de queratina que están se ordenadas de una manera específica. Cuando incide sobre estas fibras la luz se refracta y produce un color en particular. Esta forma de color se llama coloración estructural y genera colores como el verde o azul; la iridiscencia depende de este tipo de coloración (Ralph 1969). Los tipos de coloración explicados anteriormente se complementan unos con otros para dar lugar a la diversidad

de ornamentos coloridos en el plumaje, los ojos y los tegumentos de todas las especies de aves (Ralph 1969).

Los ornamentos coloridos en las plumas reflejan la calidad del individuo al momento de la muda (Delhey 2007; Stettenheim 2000). Las plumas son estructuras de queratina que se forman a partir de la epidermis. Conforme van desarrollándose, las plumas mantienen conexión con el sistema circulatorio y los pigmentos se van depositando entre las fibras de queratina. Una vez desarrolladas por completo, las plumas pierden conexión con el sistema circulatorio, por lo que los individuos ya no pueden modificar la coloración de las plumas (Delhey et al. 2007). Algunas especies han desarrollado mecanismos para contrarrestar este efecto, por ejemplo, desarrollando plumajes especiales para la época reproductiva que reflejan su calidad al momento de la reproducción (Delhey et al. 2007; Payne 1972). Otros mecanismos que no implican mudar las plumas pueden ajustar su degradación haciendo que la misma intensifique la señal, aumentar el color o la forma de las plumas, o desarrollar parches coloridos para cubrir las zonas degradadas (Delhey et al. 2007). Por último, algunas especies de aves desarrollan sustancias que le dan a las plumas diferentes colores o texturas; las aves deben aplicarlas a las plumas continuamente para mantener la calidad. Las sustancias que utilizan pueden provenir de la glándula uropigial, secreciones de la epidermis, polvo del plumón, grasa que recubre la piel o sustancias externas (Delhey et al. 2007; Lopez-Rull et al. 2010).

En los tegumentos (piel sin plumas, barbillas, carúnculas, crestas) los ornamentos coloridos dependen de pigmentos, de la coloración estructural de la epidermis y de la irrigación sanguínea (Ralph 1969; Velando et al. 2006; Casagrande et al. 2006; Negro 2006). Estos reflejan la calidad actual del individuo, pues cambian la intensidad en función de la condición del ave (Stettenheim 2000). Si la coloración depende de carotenoides la señal refleja buena capacidad para obtener alimentos constantemente, buena condición antioxidante y un buen sistema inmune (Hill 1999; Olson & Owens 2005). En los bobos de patas azules (*Sula nebouxi*), la coloración azul de las patas es estructural y dependiente de carotenoides. En un experimento donde se privó

de alimento a los machos, se observó que la pigmentación de las patas palidece después de 48 horas sin alimento, pero este efecto se revierte una vez que los machos vuelven a alimentarse. Además, al alimentarlos con carotenoides su funcionamiento inmune mediado por células incrementó. Esto sugiere que la coloración de las patas de los bobos es una señal honesta inmediata de su condición (Velandó 2006). En un segundo experimento, se capturó al macho después de la puesta del primer huevo y se le pintaron las patas de azul más oscuro, imitando las patas de un macho en baja condición. Las hembras respondieron a este cambio poniendo un segundo huevo de menor tamaño. Esto indica que las hembras ajustan su inversión parental en función de la calidad del macho (Velandó et al. 2006). En machos del cernícalo europeo (*Falco tinnunculus*) la coloración amarilla de las patas es dependiente de carotenoides, estando asociada al consumo de invertebrados y de roedores. Además, esta coloración se asocia con la cantidad de presas que los machos llevan al nido y con la calidad de su territorio (Casagrande et al. 2006). En otros casos la coloración en tegumentos no depende de pigmentos, sino de la irrigación sanguínea de la piel. En algunas aves como buitres y caracaras, la coloración de la piel en la cabeza, alrededor del pico y los ojos depende de la capacidad para sonrojarse, que resulta de aumentar el flujo de sangre en las áreas donde no hay plumas, permitiendo que la hemoglobina tiña dichas zonas de rojo. Mantener constante la presión sanguínea en estos parches por un tiempo prolongado resulta costoso (Negro 2006), por ende la coloración de la piel constituye una señal honesta.

La coloración del huevo aviar.

Existe otro rasgo colorido en las aves que propiamente no conforma al ave misma, pero sí depende de esta para ser colorido; se trata del huevo. Existe una enorme variedad de colores y de patrones de coloración de huevos, que pueden ser completamente blancos, verdes, azules, marrones, etc. o también pueden tener pecas o puntos arreglados en patrones o dispersos aleatoriamente en toda la superficie (Kilner 2006).

Los pigmentos que dan coloración al huevo se depositan en el cascarón en la última etapa de su formación (Burley & Vadehra 1989). El proceso de formación del cascarón comienza cuatro horas después de que el óvulo abandona el ovario, es fecundado y se cubre de albúmina (Burley & Vadehra 1989). Cuando el huevo alcanza la glándula del cascarón comienza el proceso de mineralización, donde se van depositando cristales de calcita alrededor del huevo (Burley & Vadehra 1989). Los pigmentos se encuentran en la parte externa del cascarón o en la cutícula que recubre al huevo. Las protoporfirinas y biliverdinas son los pigmentos principales que dan color a los huevos (Kennedy & Vevers 1976; Kilner 2006). Los huevos blancos no poseen ninguna pigmentación (Kilner 2006). La pigmentación de los huevos refleja la luz ultravioleta. Esto es importante pues las aves perciben estas longitudes de onda. Se ha visto que algunos huevos blancos contienen protoporfirinas y biliverdinas en pequeñas cantidades y que su función es dar fuerza y flexibilidad al cascarón (Kennedy & Vevers 1976; Kilner 2006). Se cree que los pigmentos tenían una función estructural en el huevo ancestral de las aves y a lo largo de la evolución se desarrollaron otras funciones como señalización o termorregulación (Kilner 2006). Existen varias hipótesis acerca del origen de la coloración del huevo; a continuación describo algunas de ellas.

El color del huevo pudo seleccionarse en respuesta a la depredación. Si los patrones de coloración del huevo coinciden con el nido, lo que se conoce como cripsis, ello dificultará que los depredadores puedan distinguirlos (Solis & De Lope 1995; Lloyd et al 2000; Kilner 2006). Se ha visto que especies que anidan en cavidades o construyen nidos con domo suelen poner huevos blancos o azules. Al estar protegidos dentro de la cavidad u ocultos dentro del nido, no requieren de un patrón de coloración que los esconda de la vista de depredadores. Es común que las palomas pongan huevos blancos. Para evitar la depredación estas aves mantienen constante la incubación hasta el momento de la eclosión; de esta forma la madre mantiene los huevos fuera de la vista de depredadores (Westmoreland & Best 1976). Se ha encontrado evidencia de huevos crípticos en especies que anidan en el suelo y no construyen nido (Kilner 2006). También es posible que la coloración sea resultado del aposematismo; es decir si la coloración de los huevos es

llamativa y al ser comidos causan malestar al depredador, entonces el color puede funcionar como una señal de advertencia que disminuye la depredación (Kilner 2006). Sin embargo hay muy poca evidencia de aposematismo en huevos de aves (Kilner 2006). Se han hecho algunos estudios donde los huevos de color blanco son de mejor sabor que los coloridos, sin embargo hay una relación entre el tamaño del huevo y el mal sabor, siendo los más pequeños los menos palatables. Por ende el hecho de que huevos blancos sean de mejor sabor podría deberse al tamaño y no al color (Kilner 2006).

Otra Hipótesis sugiere que el color del huevo puede tener una función termorreguladora. Se ha visto que tanto la protoporfirina como la biliverdina reflejan más del 90% de luz infrarroja minimizando el efecto de la luz del sol en la temperatura del huevo. Las aves que utilizan biliverdina y protoporfirina en sus huevos pueden dejar sus nidos a la luz del sol por hasta 36 minutos sin que el huevo tenga riesgo de sobrecalentarse (Kilner 2006; Montevecchi 1976).

La coloración del huevo pudo seleccionarse en respuesta al parasitismo de nido. Las especies de aves parásitas ponen sus huevos en nidos de otras aves y así consiguen transferir el costo de la reproducción al hospedero (Kilner 2006). El parasitismo puede ser inter-específico (huésped y hospedero son especies distintas) o intra-específico (huésped y hospedero son de la misma especie). Resulta costoso para las aves hospederas criar un pollo que no es suyo, pues disminuye su éxito reproductivo. El costo que conlleva el parasitismo ha provocado una carrera armamentista evolutiva entre el parásito y el huésped. Este conflicto ocurre durante la etapa del huevo, y por ende ha afectado la evolución de la coloración (Davies 2010; Kilner 2006). Especies potenciales víctimas de parasitismo de nido pueden reconocer sus propios huevos, y de esta manera identifican al huevo extraño y pueden deshacerse de él. Algunos hospederos reconocen al huevo extraño y lo tiran del nido, mientras que otros abandonan el nido con la puesta completa (Davies 2010; Kilner 2006). Los tejedores africanos (*Ploceus cucullatus*) sufren de parasitismo interespecífico e intraespecífico; para evitar el parasitismo interespecífico reconocen sus huevos por el color y para evitar el parasitismo intraespecífico aprenden el patrón moteado de sus huevos (Lahti & Lahti 2001; Kilner 2006).

Estas interacciones coevolutivas han hecho que las aves huéspedes produzcan coloraciones de huevo y patrones de coloración cada vez más difíciles de imitar para las aves parásitas, a su vez, los parásitos responden con mejores imitaciones de los huevos de aves huéspedes (Swynnerton 1918). Es posible que la evolución de la coloración del huevo se haya producido por este conflicto coevolutivo (Kilner 2006). Sin embargo también existe evidencia experimental de lo contrario. En un estudio se compararon dos poblaciones distintas de aguzanieves (*Motacilla alba*) una en simpatria con cucos que son aves parásitas (*Cuculus canorus*) y otra no. Se vio que ambas poblaciones desarrollan huevos del mismo color y moteados. Por lo tanto no podemos afirmar que el parasitismo de nidos sea la única causa de evolución del color y el patrón de coloración del huevo. (Davies 2010; Kilner 2006).

Por último, es posible que la coloración del huevo haya evolucionado por selección sexual (Moreno y Osorno 2003; Kilner 2006). La coloración pudo haberse seleccionado por los machos, los cuales pueden evaluar la inversión parental de la hembra a través de la coloración y ajustar su cuidado parental en función de ésta (Kilner 2006 & Moreno y Osorno 2003). El color marrón de los huevos depende de protoporfirina, el cual es un intermediario metabólico de la síntesis de hemoglobina; la acumulación de este pigmento en el hígado induce estrés oxidante. Por lo tanto depositar protoporfirinas en el cascarón requiere de la producción constante del pigmento (Moreno y Osorno 2003). Resulta costoso para las hembras poner huevos marrones. Otra posible explicación es que el color marrón indica la capacidad de la hembra para deshacerse de protoporfirinas en el hígado depositándolas en el huevo (Moreno y Osorno 2003). La bilirrubina y biliverdina son pigmentos que dan color azul a los huevos, se forman a partir de la degradación de hemoglobina en el hígado. Estos pigmentos tienen propiedades antioxidantes, especialmente contra radicales hidroxilo y peroxilo. Por lo tanto la deposición de biliverdina en el cascarón provoca una desventaja en las hembras para contrarrestar el estrés oxidante (Moreno y Osorno 2003). La glándula del cascarón en el oviducto se estimula por la hormona esteroide progesterona. Dicha hormona perjudica las defensas antioxidantes mediadas por enzimas y causa estrés oxidante, por lo

tanto el color del huevo dependiente de biliverdina puede indicar la capacidad antioxidante de la hembra (Moreno & Osorno 2003).

Algunas de las implicaciones de la hipótesis de coloración del huevo como señal sexual son: los machos deben responder de acuerdo a la coloración del huevo (por ejemplo en especies monógamas donde existen cópulas extra-pareja o en especies poligínicas), los machos deben evaluar distintos nidos para conocer la fertilidad de los huevos y con base en ello asignar cuidado parental (Moreno y Osorno 2003). Las hembras responden con la coloración persuadiendo a los machos a dedicar más energía cuidado parental o evitar las cópulas extrapareja (Moreno & Osorno 2003; Honza et al. 2011). Otra implicación es que el color de los huevos se relacione con la capacidad fisiológica que van a heredar las crías. Las características de la puesta como el número de huevos o el volumen de los mismos pueden relacionarse con la calidad de la hembra, pero no su capacidad antioxidante (Moreno & Osorno 2003). Por último, si el color del huevo es una señal sexual que indica la condición de la hembra y su calidad genética, entonces podemos esperar que en especies con cuidado biparental o cuidado uniparental del macho la coloración del huevo sea más intensa en comparación con especies donde el macho no participa en el cuidado parental. Por otro lado en especies de aves donde el macho no provee de cuidado parental se esperaría que el color tenga una función diferente a la de señal sexual (Moreno & Osorno 2003). En aves paserinas se ha visto que la intensidad de la coloración verde-azul del huevo es mayor en especies con sistemas reproductivos poligínicos, donde las hembras compiten por el cuidado parental del macho; en especies monógamas la intensidad de color del huevo es menor (Soler et al 2005; Honza et al. 2011). Además, el tiempo de crianza está asociado con el color, siendo más intensa la coloración en especies donde la duración de crianza es mayor (Soler et al 2005). Respecto al lugar de anidamiento se ha visto que en aves que hacen sus nidos en cavidades la intensidad de color y el brillo de los huevos son mayores y reflejan más luz (Soler et al 2005). Esto se debe a que los nidos en cavidades tienen menos probabilidad de depredación. Además, los huevos en cavidades son más brillantes para que los padres puedan ver donde se encuentran en el nido y poder empollar correctamente (Soler et al 2005). Otra

posible explicación es que las aves que anidan en cavidades necesitan un mejor sistema antioxidante, pues sufren más de parásitos que transmiten virus. El sistema antioxidante de dichas aves ha sufrido más presión de selección, lo que hace más sólida la hipótesis que el color del huevo indica la capacidad antioxidante de la hembra en aves que anidan en cavidades (Moreno & Osorno 2003). En un análisis con el papamoscas *Ficedula hypoleuca*, se suplementó a unas hembras con tenebrios y a otras no y se vio que las hembras suplementadas con tenebrios ponen huevos más azules y más grandes, lo que podría indicar que el color no solo señala la capacidad antioxidante, sino su estado alimenticio y su capacidad para conseguir alimento (Moreno et al. 2006). Con respecto a la capacidad antioxidante; un estudio con el mímido gris (*Dumetella carolinensis*) donde se midió la capacidad antioxidante de las hembras con pruebas sanguíneas encontró una fuerte relación entre la coloración verde-azul del huevo y la capacidad antioxidante de las hembras, confirmando en esa especie que la coloración depende de la calidad fenotípica de la hembra (Hanley et al. 2008). Un estudio que examina la función de la biliverdina como señal sexual y como una sustancia que da estructura al cascarón en el huevo de canario (*Serinus canaria*) mostró que no hay relación entre la coloración verde-azul y la capacidad antioxidante de la hembra, ni durante ni después del periodo de puesta. Es probable que la coloración del huevo no haya evolucionado como una señal sexual en esta especie (Hargitai et al. 2016). Sin embargo, al suplementar a las hembras con antioxidantes, la coloración de los huevos incrementa. Además, la coloración aumenta a medida que se va completando la puesta y está relacionada con la condición corporal de las hembras que consumieron antioxidantes. Con base en este estudio es probable que la coloración del huevo refleje la capacidad de obtener antioxidantes de la dieta (Hargitai et al. 2016). Es probable que en esta especie la coloración señale la condición de las hembras en términos de peso y no la capacidad antioxidante de las hembras, por ende refleja la capacidad de las hembras para conseguir alimento (Hargitai et al 2016).

Una segunda hipótesis que se desprende del supuesto del origen de la coloración del huevo por selección sexual es la hipótesis del chantaje. El conflicto entre los sexos ha llevado a las hembras a producir huevos brillantes y

coloridos que sean más conspicuos con respecto al nido (Hanley et al. 2010). Esto incrementa el riesgo de depredación de los huevos y el riesgo de parasitismo de nido, lo que obliga a los machos a dedicar más recursos en el cuidado parental de las crías (Hanley et al. 2010). Esta teoría tiene sentido en especies que construyen nidos abiertos y los huevos están a la vista de depredadores y aves parásitas. Al macho le conviene dedicar recursos ya sea llevando alimento a la hembra o empollar los huevos mientras la hembra sale a forrajear; así evita que los huevos estén descubiertos y sean depredados o se enfríen (Hanley et al. 2010). Por lo tanto, poner huevos muy conspicuos puede resultar benéfico para las hembras si dicha conducta resulta en un esfuerzo extra del macho (Hanley et al. 2010). Por ejemplo, la hembra puede pedir más cuidado parental del macho produciendo una gran puesta más allá de su óptimo; esto la deja con pocos recursos energéticos para su propio mantenimiento corporal y su desempeño en el cuidado parental disminuye (Hanley et al. 2010). Las hembras también pueden depositar más esteroides en el huevo para que las crías púen más fuerte y demanden más alimento (Hanley et al. 2010).

En este trabajo buscamos poner a prueba la hipótesis de la coloración del huevo como señal sexual. Analizamos la coloración verde-azul del huevo dependiente de biliverdina en un ave que anida en cavidades; el azulejo de garganta azul (*Sialia mexicana*), y evaluamos si esta coloración se relaciona con la calidad fenotípica de la hembra en términos de peso y con el éxito reproductivo de las parejas.

Azulejo garganta azul: *Sialia mexicana*.

Los azulejos de garganta azul (*Sialia mexicana*) son aves que dependen de cavidades secundarias para anidar, no pueden crear las cavidades por ellas mismas (falta una cita). Su distribución va desde Canadá (Columbia Británica) hasta el sur de México (Keyser et al. 2004). Los programas de conservación que implementan cajas nido para aumentar la población de la especie suelen ser muy exitosos (Cuatianquiz-Lima y García 2016).

En los azulejos de garganta azul el plumaje en la cabeza dorso y alas es azul brillante y dependiente de coloración estructural. La coloración marrón-rojiza en el pecho depende de melaninas, específicamente eumelanina y feomelanina combinadas (Budden & Dickinson 2009). Se ha visto que la coloración de las plumas en los machos es una señal sexual honesta; ya que se correlaciona con el cuidado parental, la calidad de los emplumados y el éxito reproductivo (Budden & Dickinson 2009). Además los machos suelen emparejarse con hembras que ponen su primer huevo al inicio de la temporada reproductiva. Por ende las hembras reciben beneficios al escoger a machos más coloridos (Budden & Dickinson 2009). Por su parte las hembras, igual que los machos, presentan coloración azul en el dorso-cabeza y plumas marrón-rojizo en el pecho, sin embargo es menos intensa que la del macho.

En los azulejos garganta azul se presenta un fenómeno llamado custodia de pareja: el macho sigue a la hembra continuamente para evitar cópulas extra-pareja y así evitar invertir recursos en crías que no son suyas (Dickinson & Leonard 1996). Si la población de machos es muy grande la hembra terminará participando en cópulas extra-pareja debido a que el acoso constante de otros machos resultará estresante. Rechazar otras cópulas constantemente resulta costoso para las hembras. Por otro lado, la hembra puede escoger participar en cópulas extra-pareja para ganar variabilidad genética (Dickinson & Leonard 1996). A la hembra le conviene una pareja que tenga un buen territorio y sea bueno trayendo alimento y a la vez le conviene tener hijos con machos atractivos. Al seguirla constantemente, el macho evita que la hembra tenga copulas extra-pareja. Otra posible situación es que la hembra se mantenga en el territorio y se aparee con machos atractivos elegidos por ella que logren burlar la custodia (Dickinson & Leonard 1996). En azulejos garganta azul se ha visto que por lo menos un tercio de los nidos tiene al menos un descendiente que provino de cópula extra-pareja (Dickinson 2001). Un estudio realizado en Monterey California mostró que los machos de esta especie copulan con la hembra constantemente desde el día 60 previo a la puesta hasta el comienzo de la incubación. Si la distancia a los vecinos cercanos es pequeña los machos incrementan la custodia (Dickinson &

Leonard 1996). Por lo tanto existe evidencia que indica que el macho asegura su paternidad entorpeciendo las cópulas extra-pareja al seguir a las hembras constantemente. En un estudio donde se capturó al macho y se mantuvo cautivo en una jaula cerca del nido, se vio que la frecuencia de cópulas extra-pareja se incrementa en ausencia del macho; la mayoría de los machos extra-pareja fueron machos vecinos (Dickinson 2001). La receptividad de las hembras incrementa con la diferencia de edad entre los machos y la hembra, prefiriendo a machos mayores (Dickinson 2001). Esto sugiere que la hembra escoge los machos con quienes copular dentro del territorio. Más que una competencia entre machos, es un caso de conflicto intersexual donde las hembras tienen acceso a cópulas extra-pareja y pueden acceder a ellas y los machos responden custodiando a las hembras para evitar compartir su paternidad. Los azulejos presentan conductas de ayudantes de nido, en las cuales adultos y jóvenes ayudan a parejas monógamas llevando comida a las crías y defendiendo el territorio y el nido (Dickinson et al. 1996).

En cuanto a la coloración de huevo como señal sexual de las hembras no se han hecho estudios con el azulejo garganta azul. Sin embargo en la especie hermana; el azulejo garganta canela (*Sialia sialis*) se ha visto que hay más variación en la coloración de los huevos entre nidos que entre los huevos de un mismo nido. Existe una correlación entre la calidad de la hembra en términos de peso y talla y la coloración verde-azul de los huevos dependiente de biliverdina (Siefferman et al. 2006). El 2% de los huevos de esa especie es blanco, mientras que en el azulejo garganta azul no se reportan huevos blancos, solo variación en el color. Tomando en cuenta que ambas especies *Sialia sialis* y *Sialia mexicana* son aves socialmente monógamas con cuidado biparental, territoriales y con cierto grado de dimorfismo sexual en el color del plumaje, es importante explorar la coloración del huevo como señal sexual honesta de las hembras es de esperarse que los resultados del presente estudio sean consistentes con lo encontrado en la especie hermana *Sialia sialis*.

Objetivo e hipótesis

El objetivo de este estudio es analizar la coloración del huevo del azulejo de garganta azul (*Sialia mexicana*) como una señal sexual de hembras hacia machos.

Hipótesis: si la coloración del huevo es una señal sexual de las hembras, entonces dependerá de la talla y el peso de la hembra, y habrá más éxito de emplumados y nidada en aquellos nidos con huevos más verde-azules

Se espera que los huevos sean más verde-azules si provienen de hembras con mayor talla y peso. También se espera que los nidos con huevos más verde-azules tengan mayor éxito de emplumado y éxito de nidada.

Materiales y método

Colecta de datos.

Llevamos a cabo la colecta de datos durante los meses de abril y junio de 2015 en el Parque Nacional “La Malinche” (PNLM) el cual se encuentra entre los estados de Tlaxcala y Puebla en la zona centro-oriente de México. Su altitud va de los 2,300 msnm a los 4,461 msnm, presenta un clima templado subhúmedo combinado con frío en algunas zonas, la temporada de mayor intensidad de lluvia va de junio a septiembre. Los tipos de vegetación que podemos encontrar en la montaña son: Bosques de pino, encino, oyamel y alisos, así como pastizal natural y páramo de altura (López-Domínguez & Acosta 2005).

Desde hace varios años investigadores de la UNAM y la UATx (Universidad Autónoma de Tlaxcala) instalaron cajas nido para la reproducción de aves ocupantes secundarias de cavidades en árboles en diferentes zonas

de las faldas del volcán. Las cavidades pueden ser producidas de manera natural o bien pueden ser cavadas por otras aves (como los carpinteros). Las especies de aves ocupantes secundarias que utilizan las cavidades y pueden ocupar las cajas-nido son: *Sitta pygmaea*, *Sitta carolinensis*, *Troglodytes aedon*, *Certhia americana*, *Poecile sclateri* y *Sialia mexicana* (Cuatianquiz-Lima y Macías García 2016; Howell & Webb 2005). Durante la colecta de datos contamos con alrededor de 180 cajas-nido distribuidas en tres zonas de bosque joven.

De las 90 cajas disponibles en 2014 34 fueron ocupadas por azulejos garganta azul. En 2015, 53 de 180 cajas fueron ocupadas por azulejos garganta azul.

Una vez que las hembras completaron la puesta cuantificamos el tamaño de puesta (número de huevos), la coloración de los huevos y tomamos medidas para calcular el volumen de los mismos (largo y ancho). Para cuantificar la coloración de huevos utilizamos un espectrómetro OceanOptics modelo EL-JAZ 200 (Fig.2) el cual mide la reflectancia en el rango de 300-700nm. Para hacer las mediciones, el espectrómetro tiene un cable con un lector óptico y un emisor de luz, cuando se hace una medición el cable lanza luz hacia el objeto y mide la cantidad de luz que refleja dicho objeto. Tomamos tres lecturas de cada huevo para obtener la coloración promedio de cada huevo y posteriormente se promediaron, con lo que se obtuvo, una sola medida promedio por nido (ver cálculo de datos más abajo). Además medimos el largo y ancho de los huevos para calcular el volumen.



Fig 2. espectrómetro EL-JAZ 200 de la marca ocean optics

A la par capturamos a las hembras con una trampa para cajas nido “Van Ert” (Fig.3). Ésta se instala en la entrada circular de la caja y se activa cuando el ave entra al nido y se posa sobre el gatillo, la trampa activada cierra la entrada de la caja impidiendo que el ave pueda salir. Una vez capturadas las hembras tomamos medidas de talla (longitud del pico y tarso) y peso y les colocamos un anillo para futuras investigaciones. Por precaución, la trampa solo puede mantenerse activa en la caja una o dos horas. Si la trampa se activa accidentalmente la hembra no podría entrar al nido para llevar comida a las crías. Si la hembra queda atrapada en la caja y no es procesada y liberada rápidamente, el estrés puede ser nocivo o incluso mortal, además durante este tiempo tampoco es capaz de alimentar a las crías.

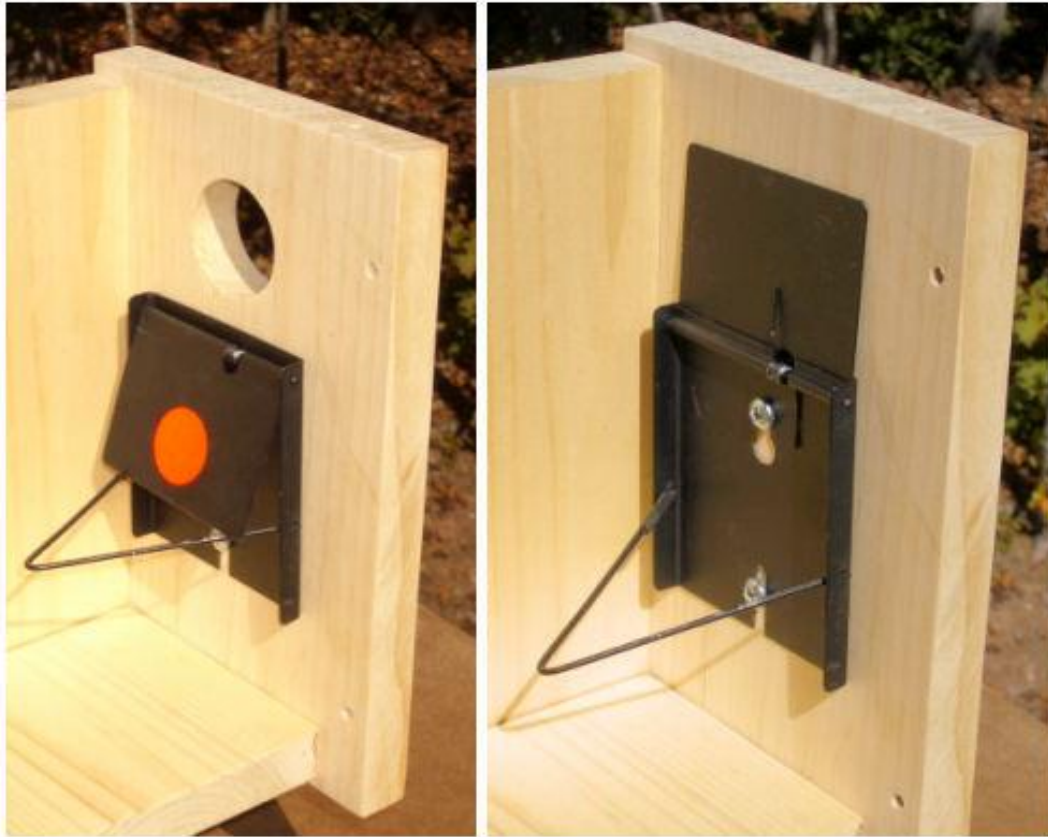


Fig 3. Trampa Van Ert para cajas nido. Del lado izquierdo se ve la trampa lista para que el ave entre, del lado derecho se ve la trampa activada.

Una vez que todos los huevos eclosionaron, calculamos el éxito de eclosión y la fecha de eclosión aproximada de los huevos tomando en cuenta la fecha de la última revisión del nido y la fecha cuando se encontraron los pollos. Al día cinco tomamos medidas de pico, tarso y peso de los pollos. Al día 17 (cuando los pollos ya están emplumados) volvimos a tomar medidas de pico, tarso y peso. Cuantificamos el éxito de nidada, el éxito de emplumados, la tasa de crecimiento en peso, la tasa de crecimiento en longitud del tarso y la tasa de crecimiento en longitud del pico. Dimos seguimiento a los nidos durante toda la temporada reproductiva. En la tabla 1 se encuentran las fórmulas de las variables que se encuentran en la base de datos.

Variable	Fórmula
Tamaño de puesta	Número de huevos
Éxito de eclosión	Número de huevos eclosionados / Tamaño de puesta
Éxito de nidada	Número de Emplumados / Tamaño de puesta
Éxito de Emplumados	Número de emplumados / Número de huevos eclosionados
Tasa de Crecimiento	Peso o longitud final - peso o longitud inicial / diferencia de días

Tabla 1: Cálculo de variables.

Obtención de datos de coloración.

Los objetos absorben un porcentaje de la luz incidente y reflejan el resto, la luz que reflejan es lo que interpretamos como color. Al medir los huevos con el espectrómetro un porcentaje de la luz que lanza el emisor del espectrómetro la absorbe el objeto y otro porcentaje rebota; dicho porcentaje se percibe por el lector óptico y se cuantifica. Por lo tanto el espectrómetro mide el porcentaje de luz reflejada para cada longitud de onda que emite. Los archivos de las gráficas se guardan en una tarjeta SD para después ser transferidos a una computadora.

Para optimizar la obtención de los parámetros de color se utilizó un macro en Excel para importar archivos “.JAZ” (formato de almacenamiento para los archivos del espectrómetro). Los parámetros que debimos obtener de los archivos fueron la luminosidad y el porcentaje de croma verde-azul de los huevos. La luminosidad es la sumatoria de todos los valores de longitud de onda que corresponden al rango de 300 a 700 nm. El porcentaje de croma verde-azul se obtiene dividiendo la sumatoria de todos los valores que corresponden al rango de 400 a 575 nm entre la luminosidad, el rango 400-575 nm es la región del espectro de luz que corresponde a la mayor reflectancia de la biliverdina (Falchuk et al. 2002). El macro ayuda a automatizar instrucciones

que se tienen que repetir constantemente, las fórmulas necesarias para calcular la luminosidad y el porcentaje de croma verde-azul se guardan en Excel para ejecutarse automáticamente cuando se requiera, por lo tanto cada medición de color que tomamos durante la colecta en campo puede abrirse en el macro de Excel, y así es posible obtener los parámetros automáticamente.

Análisis estadístico.

Construimos una base de datos con los datos obtenidos en la temporada de campo. Debido a que no fue posible saber de cuál huevo eclosionó cada pollo decidimos obtener el promedio de los huevos por nido, es decir, calculamos la media de croma verde-azul y volumen de cada huevo y a la vez calculamos la media de todos los huevos en el nido para obtener solo un valor de cada variable por nido. De la misma forma calculamos la media de las medidas de los pollos (talla, peso, éxito de emplumados y tasas de crecimiento). Así mismo obtuvimos el éxito de eclosión, éxito de emplumados y éxito de nidada de cada nido. De las hembras solo obtuvimos una medida por cada nido, por lo que no fue necesario calcular la media de dichas mediciones. El tamaño de muestra de los pollos al día 5 fue de 104 y el tamaño de muestra al día 17 fue de 85. El tamaño de muestra de hembras fue 18 hembras. Finalmente, estandarizamos las variables para poder comparar los datos expresados en escalas distintas. Para estandarizar una variable, a cada valor individual se le resta la media y se divide por la desviación estándar muestral (Box *et al* 1993).

Para el análisis estadístico utilizamos un análisis de rutas o senderos, también llamado modelo de ecuaciones estructurales (MES O SEM por sus siglas en ingles), el cual utiliza un conjunto de técnicas estadísticas que permiten relacionar una o más variables independientes con una o más variables dependientes (Ullman 2006), y permite describir los procesos que subyacen un resultado en particular. El análisis estima qué tan sólidas son las relaciones entre las variables dentro de un modelo hipotético generado por el investigador, utilizando una extensión del análisis de regresión múltiple. Además, el análisis puede usarse para elegir entre dos o más modelos (Lleras 2005). Aunque los modelos por sí solos no pueden probar causalidad, sí

pueden apoyar, o no, teorías sobre causalidad, e informan qué modelo se ajusta mejor a los patrones de correlación encontrados en los datos.

El análisis de rutas permite especificar cómo se relacionan las variables unas con otras basándose en teorías biológicas de los procesos que se quieren estudiar. Los diagramas son herramientas útiles para el investigador, ayudan a clarificar y visualizar las relaciones entre las variables, y son fundamentales para el análisis de rutas. Cuando se construye un diagrama las variables se encierran en círculos o cuadrados, las variables que hipotéticamente se relacionan entre sí se deben conectar con flechas, la dirección de la flecha indica cuáles son las variables dependientes y cuáles las independientes; una flecha doble que apunta a dos variables quiere decir que hay una codependencia entre las mismas (Ullman 2006).

Para este estudio construimos una serie de modelos basados en la biología de la especie y la hipótesis del huevo como señal sexual honesta de las hembras hacia los machos (ver introducción). Básicamente partimos de la hipótesis de que el peso de la hembra determina el porcentaje de croma verde-azul de los huevos. Posteriormente analizamos como el porcentaje de croma verde azul determina los indicadores del desempeño reproductivo (tasa de crecimiento, éxito de emplumado y éxito de nidada). Los modelos se componen de las distintas relaciones entre todas estas variables. Tratamos de realizar una gran cantidad de modelos para poder encontrar el que mejor describe el fenómeno. Utilizamos el programa R-statistics para analizar los modelos. Para analizar los modelos tomamos en cuenta los siguientes parámetros: CFI, AIC, RMSEA y los valores de los estimados entre las variables. A continuación explico dichos parámetros:

1. El valor de los estimados representa qué tan sólidas son las relaciones que se especifican en el modelo, es decir, que entre más alto sea el valor (positivo o negativo) la relación entre esas variables es consistente con los datos observados. Si el valor del estimado es positivo la correlación entre las variables es directamente proporcional. Si el valor del estimado es negativo la correlación entre las variables es inversamente proporcional.

2. CFI (comparative fit index) o índice de ajuste comparado, evalúa el ajuste del modelo. Toma como hipótesis nula que ninguna de las variables está correlacionada con otra y compara las covarianzas de la muestra con esta hipótesis nula. El CFI es un buen índice para tamaños de muestra pequeños (tomando valores de 0 a 1), siendo los valores más cercanos a 1 los que indican un mejor modelo. Los valores de CFI mayores a 0.95 son indicadores de un buen ajuste del modelo, (Ullman 2006 & Hooper 2008).

3. RMSEA (Root mean square error of approximation) nos dice qué tan bien se ajustaría el modelo con parámetros estimados óptimos; es decir nos dice que tan mal se ajusta nuestro modelo si lo comparas con un modelo con parámetros perfectos. Los valores del RMSEA también van del 0 al 1, sin embargo son los valores más cercanos a cero los que indican un buen ajuste. Valores de 0.06 o menos indican un buen ajuste y valores mayores a 0.10 indican un ajuste pobre (Ullman 2006; Hooper et.al 2008).

4. AIC (Akaike information criterion) es un método para comparar entre múltiples modelos y estima la cantidad de información perdida. Cuando se analiza el modelo, se comparan los valores de AIC de varios modelos y se le da prioridad al modelo cuyo AIC es menor, comparado con los otros modelos (menos información perdida; Wagenmakers & Farrell 2004).

En resumen; para escoger el mejor modelo se tomaron en cuenta los modelos que tenían un CFI mayor o igual a 0.95 y un RMSEA menor o igual a 0.08, y entre estos se escogió el modelo con el menor AIC. Es necesario utilizar los tres parámetros para escoger un modelo. Una vez escogido el modelo los valores estimados se utilizaron para describir las relaciones entre las variables que componen el modelo y si éstas son positivas o negativas

Resultados

Al final de la temporada de campo hubo un total de 53 nidos de *Sialia mexicana* en el PNLN, de los cuales pudimos tomar las mediciones de coloración y volumen de los 163 huevos; el promedio de huevos por nido fue de 3.5 con una desviación estándar de 0.63. Se obtuvieron las medidas de peso y talla de 33 pollos. Debido a la mortalidad de los huevos y de los pollos a temprana edad y al abandono de nidos, el tamaño de muestra de pollos fue menor al de los huevos. Por último, se capturaron 18 hembras, de las cuales se obtuvieron medidas de peso y talla. El tamaño de muestra pequeño se debió a que las hembras, a medida que los pollos van emplumando, dejan de entrar a la caja para mantener la temperatura de las crías y solo llevan alimento al nido, por lo tanto no pueden ser capturadas por la trampa.

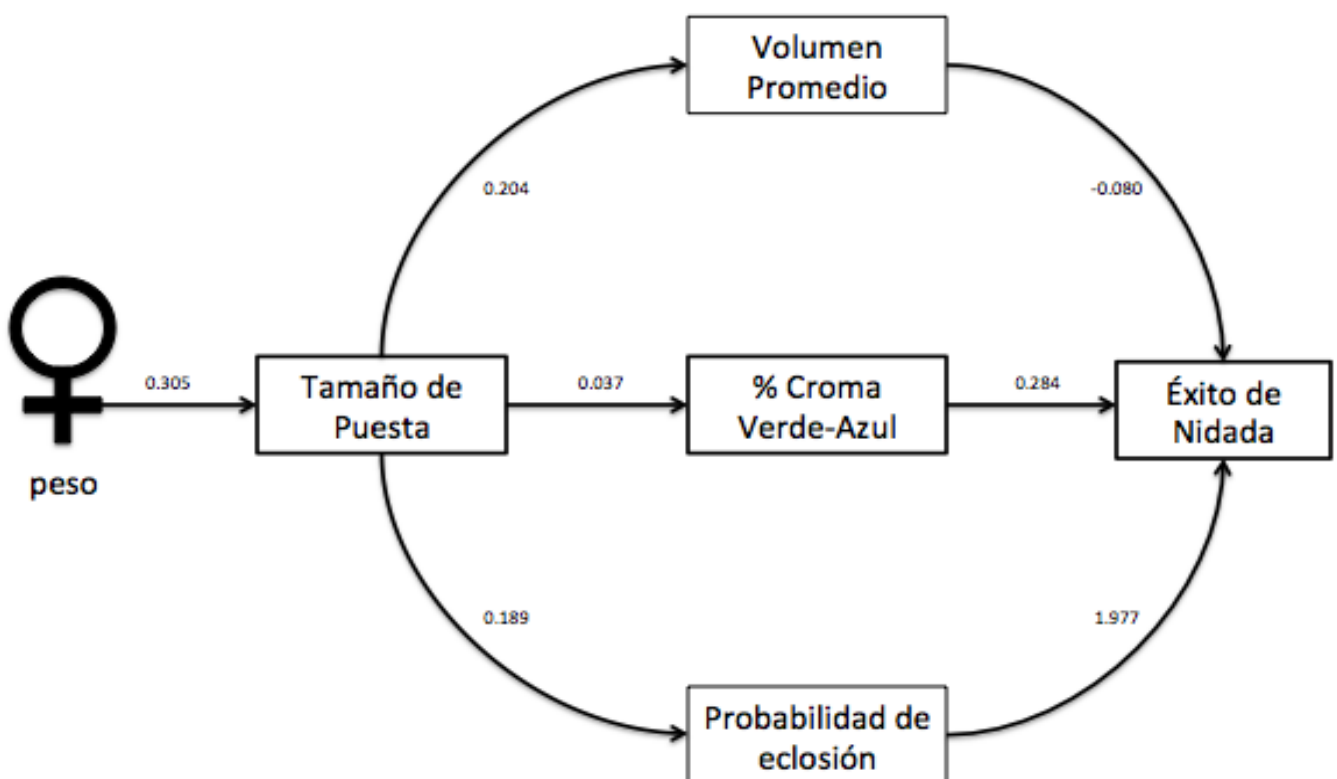


Fig. 4 Diagrama del mejor modelo, donde se indican las relaciones directas e indirectas entre las variables (flechas). El peso de la hembra determina el tamaño de puesta y este a su vez determina el volumen de los huevos, la coloración y la probabilidad de eclosión. El éxito de nidada se determina positivamente por la coloración y la probabilidad de eclosión y negativamente por el volumen. El valor de los estimados se indica a lado o sobre cada flecha.

El modelo que fue más respaldado por los datos y el análisis de rutas se presenta en la figura 4. Los parámetros del modelo son; CFI= 0.971, AIC:=301.372 y RMSEA= 0.080. En el apéndice se comparan los parámetros de varios modelos para explicar a detalle porqué se eligió el modelo uno.

En el diagrama se especifican los valores de los estimados y si son positivos o negativos. Según el modelo elegido, las hembras más pesadas ponen más huevos; entre más huevos ponen, éstos son más azules, más voluminosos y tienen una mayor probabilidad de eclosionar. El éxito de nidada (el número de emplumados entre el tamaño de puesta) es mayor si los huevos son más azules, y su probabilidad de eclosión es mayor. Sin embargo si los huevos son más voluminosos el éxito de nidada es menor.

Decidimos hacer una prueba de t (Fig. 5) para comparar la mortalidad de los huevos y la mortalidad de los pollos, debido a que mientras se hacían los modelos se observó que el éxito de emplumados (número emplumados / número eclosionados) no difería mucho de la probabilidad de eclosión (tamaño de puesta / número de eclosionados). La diferencia entre las variables no es significativa ($P=0.083$) sin embargo se puede apreciar en la gráfica que hay una diferencia en la mortalidad, siendo los huevos los que presentan más mortalidad que los pollos.

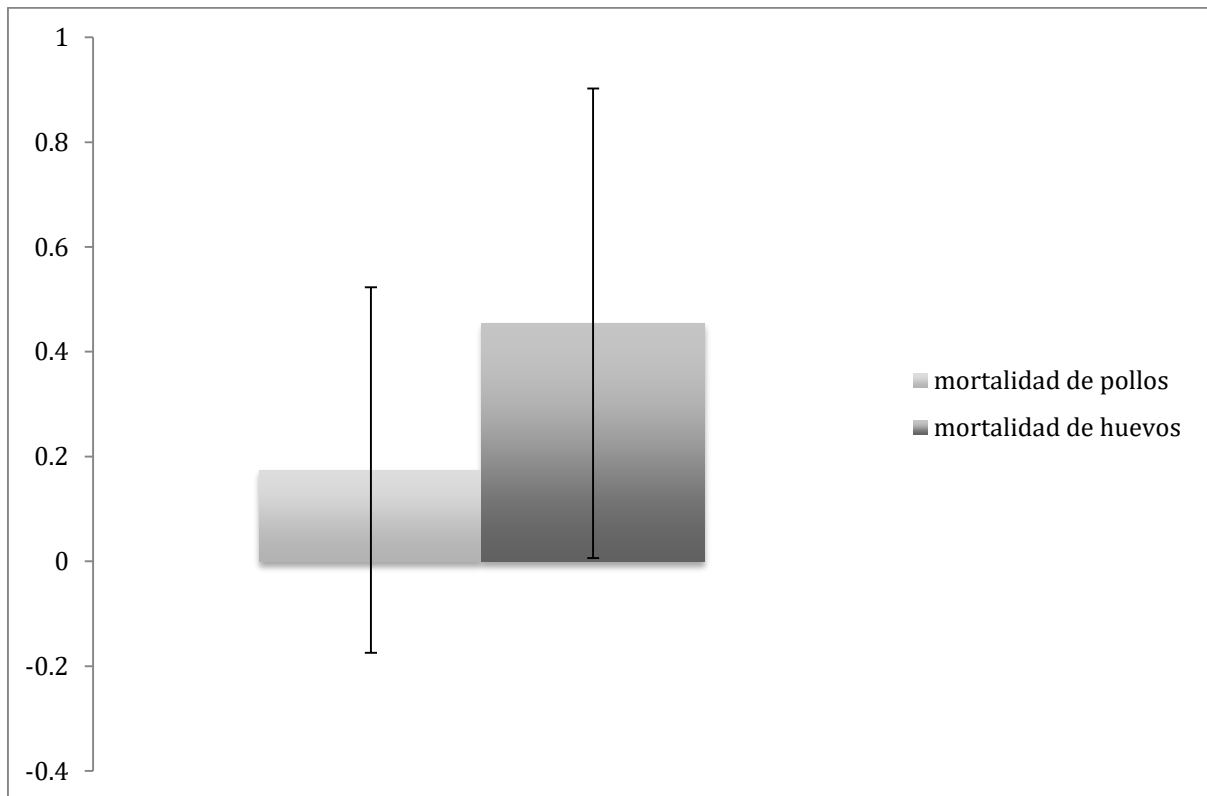


Fig. 5. No hubo diferencias entre la mortalidad de pollos y la mortalidad de huevos ($P=0.083$), a pesar de que parecería que hay mayor mortalidad en huevos que en pollos.

Decidimos incluir el modelo que se presenta en la figura 6, pues incluye la tasa de crecimiento de los pollos y el éxito de nidada y ayuda a explicar mejor la hipótesis. Se puede ver que una vez que nacen los pollos la mortalidad es baja. Además, el modelo 2 incluye la tasa de crecimiento en peso de los pollos.

Los parámetros del modelo 2 son; CFI= 0.372, AIC= 159.01 y RMSEA= 0.137. Según el diagrama (Fig. 5) entre más pesada sea la hembra mayor es el número de huevos que pone y entre más huevos mayor es el volumen y el color azul de los mismos. Entre más intensa es la coloración verde-azul la tasa de crecimiento de los pollos es mayor, mientras que a mayor volumen de los huevos la tasa de crecimiento es menor. A su vez, la tasa de crecimiento de los pollos determina el éxito de emplumados; esto indica que si los pollos crecen más rápidamente, hay mayor probabilidad que lleguen a emplumar y abandonar el nido.

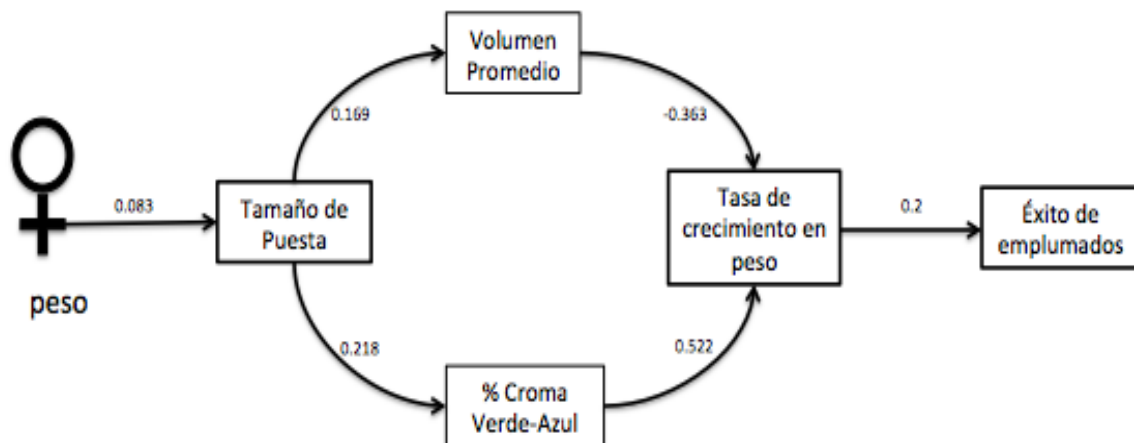


Fig. 6 Diagrama del modelo 2. Se muestran las relaciones entre las variables y el valor de los estimados a un lado o sobre las relaciones. A mayor peso de la hembra mayor es el tamaño de puesta, a su vez a mayor tamaño de puesta mayor es el volumen y la coloración verde-azul de los huevos, a mayor coloración mayor es la tasa de crecimiento en peso de los pollos, mientras que a mayor volumen menor es la tasa de crecimiento de los pollos, por último a mayor tasa de crecimiento mayor es el éxito de emplumados.

Discusión

Los resultados del modelo más apoyado indican que la coloración del huevo depende del tamaño de puesta y esta a su vez de la calidad de la hembra en términos de peso. Sin embargo, parece que las hembras de buena calidad no solo asignan recursos a la coloración sino también al volumen del huevo y al tamaño de puesta. El volumen del huevo tiene una correlación negativa con el éxito de nidada, mientras que la coloración tiene una correlación positiva con el éxito de nidada; lo que apoya nuestra hipótesis. Nuestros resultados indican que existe una disyuntiva entre la coloración verde-azul y el volumen de los huevos. Es probable que las hembras

Los modelos indican que la coloración verde-azul dependiente de biliverdina en el cascarón es un indicador de la calidad de la hembra en términos de su condición corporal y el color del huevo predice el éxito de nidada. Se sabe que la biliverdina posee actividad antioxidante. Al depositarla

en los huevos, es posible que las hembras estén indicando su capacidad antioxidante (Moreno y Osorno 2003). Además las aves pueden almacenar antioxidantes en los músculos y en los depósitos de grasa (Ralph 1969 & Hargitai 2016). Por consiguiente el peso también puede estar relacionado con la capacidad antioxidante de las hembras. Los nidos con huevos más verde-azules tienen mayor éxito de nidada y de emplumado y la tasa de crecimiento de las crías es mayor; estas variables dependen principalmente (más no exclusivamente) del rendimiento en el cuidado parental de ambos padres (Møller 2000; Dickinson & Weathers 1999). Se ha visto en el canario (*Serinus canaria*) que la coloración verde-azul del huevo señala el estado nutricional de la hembra y por ende su capacidad de conseguir alimento. Al evaluar la coloración, los machos pueden aumentar su cuidado parental (Hargitai et al. 2016). Por tanto el hecho de que podamos ver en el modelo que los pollos provenientes de huevos más verde-azules tienen mayor tasa de crecimiento, éxito de nidada y éxito de emplumado confirma que la coloración del huevo puede funcionar como una señal sexual. Estos resultados son consistentes con lo reportado por Siefferman et al. 2006; la condición de las hembras correlaciona con la coloración del huevo en el azulejo garganta canela (*Sialia sialis*). Así mismo Moreno et al. 2006 realizó un experimento en el papamoscas cerrojillo (*Ficedula hypoleuca*) donde se suplementó a las hembras con alimento y encontró que en el grupo experimental las hembras pusieron huevos más verde azules que en el grupo control, por lo tanto la coloración indica la condición de las hembras cuando ponen los huevos.

El volumen del huevo está relacionado negativamente con el éxito de nidada en el modelo 1 y con la tasa de crecimiento en el modelo 2; indicando que entre más grande sea el huevo los pollos crecen menos y más lentamente y la probabilidad de que los huevos sobrevivan hasta emplumar es menor. Se sabe que los pollos que provienen de huevos grandes son más pesados al momento de la eclosión y tienden a tener mayor probabilidad de emplumar (Krist 2011). Sin embargo, aunque el tamaño del huevo determine el peso del pollo al nacer, la probabilidad de sobrevivir toda la etapa de pollo desde la eclosión hasta el emplumado depende del cuidado parental (Bize et al. 2002; Krist 2011). Además, se sabe que los pollos más grandes exigen más comida

con llamados y son más propensos a ser depredados; pues los depredadores pueden ubicar los nidos por el sonido (Eichholz & Koenig 1992; Briskie et al 1999). Para disminuir el riesgo de depredación los padres deben mantener saciados a los pollos para evitar que píen. Nuestros resultados sugieren que para cubrir la demanda, las hembras posiblemente pongan huevos más voluminosos de los que eclosionen pollos pesados y a la vez depositen biliverdina en los huevos para inducir al macho a invertir más en el cuidado parental. Moreno et al (2014) encontró que la coloración de los huevos dependiente de biliverdina en el papamoscas cerrojillo se asocia con la tasa de aprovisionamiento de los machos a las crías y por tanto con la condición de las mismas. Otra posible explicación es que como la tasa de crecimiento está basada en el peso de las crías, la diferencia entre el peso al día 5 y el peso al día 17 sea mayor en crías provenientes de huevos pequeños pues deben ganar más peso que los que provienen de huevos grandes. Otro aspecto que podemos ver en el modelo dos es que el éxito de emplumados depende de la tasa de crecimiento; tomando en cuenta que la tasa depende de la coloración de los huevos y del cuidado parental de ambos padres. Podemos decir que nidos con huevos más verde-azules vienen de padres con buen desempeño en su cuidado parental y por lo tanto tienen mayor probabilidad de emplumar, lo que apoya la hipótesis de coloración de huevo como señal sexual de hembras hacia machos.

Encontramos que el éxito de nidada está relacionado positivamente con la coloración verde-azul y negativamente con el volumen del huevo. Es decir los huevos más verde-azules tienen mayores probabilidades de eclosionar y de dar lugar a crías emplumadas. Para reducir la mortalidad de los huevos los machos deben aumentar el cuidado parental, pues aunque ambos padres proveen de cuidado, la labor del macho difiere un poco a la de la hembra durante la incubación (Dickinson & Weathers 1999). Durante la etapa de huevo la hembra suele quedarse en el nido empollando mientras el macho le trae alimento (Dickinson & Weathers 1999). Además, el macho defiende su territorio de depredadores y de otros machos que buscan aproximarse y copular con su hembra (Dickinson & Leonard 1996). Si el macho disminuye su cuidado parental la hembra es capaz de compensar saliendo del nido a buscar

alimento. Sin embargo, existe una disyuntiva entre empollar y alimentarse pues se ha visto que si se retira al macho la hembra reduce el tiempo de empollar a la mitad y la mortalidad de las crías aumenta (Dickinson & Weathers 1999). Por lo tanto el hecho de que los nidos con huevos más coloridos tengan mayor éxito de nidada probablemente se deba a que los machos de dichos nidos dedican más tiempo y energía a ahuyentar depredadores y llevar alimento a la hembra. De esta forma el éxito de nidada aumenta. Para el azulejo, el cuidado parental del macho favorece el desarrollo y la supervivencia de las crías. Es por esto que el aprovisionamiento de biliverdina en los huevos, por parte de las hembras, para hacer que el macho incremente su cuidado parental podría incrementar el éxito de los nidos.

A continuación propongo como podrían relacionarse algunos aspectos de la biología reproductiva del azulejo garganta azul con la coloración del huevo, esto podría resultar útil para análisis prospectivos de la coloración del huevo en esta especie. El azulejo es una especie que tiene 20% de paternidad extra-pareja (Dickinson 2001). Los machos que tienen huevos menos coloridos podrían incrementar su búsqueda de cópulas extra-pareja para tener mayor número de crías al final de la temporada. Por ende habría una disyuntiva entre cuidar el territorio y llevar alimento al nido y conseguir cópulas extra-pareja. Los azulejos garganta azul presentan ayudantes en sus nidos. De las 53 cajas nido ocupadas por azulejos solo seis cajas presentaron ayudantes. Se sabe que en esta especie la conducta de ayudantes solo la ejercen los machos y solo se ha reportado en algunas poblaciones. Un tercio de los machos adultos ha participado como ayudante anteriormente y el 28% de los machos que ayudan han perdido sus nidos (Dickinson et al. 1996). Es probable que la coloración de los huevos también funcione para reclutar ayudantes puesto que los nidos con ayudantes tienen mayor éxito reproductivo. Si un nido tiene ayudantes el cuidado parental aumenta. En algunos casos machos con nidos propios eran al mismo tiempo ayudantes de otros nidos. Es probable que los nidos de estos machos hayan tenido un alto grado de paternidad extra-pareja (Dickinson et al. 1996); así el macho obtiene más adecuación dedicando cuidado a crías cercanamente emparentadas a él en vez de una sola cría suya en su propio nido. En este mismo sentido los machos podrían comparar la coloración de los

huevos en sus propios nidos con la coloración de los huevos en el nido de sus padres y ajustar el cuidado parental que proveen a cada nido. Otro aspecto importante en la ecología de los azulejos es la nidada doble; la pareja es capaz de producir dos nidadas en una misma temporada reproductiva. El color de los huevos al ser indicador de la calidad de la hembra y de la puesta podría ser relevante para los machos que logran producir dos puestas en una misma temporada, pues con base en esta información podrían producir una doble nidada con la misma hembra o con otra. Usualmente la nidada doble ocurre en parejas que empiezan a reproducirse al inicio de la temporada reproductiva. El clima durante la temporada reproductiva es lo que determina que las parejas puedan producir dos nidadas siendo más favorables las temporadas reproductivas más largas y cálidas (Jacobs et al. 2013). Se ha visto que las crías de padres que producen dos nidadas no difieren en peso entre nidadas y las hembras de mayor peso tienen mayor probabilidad de producir una segunda nidada. Por ende son las parejas de mejor calidad las que pueden producir una segunda nidada tan exitosa como la primera (Jacobs et al. 2013).

Conclusión

La coloración del huevo es un indicador de la calidad de la hembra. Además el éxito de emplumado es mayor cuando la coloración del huevo es más intensa. Tomando en cuenta que el éxito del nido depende no solo de las características de la puesta sino del desempeño en el cuidado parental, tiene sentido pensar que la coloración funciona como una señal de calidad para los machos, los cuales pueden invertir en el cuidado parental o en cópulas extra-pareja en función de la coloración de los huevos. Esto es consistente con la hipótesis planteada en este estudio.

Para futuros estudios es importante medir el cuidado parental del macho y su participación en cópulas extra-pareja para ver cómo se relaciona con la coloración del huevo. Es de esperarse que la coloración aumente con el cuidado parental del macho y disminuya las cópulas extra-pareja. Así mismo es

importante analizar si existe alguna relación entre la coloración y la presencia de ayudantes en el nido, es posible que la coloración sea una señal útil para reclutar ayudantes. Otro aspecto importante que se puede analizar en un futuro es la relación entre la capacidad de las parejas de anidar dos veces en una misma temporada reproductiva y la coloración del huevo.

Referencias

- Alonso-Alvarez, C., Bertrand, S., Faivre, B., Chastel, O., & Sorci, G. (2007). Testosterone and oxidative stress: the oxidation handicap hypothesis. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, 274(1611), 819-825.
- Amundsen, T. (2000). Why are female birds ornamented?. *Trends in Ecology & Evolution*, 15(4), 149-155.
- Andersson, M. (1982). Female choice selects for extreme tail length in a widowbird. *Nature*, 299(5886), 818-820.
- Bize, P., Roulin, A., & Richner, H. (2002). Covariation between egg size and rearing condition determines offspring quality: an experiment with the alpine swift. *Oecologia*, 132(2), 231-234.
- Bomb, L. G., & Pagel, M. (2001). Sexual swellings advertise female quality in wild baboons. *Nature*, 410(6825), 204.
- Box, G. E., Hunter, W. G., & Hunter, J. S. (1993). *Estadística para investigadores*. Reverté.
- Briskie, J. V., Martin, P. R., & Martin, T. E. (1999). Nest predation and the evolution of nestling begging calls. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, 266(1434), 2153-2159.
- Budden, A. E., & Dickinson, J. L. (2009). Signals of quality and age: the information content of multiple plumage ornaments in male western bluebirds *Sialia mexicana*. *Journal of Avian Biology*, 40(1), 18-27.
- Burley, R. W., & Vadehra, D. V. (1989). The egg shell and shell membranes: properties and synthesis. *The Avian Egg, Chemistry and Biology*. John Wiley, New York, 25-64.

- Casagrande, S., Csermely, D., Pini, E., Bertacche, V., & Tagliavini, J. (2006). Skin carotenoid concentration correlates with male hunting skill and territory quality in the kestrel *Falco tinnunculus*. *Journal of Avian Biology*, 37(2), 190-196.
- Chew, B. P. (1996). Importance of antioxidant vitamins in immunity and health in animals. *Animal Feed Science and Technology*, 59(1), 103-114.
- Davies, N. B. (2010). *Cuckoos, cowbirds and other cheats*. A&C Black.
- Davies, N. B., Krebs, J. R., & West, S. A. (2012). *An introduction to behavioural ecology*. John Wiley & Sons. (Pag: 179-189)
- Delhey, K., Peters, A., & Kempenaers, B. (2007). Cosmetic coloration in birds: occurrence, function, and evolution. *the american naturalist*, 169(S1), S145-S158.
- Dickinson, J. L., Koenig, W. D., & Pitelka, F. A. (1996). Fitness consequences of helping behavior in the western bluebird. *Behavioral Ecology*, 7(2), 168-177.
- Dickinson, J. L., & Weathers, W. W. (1999). Replacement males in the western bluebird: opportunity for paternity, chick-feeding rules, and fitness consequences of male parental care. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 45(3-4), 201-209.
- Dickinson, J. L. (2001). Extrapair copulations in western bluebirds (*Sialia mexicana*): female receptivity favors older males. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 50(5), 423-429.
- DICKINSON, J. L., & Leonard, M. L. (1996). Mate attendance and copulatory behaviour in western bluebirds: evidence of mate guarding. *Animal Behaviour*, 52(5), 981-992.
- Dimijian, G. G. (2005). Evolution of sexuality: biology and behavior. *Proceedings (Baylor University. Medical Center)*, 18(3), 244.
- Eichholz, M. W., & Koenig, W. D. (1992). Gopher snake attraction to birds' nests. *The Southwestern Naturalist*, 293-298.

Falchuk, K. H., Contin, J. M., Dziedzic, T. S., Feng, Z., French, T. C., Heffron, G. J., & Montorzi, M. (2002). A role for biliverdin IX α in dorsal axis development of *Xenopus laevis* embryos. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 99(1), 251-256.

Fisher, R. A. (1930). *The genetical theory of natural selection: a complete variorum edition*. Oxford University Press.

Hanley, D., Doucet, S. M., & Dearborn, D. C. (2010). A blackmail hypothesis for the evolution of conspicuous egg coloration in birds. *The Auk*, 127(2), 453-459.

Hanley, D., Heiber, G., & Dearborn, D. C. (2008). Testing an assumption of the sexual-signaling hypothesis: does blue-green egg color reflect maternal antioxidant capacity. *The Condor*, 110(4), 767-771.

Hargitai, R., Boross, N., Nyiri, Z., & Eke, Z. (2016). Biliverdin-and protoporphyrin-based eggshell pigmentation in relation to antioxidant supplementation, female characteristics and egg traits in the canary (*Serinus canaria*). *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 70(12), 2093-2110.

Hill, G. E. (1999). Is there an immunological cost to carotenoid-based ornamental coloration?. *The American Naturalist*, 154(5), 589-595.

Honza, M., Požgayová, M., Procházka, P., & Cherry, M. I. (2011). Blue-green eggshell coloration is not a sexually selected signal of female quality in an open-nesting polygynous passerine. *Naturwissenschaften*, 98(6), 493-499.

Hooper, D., Coughlan, J., & Mullen, M. (2008). Structural equation modelling: Guidelines for determining model fit. *Articles*, 2.

Howard, R. D. (1978). The Influence of Male-Defended Oviposition Sites on Early Embryo Mortality in Bullfrogs. *Ecology*, 59(4), 789-798.

Howell S, Webb S. 2005. A guide to the birds of Mexico and Northern Central America. Oxford: Oxford University Press.

Isabel López-Rull, Iluminada Pagán, Constantino Macías Garcia; Cosmetic enhancement of signal coloration: experimental evidence in the house finch. *Behav Ecol* 2010; 21 (4): 781-787. doi: 10.1093/beheco/arq053

Jacobs, A. C., Reader, L. L., & Fair, J. M. (2013). What Determines the Rates of Double Brooding in the Western Bluebird? ¿ Qué Determina las Tasas de Nidada Doble en *Sialia mexicana*?. *The Condor*, 115(2), 386-393.

Jones, I. L., & Hunter, F. M. (1993). Mutual sexual selection in a monogamous seabird. *Nature*, 362(6417), 238-239.

Kennedy, G. Y., & Vevers, H. G. (1976). A survey of avian eggshell pigments. *Comparative Biochemistry and Physiology Part B: Comparative Biochemistry*, 55(1), 117-123.

Keyser, A. J., Keyser, M. T., & Promislow, D. E. (2004). Life-history variation and demography in western bluebirds (*Sialia mexicana*) in Oregon. *The Auk*, 121(1), 118-133.

Kilner, R. M. (2006). The evolution of egg colour and patterning in birds. *Biological Reviews*, 81(3), 383-406.

Krist, M. (2011). Egg size and offspring quality: a meta- analysis in birds. *Biological Reviews*, 86(3), 692-716.

Lahti, D. C., & Lahti, A. R. (2002). How precise is egg discrimination in weaverbirds?. *Animal Behaviour*, 63(6), 1135-1142.

Le Boeuf, B. J., & Reiter, J. (1988). Lifetime reproductive success in northern elephant seals. *Reproductive success. University of Chicago Press, Chicago*, 344-362.

Lima, C. C., & Garcia, C. M. (2016). Pre-and post-experimental manipulation assessments confirm the increase in number of birds due to the addition of nest boxes. *PeerJ*, 4, e1806.

Lleras, C. (2005). Path analysis. *Encyclopedia of social measurement*, 3(1), 25-30.

LLOYD, P., PLAGÁNYI, É., LEPAGE, D., LITTLE, R. M., & CROWE, T. M. (2000). Nest-site selection, egg pigmentation and clutch predation in the ground-nesting Namaqua Sandgrouse *Pterocles namaqua*. *Ibis*, 142(1), 123-131.

López-Domínguez, J. C., & Acosta, R. (2005). Descripción del Parque Nacional La Malinche. López-Domínguez, JC y JA Fernández (Comp.). *Biodiversidad del Parque Nacional Malinche. Tlaxcala, México. Coordinación General de Ecología del gobierno del Estado de Tlaxcala, Tlaxcala, Tlax. México*.

Møller, A. P. (2000). Male parental care, female reproductive success, and extrapair paternity. *Behavioral Ecology*, 11(2), 161-168.

Montevecchi, W. A. (1976). Field experiments on the adaptive significance of avian eggshell pigmentation. *Behaviour*, 58(1), 26-39.

Moreno, J., Lobato, E., Morales, J., Merino, S., Tomás, G., Martínez-de la Puente, J., ... & Soler, J. J. (2006). Experimental evidence that egg color indicates female condition at laying in a songbird. *Behavioral Ecology*, 17(4), 651-655.

Moreno, J., Lobato, E., Morales, J., Merino, S., Tomás, G., Martínez-de la Puente, J., ... & Soler, J. J. (2006). Experimental evidence that egg color indicates female condition at laying in a songbird. *Behavioral Ecology*, 17(4), 651-655.

Moreno, J., & Osorno, J. L. (2003). Avian egg colour and sexual selection: does eggshell pigmentation reflect female condition and genetic quality?. *Ecology Letters*, 6(9), 803-806.

Negro, J. J., Sarasola, J. H., Fariñas, F., & Zorrilla, I. (2006). Function and occurrence of facial flushing in birds. *Comparative Biochemistry and Physiology Part A: Molecular & Integrative Physiology*, 143(1), 78-84.

Olson, V. A., & Owens, I. P. F. (2005). Interspecific variation in the use of carotenoid- based coloration in birds: Diet, life history and phylogeny. *Journal of evolutionary biology*, 18(6), 1534-1546.

Payne, R. B. (1972). Mechanisms and control of molt. *Avian biology*, 2, 103-155.

Ralph, C. L. (1969). The control of color in birds. *American Zoologist*, 9(2), 521-530.

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.

Siefferman, L., & Hill, G. E. (2005). Evidence for sexual selection on structural plumage coloration in female eastern bluebirds (*Sialia sialis*). *Evolution*, 59(8), 1819-1828.

Siefferman, L., Navara, K. J., & Hill, G. E. (2006). Egg coloration is correlated with female condition in eastern bluebirds (*Sialia sialis*). *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 59(5), 651-656.

Soler, J. J., Moreno, J., Aviles, J., & Moller, A. P. (2005). BLUE AND GREEN EGG- COLOR INTENSITY IS ASSOCIATED WITH PARENTAL: EFFORT AND MATING SYSTEM IN PASSERINES: SUPPORT FOR: THE SEXUAL SELECTION HYPOTHESIS. *Evolution*, 59(3), 636-644.

Solis, J. C., & De Lope, F. (1995). Nest and egg crypsis in the ground-nesting stone curlew *Burhinus oedicephalus*. *Journal of Avian Biology*, 135-138.

Stettenheim, P. R. (2000). The integumentary morphology of modern birds—an overview. *American Zoologist*, 40(4), 461-477.

Velando, A., Beamonte-Barrientos, R., & Torres, R. (2006). Pigment-based skin colour in the blue-footed booby: an honest signal of current condition used by females to adjust reproductive investment. *Oecologia*, 149(3), 535-542.

Swynnerton, C. F. M. (1918). VII.—Rejections by Birds of Eggs unlike their own: with Remarks on some of the Cuckoo Problems. *Ibis*, 60(1), 127-154.

Thornhill, R. (1976). Sexual selection and paternal investment in insects. *The American Naturalist*, 110(971), 153-163.

Ullman, J. B. (2006). Structural equation modeling: Reviewing the basics and moving forward. *Journal of personality assessment*, 87(1), 35-50.

Velando, A., Beamonte-Barrientos, R., & Torres, R. (2006). Pigment-based skin colour in the blue-footed booby: an honest signal of current condition used by females to adjust reproductive investment. *Oecologia*, 149(3), 535-542.

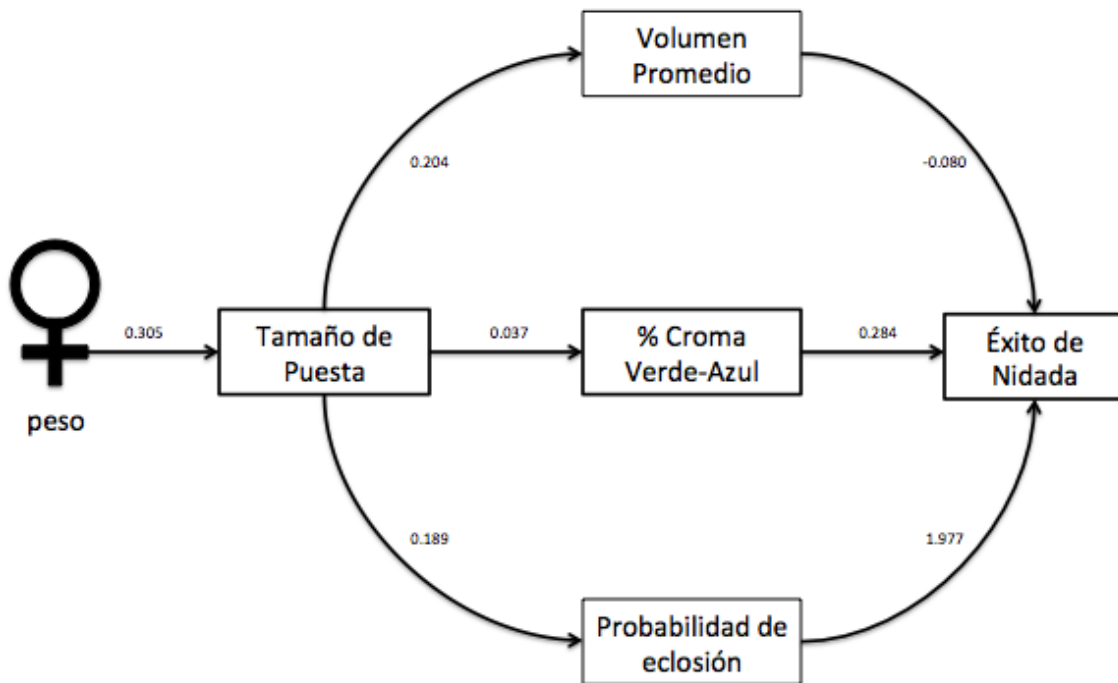
Wagenmakers, E. J., & Farrell, S. (2004). AIC model selection using Akaike weights. *Psychonomic bulletin & review*, 11(1), 192-196.

Westmoreland, D., & Best, L. B. (1986). Incubation continuity and the advantage of cryptic egg coloration to mourning doves. *The Wilson Bulletin*, 98(2), 297-300.

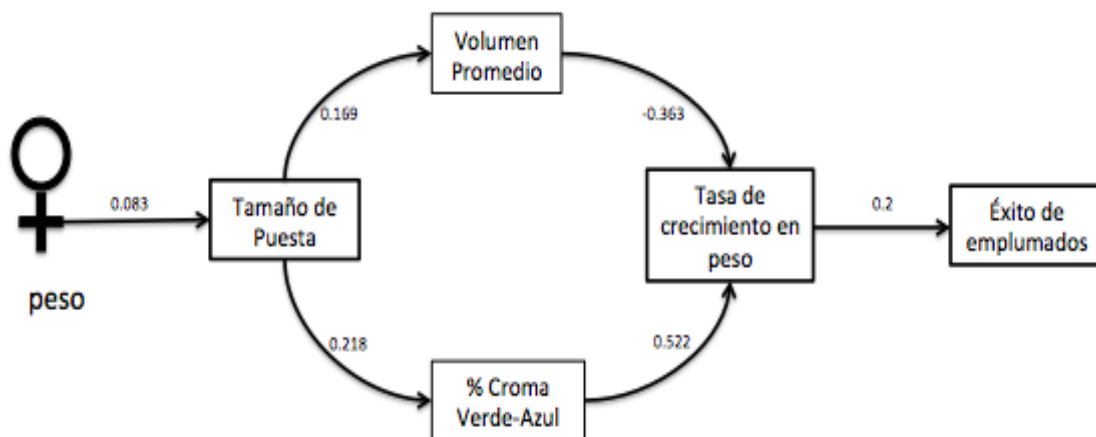
Zahavi, A. (1975). Mate selection—a selection for a handicap. *Journal of theoretical Biology*, 53(1), 205-214.

Apéndice

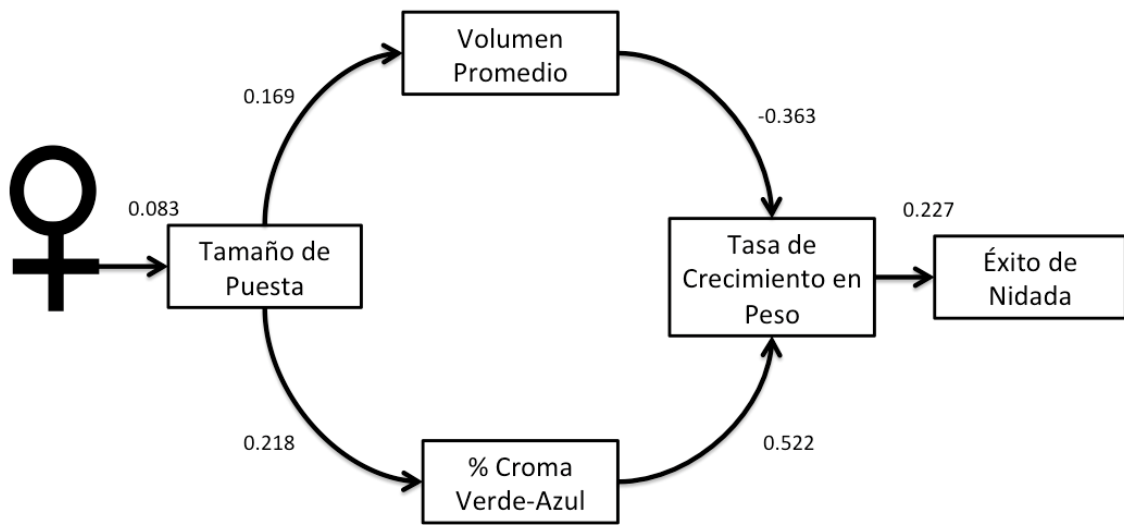
Al momento de hacer los modelos, el programa estadístico estimó tres modelos que no tuvieron error. A continuación se muestran los tres modelos y una tabla cuyos parámetros estadísticos muestran porqué se eligió el modelo uno como el mejor.



Modelo 1



Modelo 2



Modelo 3

	CFI	AIC	RMSEA
Modelo 1	0.971	301.37	0.080
Modelo 2	0.372	159.01	0.137
Modelo 3	0.465	173.11	0.086