



**UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA
DE MÉXICO**

FACULTAD DE CIENCIAS

Selección sexual y coloración de hembras en aves:
un meta-análisis

T E S I S

QUE PARA OBTENER EL TÍTULO DE:

BIÓLOGA

P R E S E N T A:

HERNÁNDEZ MARTÍNEZ YETZI AMÉRICA



TUTOR:

DR. FAUSTO RENÉ BEAMONTE BARRIENTOS

MÉXICO, 2015



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.

1. DATOS DEL ALUMNO

Hernández
Martínez
Yetzi América
57.57.17.55
Universidad Nacional Autónoma de México
Facultad de Ciencias
Biología
306283408

2. DATOS DEL TUTOR

Doctor en Ciencias
Fausto René
Beamonte
Barrientos

3. DATOS DEL SINODAL 1

Doctora
Margarita
Martínez
Gómez

4. DATOS DEL SINODAL 2

Doctor
Carlos Rafael
Cordero
Macedo

5. DATOS DEL SINODAL 3

Doctora
Judith
Morales
Fernaz

6. DATOS DEL SINODAL 4

Maestra
Melissa
Plasman

AGRADECIMIENTOS

A la Universidad Nacional Autónoma de México.

Al Centro Tlaxcala Biología de la Conducta de la Universidad Autónoma de Tlaxcala.

A la Dra. Margarita Martínez Gómez y a CONACYT por el apoyo económico recibido.

A los miembros de mi jurado: Dr. Carlos Rafael Cordero Macedo, Dra. Judith Morales Fernaz y Mta. Melissa Plasman.

A mi tutor el Dr. Fausto René Beamonte Barrientos.

AGRADECIMIENTOS PERSONALES

*Hay grandeza en esta concepción de que la vida,
con sus diferentes facultades,
fue originariamente alentada por el creador en unas cuantas formas o en una sola,
y que, mientras este planeta ha girado según la constante ley de la gravitación,
a partir de un comienzo tan sencillo,
infinidad de formas cada vez más bellas y maravillosas*

Charles Darwin

A la UNAM por convertirse en mi segunda casa y permitirme crecer personal y profesionalmente, por abrirme las puertas al conocimiento y por demostrarme que nunca se deja de formarse.

A todos los que me acogieron a mi llegada al CTBC sin importar de dónde venía ni qué era lo que iba a hacer.

A René por permitirme participar en este proyecto, por dejarme aprender tanto de él y por permitirme continuar con este aprendizaje.

A mis padres y hermanos, por ser mis maestros y compañeros de vida, que no se cansan de apoyarme y motivarme para que siga adelante y pueda alcanzar mis metas sin importar qué tan lejos me lleven.

A todos mis amigos, quienes siempre han estado ahí compartiendo trabajo, fiestas, salidas de campo, pláticas interminables, por todos los buenos ratos y sobre todo por los malos... porque sin estas experiencias no se puede disfrutar al máximo la vida.

A Ivan, por acompañarme en este camino, por animarme a continuar cuando me siento derrotada, por comenzar una vida juntos donde no va importar nada más que eso, ESTAR JUNTOS, diseñando un futuro que será el mejor para los dos. Gracias por apoyarme con mis loqueras y berrinches, no nos detendremos, ¡vamos por todo!

¡Por fin me titulé! ¿No que no?

Selección sexual y coloración de hembras en aves: un meta-análisis

HIGHLIGHTS

- Realizamos un meta-análisis para investigar si el color de los ornamentos de las hembras en las aves influye en la preferencia masculina, la calidad de la descendencia y si la coloración es una señal honesta de su condición.
- Los machos prefieren hembras con ornamentos más coloridos.
- Encontramos que éstos obtienen un mayor éxito reproductivo al aparearse con hembras más coloridas.
- El color de los ornamentos femeninos es una señal honesta de su condición, en particular de la masa y la respuesta inmune.
- La selección sexual y la señalización honesta son procesos comunes en la evolución de los caracteres sexuales en machos y hembras y por tanto la coloración en hembras no sólo es resultado de correlaciones genéticas.

RESUMEN

Un problema pendiente para la biología evolutiva es entender si la selección sexual es un proceso común en la evolución de los caracteres sexuales coloridos de hembras y machos. En aves existen numerosos estudios publicados que relacionan atributos coloridos de las hembras (tegumentos, plumaje o huevos) con su condición corporal y capacidad reproductiva y las preferencias masculinas por estos atributos. Sin embargo, no existe una síntesis cuantitativa (meta-análisis) que evalúe la evidencia presente en la literatura sobre el rol de la selección sexual en la evolución de ornamentos coloridos de las hembras. Por lo tanto el objetivo general de este trabajo es investigar el papel de la selección sexual en la evolución de los ornamentos coloridos de las hembras en las aves (color de huevo, tegumento y plumaje) mediante una revisión sistemática y un meta-análisis. Para ello se evaluó de manera particular si 1) hay preferencia de los machos por hembras con ornamentos más coloridos, 2) el macho obtiene algún beneficio (directo) al emparejarse con hembras de ornamentos más coloridos y 3) la intensidad de los ornamentos en hembras refleja honestamente la condición corporal.

Se utilizó el método PRISMA para la búsqueda y selección de estudios a incluir en la síntesis cuantitativa, se obtuvieron los tamaños de efecto y SE por estudio, y se realizaron meta-análisis para determinar el tamaño de efecto por especie para los tres objetivos planteados.

Encontramos que los machos prefieren hembras más coloridas ($g=0.68\pm 0.17$ SE, 7 especies); además, la intensidad de los ornamentos coloridos de las hembras predice el éxito reproductivo de los machos (éxito de eclosión: $r=0.22\pm 0.06$ SE (6 especies); éxito de emplumar: $r=0.28\pm 0.09$ SE (13 especies); finalmente la ornamentación femenina es una señal honesta de su calidad fenotípica ($r=0.27\pm 0.06$ SE; 20 especies), es decir sólo hembras en buena condición pueden producir ornamentos más coloridos.

En conclusión, la evidencia publicada apoya que los machos en las aves prefieren a hembras más ornamentadas y que el color de las hembras refleja honestamente atributos de la condición corporal y éxito reproductivo. Es decir, los atributos coloridos son señales honestas de la capacidad reproductiva que los machos evalúan en el contexto de la selección sexual. Por lo tanto, la selección sexual no es proceso unidireccional sino una fuerza común en la evolución de los rasgos coloridos de machos y hembras.

ÍNDICE

Capítulo I

1. Introducción.....	1
1.1 Selección sexual.....	1
1.2 Selección sexual intra e intersexual.....	1
1.3 Modelos de evolución de caracteres sexuales secundarios.....	2
1.3.1 Modelos de fisher.....	2
1.3.2 Modelo del hándicap.....	2
1.3.3 Beneficios directos e indirectos.....	3
1.4 Coloración femenina.....	4
1.5 Coloración del huevo.....	5

Capítulo II

2.1 Justificación.....	6
2.2 Meta-análisis.....	7
2.3 Objetivos.....	8

Capítulo III

3. Metodología.....	9
3.1 Búsqueda bibliográfica.....	10
3.2 Elegibilidad.....	10
3.3 Síntesis cuantitativa de los datos.....	10

Capítulo IV

4. Resultados.....	14
--------------------	----

Capítulo V

5. Discusión.....	27
-------------------	----

Capítulo VI

7. Conclusiones.....33

Referencias.....33

Anexos.....45

CAPÍTULO I

1. INTRODUCCIÓN

1.1 SELECCIÓN SEXUAL

Darwin (1871) propuso el concepto de selección sexual para explicar aquellos caracteres extravagantes que no pueden ser explicados simplemente por la Selección Natural, tales como los ornamentos sexuales secundarios que sirven para la elección de pareja y competencia por ésta. Si bien parece que estos caracteres afectan la supervivencia de los individuos al hacerlos más conspicuos a depredadores, los organismos que los despliegan pueden obtener una mayor ventaja para su éxito reproductivo. La evolución por selección sexual de caracteres en los machos ha sido el foco de investigación por mucho tiempo; en contraste, la evolución por selección sexual de caracteres en las hembras ha recibido poca atención. En esta tesis investigué el rol de la selección sexual en la evolución de ornamentos coloridos en hembras.

1.2 SELECCIÓN SEXUAL INTRA E INTERSEXUAL

Dentro de la selección sexual podemos encontrar dos fuerzas selectivas: Intrasexual e intersexual. En el primer tipo de selección encontramos el despliegue de armamentos de un organismo, utilizándolo como parte de una competencia entre individuos de un mismo sexo para poder aparearse con otro del sexo opuesto. Por ejemplo, los elefantes marinos, pelean por un territorio al cual llegarán las hembras a aparearse, y sólo los machos más grandes y agresivos podrán formar un harem. Además, la competencia entre machos no termina en la cópula sino que continúa. En ciervos machos (*Cervus elaphus*) la longitud y complejidad de las astas está relacionada con el tamaño de los testículos y la velocidad de los espermatozoides (Malo et al., 2005), lo que significa que habrá una producción significativa de espermatozoides y la probabilidad de mortandad dentro del tracto reproductivo de la hembra será menor. Así la competencia entre machos no sólo ocurre hasta antes de la cópula, sino también se da post-cópula.

La selección intersexual está caracterizada por un individuo que despliega un ornamento y otro lo elige como pareja. Dentro de la fuerza intersexual se ha propuesto también la elección críptica femenina, en la cual las hembras pueden influir post-cópula sobre el éxito reproductivo de machos específicos. Todo esto es llevado a cabo a través de señales sexuales que son detectadas por medio del sistema sensorial del organismo. Por ejemplo, en el pájaro africano viuda cola larga

(*Euplectes progne*), las hembras prefieren a aquellos machos que presentan colas exageradamente elongadas (Andersson, 1982). En el pez cola de espada (*Xiphophorus helleri*), el macho muestra un dimorfismo sexual marcado, exhibiendo un apéndice colorido en la aleta caudal, haciendo referencia a su nombre. Basolo (1990) evaluó las preferencias femeninas por este rasgo: utilizando machos con diferencias en la longitud de la espada, ella encontró que las hembras prefieren individuos que presentan una mayor longitud del apéndice. Por lo tanto, la selección intersexual se asocia a la evolución de ornamentos exagerados en el sexo que es elegido.

1.3 MODELOS DE EVOLUCIÓN DE CARACTERES SEXUALES SECUNDARIOS

1.3.1 MODELOS DE FISHER

El tipo de elección de pareja descrito en el pez cola de espada coincide con lo que Ronald Fisher (1930) propone en su modelo desbocado para tratar de explicar cómo evolucionan los ornamentos en la población. Fisher plantea que los atributos expresados en los machos evolucionarán en base a las preferencias femeninas y a los beneficios que ésta puede conseguir; así machos que posean un carácter llamativo procrearán una mayor descendencia y las hembras se beneficiarán al obtener progenie con el ornamento preferido, el cual a su vez influirá en el éxito reproductivo de estos individuos en la etapa adulta. Una vez que la característica se ha fijado en la población, la preferencia y el atributo coevolucionarán, y el carácter se hará cada vez más conspicuo hasta que los costos en supervivencia de producirlo sean mayores a los beneficios en reproducción recibidos.

1.3.2 MODELO DEL HÁNDICAP

La preferencia por un ornamento que plantea Fisher se da de manera arbitraria, pues no parte de alguna condicionante física, contrariamente a lo que propone Amotz Zahavi en su principio del hándicap (1975). De acuerdo con este planteamiento, el carácter evoluciona como una señal honesta que refleja la calidad y/o genes de los individuos que los despliegan pues el carácter es costoso en términos de restricciones fisiológicas y no todos los competidores podrán producir o mantener estos ornamentos exagerados.

Originalmente se interpretaba que no existía una relación entre la calidad del individuo y la expresión del atributo ya que el hándicap afectaba la supervivencia de los organismos; a pesar de que todos los individuos podían desarrollar el carácter, la selección natural eliminaba a aquellos de menor calidad que lograban desplegarlo. De acuerdo a este planteamiento solo sobreviven los

machos capaces de mantener el ornamento, convirtiendo esto en una condicionante para ser seleccionados por las hembras (Soler, 2002). Dos años después, Zahavi establece que el hándicap funciona sobre la expresión de los ornamentos cuando éstos dependen de la condición del individuo. Entonces, los organismos desarrollarán o no el carácter y los que lo desplieguen lo harán en magnitudes diferentes dependiendo de su calidad pues debido a los costos tan elevados no es ventajoso para todos los individuos; así el ornamento puede evolucionar como una señal honesta de la calidad del portador (Zahavi, 1977). Por ejemplo, en el bobo de patas azules *Sula nebouxii*, el color está determinado por pigmentos dependientes de carotenoides; particularmente en el macho este rasgo es utilizado como una señal honesta de la calidad individual pues en pruebas experimentales se observó que la dieta afecta el color de las patas y su respuesta inmune, de modo que a individuos que se les suprimía el consumo de carotenoides sufrían un cambio en el color de azul turquesa a un azul opaco. Consecuentemente se puede concluir que el color de las patas en el macho es una señal honesta de la calidad del portador, pues mantener el carácter implica un costo elevado y sólo machos en buena condición nutricional despliegan caracteres más intensos (Velando et al., 2006).

1.3.3 BENEFICIOS DIRECTOS E INDIRECTOS

Ya que se sabe cómo es que evolucionan las señales sexuales, la siguiente cuestión es conocer cuáles son las ventajas de elegir un individuo en base a la intensidad de sus ornamentos. Cuando un individuo prefiere a un sujeto entre otros puede obtener beneficios directos e indirectos; entre los primeros encontramos aquellos que mejoren sus probabilidades inmediatas de supervivencia y reproducción, tales como territorios de calidad, proporción de alimento recibido o niveles de inversión parental. Por ejemplo, en el macho del picogrueso azul (*Guiraca caerulea*) se ha visto que machos más coloridos defienden territorios de mayor calidad donde las presas son abundantes y, por lo tanto, tienen una mayor tasa de alimentación a los pollos (Keyser y Hill, 2000) y así la hembra, al aparearse con machos más coloridos, asegurarán la calidad de sus crías. Como beneficio indirecto se obtienen hijos atractivos (*sexy sons*, tal como lo propone el modelo desbocado) y buenos genes, siendo éste un mecanismo de reforzamiento para mantener las preferencias por las características sexuales. Se ha observado que las hembras del pavo real (*Pavo cristatus*) aparean con machos que presentan más ocelos en las plumas de la cola obtienen descendencia con mayor masa y probabilidad de sobrevivir más de dos años (Petrie, 1994). Para que se evalúe de mejor forma cómo la progenie se vea beneficiada por los genes heredados es

necesario controlar diversas variables, entre las cuales se encuentra la inversión parental que se brinda a los pollos. En nuestro ejemplo, el pavo real es una especie lek donde el macho sólo participa en la cópula, así la hembra sólo obtiene los gametos de éste y no otro beneficio material, no obstante no podemos descartar que un mayor éxito reproductivo pueda deberse a una mayor inversión por parte de la hembra cuando se aparea con machos atractivos (hipótesis de asignación diferencial).

1.4 COLORACIÓN FEMENINA

Algunos caracteres sexuales secundarios como las características estructurales son semi-permanentes o estáticas ya que presentan poco o ningún tipo de cambio en su expresión durante la temporada de apareamiento. En contraste algunos caracteres son considerados dinámicos ya que su expresión puede cambiar a lo largo de la temporada de apareamiento en relación a parámetros ecológicos y/o fisiológicos. Ambos rasgos pueden transmitir diferente información sobre la condición y calidad del individuo que los porta (Hill et al., 1999; McGraw y Hill, 2003).

La coloración del plumaje aviar ha sido un punto de debate desde la época de Darwin y Wallace, ya que este último cuestionó si la teoría de Selección Sexual podría explicar las diferentes variaciones en el color del plumaje de machos y hembras tal y como Darwin proponía (Darwin, 1871). Wallace propuso que la evolución de la coloración en hembras debería estar relacionada con los hábitos de anidación y el riesgo de depredación; entonces se esperaría que plumajes monocromáticos como el marrón se expresen en hembras que incuban en nidos abiertos y que los plumajes conspicuos prevalezcan en individuos que anidan en cavidades. Sorprendentemente, pese a la amplia distribución de hembras coloridas en el grupo de las aves, Wallace descartó la coloración femenina como señal sexual (Wallace, 1868).

Para poner a prueba las predicciones hechas por Wallace, Soler y Moreno (2012) realizaron un estudio donde analizaron los hábitats de anidación y coloración del plumaje en passeriformes europeos. Sus resultados mostraron que el tipo de nido o la atención de éste durante la incubación no explican los plumajes conspicuos en hembras y que el cambio en los hábitats donde anidan no afectan significativamente el grado de colorido en ésta. Los resultados de ese estudio sugieren entonces la participación de otras fuerzas evolutivas en la coloración femenina, entre las que se podría considerar la selección sexual.

1.5 COLORACIÓN DEL HUEVO

La variación en el color del huevo en las aves se ha explicado principalmente por medio del mimetismo o crípsis contra depredadores y parásitos, aunque otras funciones como filtro solar, refuerzo al cascarón, regulación térmica para el embrión o como defensa contra bacterias han sido propuestas (Underwood y Sealy, 2002; Kilner, 2006). Sin embargo, en los últimos años se ha puesto a prueba la hipótesis del color del huevo como señal sexual post-cópula de la calidad de la hembra y como herramienta para la asignación diferencial de cuidado parental por parte del macho; así se predice que el macho podría determinar el nivel de inversión parental que le brinde a los pollos en base a la intensidad del color del huevo (Moreno y Osorno, 2003). Esta hipótesis sugiere también que la selección sexual podría estar involucrada en la evolución de la coloración del huevo ya que 1) en muchos de los estudios realizados no se ha encontrado evidencia de mimetismo, sobre todo en especies que ponen huevos azules, verdes, rojos o amarillos; 2) la deposición de los pigmentos en el cascarón podría ser costosa pues son moléculas con propiedades antioxidantes como la biliverdina, bilirrubina y las protoporfirinas; y 3) se ha visto variación en la distribución de los principales pigmentos del huevo (biliverdina y protoporfirinas) en especies de la misma familia (Moreno y Osorno, 2003). Por lo tanto existe evidencia para suponer que el color del huevo podría evolucionar como una señal sexual en aves.

CAPÍTULO II

2.1 JUSTIFICACIÓN

Durante mucho tiempo se ha establecido que la elección de pareja en las aves está basada según las preferencias de las hembras. Diversos autores han propuesto que las hembras también son seleccionadas por los machos en base a sus ornamentos ya que los ornamentos podrían reflejar su calidad fenotípica o genética (Amundsen, 2000; Moreno y Osorno, 2003). Sin embargo, pocos han sido los intentos por estudiar si la selección sexual también está actuando sobre los caracteres femeninos (LeBas, 2006; Kraaijeveld et al., 2007; Kraaijeveld y Reumer, 2008; Clutton-Brock, 2007; Clutton-Brock, 2009). Desde la época de Darwin y Wallace, los atributos de las hembras han pasado desapercibidos y la evidencia sobre las presiones selectivas que influyen sobre las preferencias de un atributo son conocidas principalmente por estudios realizados en caracteres de machos de diferentes especies. Actualmente, no es claro por qué han evolucionado los ornamentos de las hembras y en particular es necesario entender si la selección sexual es un proceso común en la evolución de los caracteres sexuales en machos y hembras o si la ocurrencia de caracteres coloridos en hembras es el resultado de correlaciones genéticas resultantes de la selección de ornamentos en los machos (Lande, 1980; Amundsen, 2000).

Para entender el papel de la selección sexual en la evolución de ornamentos en las hembras es necesario estudiar si la expresión de atributos coloridos está relacionada con la competencia entre hembras, con la elección de pareja por parte de los machos o con los beneficios que obtienen los machos de aparearse con hembras coloridas. Varios estudios sobre los ornamentos de las hembras, las preferencias de los machos por estados particulares del carácter así como la relación de los ornamentos de las hembras con su condición corporal y desempeño reproductivo se han realizado en distintas especies. Entre los estudios que se han publicado se manejan diferentes enfoques de estudio, ya que se basan en la condición de la hembra, beneficios para el macho y evalúan distintos caracteres en ésta, tales como coloración tegumentaria, coloración y patrón del plumaje y coloración del huevo. Dichos estudios varían en cuanto al diseño (descriptivo vs experimental), tamaño de muestra y significancia estadística. Consecuentemente, existe la necesidad de realizar una síntesis cuantitativa (meta-análisis) de los resultados de estos estudios para entender las presiones selectivas que favorecen la evolución de ornamentos en las hembras y los posibles beneficios para los machos de aparearse con hembras que despliegan ornamentos coloridos. Más aún, la síntesis de la literatura primaria nos permitirá identificar líneas

de investigación con suficiente evidencia y líneas que son necesarias de evaluar sobre el rol de la selección sexual en la evolución de la coloración en hembras.

2.2 META-ANÁLISIS

El meta-análisis es una herramienta que nos permite realizar síntesis cuantitativas de la literatura primaria al resumir de manera objetiva y numérica los resultados de las pruebas de diferentes estudios individuales. En el meta-análisis se evalúa la magnitud de la relación entre dos variables por el tamaño de efecto y la precisión en la estimación del tamaño de efecto está dada por un intervalo de confianza. Cada estudio tiene un peso otorgado que está representado por la varianza de cada tamaño de efecto, así estudios con una buena precisión tienen un mayor peso dentro del análisis. A diferencia de las revisiones bibliográficas basadas en “conteo de votos” sobre el valor de p , el meta-análisis nos permite sintetizar de manera cuantitativa la relación entre dos variables al estimar un tamaño de efecto a partir de datos publicados considerando tanto el tamaño de muestra, desviaciones estándar y los sesgos de publicación (i.e. no publicación de resultados negativos; Rosenthal, 1991).

Al combinar estudios que presentan una gran variación entre ellos debido a los distintos contextos en los que se realizaron, a la diferente metodología utilizada o al medir diferentes tipos de respuestas aumenta la variabilidad dentro del análisis o la heterogeneidad, como es mejor conocida. Esta variación puede ser cuantificada y puede ser utilizada como punto base para elegir el método con el cual se evaluarán los datos: el modelo de efectos fijos o el modelo de efectos aleatorios. El primero actúa bajo el supuesto poco realista de que hay nula heterogeneidad entre estudios y el segundo considera que los trabajos presentan una variación entre ellos, siendo éste el modelo más realista (Borenstein et al., 2009).

El tamaño de efecto puede ser expresado en diferentes índices, los cuales se clasifican en tres categorías (Castillo, 2009):

- Coeficientes de correlación (r). Los valores van de -1 a 1 pasando por el cero.
- Diferencia de medias estandarizada (d , g). Por medio de este estimador se determina el tamaño de efecto para diferencias entre medias estandarizada de dos grupos (en este caso, experimental vs control) el cual varía de menos infinito a menos infinito.

- Riesgo relativo y Odd ratio. Se basan en la comparación de dos grupos diferenciados en función de la exposición o no a un factor 'causal', obteniendo una variable de respuesta dicotómica (i.e. éxito/fracaso).

En el meta-análisis se pueden incluir todos los tamaños de efecto en una sola síntesis estadística (tamaño de efecto global) y de acuerdo con la clasificación propuesta por Cohen (1988) pueden ser considerados de bajo, moderado y gran efecto ($r= 0.1, 0.3, 0.5$ y $g= 0.2, 0.5, 0.8$, respectivamente. Nakagawa y Cuthill, 2007).

Finalmente, para que las hipótesis se apoyen los tamaños de efecto deben ser significativamente diferentes a cero.

2.3 OBJETIVOS

El objetivo general de este trabajo es investigar el posible rol de la selección sexual en la evolución de los ornamentos coloridos en las hembras de aves (color de huevo, tegumento y plumaje) mediante una revisión sistemática y un meta-análisis. Para ello evaluamos de manera particular si 1) hay preferencia de los machos por hembras con ornamentos más coloridos, 2) el macho obtiene algún beneficio (directo) al emparejarse con hembras más ornamentadas y 3) la intensidad de los ornamentos en hembras está reflejando honestamente su condición corporal.

CAPÍTULO III

3. METODOLOGÍA

Para la recolección de los datos, se utilizó el método PRISMA (por sus siglas en inglés Preferred Reporting Items for Systematic Reviews and Meta-Analyses; Moher et al. 2009), el cual consta de tres etapas básicas: Búsqueda bibliográfica, selección de datos y síntesis cuantitativa de éstos (Figura 1).

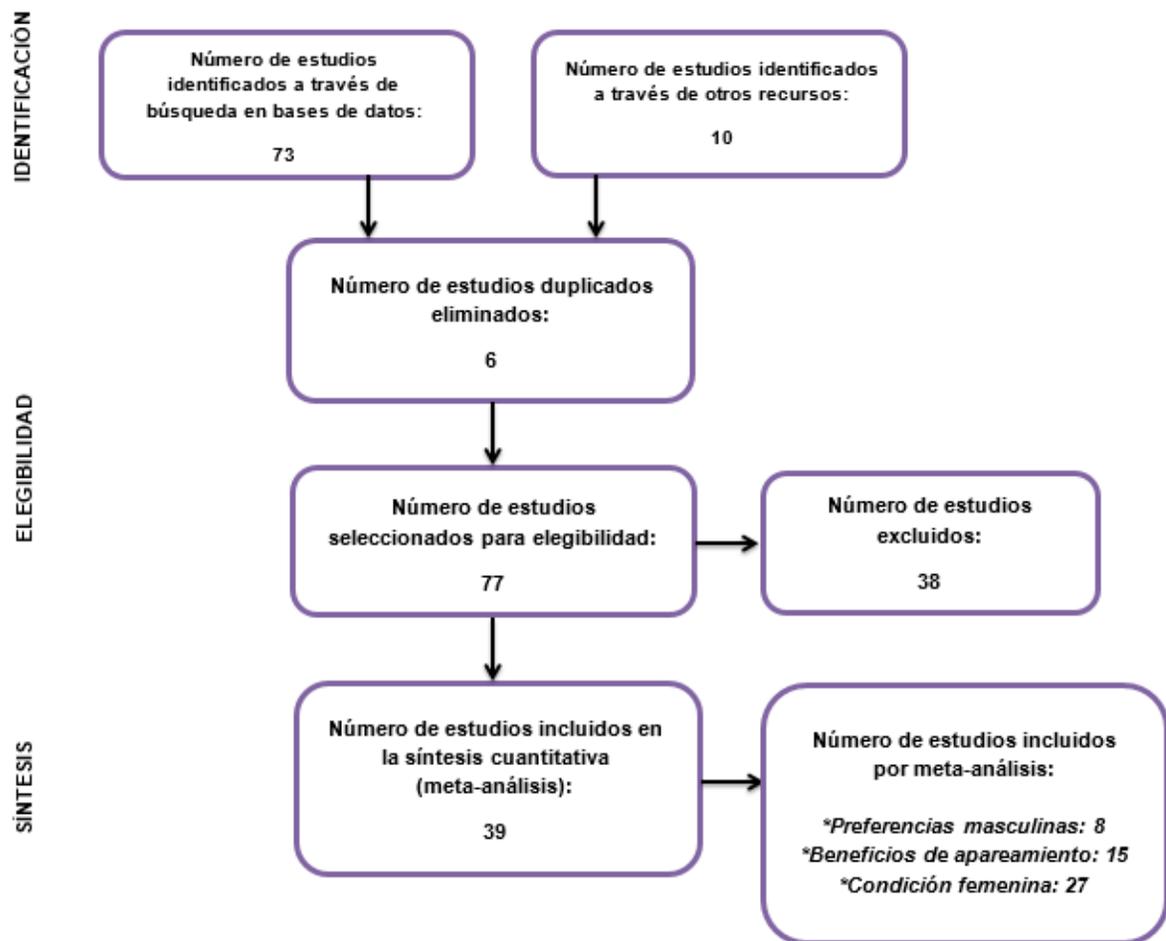


Figura 1. Etapas para revisión sistemática y meta-análisis (En base a Moher et al., 2009).

3.1 Búsqueda bibliográfica

Se consultaron revistas electrónicas del área de la conducta animal a través del portal de la Dirección General de Bibliotecas de la Universidad Nacional Autónoma de México y del buscador Google Scholar tales como *Animal Behaviour*, *Behavioral Ecology*, *Journal of Avian Biology* entre otras (ver Apéndice del Anexo 1, Tabla 1).

Para la exploración de los estudios se usaron las siguiente palabras clave: “*female ornament*”, “*female ornamentation*”, “*female traits*”, “*female quality*”, “*female condition*”, “*female attractiveness*”, “*female color*”, “*female colour*”, “*female coloration*”, “*male choice*”, “*egg color*”, “*egg colour*”, “*egg coloration*”, “*blue-green egg*”, “*colorful egg*”, “*male preference*”; así como revisión ascendente (a partir de citas bibliográficas de los artículos consultados).

3.2 Elegibilidad

Para la inclusión de los estudios en el proyecto se consideró que se presentaran reportadas las pruebas estadísticas y tamaños de muestra sobre correlaciones entre el color de la ornamentación femenina y algún parámetro de su condición (tales como masa corporal, capacidad antioxidante y respuesta inmune); entre el color y desempeño reproductivo de la hembra; o bien que se presentaran datos cuantitativos sobre preferencias de machos por ornamentos femeninos. Todos aquellos estudios que no contarán con alguno de estos puntos fueron excluidos.

Asimismo, varios estudios fueron incluidos en más de un meta-análisis pues evaluaban múltiples objetivos (ver Apéndice del Anexo 1, Tablas 2,3 y 4).

3.3 Síntesis cuantitativa de los datos

Se obtuvieron tamaños de efecto, varianza y error estándar por estudio y por especie. Para su cálculo se utilizaron los valores de correlación entre las variables, tamaños de muestra y valores de los diferentes estadísticos empleados mediante la conversión a los estimadores de tamaño de efecto si fuese necesario (Nakagawa y Cuthill, 2007; Borenstein et al., 2009; Soma y Garamszegi, 2011; ver las fórmulas en el Apéndice del Anexo 2).

Cuando se presentó más de un tamaño de efecto por estudio se promediaron los tamaños de efecto y varianzas para evitar la sobre representación. Para promediar los tamaños de efecto se utilizó un coeficiente de covarianza de 0.5 con el cual no se asume arbitrariamente si las variables a

promediar están totalmente relacionadas o no (Borenstein et al., 2009). En el caso del análisis de la respuesta inmune de la hembra en relación al color de sus ornamentos el factor de covarianza cambió de acuerdo al tipo de respuesta que se midió (Fitoheماغلوتينina “PHA” para respuesta en células T, vacuna tétanos para evaluar respuesta humoral y cantidad de inmunoglobulinas en sangre) y el cual fue obtenido a partir de la literatura (Hasselquist et al., 2007; González-Braojo et al., 2013). Se utilizó un modelo aleatorio y se incluyó el tipo de ornamento (huevo, tegumento, plumaje) como variable moderadora. El uso de variables moderadoras (equivalentes a un factor fijo en un análisis de varianza) nos permite en este caso identificar diferencias en los tamaños de efecto de las variables de respuesta en relación al tipo de ornamento.

Todos los tamaños de efecto fueron graficados en un forest plot en el cual el eje de las x representa el tamaño de efecto y el eje de las y muestra cada especie o estudio analizado. El cuadrado representa el tamaño de efecto y los bigotes el intervalo de confianza del 95%. El tamaño del cuadrado es inversamente proporcional a la varianza observada en el estudio. Si el intervalo de confianza no cruza el cero el tamaño del efecto es estadísticamente significativo e indica que el color está relacionado con el parámetro evaluado. Al final del gráfico se muestra el tamaño de efecto global del análisis con un diamante y su varianza está representada por el tamaño del diamante.

Para la evaluación cuantitativa de los datos se llevaron a cabo diferentes meta-análisis, los cuales se realizaron en el programa R, paquete metafor, una colección de funciones que nos permiten realizar meta-análisis a partir de modelos de efectos fijos o aleatorios, e incluir variables moderadoras (Viechtbauer, 2010). Para determinar los tamaños de efecto globales se utilizaron los tamaños de efecto promediados por especie y por estudio. Esto último con el fin de evaluar si diferencias en el tamaño de muestra modificaban la magnitud del tamaño de efecto obtenido en los meta-análisis.

Finalmente se aplicaron pruebas de heterogeneidad para evaluar la variabilidad entre estudios y el sesgo de publicación como una medida de la robustez del meta-análisis, utilizando el gráfico de embudo (funnel plot) y Fail-Safe Number de Orwin (Borenstein et al., 2009); todos ellos realizados en el paquete metafor. El gráfico de embudo representa el tamaño de efecto (en el eje de las x) frente al error estándar (en el eje de las y), cada uno de los estudios está representado por un punto los cuales, en conjunto, formarán una nube; hacia la boca del embudo (parte inferior del gráfico) se encuentran representados los estudios que son de baja potencia (error estándar). A

medida que el poder de los estudios se incrementa, los estudios van a orientarse hacia el tamaño de efecto global observado, el cual está representado por una línea continua oscura en el centro; los estudios que posean un gran tamaño de muestra y, por lo tanto, pequeños errores estándar se encontrarán en la parte superior o punta del embudo (Borenstein et al., 2009). El análisis de Fail-Safe Number o análisis de Orwin permite calcular la cantidad de estudios faltantes que serían necesarios para revertir la conclusión de que existe una relación significativa y para su cálculo considera el número de estudios incluidos en el meta-análisis y el tamaño de efecto global (Rosenberg, 2005).

Meta-análisis 1: Preferencia masculina por hembras con ornamentos más coloridos

En este análisis se incluyeron aquellos estudios en los que manipulaban el color de los ornamentos de las hembras y evaluaban la preferencia de los machos por éstas, registrando el tiempo frente a las hembras o las tasas de cortejo y cópulas. Los tamaños de efecto se calcularon como g de Hedges, el cual es un estimador a partir de la diferencia de medias entre grupos.

Meta-análisis 2: Beneficios del macho al aparearse con hembras más coloridas

Para esta evaluación se utilizaron datos descriptivos donde los beneficios fueron representados por el éxito reproductivo. Se incluyeron estudios que reportaran la relación entre color de la hembra y el número de huevos eclosionados o polluelos emplumados. Los tamaños de efecto se expresaron como valores de correlación, que van de uno a menos uno, pasando por el cero. Si bien la correlación no es el mejor estimador dada la naturaleza binomial/poisson de la variable de respuesta, varios autores (Yasukawa et al., 2010; Soma y Garamszegi, 2011) sugieren el uso de r (correlación) como tamaño de efecto para este tipo de datos. En este análisis se utilizaron como variables moderadoras el tipo de ornamento y el tipo de éxito reproductivo (éxito de eclosión de los huevos y el éxito de que los pollos emplumen). Este análisis permite determinar si el tamaño de efecto de la relación color/éxito reproductivo varía de acuerdo al tipo de ornamento y tipo de beneficio medido.

Meta-análisis 3: Intensidad de los ornamentos en hembras como señal honesta de su condición corporal

Para este análisis se incluyeron aquellos estudios en los que se evaluaba la condición de las hembras en relación a la intensidad de algún atributo colorido de manera descriptiva. Los tamaños de efecto se expresan como valores de correlación. Para la evaluación por especie, se realizaron dos análisis: 1) tamaños de efecto promediados en base al ornamento estudiado (huevo, tegumento, plumaje) y 2) de acuerdo al parámetro de condición que evaluaban (masa, capacidad antioxidante y respuesta inmune).

CAPÍTULO IV

4. RESULTADOS

Se encontraron 83 estudios que evaluaban la posible relación entre la expresión de un rasgo colorido de las hembras y algún parámetro de su condición (masa corporal, capacidad antioxidante y respuesta inmune); su desempeño reproductivo; o preferencias masculinas.

En la síntesis cuantitativa sólo se incluyeron 39 estudios de 28 especies, de las cuales 25 poseen un sistema de apareamiento monógamo y 3 un sistema polígamo facultativo; con respecto al tipo de cuidado parental encontramos que 27 especies brindan cuidado biparental a la descendencia y en 1 especie sólo la hembra cuida de los pollos. En cuanto al tipo de pigmento presentes en la coloración de los diferentes ornamentos evaluados, 2 especies fueron incluidas en dos tipos de coloraciones distintas ya que difieren en los rasgos analizados, éstas fueron el estornino pinto (*Sturnus vulgaris*) y golondrina bicolor (*Tachycineta bicolor*). Se encontraron 15 especies con ornamentos coloridos por medio de carotenoides, 6 especies con coloración a base de melaninas, 2 especies con coloración a través de porfirinas, 2 especies con coloración estructural y 4 especies que presentaban una combinación entre dos tipos de coloración (ver Apéndice del Anexo 3, Tabla 1).

Preferencia masculina por hembras con ornamentos más coloridos

Encontramos 8 estudios de 7 especies que evaluaban experimentalmente la coloración de la hembra (tegumentaria y de plumaje) y las preferencias de los machos hacia éstas (Figura 2). El tamaño de efecto global para la relación entre las preferencias del macho y la coloración femenina fue significativamente mayor de cero (Tabla 1), lo que significa que los machos prefieren a hembras con ornamentos más coloridos. Al utilizar el tipo de ornamento como variable moderadora observamos que tanto el plumaje como el tegumento presentaron un tamaño de efecto mayor a cero, siendo el primero mayor que el segundo.

Encontramos heterogeneidad entre estudios, aún después de incluir el tipo de ornamento como variable moderadora ($Q= 12.59$, $p= 0.05$). Además encontramos sesgo de publicación (Figura 3) ya que la nube de puntos que reflejan los estudios analizados no se encuentran distribuidos homogéneamente dentro del embudo, causando la asimetría de la figura. No obstante, el análisis de Fail-safe number arrojó que hacen falta 19 (271%) estudios no publicados con resultados

negativos para invalidar el meta-análisis lo que significa que aunque exista sesgo, el resultado del análisis es de gran robustez.

Tabla 1. Tamaños de efecto (g de Hedges) \pm IC 95% de la relación entre los ornamentos femeninos y la preferencia de los machos por hembras coloridas por especie (n=7). El número entre paréntesis refiere al número de tamaños de efecto usados en el análisis.

Meta-análisis	Tamaño de Efecto	SE	z	p	IC [95%]
General (7)	0.68	0.17	3.97	<0.0001	0.34-1.01
<i>Variables moderadoras</i>					
Plumaje (4)	0.88	0.22	3.92	<0.0001	0.44-1.32
Tegumento (3)	0.48	0.22	2.21	0.03	0.05-0.90

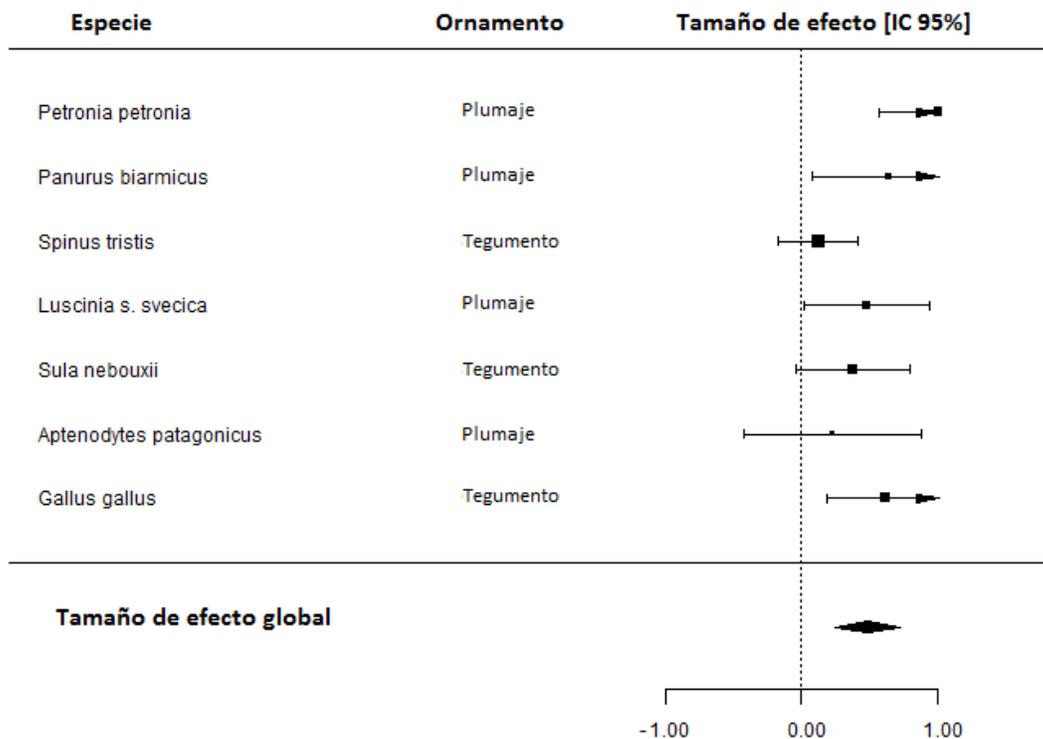


Figura 2. Tamaños de efecto \pm 95% CI de la relación entre la coloración de los ornamentos femeninos y la preferencia de los machos por hembras coloridas por especie.

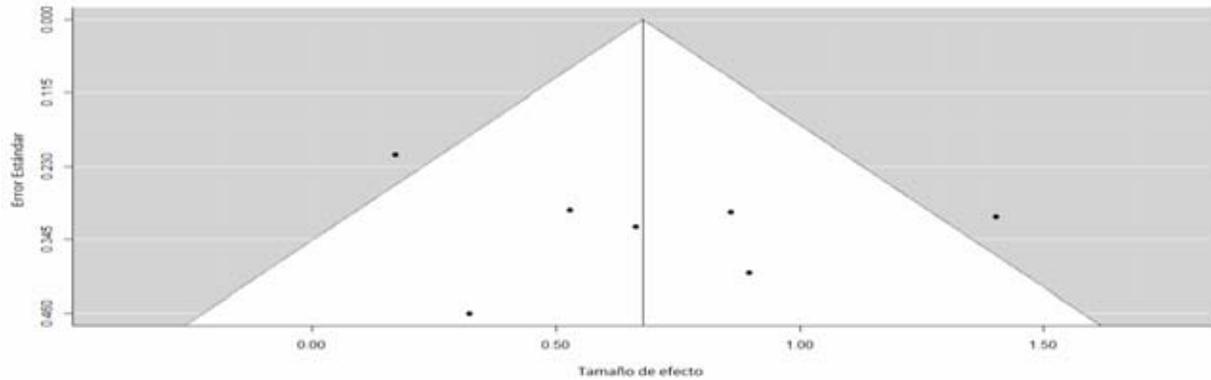


Figura 3 Funnel-plot para el meta-análisis entre la relación entre la coloración de los ornamentos femeninos y la preferencia de los machos por hembras coloridas por especie.

Beneficios del macho al aparearse con hembras más coloridas

Al analizar el éxito reproductivo de las hembras en relación con el color de sus ornamentos por especie, obtuvimos 14 tamaños de efecto de 18 estudios (Figura 4).

Encontramos un tamaño de efecto global mayor que cero lo que refleja que las hembras reflejan su capacidad reproductiva a través del color de sus ornamentos. Asimismo encontramos que los tamaños de efecto para el éxito de eclosión de los huevos y de que los pollos emplumen fueron mayores a cero, es decir, la coloración de los atributos femeninos predicen el éxito reproductivo que los machos podrían obtener al aparearse con hembras ornamentadas (Tabla 2).

La variabilidad observada entre estudios no fue significativa ($Q= 9.51$, $p= 0.15$), es decir, el efecto es similar en especies diferentes.

Además encontramos sesgo de publicación (Figura 5) ya que la nube de puntos que reflejan los estudios analizados no se encuentran distribuidos homogéneamente alrededor del estimador central. El análisis de Orwin mostró la falta de 5 estudios no publicados con resultados negativos para invalidar nuestro meta-análisis. Es decir 36% más tamaños de efecto nulo restarían robustez a la conclusión de que los ornamentos femeninos predicen el éxito reproductivo que los machos pueden obtener al aparearse con hembras más coloridas.

Tabla 2. Tamaños de efecto (correlación) \pm IC 95% de la relación entre los ornamentos femeninos y el éxito reproductivo de los machos por especie (n=19, tipo de éxito reproductivo como variable moderadora). El número entre paréntesis refiere al número de tamaños de efecto usados en el análisis.

Meta-análisis	Tamaño de Efecto	SE	z	p	IC [95%]
General (14)	0.27	0.07	3.59	0.0003	0.12-0.42
Éxito de eclosión (6)	0.22	0.06	3.91	<0.0001	0.1-0.33
Éxito de emplumar (13)	0.28	0.09	3.14	0.0017	0.10-0.45

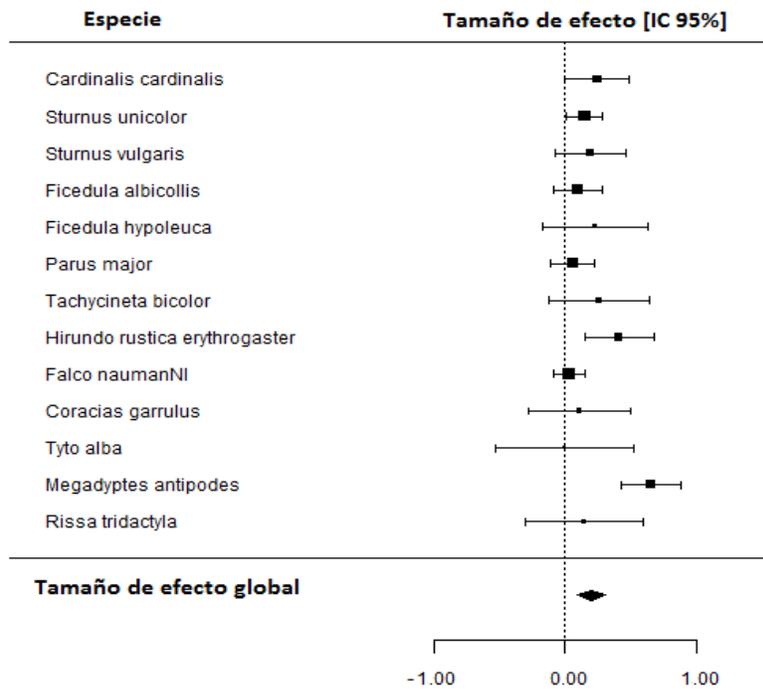


Figura 4. Tamaños de efecto \pm 95% CI de la entre los ornamentos femeninos y el éxito reproductivo de los machos por especie.

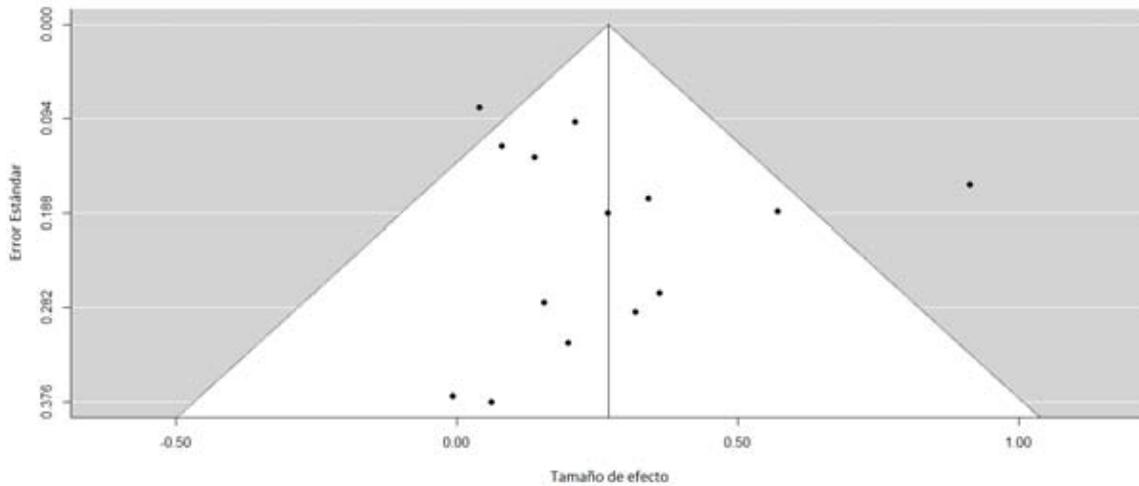


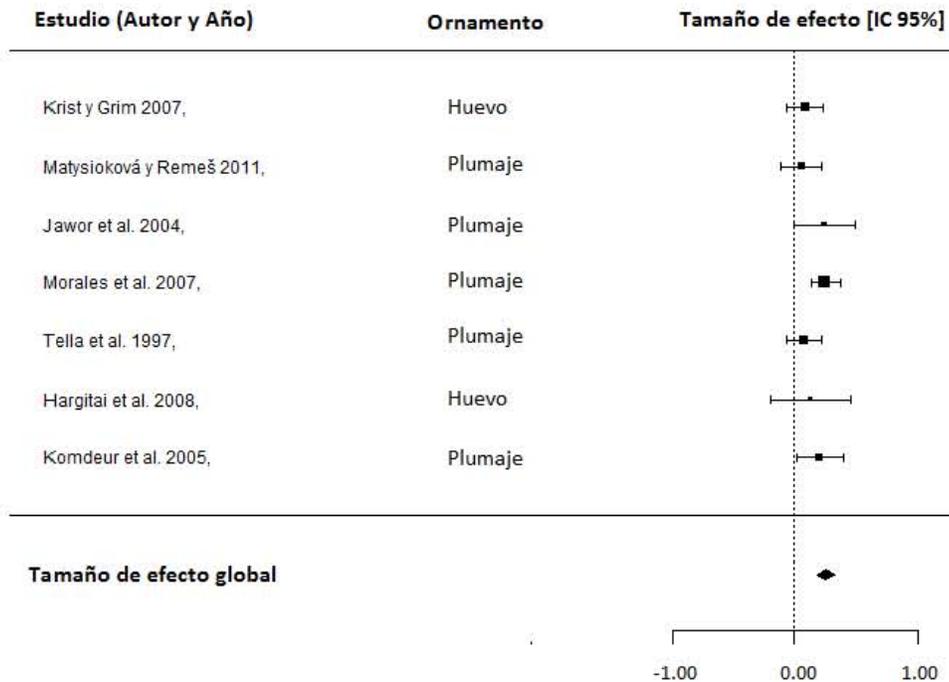
Figura 5. Funnel-plot para el meta-análisis entre la relación entre los ornamentos femeninos y el éxito reproductivo de los machos por especie.

Al promediar los tamaños de efecto por estudio obtuvimos 7 tamaños de efecto finales para la evaluación del éxito de eclosión y 15 para el éxito de emplumar (Tabla 3, Figura 6). El tamaño de efecto global para ambos tipos de éxito reproductivo fue mayor que cero. Al utilizar el tipo de ornamento como variable moderadora, el color del plumaje se asocia positivamente con el éxito de eclosión y para el éxito de emplumar el color del plumaje y del tegumento (Tabla 3).

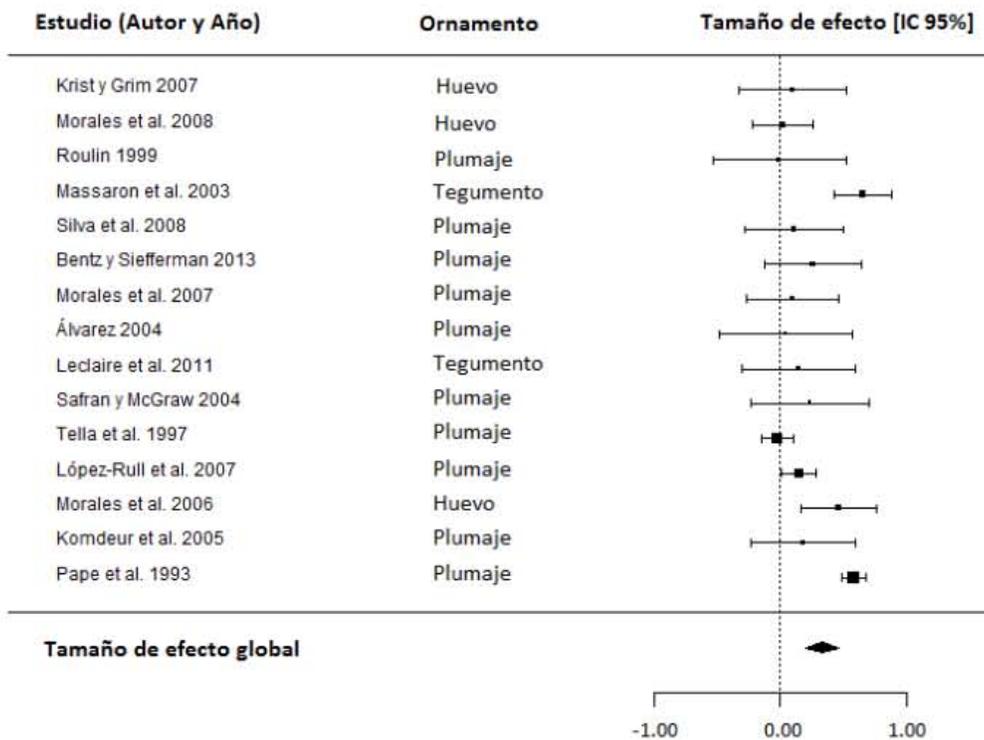
Observamos también heterogeneidad entre estudios ($Q=30.97$, $p=0.006$). El sesgo de publicación (Figura 7) pudo ser observado por medio del gráfico de embudo y a su vez el análisis de robustez de sesgo, Fail-safe number, predice la falta de 1 estudio negativo realizado y no publicado para invalidar el meta-análisis de éxito de eclosión y 8 (53%) para el meta-análisis de éxito de emplumar.

Tabla 3. Tamaños de efecto (correlación) \pm IC 95% de la relación entre los ornamentos femeninos y el éxito reproductivo de los machos por estudio y sus variables moderadoras. El número entre paréntesis refiere al número de tamaños de efecto usados en el análisis.

Meta-análisis	Tamaño de Efecto	SE	z	p	IC [95%]
Éxito de eclosión (7)	0.21	0.05	3.97	<0.0001	0.17-0.31
<i>Variables moderadoras</i>					
Huevo (2)	0.13	0.11	1.18	0.24	-0.09-0.36
Plumaje (5)	0.23	0.06	3.82	0.0001	0.11-0.35
Éxito de emplumar (15)	0.31	0.09	3.32	0.0009	0.13-0.50
<i>Variables moderadoras</i>					
Huevo (3)	0.27	0.21	1.30	0.19	-0.14-0.67
Tegumento (2)	0.65	0.25	2.56	0.01	0.15-1.15
Plumaje (10)	0.26	0.11	2.29	0.02	0.04-0.49

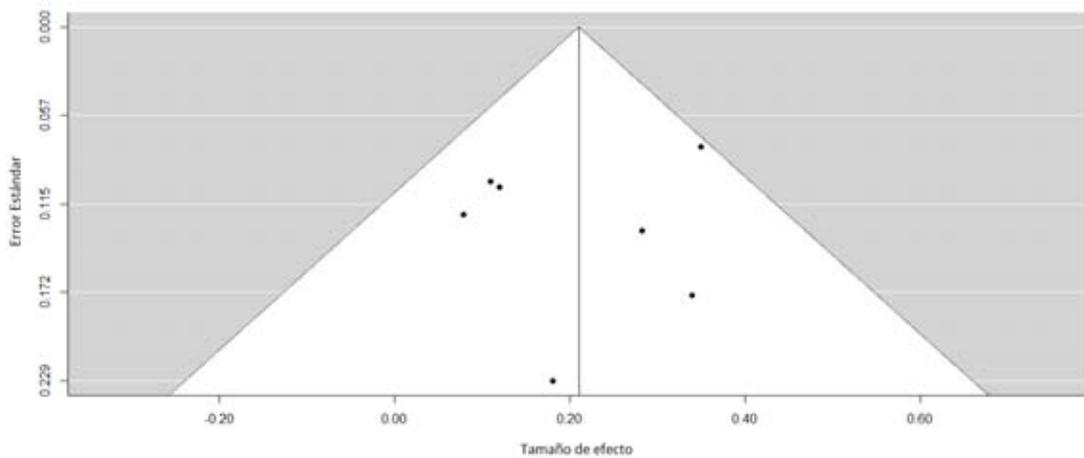


a)

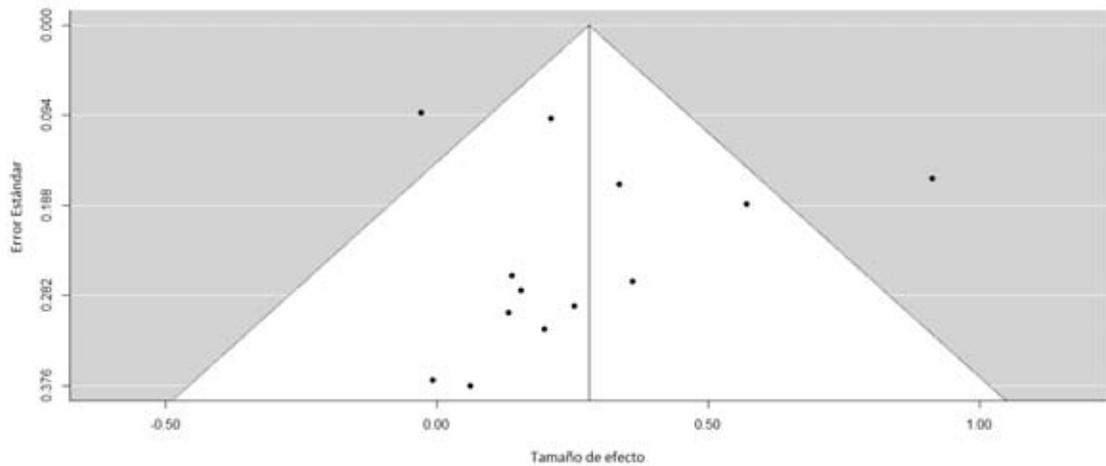


b)

Figura 6. Tamaños de efecto \pm 95% CI de la entre los ornamentos femeninos y el éxito reproductivo de los machos por estudio; a) éxito de eclosión, b) éxito de emplumar. Si el intervalo de confianza no cruza el cero el tamaño del efecto es estadísticamente significativo e indica que el color está correlacionado con el rasgo.



a)



b)

Figura 7. Funnel-plot para el meta-análisis entre la relación entre los ornamentos femeninos y el éxito reproductivo de los machos por estudio; a) éxito de eclosión, b) éxito de emplumar.

Intensidad de los ornamentos en hembras como señal honesta de su condición corporal

Se encontraron 27 estudios que mostraban correlaciones entre un ornamento colorido y algún parámetro de la condición de la hembra y se obtuvieron 20 tamaños de efecto al promediar por especie (Figura 8). El tamaño de efecto global para la relación entre la condición de la hembra y la intensidad del ornamento colorido fue diferente de cero ($r=0.27, \pm 0.05$ SE, $p < 0.001$). Para un correcto análisis por especie, se promediaron las correlaciones utilizando como variables moderadoras el 1) tipo de ornamento y 2) tipo de parámetro de condición evaluado (Figura 9).

Para el primer caso se obtuvo un tamaño de efecto global de 0.29 (± 0.06 SE, $p < 0.001$) y para el segundo 0.25 (± 0.05 SE, $p < 0.001$). Es decir no hay diferencias significativas en el cálculo del tamaño de efecto global por el tipo de agrupamiento de los datos.

Encontramos una heterogeneidad entre estudios de $Q = 69.98$, ($p < 0.0001$). Si bien encontramos sesgo de publicación (Figura 10) el Fail-safe number sugiere la falta de 7 estudios no publicados con resultados negativos para invalidar nuestro meta-análisis, es decir 35% más tamaños de efecto nulo restarían robustez a la conclusión de que los ornamentos femeninos indican honestamente la condición de las hembras.

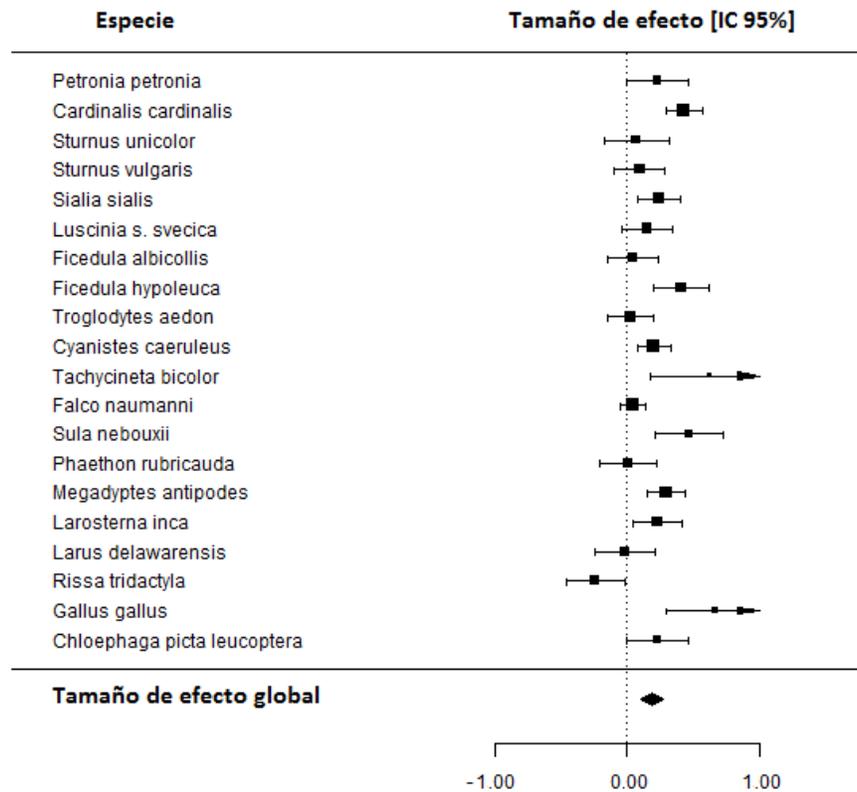
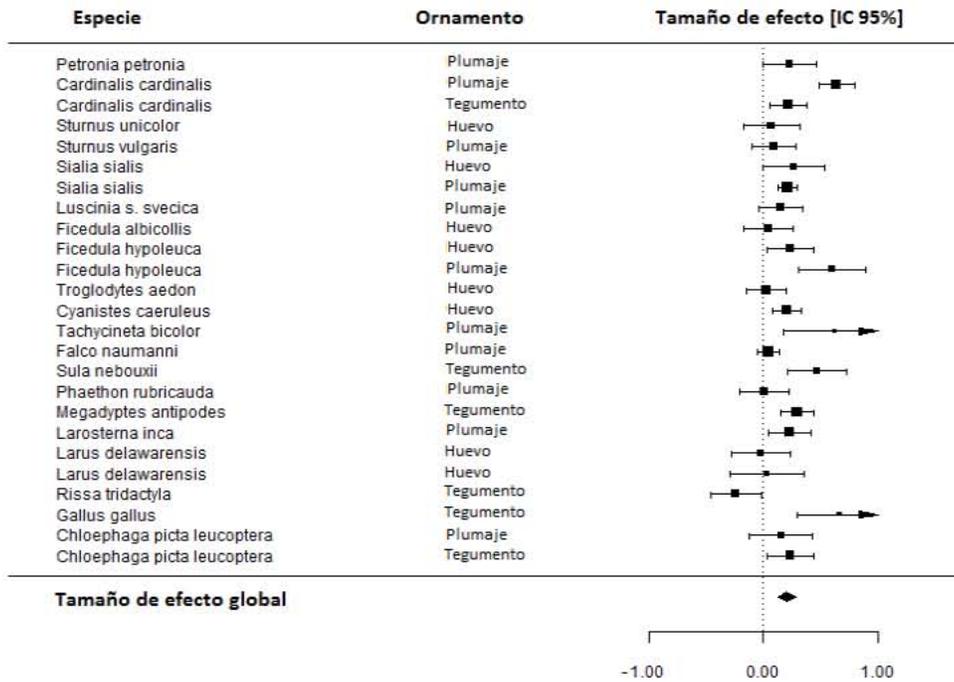
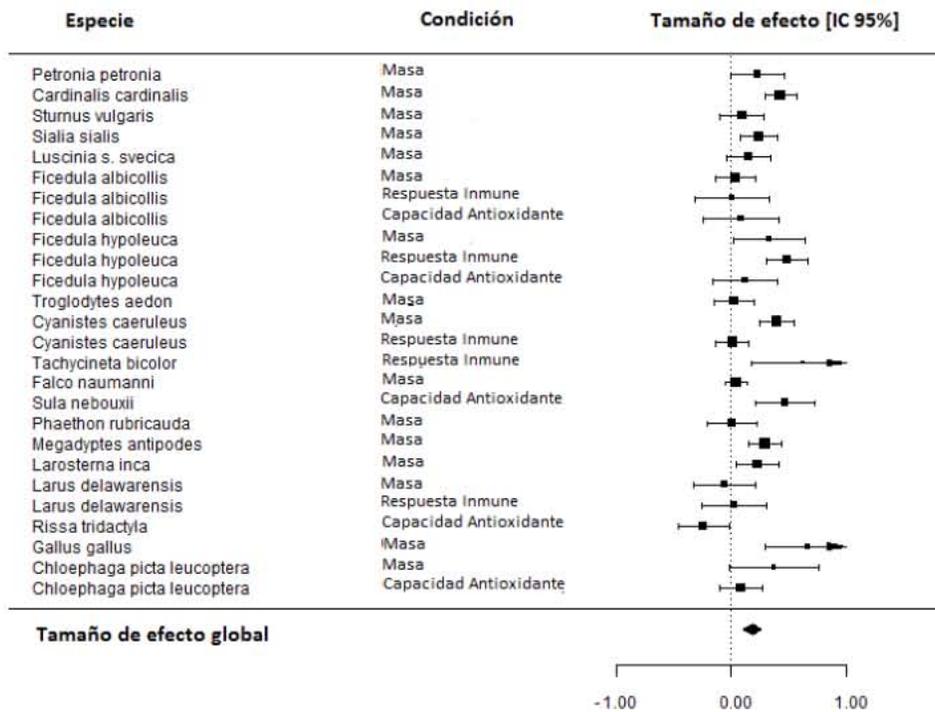


Figura 8. Tamaños de efecto \pm 95% CI de la entre la condición de la hembra y la intensidad del ornamento colorido por especie.

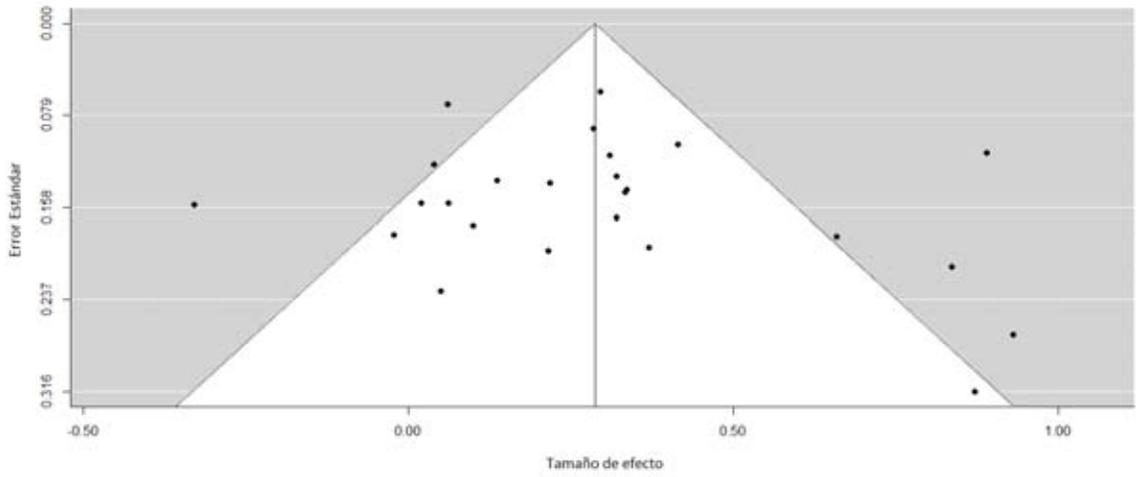


a)

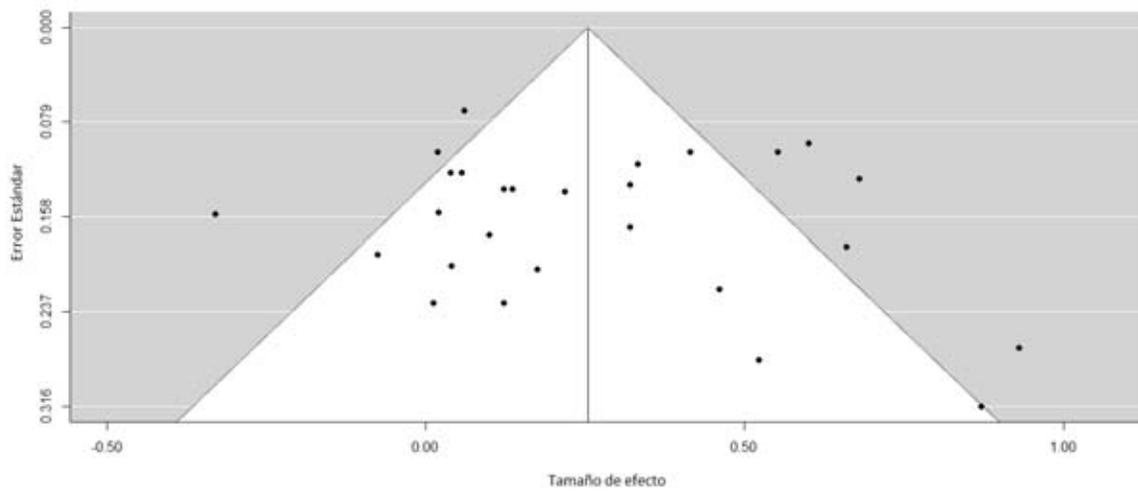


b)

Figura 9. Tamaños de efecto \pm 95% CI de la entre la condición de la hembra y la intensidad del ornamento colorido por especie y sus moderadoras; a) ornamento, b) tipo condición



a)



b)

Figura 10. Funnel-plot para el meta-análisis entre la relación entre la condición de la hembra y la intensidad del ornamento colorido por especie; a) ornamento, b) tipo condición.

Al evaluar los tamaños de efecto promediándolos por estudio se obtuvieron 34 tamaños de efecto finales. El resultado global para la relación entre la condición de la hembra y la intensidad del ornamento colorido fue 0.28 (± 0.05 SE, $p < 0.0001$), significativamente diferente de cero (Figura 11).

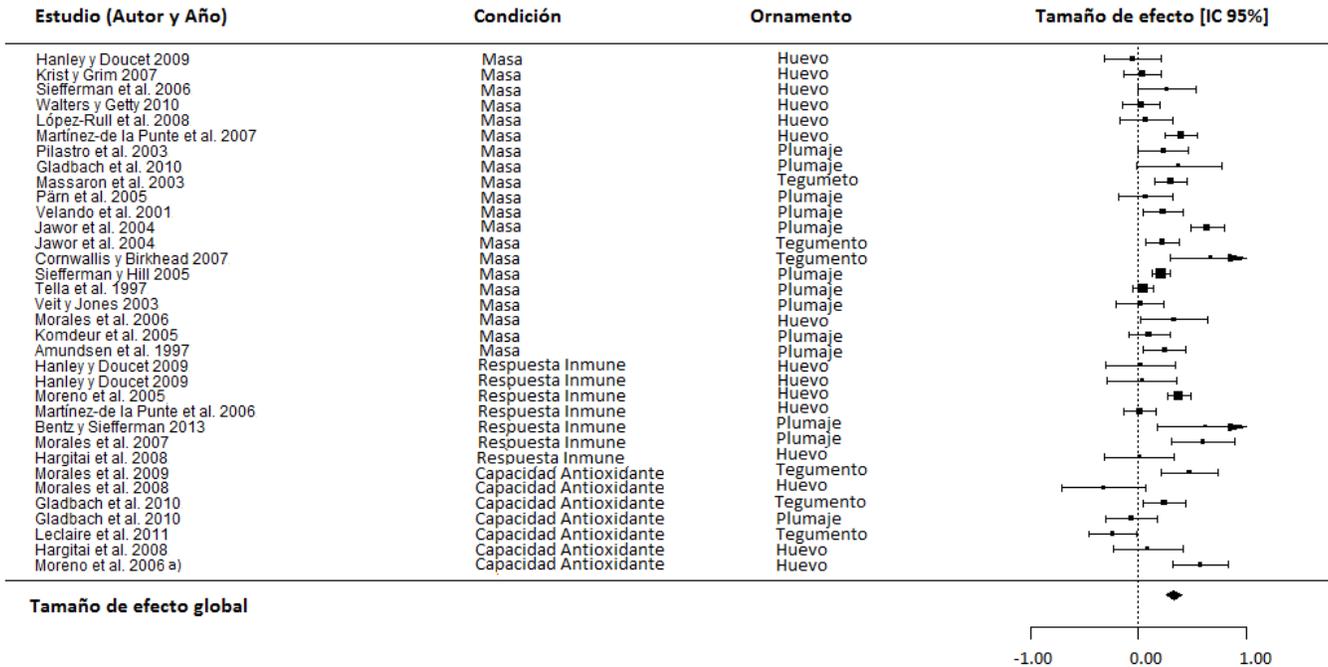


Figura 11. Tamaños de efecto \pm 95% CI de la entre la condición de la hembra y la intensidad del ornamento colorido por estudio. Si el intervalo de confianza no cruza el cero el tamaño del efecto es estadísticamente significativo e indica que el color está correlacionado con el rasgo. Las variables a lo largo del eje Y representan los especies analizadas.

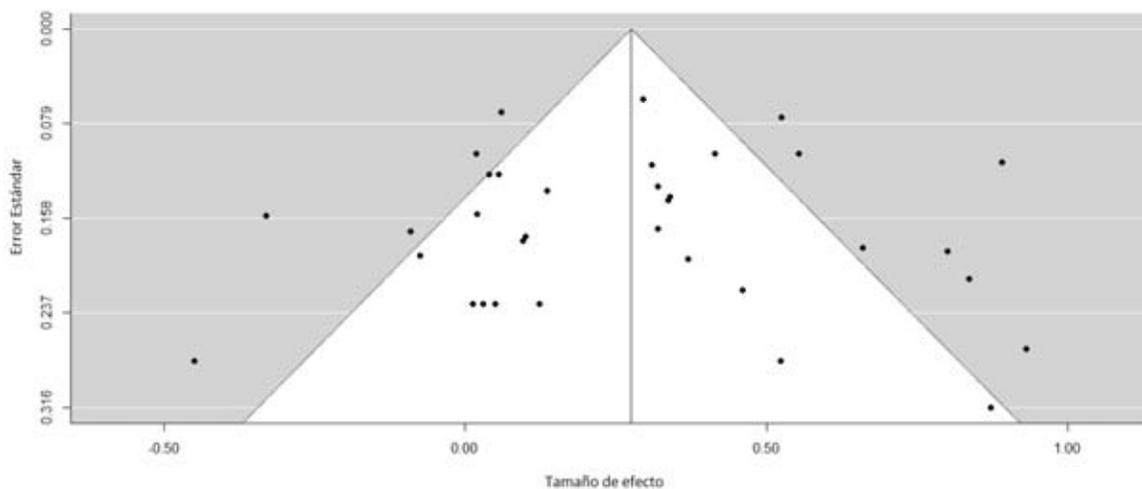


Figura 12. Sesgo de publicación de la relación entre la condición de la hembra y la intensidad del ornamento colorido por estudio.

Tabla 4. Tamaños de efecto (correlación) \pm IC 95% de la relación entre la condición de la hembra y la intensidad del ornamento colorido por estudio y sus variables moderadoras (n=34). El número entre paréntesis refiere al número de tamaños de efecto usados en el análisis.

Meta-análisis	Tamaño de Efecto	SE	z	p	IC [95%]
General (34)	0.28	0.05	5.09	<0.0001	0.17- 0.38
Capacidad Antioxidante (7)	0.17	0.13	1.35	0.18	-0.08- 0.42
<i>Variables moderadoras</i>					
Huevo (3)	0.15	0.31	0.48	0.63	-0.46- 0.76
Plumaje (1)	-0.09	0.42	-0.22	0.83	-0.91- 0.73
Tegumento (3)	0.22	0.24	0.90	0.37	-0.26- 0.69
Respuesta Inmune (7)	0.32	0.13	2.47	0.01	0.07- 0.57
<i>Variables moderadoras</i>					
Huevo (5)	0.02	0.08	0.28	0.78	-0.14- 0.18
Plumaje (2)	0.71	0.12	6.01	<0.0001	0.48-0.94
Masa (20)	0.30	0.07	4.21	<0.0001	0.16- 0.43
<i>Variables moderadoras</i>					
Huevo (7)	0.21	0.10	2.05	0.04	0.01- 0.42
Plumaje (10)	0.30	0.08	3.42	0.0006	0.13- 0.47
Tegumento (3)	0.48	0.16	3.04	0.0024	0.17- 0.79

Encontramos que los atributos coloridos femeninos están relacionados positivamente con aspectos claves de la condición: peso (color de huevo, tegumento y plumaje) y respuesta inmune (únicamente plumaje); sin embargo, contrario a lo que esperábamos, el color de los ornamentos evaluados no tuvieron relación alguna con la capacidad antioxidante (Tabla 4).

Se encontró heterogeneidad entre estudios ($Q= 145.12$, $p<0.0001$); además se encontró sesgo de publicación (Figura 12) ya que la nube de puntos resultó deformada, pues los estudios tendieron a disponerse con respecto al estimador central. El análisis de Fail-safe number arrojó que hacen falta 13 estudios no publicados con resultados negativos para invalidar el análisis. Es decir 38% más tamaños de efecto nulo restarían solidez a la conclusión de que los ornamentos femeninos indican honestamente la condición de las hembras.

Finalmente, en ninguno de los análisis realizados se observó un incremento en la estimación del tamaño de efecto a causa de la pseudoreplicación de autores o especies.

CAPÍTULO V

5. DISCUSIÓN

Tradicionalmente se ha establecido que la elección de pareja en las aves está basada según las preferencias de las hembras. Sin embargo éstas también podrían ser seleccionadas por los machos en base a sus atributos coloridos ya que a través de estos rasgos los machos podrían obtener información sobre la calidad genética, fenotípica y por tanto sobre la capacidad reproductiva de las hembras. Al poner a prueba estas hipótesis, encontramos que las hembras con atributos más coloridos son preferidas por los machos, además estos caracteres pueden predecir el éxito reproductivo que puede alcanzar su pareja y que las hembras reflejan su condición de manera honesta a través de la intensidad del color de sus caracteres. Estos resultados sugieren que la evolución de ornamentos coloridos por selección sexual es un proceso común entre machos y hembras.

Preferencias masculinas

De acuerdo con nuestros resultados encontramos que las hembras con rasgos más coloridos son más preferidas sobre aquellas con rasgos pálidos pues el tamaño de efecto observado es de un valor alto de acuerdo con la clasificación de Cohen ($g=0.68$, $p<0.0001$). Más aún, los resultados sugieren fuertemente una relación causa-efecto entorno al color y la preferencia ya que los estudios considerados para el análisis son únicamente trabajos que manipularon experimentalmente la coloración de las hembras. Entonces, si las hembras con ornamentos son más preferidas por qué no todas presentan atributos coloridos. La respuesta que se ha planteado a esta pregunta resulta ser la expresión de ornamentos sexuales dependientes de la condición, los cuales podrán ser desplegados sólo por individuos que sean capaces de mantenerlos tal como lo sugiere el principio del hándicap y como también encontramos en este trabajo.

Intensidad de los ornamentos en hembras como señal honesta de su condición corporal

Nuestros resultados sugieren que los ornamentos de las hembras son una señal honesta de su calidad fenotípica ($r=0.27$, $p<0.001$), como se ha encontrado en muchos estudios en machos. Es decir, sólo hembras en buena condición pueden producir ornamentos más coloridos. De acuerdo con la hipótesis de Hamilton y Zuk (1982), los caracteres sexuales secundarios con colores brillantes como los plumajes de las aves son indicadores honestos de resistencia a parásitos y al

aparearse con individuos no parasitados se heredarían los genes resistentes a infecciones parasitarias. Esta idea se ha puesto a prueba en un sinnúmero de estudios manipulando atributos masculinos en aves y distintos grupos animales más (Zuk et al., 1990; Folstad y Karter, 1992; Hamilton y Poulin, 1997; Møller et al., 1999), sin embargo pocos son los trabajos que abordan esta conjetura en hembras (Roulin et al., 2001). En este estudio encontramos una correlación entre la coloración del plumaje y la respuesta inmune de las hembras. Se ha observado que aves parasitadas con coccidas no son capaces de asimilar los carotenoides (Olson, 1996; Hill y Brawner, 1998) y que parásitos externos como piojos, garrapatas, moscas o ácaros afectan el color expresado en los organismos (Figuerola et al., 2003). Además se ha encontrado también que diferentes enfermedades pueden disminuir la coloración del plumaje, tales como la viruela aviar o la conjuntivitis micoplásmica (Senar, 2004). Consecuentemente, se esperaría que en los machos evolucionen preferencias de apareamiento por hembras que presentan un plumaje con colores más vivos ya que tendrán una mejor resistencia a parásitos y enfermedades y ésta puede ser heredada a las crías crías o bien los machos podrían evitar recibir parásitos de parte de las hembras (Hamilton y Zuk, 1982).

Encontramos que diferentes señales coloridas (color de tegumento, plumaje y huevo) están asociadas a la masa corporal de la hembra. La asociación de la respuesta inmune con el color del plumaje puede ligarse también a la masa corporal, ya que hembras con baja masa corporal tienen a sufrir una disminución en las células inmunitarias (Poston et al., 2005). La asociación del tegumento y la masa puede deberse a que ambos son aspectos dinámicos, ya que tienden a cambiar en cuestión de días, por tanto el tegumento proporciona información actualizada de la condición de la hembra (Torres y Velando, 2003). La relación del color del huevo y este mismo parámetro de condición, puede atribuirse al tipo de alimentación que llevan las hembras, pues se ha visto que dietas pobres en fosfatos y niveles altos de vanadio provocan una disminución en el color rojizo de los huevos de las gallinas ponedoras, asimismo se ha observado que el vanadio es perjudicial para la calidad de la albúmina del huevo (Davis et al., 2002; Miles y Henry 2004; Odabasi et al., 2006). Además de que con un menor peso corporal resultaría muy exigente la producción de huevos.

Moreno y Osorno (2003) propusieron que el color del huevo podría indicar la calidad genética y/o fenotípica de la hembra ponedora ya que los pigmentos que depositan en el cascarón son utilizados en funciones fisiológicas asociadas a la tolerancia al estrés oxidativo y por tanto solo

hembras en buena condición antioxidante podrían invertir pigmentos en los huevos. Asimismo se considera que los ornamentos coloridos dependientes de carotenoides son una señal honesta de la condición del individuo que los porta, ya que estos pigmentos poseen múltiples funciones, entre ellas la de actuar como antioxidantes e inmunoestimulantes (Simons et al., 2012).

Sin embargo en base a los datos obtenidos para nuestra evaluación, encontramos resultados contradictorios entre distintos estudios utilizados en nuestro meta-análisis (Moreno et al. 2006; Hargitai et al. 2008) causando que no encontremos una asociación significativa entre el color del huevo, plumaje o tegumento y la capacidad antioxidante de las hembras. Es posible que este parámetro de condición varíe rápidamente en el tiempo y que pueda ser afectado por cambios ecológicos o fisiológicos lo que propiciaría que los resultados no sean tan consistentes en los trabajos que lo evalúan. Interesantemente este resultado en hembras es consistente con los resultados de un meta-análisis reciente en machos de aves en el cual no encontraron una asociación significativa entre la intensidad del color y la capacidad antioxidante (Simons et al., 2012). Más aún, no debería esperarse que el resultado fuera diferente en machos y hembras ya que el metabolismo de pigmentos (carotenoides, melaninas, etc.) es similar entre sexos.

Con los estudios encontrados para nuestro trabajo no se pudo llevar a cabo un análisis del papel que juega el tipo de pigmento (carotenoides, melaninas, etc.) dentro de la capacidad antioxidante o cualquiera de los parámetros de condición analizados debido a que se presentaba un desbalance en el número de éstos (ver Apéndice del Anexo 3, Tabla 1). Sin embargo, y aunque nuestros resultados parecen no apoyar a la hipótesis del color como señal de capacidad antioxidante que se ha propuesto, no debería descartarse del todo pues el número de estudios utilizados para la evaluación de este parámetro fue bajo ($n= 6$). Ante esto, resulta necesario recopilar más evidencia sobre el papel del color de los ornamentos como señal de la capacidad antioxidante de la hembra.

En síntesis, el aspecto de condición que mejor reflejan los tres tipos de ornamentos es la masa corporal, ninguno reflejó la capacidad antioxidante y, sin embargo, el único ornamento que refleja la respuesta inmune es el color del plumaje, así, los machos podrían obtener un tipo de información u otro acerca de la hembra dependiendo del tipo de ornamento. Por lo tanto, y en base a nuestros resultados, podemos decir que los ornamentos femeninos son una señal honesta de su calidad fenotípica, es decir, sólo hembras en buena condición pueden producir caracteres más coloridos tal como lo sugiere el modelo del hándicap.

Beneficios del macho al aparearse con hembras más coloridas

Los modelos de selección sexual han propuesto que individuos que se apareen con organismos que poseen ornamentos sexuales secundarios más elaborados obtendrán mayores beneficios en adecuación. Los resultados del meta-análisis muestran que el éxito reproductivo de las hembras está asociado a la coloración del plumaje y del tegumento pero no del huevo. No obstante, es claro que hacen falta más estudios para evaluar la relación entre el color del huevo y el éxito reproductivo de las hembras pues encontramos la falta de un estudio no publicado con resultados negativos para restarle robustez a la conclusión de que el éxito de eclosión es reflejado por medio de la coloración de la hembra. Pese a que el tamaño de efecto para el éxito de emplumar presenta un valor moderado es un resultado muy importante ya que podría modificar la idea de que sólo los caracteres del macho reflejan el éxito reproductivo.

El encontrar una relación positiva entre el color de los ornamentos de la hembra y el éxito reproductivo que puede obtener el macho puede ser el resultado de que las hembras asignan más recursos a la progenie, la progenie tiene “buenos genes” o bien que en los machos existe una asignación diferencial del cuidado parental cuando se aparean con hembras más coloridas (Burley, 1986). Dado el resultado de que las hembras más coloridas tienen mejor condición corporal es posible que esta mayor condición les permita a su vez ser más eficientes en la inversión de recursos para el desarrollo de la progenie en comparación con hembras poco coloridas y esto resulte en una mayor sobrevivencia de la prole. Más aún, la hipótesis de asignación diferencial plantea que los individuos realizarán un racionamiento de los recursos en base a lo atractivo de su pareja evaluando el costo-beneficio de la inversión en la reproducción con la pareja actual y la del futuro. Así crías de hembras más ornamentadas recibirían mayor cuidado parental (como tasas de alimentación, defensa del nido, etc.) en comparación con la descendencia de aquellas que no son tan coloridas, pues la descendencia de hembras atractivas tiene mayor valor reproductivo para el macho. Ya sea que el mayor éxito reproductivo de hembras coloridas ocurra por inversión directa de la hembra o por asignación diferencial del macho nuestros resultados muestran que hay selección por hembras más coloridas.

¿Qué falta por estudiar o ya se ha estudiado suficiente?

Aunque los resultados que derivan de nuestros meta-análisis arrojan evidencia sobre el rol de la ornamentación femenina en la elección de pareja por parte del macho, el tamaño de efecto de la

mayoría de los análisis es de valor moderado dejando mucha variación por explicar. . Un factor que podría influir sobre la magnitud de los tamaños de efecto y que no pudo incluirse en este trabajo, debido a la falta de estudios publicados, es el sistema de apareamiento. Si consideramos los diferentes sistemas de apareamiento se esperaría que los ornamentos de las hembras deberían evolucionar por presión de la selección sexual en especies poliandricas donde la hembra tiene que competir por el acceso a los machos. En contraste, en especies monógamas y poliginicas se espera menor competencia entre las hembras por acceso a los machos y por tanto la magnitud de la selección sexual en la evolución de rasgos coloridos sería menor. En nuestro estudio encontramos que la mayor proporción de especies analizadas son monógamas (ver Apéndice del Anexo 3, Tabla 1). Así, es posible que los tamaños de efecto para el rol de la selección sexual en la coloración de hembras de especies poliándricas sea mayor que los encontrados en especies monógamas. Consecuentemente es necesario evaluar el rol de la selección sexual en la coloración de hembras en especies poliandricas. Más aún, el tipo de cuidado parental (sólo la madre, sólo el padre o ambos) es otro aspecto importante a considerar pues en este análisis sólo se involucraron especies que en su mayoría son monógamas y de cuidado biparental (ver Apéndice del Anexo 3, Tabla 1), con lo que se esperaría un mayor tamaño de efecto en especies que presentan cuidado parental únicamente por parte del macho comparadas con aquellas donde sólo la hembra o ambos sexos cuidan de la descendencia, ya que las hembras deberían señalar su calidad por medio de alguna señal colorida. Igualmente es preciso evaluar si el tipo de coloración de la hembra (por carotenoides, melaninas, etc.) influye en la elección por parte del macho, ya que podría existir la posibilidad de que las hipótesis de condición y éxito reproductivo varíen de acuerdo al tipo de pigmento presente en los ornamentos femeninos.

Más aún, queda pendiente determinar si la selección sexual está operando en hembras coloridas de otras especies de aves, pues los estudios incluidos en nuestro meta-análisis involucraron a 10 de los 34 órdenes existentes de aves (29.4%; ver Apéndice del Anexo 3, Tabla 2. Jarvis et al.; 2014). De hecho, varios de estos órdenes de aves están representados por una especie o estudio. No obstante, si bien se involucraron pocas especies en nuestro estudio, los estudios realizados sobre el rol de la selección sexual en la evolución de ornamentos coloridos en hembras representan un buen porcentaje del grupo de aves. Interesantemente al analizar la proporción de especies presentes en nuestro trabajo con respecto al número de especies existentes encontramos que de las 9720 especies descritas a nivel mundial (Dickinson, 2003) 5739 son aves passeriformes (59%; Barker et al., 2004) y en base a los datos encontramos que 16 de las 28 especies reportadas

en nuestro trabajo son passeriformes, es decir 57%. Por lo tanto la muestra analizada se asemeja en proporción de especies passeriformes al total de aves. Es difícil descartar un efecto filogenético en los tamaños de efecto calculados pues una gran mayoría de especies incluídas en el análisis son aves passeriformes; por lo tanto es imperativo realizar estudios en más especies para que por medio del método comparado pueda cuantificarse la inercia filogenética en los tamaños de efectos estimados sobre el papel de la selección sexual en la evolución de ornamentos coloridos de hembras.

Consecuentemente, aún existe la necesidad de evaluar ciertos aspectos de los cuales no se tiene una concepción clara, tal como la relación entre el color de los ornamentos femeninos con 1) la capacidad antioxidante, 2) la calidad de la progenie, para evaluar si ésta está reflejando la calidad de sus madres, 3) si existe una relación entre la ornamentación de los machos y las hembras, es decir, si hay un proceso de apareamiento concordante. Asimismo, existen temas que no deberían ser imprescindibles de seguir evaluando pues el efecto observado fue de gran valor y su continuo estudio estaría redundando con la información encontrada en este trabajo, tal es el caso de la relación del color del a) tegumento y el éxito de que los pollos emplumen ($r=0.65$), b) plumaje y preferencia masculina ($g=0.88$), y c) tegumento y su relación con la masa de la hembra ($r=0.48$) en especies socialmente monógamas.

CAPÍTULO VI

6. CONCLUSIONES

En conclusión, la evidencia publicada apoya que los machos en las aves prefieren a hembras más ornamentadas y que el color de las hembras refleja honestamente atributos de la condición corporal y éxito reproductivo. Es decir, los atributos coloridos son señales honestas de la capacidad reproductiva que los machos evalúan en el contexto de la selección sexual. Los resultados de este estudio contribuyen a mejorar nuestra comprensión sobre la evolución de ornamentos y preferencias en aves al mostrar que la selección sexual no es proceso unidireccional sino una fuerza común en la evolución de los rasgos coloridos de machos y hembras.

REFERENCIAS

1. Aguilera E. y J. A. Amat. 2007. Carotenoids, immune response and the expression of sexual ornaments in male greenfinches (*Carduelis chloris*). *Naturwissenschaften* 94: 895-902.
2. Álvarez F. 2004. Black and white tail markings in rufous bush chats *Cercotrichas galactotes*: size, symmetry and the extent of seasonal abrasión. *Ardeola* 51: 169-175.
3. Amundsen T. 2000. Why are female birds ornamented? *Tree* 15: 149-155.
4. Andersson M. 1982. Female choice selects for extreme tail length in a widowbird. *Nature* 299: 818-820
5. Avilés J. M., J. J. Soler, N. S. Hart. 2011. Sexual selection based on egg colour: physiological models and egg discrimination experiments in a cavity-nesting bird. *Behavioral Ecology Sociobiology* 65: 1721–1730.
6. Barker, F. K., Cibois, A., Schikler, P., Feinstein, J., & Cracraft, J. 2004. Phylogeny and diversification of the largest avian radiation. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 101: 11040-11045.
7. Basolo A. L. 1990. Female preference for male sword length in the green swordtail, *Xiphophorus helleri* (Pisces: Poeciliidae). *Animal Behaviour* 40: 332-338.

8. Basu, A. 2014. Introduction to Meta Analysis. PeerJ PrePrints 2: e665v1.
9. Bentz A. B. y L. Siefferman. 2013. Age-dependent relationships between coloration and reproduction in a species exhibiting delayed plumage maturation in females. *Journal of Avian Biology* 44: 80–88.
10. Biard C., P. F. Surai, A. P. Møller. 2005. Effects of carotenoid availability during laying on reproduction in the blue tit. *Oecologia* 144: 32–44.
11. Borenstein M., L. V. Hedges, J. P. T. Higgins, H. R. Rothstein. 2009. Introduction to Meta-Analysis. John Wiley & Sons, Ltd., Publication. Reino Unido.
12. Burley, N. 1986. Sexual selection for aesthetic traits in species with biparental care. *The American Naturalist* 127: 415-445.
13. Cassey P., J. G. Ewen, T. M. Blackburn, M. E. Hauber, M. Vorobyev, N. J. Marshall. 2008. Eggshell colour does not predict measures of maternal investment in eggs of *Turdus* thrushes. *Naturwissenschaften* 95: 713–721.
14. Castillo, I. I. 2009. Evaluación de resultados clínicos (II): Las medidas de la significación clínica o los tamaños del efecto. *Norte de Salud mental* 8: 94-110.
15. Clutton-Brock, T. 2007. Sexual selection in males and females. *Science* 318: 1882-1885.
16. Clutton-Brock, T. 2009. Sexual selection in females. *Animal Behaviour* 77: 3-11.
17. Cohen, J. 1988. *Statistical power analysis for the behavioral sciences*. Hillsdale, NJ: L. Erlbaum Associates, XXI, 567 pp.
18. Cornwallis C. K. y T. R. Birkhead. 2007. Experimental evidence that female ornamentation increases the acquisition of sperm and signals fecundity. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 274: 583–590.
19. Cuervo J. J., F. de Lope, A. Pape Moller. 1996. The function of long tails in female barn swallows (*Hirundo rustica*): an experimental study. *Behavioral Ecology* 7: 132-136.
20. Darwin C. 1871. *The descent of man and selection in relation to sex*. John Murray, Londres.

21. Davis E. G., R. D. Miles, G. D. Butcher, C. W. Comer. 2002. Effect of dietary vanadium on performance and immune responses of commercial egg-type laying hens. *Journal of Applied Animal Research* 22: 113–124.
22. Dickinson, E.C., 2003. *The Howard and Moore Complete Checklist of the Birds of the World*. Christopher Helm, London.
23. Doutrelant C., A. Grégoire, N. Grnac, D. Gomez, M. M. Lambrechts, P. Perret. 2008. Female coloration indicates female reproductive capacity in blue tits. *Journal of Evolutionary Biology* 21: 226–233.
24. English P. A. y R. Montgomerie. 2011. Robin's egg blue: does egg color influence male parental care? *Behavioral Ecology Sociobiology* 65: 1029–1036.
25. Figuerola J., J. Domènech, J. C. Senar. 2003. Plumage colour is related to ectosymbiont load during moult in the serin, *Serinus serinus*: an experimental study. *Animal Behaviour* 65: 551–557.
26. Fisher R.A. 1930. *The genetical theory of natural selection*. Oxford University Press, Oxford.
27. Folstad I. y A. J. Karter. 1992. Parasites, bright males, and the immunocompetence handicap. *The American Naturalist* 139: 603–622.
28. Forero M. G., J.L. Tella, J.A. Donazar, G. Blanco, M. Bertellotti, O. Ceballos. 2001. Phenotypic assortative mating and within-pair sexual dimorphism and its influence on breeding success and offspring quality in Magellanic penguins. *Canadian Journal of Zoology* 79: 1414–1422.
29. Gladbach A., D J. Gladbach, B Kempnaers, P. Quillfeldt. 2010. Female-specific colouration, carotenoids and reproductive investment in a dichromatic species, the upland goose *Chloephaga picta leucoptera*. *Behavioral Ecology Sociobiology* 64: 1779–1789.
30. González-Braojos S., R. Ruíz-de-Castañeda, J. Moreno. 2013. No association between measures of immunity in nestling pied flycatchers (*Ficedula hypoleuca*). *Annales Zoologici Fennici* 50: 279–288.
31. Griggio M., A. Devigili, H. Hoi, A Pilastro. 2009. Female ornamentation and directional male mate preference in the rock sparrow. *Behavioral Ecology* 20: 1072–1078.

32. Griggio M., F. Valera, A. Casas, A. Pilastro. 2005. Male prefer ornamented females: a field experiment of male choice in the rock sparrow. *Animal Behaviour* 69: 1243-1250.
33. Griggio M., V. Zanollo, H. Hoi. 2010. Female ornamentation, parental quality, and competitive ability in the rock sparrow. *Journal of Ethology* 28: 455-462.
34. Hamilton W. D. y M. Zuk. 1982. Heritable true fitness and bright birds: A role for parasites? *Science* 218: 384-387.
35. Hamilton W. J. y R. Poulin. 1997. The Hamilton and Zuk hypothesis revisited: a meta-analytical approach. *Behaviour* 134: 299-320.
36. Hanley D. y S. M. Doucet. 2009. Egg coloration in ring-billed gulls (*Larus delawarensis*): a test of the sexual signaling hypothesis. *Behavioral Ecology Sociobiology* 63: 719-729.
37. Hanssen S. A., I. Folstad, K. E. Erikstad. 2006. White plumage reflects individual quality in female eiders. *Animal Behaviour* 71: 337-343.
38. Hargitai R., M. Herényi, J. Török. 2008. Eggshell coloration in relation to male ornamentation, female condition and egg quality in the collared flycatcher *Ficedula albicollis*. *Journal of Avian Biology* 39: 413-422.
39. Hasselquist D., Å. Lindström, S. Jenni-Eiermann, A. Koolhaas, T. Piersma. 2007. Long flights do not influence immune responses of a long-distance migrant bird: a wind-tunnel experiment. *The Journal of Experimental Biology* 210: 1123-1131.
40. Hasselquist D., S. Bensch, T. Von Schantz. 1996. Correlation between male song repertoire, extra-pair paternity and offspring survival in the great reed warbler. *Nature* 381: 229-232.
41. Hegyi G., B. Rosivall, E. Szöllösi, R. Hargitai, M. Eens, J. Török. 2008. Phenotypic plasticity in a conspicuous female plumage trait: information content and mating patterns. *Animal Behaviour* 75: 977-989.
42. Hegyi G., B. Rosivall, E. Szöllösi, R. Hargitai, M. Eens, J. Török. 2007. A role for female ornamentation in the facultatively polygynous mating system of Collared flycatchers. *Behavioral Ecology* 18: 1116-1122.

43. Heigy G., B. Rosivall, E. Szöllösi, R. Hargitai, M. Eens, J. Török. 2008. Phenotypic plasticity in a conspicuous female plumage trait: information content and mating patterns. *Animal Behaviour* 75: 977-989.
44. Hill G.E. y W. B. Brawn. 1998. Melanin-based plumage coloration in the house finch is unaffected by coccidial infection. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 265: 1105-1109.
45. Hill, J. A., Enstrom, D. A., Ketterson, E. D., Nolan, V., & Ziegenfus, C. 1999. Mate choice based on static versus dynamic secondary sexual traits in the dark-eyed junco. *Behavioral Ecology* 10: 91-96.
46. Howard R. D. 1978. The evolution of mating strategies in bullfrogs, *Rana catesbeiana*. *Evolution* 32: 850-871.
47. Jarvis, E. D., Mirarab, S., Aberer, et al. 2014. Whole-genome analyses resolve early branches in the tree of life of modern birds. *Science* 346: 1320-1331.
48. Jawor J. M., N. Gray, S. M. Beall, R. Breitwisch. 2004. Multiple ornaments correlate with aspects of condition and behaviour in female northern cardinals, *Cardinalis cardinalis*. *Animal Behaviour* 67: 875-882.
49. Jones I. L. y R. Montgomerie. 1992. Least auklet ornaments: do they function as quality indicators? *Behavioral Ecology Sociobiology* 30: 43-52.
50. Keyser A. J. y G. E. Hill. 2000. Structurally based plumage coloration is an honest signal of quality in male blue grosbeaks. *Behavioral Ecology* 11: 202-209.
51. Kilner R. M. 2006. The evolution of egg colour and patterning in birds. *Biological Reviews* 81: 383-406.
52. Komdeur J., M. Oorebeek, T. van Overveld, I. C. Cuthill. 2005. Mutual ornamentation, age, and reproductive performance in the European starling. *Behavioral Ecology* 16: 805-817.
53. Kraaijeveld, K., & Reumer, B. M. 2008. Constraints and the evolution of mutual ornamentation. *Animal Behavior New Research*: 193-213.

54. Kraaijeveld, K., Kraaijeveld-Smit, F. J., & Komdeur, J. 2007. The evolution of mutual ornamentation. *Animal Behaviour* 74: 657-677.
55. Krist M. y T. Grim. 2007. Are blue eggs a sexually selected signal of female collared flycatchers? A cross-fostering experiment. *Behavioral Ecology Sociobiology* 61: 863–876.
56. Kristiansen K. O., J. O. Bustnes, I. Folstad, M. Helberg. 2006. Carotenoid coloration in great black-backed gull *Larus marinus* reflects individual quality. *Journal of Avian Biology* 37: 6-12.
57. Lande, R. 1980. The genetic covariance between characters maintained by pleiotropic mutations. *Genetics* 94: 203-215.
58. LeBas, N. R. 2006. Female finery is not for males. *Trends in Ecology & Evolution* 214: 170-173.
59. Leclaire S., J. White, E. Arnoux, B. Faivre, N. Vetter, S. A. Hatch, É. Danchin. 2011. Integument coloration signals reproductive success, heterozygosity, and antioxidant levels in chick-rearing black-legged kittiwakes. *Naturwissenschaften* 98: 773–782.
60. Lehikoinen A., K. Jaatinen, M. Öst. 2010. Do female ornaments indicate quality in eider ducks? *Biology Letters* 6: 225–22.
61. López de Hierro M. D. G. y L. De Neve. 2010. Pigment limitation and female reproductive characteristics influence egg shell spottiness and ground colour variation in the house sparrow (*Passer domesticus*). *Journal of Ornithology* 151: 833–840.
62. López-Rull I., I. Miksik, D. Gil. 2008. Egg pigmentation reflects female and egg quality in the spotless starling *Sturnus unicolor*. *Behavioral Ecology Sociobiology* 62: 1877–1884.
63. López-Rull I., P. Celis, D. Gil. 2007. Egg Colour Covaries with Female Expression of a Male Ornament in the Spotless Starling (*Sturnus unicolor*). *Ethology* 113: 926–933.
64. Mahr K., M. Griggio, M. Granatiero, H. Hoi. 2012 Female attractiveness affects paternal investment: experimental evidence for male differential allocation in blue tits. *Frontiers in Zoology* 9: 14-21.
65. Malo A. F., E. R. S. Roldan, J. Garde, A. J. Soler, M. Gomendio. 2005. Antlers honestly advertise sperm production and quality. *Biological Sciences* 272: 149-157.

66. Martínez-de la Puente J., S. Merino, J. Moreno, G. Tomás, J. Morales, E. Lobato, S. García-Fraile, J. Martínez. 2007. Are eggshell spottiness and colour indicators of health and condition in blue tits *Cyanistes caeruleus*? *Journal of Avian Biology* 38: 377-384.
67. Martín-Vivaldi M. y J. Cabrero. Selección Sexual. En: *Evolución, la base de la biología*. M. Soler (ed.). 2002. Pp 235-259. Proyecto Sur de Ediciones, S.L. España.
68. Massaro M., L. S. Davis, J. T. Darby. 2003. Carotenoid-derived ornaments reflect parental quality in male and female yellow-eyed penguins (*Megadyptes antipodes*). *Behavioral Ecology Sociobiology* 55: 169–175.
69. Matysioková B. y V. Reměš. 2011. Responses to increased costs of activity during incubation in a songbird with female-only incubation: does feather colour signal coping ability? *Journal of Ornithology* 152: 337–346.
70. McGraw, K. J., & Hill, G. E. 2004. Plumage color as a dynamic trait: carotenoid pigmentation of male house finches (*Carpodacus mexicanus*) fades during the breeding season. *Canadian Journal of Zoology* 82: 734-738.
71. Miles R. D. y P. R. Henry. 2004. Effect of Time and Storage Conditions on Albumen Quality of Eggs from Hens Fed Vanadium. *The Journal of Applied Poultry Research* 13: 619–627.
72. Moher D., A. Liberati, J. Tetzlaff, D. G. Altamn, The PRISMA Group. 2009. Preferred Reporting Items for Systematic Reviews and Meta-Analyses: The PRISMA Statement. *PLoS Med* 6(7): e1000097.
73. Møller A.P., P. Christe, E. Lux. 1999. Parasitism, host immune function and sexual selection. *The Quarterly Review of Biology* 74: 3-20.
74. Morales J., A. Velando, J. Moreno. 2008. Pigment allocation to eggs decreases plasma antioxidants in a songbird. *Behavioral Ecology Sociobiology* 63: 227–233.
75. Morales J., A. Velando, R. Torres. 2009. Fecundity compromises attractiveness when pigments are scarce. *Behavioral Ecology* 20: 117–123.
76. Morales J., J. J. Sanz, J. Moreno. 2006. Egg colour reflects the amount of yolk maternal antibodies and fledging success in a songbird. *Biology Letters* 2: 334-336.

77. Morales J., J. Moreno, S. Merino, J. J. Sanz, G. Tomás, E. Arriero, E. Lobato, J. Martínez-De La Puente. 2007. Female ornaments in the Pied Flycatcher *Ficedula hypoleuca* : associations with age, health and reproductive success. *Ibis* 149: 245–254.
78. Morales J., R. Torres, A. Velando. 2010. Parental conflict and blue egg coloration in a seabird. *Naturwissenschaften* 97: 173–180.
79. Morales J., R. Torres, A. Velando. 2011. Safe betting: males help dull females only when they raise high-quality offspring. *Behavioral Ecology Sociobiology* 66: 135-143.
80. Moreno J. y J. L. Osorno. 2003. Avian egg colour and sexual selection: does eggshell pigmentation reflect female condition and genetic quality? *Ecology Letters* 6: 803–806
81. Moreno J., E. Lobato, J. Morales, S. Merino, G. Tomás, J. Martínez-de la Puente, J. J. Sanz, R. Mateo, J. J. Soler. 2006 a). Experimental evidence that egg color indicates female condition at laying in a songbird. *Behavioral Ecology* 17: 651–655.
82. Moreno J., E. Lobato, S. Merino, J. Martínez-de la Puente. 2008. Blue–Green Eggs in Pied Flycatchers: an experimental demonstration that a supernormal stimulus elicits improved nestling condition. *Ethology* 114: 1078–1083.
83. Moreno J., J. L. Osorno, J. Morales, S. Merino, G. Tomás. 2004. Egg colouration and male parental effort in the pied flycatcher *Ficedula hypoleuca*. *Journal of Avian Biology* 35: 300-304.
84. Moreno J., J. Morales, E. Lobato, S. Merino, G. Tomás, J. Martínez-de la Puente. 2005. Evidence for the signaling function of egg color in the pied flycatcher *Ficedula hypoleuca*. *Behavioral Ecology* 16: 931–937.
85. Moreno J., J. Morales, E. Lobato, S. Merino, G. Tomás, J. Martínez-de la Puente. 2006 b). More colourful eggs induce a higher relative paternal investment in the pied flycatcher *Ficedula hypoleuca*: a cross-fostering experiment. *Journal of Avian Biology* 37: 555-560.
86. Murphy T. G., M. F. Rosenthal, R. Montgomerie, K. A. Tarvin. 2009. Female American goldfinches use carotenoid-based bill coloration to signal status. *Behavioral Ecology* 20: 1348–1355.
87. Nakagawa S. y I. C. Cuthill. 2007. Effect size, confidence interval and statistical significance: a practical guide for biologists. *Biological Reviews* 82: 591–605.

88. Odabasi A.Z., R.D. Miles, M.O. Balaban, K. M. Portier, V. Sampath. 2006. Vitamin C overcomes the detrimental effect of vanadium on brown eggshell pigmentation. *The Journal of Applied Poultry Research* 15: 425–432.
89. Olson V. A. 1996. Coccidia and sexual selection in the American Goldfinch (*Carduelis tristis*): a test of the Hamilton–Zuk Hypothesis. Master of Science Thesis, Guelph, Ontario, University of Guelph.
90. Olson V. A. y I. P. F. Owens. 1998 Costly sexual signals: are carotenoids rare, risky or required? *Trends in Ecology and Evolution* 13: 510–514.
91. Pärn H., J. T. Lifjeld, T. Amundsen. 2005. Female throat ornamentation does not reflect cell-mediated immune response in bluethroats *Luscinia s. svecica*. *Oecologia* 146: 496–504.
92. Petrie M. 1994. Improved growth and survival of offspring of peacocks with more elaborate trains. *Nature* 371: 598–599.
93. Pilastro A., M. Griggio, G. Matessi. 2003. Male rock sparrow adjust their breeding strategy according to female ornamentation: parental or mating investment. *Animal Behaviour* 66: 265–271.
94. Pincemy G., F. S. Dobson, P. Jouventin. 2009. Experiments on color ornaments and mate choice in King penguins. *Animal Behaviour* 78: 1247–1253.
95. Poston J. P., D. Hasselquist, I. R. K. Stewart, D. F. Westneat. 2005. Dietary amino acids influence plumage traits and immune responses of male house sparrows, *Passer domesticus*, but not as expected. *Animal Behaviour* 70: 1171–1181.
96. Potti J. 1993. A male trait expressed in female pied flycatchers, *Ficedula hypoleuca*: the white forehead patch. *Animal Behaviour* 45: 1245–1247.
97. Romero-Pujante M., H. Hoi, D. Blomqvist, F. Valera. 2002. Tail Length and Mutual Mate Choice in Bearded Tits (*Panurus biarmicus*). *Ethology* 108: 885–895.
98. Rosenberg M. S. 2005. The file-drawer problem revisited: a general weighted method for calculating fail-safe numbers in meta-analysis. *Evolution* 59: 464–468.
99. Rosenthal R. 1991. *Meta-Analytic Procedures for Social Research*. SAGE Publications. 155 pp.

100. Roulin A. 1999. Nonrandom pairing by male barn owls (*Tyto alba*) with respect to female plumage trait. *Behavioral Ecology* 10: 688-695.
101. Roulin A., A. L. Ducrest, F. Balloux, C. Dijkstra, C. Riols. 2003. A female melanin ornament signals offspring fluctuating asymmetry in the barn owl. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 270: 167–171.
102. Roulin A., C. Riols, C. Dijkstra, A. L. Ducrest. 2001. Female plumage spottiness signals parasite resistance in the barn owl (*Tyto alba*). *Behavioral Ecology* 12: 103–110.
103. Ruusila V., H. Pöysä, P. Runko. 2001. Female wing plumage reflects reproductive success in Common Golden eye *Bucephala clangula*. *Journal of Avian Biology* 32: 1–5.
104. Safran R. J. y K. J. McGraw. 2004. Plumage coloration, not length or symmetry of tail-streamers, is a sexually selected trait in North American barn swallows. *Behavioral Ecology* 15: 455–461.
105. Saks L., I. Ots, P. Hõrak. 2003. Carotenoid-based plumage coloration of male greenfinches reflects health and immunocompetence. *Oecologia* 134: 301-307.
106. Senar J. C. 2004. Mucho más que plumas. Monografies del Museu de Ciències Naturals. Volum 2. Barcelona: Museum de Ciències Naturals.
107. Senar J. C., J. Figuerola, J. Pascual. 2002. Brighter yellow blue tits make better parents. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 269: 257-261.
108. Sheldon B. C. 2000. Differential allocation: tests, mechanisms and implications. *Trends in Ecology and Evolution* 15: 397-402.
109. Siefferman L. y G. E. Hill. 2005. Evidence for sexual selection on structural plumage coloration in female eastern bluebirds (*Sialia sialis*). *Evolution* 59: 1819–1828.
110. Siefferman L., K. J. Navara, G. E. Hill. 2006. Egg coloration is correlated with female condition in eastern bluebirds (*Sialia sialis*). *Behavioral Ecology Sociobiology* 59: 651–656.
111. Silva N., J. M. Avilés, E. Danchin, D. Parejo. 2008. Informative content of multiple plumage-coloured traits in female and male European Rollers. *Behavioral Ecology Sociobiology* 62: 1969–1979.

112. Simons M. J. P., A. A. Cohen, S. Verhulst. 2012. What Does Carotenoid-Dependent Coloration Tell? Plasma Carotenoid Level Signals Immunocompetence and Oxidative Stress State in Birds—A Meta-Analysis. *PLoS ONE* 7: e43088.
113. Soler J. J. y J. Moreno. 2012. Evolution of sexual dichromatism in relation to nesting habits in European passerines: a test of Wallace's hypothesis. *Journal of Evolutionary Biology* 25: 1614–1622.
114. Soler J. J., J. Moreno, J. M. Avilés, A. P. Møller. 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: 636–644.
115. Soler J. J., C. Navarro, T. Pérez C., J. M. Avilés, J. J. Cuervo. 2008. Sexually Selected Egg Coloration in Spotless Starlings. *The American Naturalist* 171: 183-194.
116. Soma M. y L. Z. Garamszegi. 2011. Rethinking birdsong evolution: meta-analysis of the relationship between song complexity and reproductive success. *Behavioral Ecology* 22: 363–371.
117. Tella J. L., M. G. Forero, J. A. Donazar, F. Hiraldo. 1997. Is the expression of male traits in female lesser kestrels related to sexual selection? *Ethology* 103: 72-81.
118. Torres R. y A. Velando. 2003. A dynamic trait affects continuous pair assessment in the blue-footed booby, *Sula nebouxii*. *Behavioral Ecology Sociobiology* 55: 65-72
119. Torres R. y A. Velando. 2005. Male preference for female foot colour in the socially monogamous blue-footed booby, *Sula nebouxii*. *Animal Behaviour* 69: 59-65.
120. Underwood T. J. y S. G. Sealy. Adaptive significance of egg coloration. En: *Avian incubation, behavior, environment and evolution*. D. C. Demming (ed). 2002. Pp. 280–298. Oxford University Press, Oxford.
121. Velando A., C. M. Lessells, J. C. Márquez. 2001. The function of female and male ornaments in the Inca Tern: evidence for links between ornament expression and both adult condition and reproductive performance. *Journal of Avian Biology* 32: 311–318.

122. Velando A., R. Beamonte-Barrientos, R. Torres. 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: 535-542.
123. Vergara P., J. A. Fargallo, J. Martínez-Padilla, J. A. Lemus. 2009. Inter-annual variation and information content of melanin-based coloration in female Eurasian kestrels. *Biological Journal of the Linnean Society* 97: 781–790.
124. Viechtbauer W. 2010. Conducting Meta-Analyses in R with the metafor Package. *Journal of Statistical Software* 36: 1-48.
125. Wallace, A.R. 1868. A theory of birds' nests: showing the relation of certain sexual differences of colour in birds to their mode of nidification. *Journal of Travel and Natural History* 1: 73–89.
126. Walters L. A. y T. Getty. 2010. Are brighter eggs better? Egg color and parental investment by House Wrens. *Journal of Field Ornithology* 81: 155–166.
127. Wedell N. y M. G. Ritchie. 2004. Male age, mating status and nuptial gift quality in a bushcricket. *Animal Behaviour* 67: 1059-1065.
128. Yasukawa K., D. A. Enstrom, P. G. Parker, T. C. Jones. 2010. Male Red-winged Blackbirds with experimentally dulled epaulets experience no disadvantage in sexual selection. *Journal of Field Ornithology* 81: 31–41.
129. Zahavi A. 1975. Mate selection-a selection for a handicap. *Journal of Theoretical Biology* 53: 205- 214.
130. Zahavi A. 1977. The cost of honesty (further remarks on the handicap principle). *Journal of Theoretical Biology* 67: 603-605.
131. Zuk M., K. Johnson, R. Thornhill, J. D. Ligon. 1990. Parasites and males ornaments in free-ranging and captive red jungle fowl. *Behaviour* 114: 232-248.

ANEXO 1

Tabla 1. Revistas consultadas y número de estudios encontrados para obtención de datos primaria para meta-análisis.

Revistas	No. Estudios encontrados
Animal Behaviour	14
Ardeola	1
Behavioral Ecology	14
Behavioral Ecology Sociobiology	18
Biological Journal of the Linnean Society	1
Biology Letters	2
Canadian Journal of Zoology	1
Ethology	4
Evolution	2
Frontiers in Zoology	2
Ibis	1
Journal of Avian Biology	8
Journal of Ethology	1
Journal of Evolutionary Biology	1
Journal of Field Ornithology	1
Journal of Ornithology	2
Naturwissenschaften	3
Oecologia	3
Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences	3
The American Naturalist	1

Tabla 2. Estudios incluidos en el meta-análisis de preferencia masculina por hembras con ornamentos más coloridos y sus variables moderadoras.

Estudio	Especie	Ornamento	Tamaño de efecto (g)	Varianza
Murphy et al., 2009	<i>Spinus tristis</i>	Tegumento	0.17	0.044
Pilastro et al., 2003	<i>Petronia petronia</i>	Plumaje	1.34	0.12
Torres y Velando, 2004	<i>Sula nebouxii</i>	Tegumento	0.53	0.089
Griggio et al., 2005	<i>Petronia petronia</i>	Plumaje	1.47	0.133
Cornwallis y Birkhead, 2007	<i>Gallus gallus</i>	Tegumento	0.86	0.091
Pincemy et al., 2009	<i>Aptenodytes patagonicus</i>	Plumaje	0.32	0.21
Romero-Pujante et al., 2002	<i>Panurus biarmicus</i>	Plumaje	0.896	0.16
Amundsen et al., 1997	<i>Luscinia s. svecica</i>	Plumaje	0.66	0.105

Tabla 3. Estudios incluidos en el meta-análisis de beneficios del macho al aparearse con hembras más coloridas y sus variables moderadoras.

Estudio	Especie	Ornamento	Tipo éxito reproductivo	Tamaño de efecto (r)	Varianza
Krist y Grim, 2007	<i>Ficedula albicollis</i>	Huevo	Emplumar	0.125	0.032
Morales et al., 2008	<i>Ficedula hypoleuca</i>	Huevo	Emplumar	0.032	0.029
Roulin, 1999	<i>Tyto alba</i>	Plumaje	Emplumar	-0.008	0.137
Massaron et al., 2003	<i>Megadyptes antipodes</i>	Tegumento	Emplumar	0.91	0.026
Silva et al., 2008	<i>Coracias garrulus</i>	Plumaje	Emplumar	0.154	0.077
Bentz y Siefferman, 2013	<i>Tachycineta bicolor</i>	Plumaje	Emplumar	0.36	0.071
Morales et al., 2007	<i>Ficedula hypoleuca</i>	Plumaje	Emplumar	0.24	0.023
Álvarez, 2004	<i>Cercotrichas galactotes</i>	Plumaje	Emplumar	0.06	0.141
Leclaire et al., 2011	<i>Rissa tridactyla</i>	Tegumento	Emplumar	0.197	0.10
Safran y McGraw, 2004	<i>Hirundo rustica erythrogaster</i>	Plumaje	Emplumar	0.32	0.11
Tella et al., 1997	<i>Falco naumanni</i>	Plumaje	Emplumar	-0.03	0.008
López-Rull et al., 2007	<i>Sturnus unicolor</i>	Plumaje	Emplumar	0.21	0.009
Morales et al., 2006	<i>Ficedula hypoleuca</i>	Huevo	Emplumar	0.64	0.045
Komdeur et al., 2005	<i>Sturnus vulgaris</i>	Plumaje	Emplumar	0.25	0.085

Pape et al., 1993	<i>Hirundo rustica</i>	Plumaje	Emplumar	0.81	0.005
Krist y Grim, 2007	<i>Ficedula albicollis</i>	Huevo	Eclosión	0.12	0.01
Matysioková y Remeš, 2011	<i>Parus major</i>	Plumaje	Eclosión	0.079	0.015
Jawor et al., 2004	<i>Cardinalis cardinalis</i>	Plumaje	Eclosión	0.34	0.03
Morales et al., 2007	<i>Ficedula hypoleuca</i>	Plumaje	Eclosión	0.35	0.006
Tella et al., 1997	<i>Falco naumanni</i>	Plumaje	Eclosión	0.11	0.01
Hargitai et al., 2008	<i>Ficedula albicollis</i>	Huevo	Eclosión	0.18	0.052
Komdeur et al., 2005	<i>Sturnus vulgaris</i>	Plumaje	Eclosión	0.282	0.017

Tabla 4. Estudios incluidos en el meta-análisis de la intensidad de los ornamentos en hembras como señal honesta de su condición corporal y sus variables moderadoras.

Estudio	Especie	Parámetro condición	Ornamento	Tamaño de efecto (r)	Varianza
Hanley y Doucet 2009	<i>Larus delawarensis</i>	Masa	Huevo	-0.075	0.036
Krist y Grim 2007	<i>Ficedula albicollis</i>	Masa	Huevo	0.056	0.015
Siefferman et al. 2006	<i>Sialia sialis</i>	Masa	Huevo	0.37	0.037
Walters y Getty 2010	<i>Troglodytes aedon</i>	Masa	Huevo	0.040	0.015
López-Rull et al. 2008	<i>Sturnus unicolor</i>	Masa	Huevo	0.099	0.03
Martínez-de la Punte et al. 2006	<i>Cyanistes caeruleus</i>	Masa	Huevo	0.552	0.011
Pilastro et al. 2003	<i>Petronia petronia</i>	Masa	Plumaje	0.32	0.028
Gladbach et al. 2010	<i>Chloephaga picta leucoptera</i>	Masa	Plumaje	0.52	0.077
Massaron et al. 2003	<i>Megadyptes antipodes</i>	Masa	Tegumento	0.41	0.011
Pärn et al. 2005	<i>Luscinia s. svecica</i>	Masa	Plumaje	0.095	0.031
Velando et al. 2001	<i>Larosterna inca</i>	Masa	Plumaje	0.32	0.017
Jawor et al. 2004	<i>Cardinalis cardinalis</i>	Masa	Plumaje	0.89	0.012
Jawor et al. 2004	<i>Cardinalis cardinalis</i>	Masa	Tegumento	0.31	0.013
Cornwallis y Birkhead 2007	<i>Gallus gallus</i>	Masa	Tegumento	0.93	0.071
Siefferman y Hill 2005	<i>Sialia sialis</i>	Masa	Plumaje	0.29	0.003
Tella et al. 1997	<i>Falco naumanm</i>	Masa	Plumaje	0.05	0.005
Veit y Jones 2003	<i>Phaethon rubricauda</i>	Masa	Plumaje	0.02	0.023
Morales et al. 2006	<i>Ficedula hypoleuca</i>	Masa	Huevo	0.46	0.048

Komdeur et al. 2005	<i>Sturnus vulgaris</i>	Masa	Plumaje	0.14	0.018
Amundsen et al. 1997	<i>Luscinia s. svecica</i>	Masa	Plumaje	0.34	0.019
Hanley y Doucet 2009	<i>Larus delawarensis</i>	Respuesta Inmune	Huevo	0.03	0.053
Hanley y Doucet 2009	<i>Larus delawarensis</i>	Respuesta Inmune	Huevo	0.05	0.053
Moreno et al. 2005	<i>Ficedula hypoleuca</i>	Respuesta Inmune	Huevo	0.524	0.005
Martínez-de la Punte et al. 2006	<i>Cyanistes caeruleus</i>	Respuesta Inmune	Huevo	0.019	0.011
Bentz y Siefferman 2013	<i>Tachycineta bicolor</i>	Respuesta Inmune	Plumaje	0.871	0.1
Morales et al. 2007	<i>Ficedula hypoleuca</i>	Respuesta Inmune	Plumaje	0.836	0.043
Hargitai et al. 2008	<i>Ficedula albicollis</i>	Respuesta Inmune	Huevo	0.013	0.052
Morales et al. 2009	<i>Sula nebouxii</i>	Capacidad Antioxidante	Tegumento	0.66	0.033
Morales et al. 2008	<i>Ficedula hypoleuca</i>	Capacidad Antioxidante	Huevo	-0.45	0.077
Gladbach et al. 2010	<i>Chloephaga picta leucoptera</i>	Capacidad Antioxidante	Tegumento	0.336	0.020
Gladbach et al. 2010	<i>Chloephaga picta leucoptera</i>	Capacidad Antioxidante	Plumaje	-0.091	0.029
Leclaire et al. 2011	<i>Rissa tridactyla</i>	Capacidad Antioxidante	Tegumento	-0.33	0.024
Hargitai et al. 2008	<i>Ficedula albicollis</i>	Capacidad Antioxidante	Huevo	0.123	0.053
Moreno et al. 2006	<i>Ficedula hypoleuca</i>	Capacidad Antioxidante	Huevo	0.8	0.034

ANEXO 2

APÉNDICE DE FÓRMULAS (Borenstein et al., 2009; Nakagawa y Cuthill, 2007)

Tamaño de efecto basado en correlaciones

$$r = \frac{e^{2z} - 1}{e^{2z} + 1}$$

$$z = 0.5 * \ln\left(\frac{1+r}{1-r}\right)$$

$$V_z = \frac{1}{n-3}$$

$$SE_z = \sqrt{V_z}$$

La correlación es convertida a la escala z de Fisher y todos los análisis están realizados usando los valores transformados, donde r es el coeficiente de correlación y n es el tamaño de muestra.

Tamaño de efecto basado en otros estadísticos

$$r = \frac{X}{\sqrt{X^2 + df}}$$

$$V_x = \frac{1}{n-3}$$

$$SE_x = \sqrt{V_x}$$

Donde X es el valor del estadístico (ANOVA, ANCOVA, GLM, GLMM, regresión múltiple), df son los grados de libertad y n es el tamaño de muestra.

Varianza de efectos combinados (promedio de las varianzas)

$$V_y = \frac{1}{4} (V_{y1} + V_{y2} + 2r \sqrt{V_{y1}} \sqrt{V_{y2}})$$

Donde r es el coeficiente de correlación que describe la magnitud en la cual Y_1 y Y_2 co-varían. Si Y_1 y Y_2 están completamente relacionados (es decir, el cambio en uno de ellos determinan completamente el cambio en el otro), entonces $r=1$, y la varianza de las diferencias está cerca de cero. Por otro lado, si Y_1 y Y_2 no están relacionados, entonces $r=0$ y la varianza es la suma de las varianzas individuales. Si la correlación es $r=0.5$ la varianza es aproximadamente el promedio de las dos varianzas.

Tamaño de efecto para diferencias entre medias estandarizadas de dos grupos

$$d = \frac{m_2 - m_1}{s_{pooled}}$$

$$s_{pooled} = \sqrt{\frac{(n_2 - 1)s^2 + (n_1 - 1)s^2}{n_1 + n_2 - 2}}$$

$$V_d = \frac{n_1 + n_2}{n_1 * n_2} + \frac{d^2}{2(n_1 + n_2)}$$

$$SE_d = \sqrt{V_d}$$

Donde m_2 y m_1 son las medias en comparación entre los grupos, s_{pooled} es la desviación estándar agrupada, n es el tamaño de muestra y s^2 la varianza.

ANEXO 3

VARIABLES COMPLEMENTARIAS POR ESPECIE Y META-ANÁLISIS

Tabla 1. Número de especies por meta-análisis de acuerdo al tipo de pigmento presente en los ornamentos, sistema de apareamiento y tipo de cuidado parental.

Meta-análisis	Tipo de pigmento						Sistema de apareamiento		Cuidado parental	
	Ca	Me	Proto	Es	Ca-Proto	Me-Es	Mono.	Mono.-Poli.	Bipar.	Sólo por hembra
Preferencia	5	2	-----	-----	-----	-----	5	2	6	1
Éxito Reproductivo	7	3	-----	1	1	2	12	2	14	----
Condición	11	3	2	2	2	1	17	3	19	1
General	15	6	2	3	2	2	25	3	27	1

Para tipo de pigmento 2 especies se repiten ya que la coloración varía debido en los distintos ornamentos evaluados. Tipo pigmento: Ca= Carotenoides, Me= Melaninas, Proto= Protoporfirinas, Es= Estructural, Ca-Proto= Carotenoides y Protoporfirinas, Me-Es= Estructural dada por melaninas. Sistema de apareamiento: Mono= Monogamia, Mono-Poli= Monogamia con tendencia poligamia. Cuidado parental= Bipar= Biparental.

Tabla 2. Número de especies de los órdenes representados por meta-análisis.

Órdenes representados	Preferencia n=7	Éxito Reproductivo n=14	Condición n=20	General n=28
Passeriformes	4	9	11	16
Falconiformes	----	1	1	1
Coraciformes	----	1	----	1
Strigiformes	----	1	1	1
Pelecaniformes	1	1	1	1
Sphenisciformes	1	1	1	2
Phaethontiformes	----	----	1	1
Charadriiformes	----	----	3	3
Galliformes	----	----	1	1
Anseriformes	1	----	1	1