



Universidad Autónoma de Tlaxcala

**Centro Tlaxcala de Biología de la Conducta
Posgrado en Ciencias Biológicas**

Caracterización de los rasgos del plumaje
basados en melanina de machos y hembras del
chorlito nevado (*Charadrius nivosus*)

T E S I S

QUE PARA OBTENER EL GRADO ACADÉMICO DE
MAESTRO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

P r e s e n t a

David García Jácome

Director
Dr. Martín Alejandro Serrano Meneses



Universidad Autónoma de Tlaxcala

Centro Tlaxcala de Biología de la Conducta
Posgrado en Ciencias Biológicas

Caracterización de los rasgos del plumaje
basados en melanina de machos y hembras del
chorlito nevado (*Charadrius nivosus*)

T E S I S

QUE PARA OBTENER EL GRADO ACADÉMICO DE
MAESTRO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

P r e s e n t a

David García Jácome

Director:

Dr. Martín Alejandro Serrano Meneses

Comité Tutorial

Dr. Raúl Cueva del Castillo Mendoza

Dr. Carlos Alberto Lara Rodríguez

Tlaxcala, Tlax.

Enero, 2015



Universidad Autónoma de Tlaxcala
Secretaría de Investigación Científica y Posgrado

Maestría en Ciencias Biológicas



POSGRADO EN CIENCIAS
BIOLÓGICAS

COORDINACIÓN MAESTRÍA EN CIENCIAS BIOLÓGICAS
CENTRO TLAXCALA DE BIOLOGÍA DE LA CONDUCTA
UNIVERSIDAD AUTÓNOMA DE TLAXCALA
P R E S E N T E

Los abajo firmantes, miembros del jurado evaluador del Proyecto de tesis que **David García Jácome** realiza para la obtención del grado de Maestro en Ciencias Biológicas, expresamos que, habiendo revisado la versión final del documento de tesis, damos la aprobación para que ésta sea impresa y defendida en el examen correspondiente. El título que llevará es **“Caracterización de los rasgos del plumaje basados en melanina de machos y hembras del chorlito nevado (Charadrius nivosus)”**.

Sin otro particular, le enviamos un cordial saludo.

ATENTAMENTE
TLAXCALA, TLAX., DICIEMBRE 5 DE 2014


DR. MARTÍN ALEJANDRO SERRANO MENESES


DR. CARLOS ALBERTO LARA RODRÍGUEZ


DR. AMANDO BAUTISTA ORTEGA


DR. FAUSTO RENÉ BEAMONTE BARRIENTOS


DR. JORGE VÁZQUEZ PÉREZ



Sistema Institucional de Gestión de la Calidad Certificado Bajo la Norma:
ISO 9001:2000-NMX-CC-9001-IMNC-2000



Km. 1.5 Carretera Tlaxcala-Puebla CP 90070 Tel/Fax: 01(246)462-15-57 e-mail: posgradoctbcuat@gmail.com
Tlaxcala, Tlax.

AGRADECIMIENTOS

Primeramente al Posgrado en Ciencias Biológicas del Centro Tlaxcala de Biología de la Conducta de la Universidad Autónoma de Tlaxcala por todo el apoyo brindado durante mis estudios de posgrado.

Al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACYT) por la beca otorgada para realizar mis estudios de posgrado (beca CONACYT No. 282110) y por el apoyo recibido por parte del proyecto del Chorlito nevado (Ciencia Básica 2010-01, proyecto número 157570).

A mi comité tutorial (Dr. Martín Alejandro Serrano Meneses, Dr. Carlos Alberto Lara Rodríguez, Dr. Raúl Cueva del Castillo Mendoza por sus valiosos cuestionamientos y al Dr. René Beamonte Barrientos por todo el apoyo para realizar los análisis estadísticos.

A los miembros invitados del comité evaluador al Dr. Jorge Vázquez y al Dr. Amando Bautista por sus valiosos cuestionamientos comentarios y sugerencias.

Agradecimientos a título personal

Al profesor Tamás Székely y al Dr. Clemens Küper por todo su apoyo en el proceso de este manuscrito. A Oliva que fue mi compañera de campo en 2013 y compartimos esa bonita experiencia en la bahía de Ceuta, a Wendy, Ivan , Medardo y Juanita. A Los Pegajosos, a Ivi, Cooper y Amaral por aguantarme y apoyarme en este proceso. A Isidora, Jael, Martha, Jennifer y Kenia. Al Dr. Alejandro por todo lo que me ha enseñado y por su amistad, por esas fiestas, la música compartida y gustos musicales afines, por el apoyo en mis actividades concernientes al mundo del Rock n roll, y por esos momentos en Ceuta con esas noches de observación de los astros y de objetos voladores no identificados así como de aquellos terribles sustos en la salina.

DEDICATORIA

A mis padres, con mención especial para mi Madre (Isabel) que me ha apoyado siempre y me impulsa, por todo su amor. A mis queridos hermanos (Ani, Miki y Aline) que siempre estuvieron pendientes de mí y me apoyaron en todo momento. A mis abuelos (Delfi, Cres, Lupe y Carmela) por todo. A mis pequeños y queridos sobrinos (Dani e Iki).

RESUMEN

De acuerdo con la teoría evolutiva todos los seres vivos comparten un ancestro en común, y es a través de un proceso conocido como *selección natural* que se explican las características que incrementan las probabilidades de su supervivencia; sin embargo, existen rasgos que no pueden ser explicados por este mecanismo, como por ejemplo los conspicuos ornamentos que exhiben diversos animales ¿Para qué sirven, si éstos pueden incluso disminuir la supervivencia del portador? Es por eso que Darwin propuso la teoría de *selección sexual*, en la que los individuos no luchan por sobrevivir, sino por dejar más descendencia. Las aves playeras son de interés para los biólogos evolutivos pues presentan diversos sistemas de apareamiento, como por ejemplo monogamia, poliginia y poliandria, incluso dentro de una misma población. El chorlito nevado (*Charadrius nivosus*), es una pequeña ave playera cuyo estudio resulta de gran importancia, pues los rasgos ornamentales del plumaje de especies cercanas han sido relacionados con el éxito reproductivo. Sin embargo, no se ha investigado si estos rasgos del plumaje en estas especies cambian a lo largo del tiempo dentro de una misma temporada reproductiva y con la edad. En este estudio se utilizaron datos de una población mexicana ubicada en Ceuta, Sinaloa, y se analizaron 5 años de registro fotográfico de dichos rasgos del plumaje (parches del pecho, ojo y cabeza). Los datos obtenidos de las fotografías fueron sometidos a análisis de repetibilidad, para estimar la variación de los rasgos dentro de la temporada reproductiva y dentro de los 5 años de muestreo. También se llevaron a cabo análisis para estimar cómo cambian estos rasgos entre machos y hembras a lo largo del tiempo. Los análisis sugieren repetibilidades sexo-dependientes. A diferencia de lo esperado, se encontró que i) los machos tienen ornamentos más grandes que las hembras; ii) dichos rasgos son dinámicos pues cambian a lo largo de la temporada reproductiva (tamaño brillo y saturación); y iii) los ornamentos presentan cambios con la edad (principalmente en brillo y saturación).

Índice

1. INTRODUCCIÓN.....	1
1.1 Selección sexual.....	1
1.1.1 Competencia entre machos.....	2
1.1.2 Elección de la hembra.....	3
1.1.3 Inversión de los roles sexuales.....	4
2. ANTECEDENTES.....	6
2.1 La pigmentación en aves.....	6
2.2 Chorlito nevado como modelo de estudio.....	9
3. JUSTIFICACIÓN.....	10
4. HIPÓTESIS.....	10
5. OBJETIVOS.....	10
6. PREDICCIONES.....	10
7. METODOLOGÍA.....	11
7.1 Área de estudio.....	11
7.2 Búsqueda y captura.....	12
7.3 Registro de los rasgos melánicos.....	12
7.4 Dos tipos de muestreo.....	13
7.5 Análisis de fotos.....	14
7.6 Análisis de estadísticos.....	14
7.6.1 Análisis de repetibilidad.....	14

7.6.2 Modelo lineal generalizado mixto (GLMM).....	15
7.6.3 Software utilizado para los análisis estadísticos.....	16
8. RESULTADOS.....	17
8.1 Repetibilidad de los rasgos dentro de una estación reproductiva (within year)	17
8.2 Repetibilidad de los rasgos entre años (between, cambios con la edad).....	20
8.3 Cambios en los rasgos y su relación con el sexo y cambios dentro de la temporada (within).....	23
8.3.1 Tamaño de los parches.....	23
8.3.1.1 Tamaño del parche del pecho.....	23
8.3.1.2 Tamaño del parche del ojo.....	23
8.3.1.3 Tamaño del parche de la cabeza.....	23
8.3.2 Brillo de los parches.....	27
8.3.2.1 Brillo del parche del pecho.....	27
8.3.2.2 Brillo del parche del ojo.....	27
8.3.2.3 Brillo del parche de la cabeza.....	27
8.3.3 Saturación de los parches.....	30
8.3.3.1 Saturación del parche del pecho.....	30
8.3.3.2 Saturación del parche del ojo.....	30
8.3.3.3 Saturación del parche de la cabeza.....	30
8.4 Cambios en la pigmentación y su relación con el sexo y los cambios con la edad (between).....	33
8.4.1 Tamaño de los parches y cambios con la edad.....	33

8.4.2 Brillo de los parches.....	35
8.4.2.1 Brillo del parche del pecho y los cambios con la edad.....	35
8.4.2.2 Brillo del parche del ojo y los cambios con la edad.....	37
8.4.2.3 Brillo del parche de la cabeza y los cambios con la edad.....	38
8.4.3 Saturación de los parches.....	39
8.4.3.1 Saturación del parche del pecho y los cambios con la edad.....	39
8.4.3.2 Saturación del parche del ojo y los cambios con la edad.....	39
8.4.3.3 Saturación del parche de la cabeza y los cambios con la edad.....	39
9. DISCUSION.....	42
9.1 Cambios en los rasgos melánicos dentro de la temporada reproductiva.....	43
9.2 Cambios en los rasgos melánicos con la edad.....	45
10. CONCLUSIONES.....	48
11. PERSPECTIVAS.....	48
12. REFERENCIAS.....	49

1. INTRODUCCIÓN

La teoría evolutiva establece que todos los seres vivos tienen un ancestro común y explica las innumerables características que equipan a los organismos para sobrevivir en la lucha por la existencia a través de un proceso llamado selección natural. La selección natural se refiere a cualquier diferencia consistente en adecuación entre clases fenotípicamente diferentes de entidades biológicas, y es el único mecanismo conocido que causa adaptación (Futuyma 2009). Así la selección natural favorece características que ayudan al individuo a sobrevivir. ¿Pero cómo podía explicar ornamentos conspicuos como la cola de un pavorreal? Esta era una de las cosas que la teoría de la selección natural no abarcaba, así la teoría de la selección sexual fue propuesta para dar explicación a dichos rasgos ornamentales. Por ejemplo, las plumas del pecho en diversos grupos de aves, pueden ser usadas como estatus social para defender un territorio, para la incubación (por sus capacidades térmicas), el cuidado parental usándolas para transportar agua para las crías, o como una señal sexual, en la que las plumas son exhibidas a la pareja durante el cortejo (Kis & Székely, 2003), las primeras tres ayudan a la alimentación y supervivencia del individuo que las posee y a las crías, pero la última no es para sobrevivir por lo tanto podría decirse que no fue seleccionada por selección natural y su costo no es justificado si no es a través de la selección sexual. Las diferencias en el éxito de apareamiento, lo que Darwin llamó selección sexual, resultó en adaptaciones para conseguir pareja, más que en adaptaciones para la supervivencia. Así, definimos ornamento como cualquier rasgo o señal que está elaborada a tal grado que es más costosa de lo requerido para su eficacia (Zahavi 1975; Kraaijeveld 2007).

1.1 Selección Sexual

En “el origen del hombre” (1871), Darwin dio la primera explicación coherente de las elaboradas armas y ornamentos encontrados en machos, y menos común en las hembras en muchos animales. Estas señales al parecer no son para aumentar la supervivencia, y el argumentó que eran el resultado de competencia intrasexual, ya sea por competencia para tener oportunidades de apareamiento o por atraer al sexo opuesto. El denominó este proceso evolutivo como “selección sexual” describiéndolo como la selección que depende de las

ventajas que ciertos individuos tienen sobre otros del mismo sexo y especie, únicamente con respecto a la reproducción (Andersson, 1994). Dichas adaptaciones además de ser costosas, representan un riesgo, pues los individuos que las portan se hacen más visibles a sus depredadores o a sus presas, disminuyendo por ende su supervivencia pero aumentando sus posibilidades de aparearse (“Handicap” Zahavi, 1975).

A diferencia de la selección natural, la selección sexual no depende de la lucha por la existencia, sino de una lucha por reproducirse. El resultado no es la muerte para el perdedor, sino que poca o nula descendencia (Darwin 1859). La selección sexual explica las diferencias en el éxito reproductivo causado por la competencia por parejas (Darwin 1871).

1.1.1 Competencia entre machos

Una alternativa importante a las ideas Darwinianas de la elección de la hembra, surgió de numerosos biólogos de los años 30’s. Ellos sugirieron que la competencia de machos por las hembras no solo seleccionan para cuernos, colmillos, espolones y otras armas físicas, sino también para señales vistosas. Fisher (1930) propuso que los ornamentos y despliegues pueden ser armas psicológicas: conducta ágil con finas plumas y cantos triunfales están bastante adaptados para la propaganda de guerra como para el cortejo. Una idea similar de Hingston (1933), manifiesta que el brillante plumaje en aves macho funciona como un “llamativo uniforme de batalla” para competir por las hembras. Aunque ninguno de estos autores explica como evolucionaron estos rasgos de estatus, Huxley (1938), Peek (1972), Smith (1972), y Borgia (1979) propusieron que tanto la coloración llamativa como el despliegue en especies territoriales pudieron haber sido favorecidos en parte a que advierten que el territorio ya está ocupado. Rohwer (1975, 1982) sugirió que estos rasgos surgieron por selección natural por ejemplo en contiendas por comida. Así, los rasgos podrían señalar el estatus, su fuerza, ser buenos peleadores, y otros indicadores sociales.

1.1.2 Elección de la hembra

Colores vistosos, penachos de plumas, aletas alargadas y otras señales visuales han jugado un rol importante en la teoría de la selección sexual desde Darwin (1871), quien dijo que la elección de la hembra generalmente ha sido responsable de la evolución de los brillantes colores del macho y otras señales sexualmente dimórficas. La manera exacta en la cual la elección de la hembra selecciona para dichos rasgos aún está en debate, así como las maneras en las cuales evoluciona esta preferencia en la hembra. Ahora hay mucha evidencia de que en el proceso de elección de la hembra, a menudo escoge a su pareja y que tal elección favorece los rasgos vistosos en el macho y el gusto de las hembras por estos también quedan asegurados en la descendencia (Fisher, 1930, Andersson, 1994).

Darwin (1871) señaló patrones sugerentes de selección sexual en la expresión de despliegues visuales en relación al sexo, edad, temporada, y situación:

- 1.- El rasgo no es adquirido antes de la madurez sexual.
- 2.- Las hembras desarrollan menos el rasgo que los machos, o no en su totalidad.
- 3.- Los machos desarrollan el rasgo solamente durante la estación reproductiva.
- 4.- Los rasgos son mostrados principalmente a parejas potenciales o rivales sexuales.

Hay que mencionar la importancia del punto número cuatro, ya que el uso de un rasgo puede a menudo mostrar si es favorecido por elección de la pareja, contienda por parejas u otros mecanismos. La cuantificación del contexto en el cual el rasgo es usado es un medio poderoso de clarificar su función. El grado de vistosidad de un ornamento debe ser medido preferentemente en el momento pertinente y en el ambiente natural, o las conclusiones podrían ser engañosas (Endler, 1990; 1991).

Con lo que respecta al punto 2, hay actualmente estudios que tienen mucho que aportar al respecto, la gran mayoría de las investigaciones se han enfocado en la ornamentación sexualmente dimórfica, de hecho los ornamentos seleccionados sexualmente son a menudo definidos en términos de dimorfismo sexual (Andersson 1994). Este énfasis en dimorfismo

sexual ignora el hecho de que en muchas especies tanto machos como hembras están ornamentados, incluso a un grado similar (Kraaijeveld 2007). Por ello, se han propuesto dos hipótesis para explicar ornamentos elaborados en ambos sexos.

La hipótesis de la correlación genética establece que los elaborados caracteres monomórficos son funcionales solo en machos (como en elección de pareja o señales de estatus), mientras que el carácter correspondiente expresado en la hembra no es funcional y solo es expresado como un sub-producto que surge de la correlación genética entre los sexos (Lande 1980, 1987; Rice 1984).

Los argumentos estándares de la selección sexual predicen que cuando las hembras presentan ornamentos, los machos ejercerán la elección de pareja (Andersson, 1994; Komdeur et al., 2005) proveerán a la camada una cantidad importante de cuidado parental (Johnstone et al., 1996, Kokko & Johnstone, 2002; Trivers, 1972) y comúnmente su éxito reproductivo estará limitado por la habilidad reproductiva o parental de la hembra (Graffen, 1990; Heywood, 1989; Hoelzer, 1989).

De las hipótesis que dan una posible explicación a la ornamentación mutua se encuentra la de la selección mutua que establece que los elaborados caracteres monomórficos son el resultado de la selección para su expresión en ambos sexos (Johnstone et al. 1996; Johnstone 1997). La hipótesis de competencia social (Selección social), donde la ornamentación puede ser señalizador de estatus sobre recursos no sexuales, como territorio, alimento etc. Y la selección por mimetismo sexual.- Donde las frecuentes interacciones de cortejo de los machos puede ser costoso para las hembras en especies que viven en grupos y causa la selección en las hembras en ser capaces de ocultar su sexo, esto es mimetizarse como machos jóvenes (Butcher & Rowher 1988; Kraaijeveld 2007).

1.1.3 Inversión de los roles sexuales.

Animales en los que el macho muestra más cuidado parental que la hembra, son de especial interés para la teoría de la selección sexual debido a que los roles sexuales convencionales están invertidos. Cual sea la razón de la mayor contribución del macho que la hembra, un alto

potencial en la tasa reproductiva en hembras, y proporción sexual operacional sesgado hacia hembras la teoría predice:

- 1) Intensa competencia de las hembras por los machos
- 2) Elección por parte del macho
- 3) Mayor variación en el éxito de apareamiento en hembras que en machos.
- 4) Caracteres sexuales secundarios más pronunciados en las hembras (Andersson, 1994).

Entre los diversos sistemas de apareamiento que exhiben las aves playeras se encuentra la poliandria, sistema de apareamiento en el cual los roles sexuales están invertidos (en comparación con los roles sexuales “convencionales”). En animales con roles sexuales revertidos como las jacanas y faloropos (Emlen et al., 1998; Reynolds 1987), las hembras son más brillantes y grandes que los machos, cortejan a los machos, mantienen territorios y no cuidan a la descendencia (Kis y Székely 2003). Por ejemplo, en un estudio del cuidado parental en aves playeras (Székely et al., 2006) se mostró un claro patrón en los diversos sistemas de apareamiento que presentan estas aves, obteniendo que cuando el cuidado parental es llevado a cabo por el macho se da una estrecha relación con un sistema de apareamiento poliándrico, mientras que cuando el cuidado parental es llevado a cabo por la hembra el sistema de apareamiento tiende a ser más poligínico y además hay una tendencia al dimorfismo sexual sesgado hacia machos o hacia hembras según el tipo de sistema de apareamiento (Székely et al., 2006), lo cual se ha atribuido en gran medida que los sistemas de apareamiento se deben a la proporción sexual operacional (OSR por sus siglas en inglés) (Clutton-Brock, 2007).

En el sistema de apareamiento poliándrico, las hembras son las que compiten por acceso a los machos, y son los machos los que proporcionan un mayor cuidado a los huevos y a las crías, y además algunas hembras suelen tener más de un macho cuidando su descendencia. En este tipo de sistemas de apareamiento, los machos generalmente proveen una mayor cantidad de cuidado parental que las hembras y a su vez estas muestran rasgos sexuales de manera similar a los machos (eg. *Phalaropus* spp. donde las hembras no solo son más grandes si no que están más coloreadas) (Székely et al, 2006). El Chorlito nevado (*Charadrius nivosus*) aunque tiene

un sistema reproductivo poliándrico (Warriner et al, 1986), y se podría esperar que las hembras estén tan o más pigmentadas que los machos, los machos en nuestra población en Ceuta son en promedio más oscuros que las hembras, sin embargo, algunas hembras tienen parches grandes y oscuros también, por lo que resulta importante para este trabajo que estas diferencias sean estudiadas. Así mismo en este tipo de sistema de apareamiento las hembras son las que están sometidas a un proceso de selección sexual y al éxito reproductivo por lo que se espera una mayor variedad en la expresión de sus rasgos sexuales.

La diversidad en la ornamentación, en conjunción con la diversidad de los sistemas de apareamiento (monogamia, poliginia y poliandria), hace a las aves playeras un grupo de estudio muy provechoso para investigar procesos evolutivos, la ecología y los mecanismos de la ornamentación del plumaje. A su vez la mayoría de las investigaciones reconocen a los ornamentos como rasgos seleccionados sexualmente pero ignoran los cambios a lo largo de la temporada reproductiva, por ejemplo hay estudios donde muestran que la coloración del plumaje muestra efectos de senescencia debido a que los pigmentos o las estructuras involucradas en la producción de la coloración deterioran con la edad. En el caso de la coloración de los vertebrados es intrigante debido a que hay evidencia de la disminución en la intensidad del color basada en pigmentos o incluso la aparición de rasgos con la edad (Weimerskirch, et al. 1989; Allainé & Lebreton; Galván et al. 2009). Así los ornamentos proporcionan un indicador de adecuación de edad y/o calidad del individuo, por lo que es de importancia para este trabajo enfocarse en estudiar dichos cambios a lo largo del tiempo.

2. ANTECEDENTES

2.1 La pigmentación en aves

La mayoría de los colores observados en la ornamentación de las aves están basados en los pigmentos carotenoides o pigmentos de melanina (Fox & Vevers 1960). A diferencia de los carotenoides, que deben ser ingeridos con la dieta, los pigmentos de melanina son sintetizados por los animales a partir de aminoácidos como precursores (Gray, 1996). Debido a las diferencias bioquímicas entre estas dos clases de pigmentos, se asume generalmente que el

costo, la información que conllevan y por lo tanto el rol que juegan como señales sexuales, también debe diferir (Griffith et al., 2006). Aunque un proceso ambiental y genético puede influenciar la expresión de los ornamentos, la variación observada en los ornamentos basados en melanina se encuentran bajo un fuerte control genético y por lo tanto es probable que no (o solo débilmente) sean sensitivos a condiciones ambientales o a la condición de los individuos (Roulin & Dijkstra 2003; Hill & Brawner 1998; Mc Graw & Hill 2000; Mundy 2006), ya que de acuerdo con Andersson (1994), la talla y/o intensidad de la expresión de los ornamentos sexuales pueden depender de la condición, edad o ambas.

Es por esta razón, que el rol de la coloración basada en carotenoides en la elección de pareja ha recibido una importante atención, mientras que la mayoría de la investigación acerca de la ornamentación por melanina está relacionada con competencia intrasexual y dominancia social. Sin embargo, la idea de que la melanina es barata de producir ha sido cuestionada (eg. Veiga & Puerta 1996; Gonzales et al., 2001; Griffith et al. 2006) lo que ha conducido a un creciente interés en evaluar empíricamente si los ornamentos de melanina actúan como señales informativas u otro tipo de señales con respecto a aspectos particulares de condición o el efecto de nutrientes y estresores en su desarrollo.

La melanina es responsable de los colores negro, café, gris y rojizo en el plumaje de las aves (McGraw et al., 2005). Hay dos formas principales de melanina en vertebrados: eumelanina (principalmente el negro) y pheomelanina (tonos cafés, rojizos y amarillos, Parejo et al 2011, Yi Liu et al 2014, Toral et al., 2008). Ambos pigmentos son a menudo sintetizados simultáneamente en los melanocitos, y la proporción de eumelanina depositada a los pigmentos de pheomelanina está relacionada a la variación en los colores exhibidos por muchas especies (Roulin et al., 2011). Nuestro entendimiento de los mecanismos y las diferencias en la información que cada ornamento transmite en relación a su proporción de eumelanina y pheomelanina, sin embargo, sigue incompleto. Además, solo pocos estudios han investigado estos dos tipos de rasgos pigmentarios dentro de individuos a través de los años (eg., Vergara & Fargallo 2011; Roulin et al., 2011). El caso de la coloración tegumentaria en aves es intrigante debido a que hay evidencia de una disminución en la intensidad de color

basada en pigmentos con la edad (Allainé & Lebreton 1990; Prince *et al.* 1997) aunque otros estudios reportan una tendencia opuesta (Dale *et al.* 1999, 2002)

Las aves playeras (sandpipers, chorlitos y taxones hermanos; el infraorden Charadriides excluyendo a Laroidea, Monroe & Sibley 1993) exhiben una amplia diversidad en el grado de melanización (Graul 1973; Bókony *et al.*, 2003; Schroeder *et al.*, 2008, 2009). La función en los complejos patrones de coloración de la cabeza y el pecho así como la presencia de manchas negras en los oídos en Charadriidae no es clara.

Dentro de los pocos estudios llevados a cabo en chorlitos, se han sugerido dos principales funciones en la coloración de las plumas basada en melanina. *Primero*, los ornamentos de melanina en el plumaje pueden ser señales de la calidad del individuo que afecta el éxito de apareamiento durante el cortejo vía elección de pareja y/o éxito en combates por parejas de apareamiento (Lendvai *et al.* 2004; Bókony *et al.* 2003). Y *segundo*, la coloración basada en melanina puede tener roles en la defensa del territorio, debido a que la variabilidad en las ornamentaciones del plumaje pueden promover el reconocimiento entre los que conforman el vecindario, facilitando la defensa del territorio contra intrusos (Whitfield, 1986).

El Chorlito patinegro (*Charadrius alexandrinus*; una especie cercana al Chorlito nevado) presenta una coloración sexualmente dicromática, es decir, las hembras son grises mientras que los machos presentan una corona naranja-canela (Kis & Székely 2003), una banda negra en los ojos, una barra horizontal en la cabeza, y dos conspicuas bandas negras en el pecho, una a la izquierda y la otra a la derecha de su blanco plumaje del pecho (Lendvai *et al.*, 2004).

En dicha especie se han realizado estudios en los que se ha relacionado el éxito reproductivo con el tamaño y la intensidad de los ornamentos. Por ejemplo en un estudio llevado a cabo por Lendvai *et al.* (2004) se encontró una relación entre los ornamentos del pecho (insignias) y el tamaño de la nidada, y también se encontró que los machos con insignias grandes se comenzaban a aparear más pronto que los machos con insignias pequeñas.

Como un intento por entender los patrones en la coloración de ambos sexos del chorlito nevado, este estudio se enfocará en describir las variaciones morfológicas pigmentarias que

existen entre machos y hembras sobre todo las que corresponden a coloración por eumelanina (la banda de la cabeza, las de los ojos y las del pecho). Así mismo se estudiará si existen variaciones a lo largo de la estación reproductiva lo cual a futuro nos permitirá en un futuro hacer inferencias si estos cambios están correlacionados con el éxito reproductivo (lo cual comprende desde la adquisición de pareja y del territorio de anidamiento, el volumen y tamaño de nidada, el éxito en la eclosión, el número de volantones, y la presencia de poligamia.

2.2 Chorlito nevado como modelo de estudio

El Chorlito nevado es un ave pequeña que mide entre 15-17 cm de largo y pesa aproximadamente 30-48 g, es un ave incluida en la NOM-059-SEMARNAT-2010 con estatus de amenazada, su distribución va de norte a Sudamérica, Eurasia y África (http://www.allaboutbirds.org/guide/Snowy_Plover/lifehistory). En norte américa se encuentran algunas poblaciones en el centro de la república mexicana así como en las costas del golfo de México y del pacífico mexicano y de los estados unidos. Habitan en playas con vegetación esparcida, en salinas secas, a lo largo de lagos salinos o alcalinos, anidan a ras de suelo seco en pequeños huecos naturales o escarbados y usan escombros, fragmentos de conchas, de huesos de pescado, vegetación seca o esqueletos de invertebrados. Se alimenta de invertebrados acuáticos o terrestres, y muy a menudo llegan a criar 3 camadas en la misma estación reproductiva. Su población en Ceuta exhibe un sistema de apareamiento que va de la monogamia a la poliandria y poliginia y el cuidado de las crías puede ser uniparental o biparental, sus puestas son generalmente de 3 huevos, la hembra usualmente abandona a su pareja y a las crías casi luego de que eclosionan los pollos e inicia un nuevo intento de aparearse con otro macho (Székely et al, 2008). Aunque los pollos dejan el nido a las pocas horas de haber eclosionado, se pueden esconder de los depredadores aplanándose en el suelo, pueden caminar, correr, y nadar muy bien y sin asistencia del padre, pero necesitan ser criados algunos días después de la eclosión, (Warriner et al. 1986).

3. JUSTIFICACIÓN

La pigmentación de machos y hembras del Chorlito nevado no ha sido estudiada en detalle, y se le ha dado importancia como señal honesta de la calidad del portador, pero ignoran si estos parches cambian en los individuos. Por ello es importante ver cómo están cambiando a lo largo del tiempo y con la edad.

4. HIPÓTESIS

1. El tamaño, brillo y saturación de los parches de machos y hembras serán diferentes
2. El cambio en el tamaño, brillo y saturación de los parches será diferente entre hembras y machos a lo largo de la estación reproductiva.
3. El tamaño, brillo y saturación de los parches de machos y hembras cambiarán con la edad.

5. OBJETIVOS

- Determinar diferencias en la pigmentación de los parches entre machos y hembras
- Determinar cambios en la pigmentación de los parches a lo largo de la estación reproductiva
- Determinar cambios en la pigmentación de los parches de acuerdo a la edad

6. PREDICCIONES

- Las hembras exhibirán parches más grandes y más oscuros que los machos
- La variación en el tamaño, brillo y saturación de los parches será más fuerte en las hembras.
- Los parches se desgastarán y serán más pequeños y tenues a lo largo de la estación reproductiva.
- Los individuos más viejos (machos/hembras) tendrán parches más grandes y oscuros que los individuos jóvenes.

7. METODOLOGIA

7.1 Área de estudio

La población de estudio se encuentra localizada en el complejo lagunar costero Bahía de Ceuta-Tempehuaya, el cual consiste principalmente de playas arenosas, manglares, bosque seco y salinas temporales, situado en el estado de Sinaloa, entre los municipios de Culiacán y Mazatlán (23° 54' N, 106° 57' O) ver Figura 1. En 1986 la playa fue declarada como santuario de la tortuga marina por el gobierno Mexicano, es un sitio RAMSAR desde el 2007 y forma parte de la Red hemisférica de Reservas para las aves Playeras desde 2001 con categoría de importancia regional (al menos 20 000 aves playeras por año). En esta zona se cuantifican anualmente en promedio de 30 a 100 parejas de chorlitos, las cuales anidan y permanecen en la temporada reproductiva que comprende de abril mayo y junio.



Figura 1. Bahía de Ceuta. Se encuentra entre Culiacán y Mazatlán, en el estado de Sinaloa. Oeste de Mexico (Izquierda). El área de estudio se encuentra dividida en 5 zonas (Derecha) para facilitar el trabajo de campo y el manejo de los datos en la bitácora de campo.

7.2 Búsqueda y captura

Para la búsqueda de nidos y todo el estudio del chorlito nevado en campo, se utilizó un par de escondites móviles, esto con la finalidad de disminuir la perturbación a las aves reproductoras (Székely et al 2008). Dichos escondites fueron ubicados en un punto donde fuera posible tener una visión amplia de la zona y con el uso del telescopio se hicieron barridos de la zona, lo que permitió observar a los adultos incubando, lo que nos proporcionaba la ubicación del nido.

La captura de los adultos reproductores se realizó mientras se encontraban incubando, para lo que se empleó unas trampas de embudo que se colocan sobre el nido ubicando a éste en el centro, después nos alejamos a una distancia de 150 a 200 metros para que el adulto regresara a incubar. Una vez que el adulto reproductor encontraba la entrada de la trampa e ingresaba a incubar, le dábamos 5 minutos en postura de incubación antes de salir corriendo a toda velocidad a emprender la captura y así llegar al lugar para poderlo sacar de la trampa antes de que éste encontrara la salida. Introducíamos la mano en la entrada de la trampa, y tomamos cuidadosamente el ave por su parte dorsal con la mano y lo metíamos en una bolsa ornitológica de manta para llevarlo al escondite y hacer los estudios detallados más adelante. Debido a los patrones de incubación de esta especie los machos fueron capturados durante las noches y las hembras durante las mañanas o tardes. Una vez capturados, fueron marcados con un anillo de metal y una combinación de 3 anillos de plástico de colores, a todos los adultos capturados se les tomaron medidas como peso, longitud alar y del tarso.

7.3 Registro de los rasgos melánicos

Para el estudio de los parches melánicos se tomaron fotografías usando una cámara digital (CANON-EOS Rebel III), 3 de la parte dorsal y 3 de ambos lados de cada chorlito capturado, dando un total de 9 fotos. En el caso de las capturas del año de 2009 no se cuenta con las fotos dorsales, obteniendo un total de 6 fotos. En la toma de la fotografía se colocó una tarjeta gris, una tabla de colores y una escala de medida para estandarizar los colores, la cantidad de luz y el tamaño así como un post-it con la fecha de captura, identidad y sexo del individuo. El ave fue extraído de la bolsa de manta y tomado cuidadosamente de la parte dorsal del cuerpo quedando la cabeza entre los dedos índice y medio. Para poder tener una extensión del cuello

y se exhibieran completamente los parches laterales del pecho se hizo un ligero acomodo de la postura del ave, tomando el pico con la otra mano y acomodando en posición recta la cabeza y el cuello, quedando los parches paralelos al fondo gris, de la tarjeta de colores de la escala de medida y del post-it con la identidad y sexo del individuo, las fotos se tomaron a una distancia de 1.5 metros de altura, en modo automático y con flash (Székely et al., 2008) y con el ave a ras de la tarjeta de color y la escala de medida.

7.4 Dos tipos de muestreo

Para determinar los cambios en la pigmentación a lo largo de una sola estación reproductiva (within years) se realizaron capturas repetidas de machos y hembras, con al menos 2 semanas de diferencia entre la primera y la segunda captura, lo que nos permitió calcular los cambios del tamaño y saturación y brillo de cada parche. Para este set de datos el número de machos fue de 15 (2 capturas por individuo) y 25 hembras (con un promedio de 2.48 capturas y un error estándar de ± 1.05) y con un número de 92 observaciones en 46 grupos.

Para determinar diferencias en la pigmentación melánica con respecto a la edad (between years) fueron evaluados los individuos que fueron capturados más de una temporada reproductiva. Esto nos permitió evaluar los cambios con la edad. La edad fue calculada asumiendo que su edad en su primer captura del individuo como reproductor dentro de los 8 años de muestreo (2006-2013) era de 1 año (los nevados suelen aparearse a partir del primer año de edad) (Warriner 1986). El factor tiempo fue controlado considerando que las recapturas de cada individuo fueran dentro de un intervalo de ± 3 semanas entre los años. Para este set de datos el número de machos fue de 35 y 30 hembras y con un número de 155 observaciones en 65 grupos.

Posteriormente se analizaron las diferencias pigmentarias por cada sexo y edad a través de los años, ya que se cuenta con datos de la población de Ceuta desde el año 2006, así, fueron tomados en cuenta los datos colectados del periodo 2006-2013 para calcular la edad y para analizar los parches melánicos únicamente desde 2009 a 2013, ya que solo se cuenta con registro fotográfico viable a partir de dicha fecha.

7.5 Análisis de fotos

Para la caracterización de los parches las fotos fueron analizadas en el software Adobe Photoshop 4 para Windows. Se calibraron las fotos usando el balance de blancos con la ayuda de la tarjeta gris de la foto, tocando con el cursor de gotero un punto de la tarjeta gris en el cual hubiera las mismas condiciones lumínicas que en el parche a analizar, y para la calibración del tamaño use la escala de medida en la foto, en la cual calculé el número de píxeles en 1 cm lineal, para luego transformarlo en 1 cm² y hacer la posterior medición en píxeles del parche con la herramienta de varita mágica a un nivel de tolerancia del 20%, estos valores permitieron hacer el cálculo del área del parche en cm². Además se tomaron los valores RGB de cada parche seleccionado para calcular el brillo y la saturación de cada uno, pero antes los valores R, G, B debieron haber sido normalizados entre 0 y 1 de la siguiente manera: $r = R/255$ $g = G/255$ $b = B/255$. También se determinó el máximo (MAX) y el mínimo (MIN) de esta tríada para poder finalmente obtener el brillo y la saturación:

Brillo= $100 * (MAX)$ y Saturación= $100 * ((MAX - MIN) / MAX)$

([http://www.babelcolor.com/download/BabelColor CT&A Help.pdf](http://www.babelcolor.com/download/BabelColor_CT&A_Help.pdf))

7.6 Análisis Estadísticos

7.6.1 Análisis de repetibilidad

La repetibilidad. De acuerdo a los dos tipos de muestreo, se obtuvieron dos sets de datos, uno para analizar los cambios en la pigmentación melánica dentro de la misma temporada reproductiva (*within*) re-capturas del mismo individuo intra año, y otro para ver los cambios con la edad (*between*) en base a los individuos que fueron capturados en varios años. Usando el paquete “rptR” del software R para Windows usando la función `rpt.remlMM`, debido a que estos modelos estiman directamente la varianza entre grupos y la varianza dentro de los grupos. Los datos fueron sometidos a un análisis de repetibilidad, el cuál es la proporción de variación que puede ser atribuida a la variación entre individuos o entre grupos, en otras palabras es un índice para cuantificar la exactitud de ciertas mediciones y que tan constantes son estas (en este caso de los fenotipos), además estos modelos funcionan con modelos

balanceados y no balanceados con distribuciones normales o distribuciones ligeramente alejados de la normalidad (Nakagawa y Schielzeth 2010). Así se obtuvieron las repetibilidades de cada parche tomando en cuenta dos diferentes criterios; dentro de la misma estación reproductiva (within) y entre años (between, el efecto de edad) para machos y hembras respectivamente.

7.6.2 Modelo lineal generalizado mixto (GLMM)

Para evaluar si los parches cambian a lo largo de la estación reproductiva (within year) tomando en cuenta el sexo, se realizaron modelos mixtos, usando el paquete “lme4” que provee funciones para ajustar y analizar modelos mixtos. Elegí este modelo pues los datos no presentan una distribución normal, además de que el muestreo cuenta con medidas repetidas. Para el análisis se pusieron como factor al tiempo y al sexo, esto para evaluar sus posibles interacciones. Así, se colocó el parche (variable respuesta) en función de los términos principales sexo y tiempo (concerniente a la primera y segunda captura) respectivamente y la interacción sexo-tiempo poniendo como factor aleatorio el tiempo y la identidad. Si en el modelo la interacción salía significativa ($p < 0.05$) se creaba una variable dummy del tiempo y sexo y se realizó una ANOVA para ver la interacción de dichas variables en un nuevo modelo. Seguida por la prueba post hoc de Tukey, donde se mostraba los valores lower, upper y su estimado, tomando en cuenta el sexo cuyos valores no incluyeran el cero. Si no salía significativa la interacción, el modelo se reducía manualmente sacando la interacción que tuviera el valor de p menos significativo, después se sacaban los términos principales con este mismo criterio.

Para los cambios con la edad (between years), el único factor fue el sexo, y con respecto al tiempo se usaron como términos principales la edad calculada para el individuo (age-YAR) en un modelo y, la edad promedio (YAR-avg) y la edad delta (YAR-delta) en otro, estas última es la diferencia de la edad real estimada (age-YAR) y la edad promedio (YAR-avg). La edad YAR-delta es un método donde muestra los valores centrados por la media, para poder controlar las diferencias intra individuos a lo largo de los años (Van de Pol, 2009). Se reportaron aquellas interacciones significativas o de los términos principales significativos. Si

no salía significativa la interacción, el modelo se reducía sacando la interacción que tuviera el valor de p más alto, después se sacaban los términos principales con este mismo criterio.

7.6.3 Software utilizado para los análisis estadísticos

Todos los modelos (Repetibilidad y GLMM) fueron realizados en el programa estadístico R versión 3.0.3 (2014-03-06) -- "Warm Puppy" usando para los análisis de repetibilidad el paquete *rptR* con la función *rpt.remlLMM* y para los GLMM los paquetes estadísticos *lme4*, *nlme*, usando la función *lme*.

8. RESULTADOS

8.1 Repetibilidad de los rasgos dentro de una estación reproductiva (within year)

Para las hembras hubo repetibilidades altas en el tamaño y brillo del parche del pecho, del ojo y de la cabeza. No mostró repetibilidades significativas para la saturación de los tres parches. Lo que significa que el tamaño y brillo se mantienen sin cambios importantes dentro de la estación reproductiva Ver tabla 1. Figura 2

	Modelo intra años	Hembras			
		R	E.E.	I.C.	P
Parche del Pecho	Tamaño	0.436	0.145	[0.109, 0.685]	0.007
	Brillo	0.526	0.13	[0.23, 0.749]	0.001
	Saturación	0.019	0.098	[0, 0.332]	0.45
Parche del ojo	Tamaño	0.46	0.141	[0.129, 0.683]	0.008
	Brillo	0.563	0.121	[0.28, 0.756]	0.002
Parche de la cabeza	Saturación	0.119	0.132	[0, 0.444]	0.228
	Tamaño	0.437	0.162	[0.053, 0.693]	NA
	Brillo	0.444	0.156	[0.096, 0.706]	0.008
	Saturación	0.046	0.119	[0, 0.404]	0.385

Tabla 1. Repetibilidades para hembras dentro de la estación reproductiva. Las altas repetibilidades (R) significan que el parche no está variando.

Para machos hubo repetibilidades altas y significativas para la saturación del parche del pecho, y para el brillo y saturación del parche del ojo, para el brillo en el parche del ojo, ambos sexos presentaron altas repetibilidades 0.563 para hembras y 0.477 para machos.

	Modelo intra años	Machos			
		R	E.E.	I.C.	P
	Tamaño	0.035	0.161	[0, 0.524]	0.424
Parche del Pecho	Brillo	0.136	0.178	[0, 0.577]	0.31
	Saturación	0.623	0.167	[0.188, 0.836]	0.002
	Tamaño	0.221	0.195	[0, 0.629]	0.213
Parche del ojo	Brillo	0.477	0.195	[0, 0.774]	0.032
	Saturación	0.734	0.144	[0.346, 0.899]	0.001
	Tamaño	0	0.169	[0, 0.584]	0.781
Parche de la cabeza	Brillo	0	0.162	[0, 0.531]	0.658
	Saturación	0	0.167	[0, 0.574]	0.887

Tabla 2. Repetibilidades para machos dentro de la estación reproductiva. Las altas repetibilidades (R) significan que el parche no está variando.

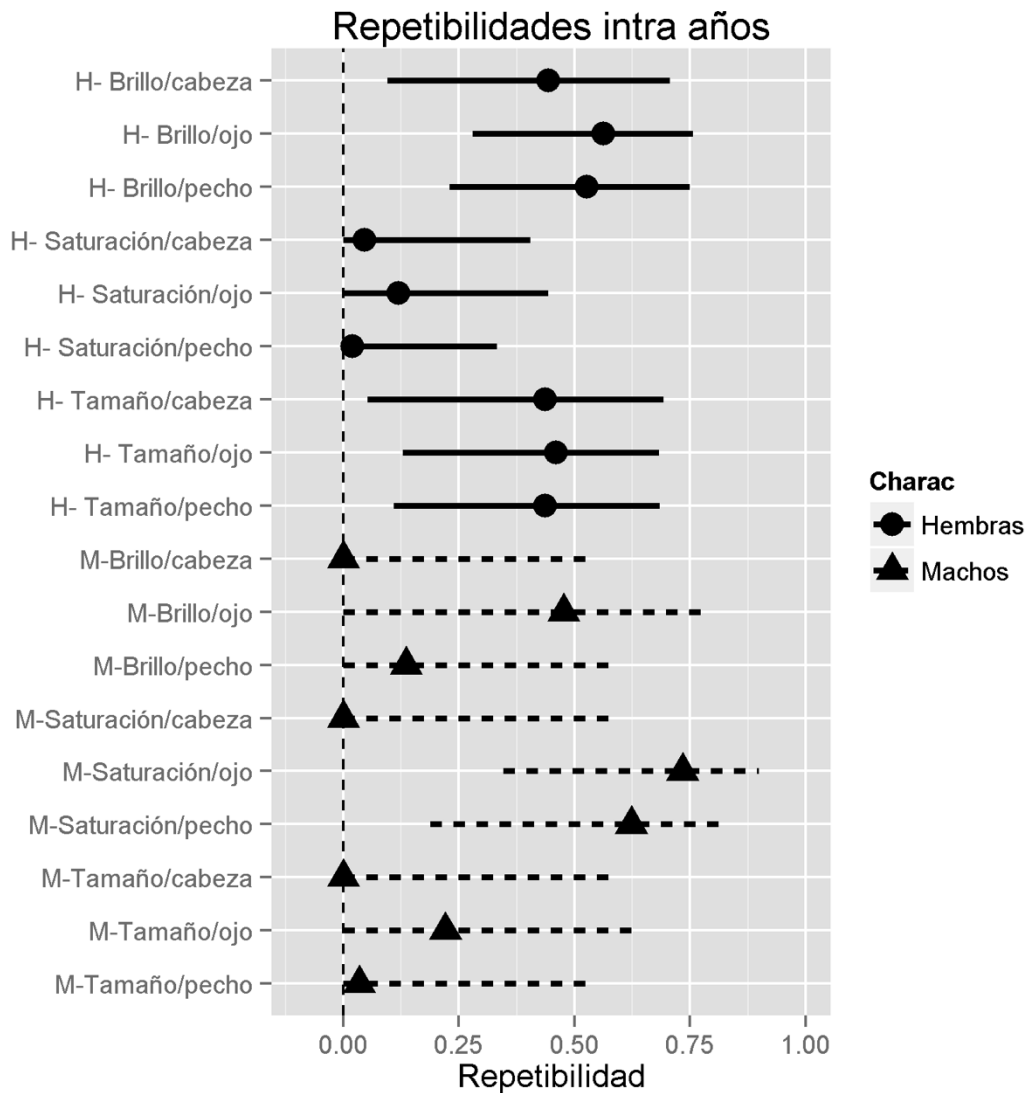


Figura 2. Repetibilidades intra años para machos (triángulos) y hembras (círculos) tomando todos los parches estudiados. Las líneas continuas para hembras y las punteadas para machos representan los intervalos de confianza. No todos los parches presentan p significativas. Ambos sexos presentaron altas repetibilidades con valor significativo en el brillo del parche del ojo, con $R=0.563$ para hembras y $R=0.477$ para machos Ver tablas 1 y 2.

8.2 Repetibilidad de los rasgos entre años (between, cambios con la edad).

Para las repetibilidades referentes a los cambios con la edad para las hembras, fue altamente repetible únicamente la concerniente al tamaño del parche de la cabeza ($R= 0.425$) Ver tabla 3 y figura 3.

	Modelo edad	Hembras			
		R	E.E.	I.C.	P
Parche del Pecho	Tamaño	0.096	0.112	[0, 0.373]	NA
	Brillo	0	0.085	[0, 0.297]	0.655
	Saturación	0.101	0.119	[0, 0.387]	0.233
Parche del ojo	Tamaño	0	0.087	[0, 0.283]	0.559
	Brillo	0.066	0.105	[0, 0.341]	0.288
	Saturación	0.044	0.097	[0, 0.312]	0.36
Parche de la cabeza	Tamaño	0.425	0.179	[0, 0.716]	0.021
	Brillo	0	0.112	[0, 0.388]	0.565
	Saturación	0.156	0.165	[0, 0.54]	0.241

Tabla 3. Repetibilidades para hembras entre años. Las altas repetibilidades (R) significan que el parche no está variando.

Las repetibilidades para machos a través de los años fue alta únicamente para el brillo del parche del pecho ($R= 0.267$), así como para el brillo y saturación del parche del ojo y el tamaño del parche de la cabeza.

	Modelo edad	Machos			
		R	E.E.	I.C.	P
Parche del Pecho	Tamaño	0.167	0.116	[0, 0.413]	0.096
	Brillo	0.267	0.128	[0.009, 0.491]	0.025
	Saturación	0	0.076	[0, 0.26]	0.78
Parche del ojo	Tamaño	0.129	0.111	[0, 0.38]	0.152
	Brillo	0.421	0.117	[0.162, 0.615]	0.004
	Saturación	0.242	0.13	[0, 0.505]	0.031
Parche de la cabeza	Tamaño	0.623	0.114	[0.352, 0.798]	0.001
	Brillo	0	0.086	[0, 0.29]	0.939
	Saturación	0	0.09	[0, 0.292]	0.868

Tabla 4. Repetibilidades para machos entre años. Las altas repetibilidades (R) significan que el parche no está variando.

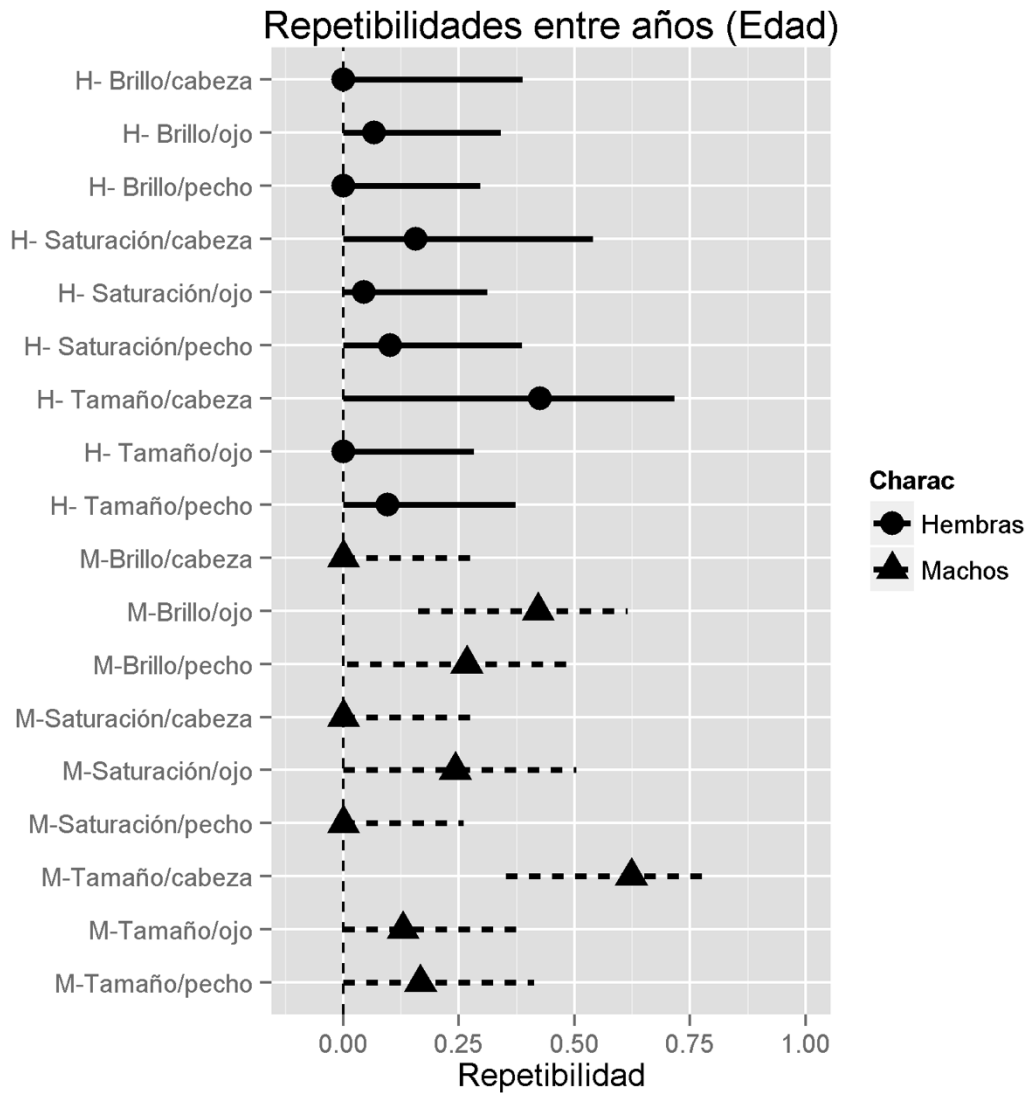


Figura 3. Repetibilidades entre años para machos (triángulos) y hembras (círculos) tomando todos los parches estudiados. Las líneas continuas para hembras y las punteadas para machos representan los intervalos de confianza. No todas las repetibilidades de los parches son significativas. Ambos sexos presentaron altas repetibilidades con valor significativo en el tamaño del parche de la cabeza, con $R= 0.425$ para hembras y $R=0.623$ para machos Ver tablas 3 y 4.

8.3 Cambios en los rasgos y su relación con el sexo y cambios dentro de la temporada (within)

En general, los machos tuvieron parches más grandes y más oscuros que las hembras. Las hembras tuvieron una saturación más alta debido a que sus parches son más cafés que negros. Los parches en ambos sexos se volvieron más pequeños, pero en machos la declinación fue más rápida mientras que la declinación en hembras algunas veces no es significativa. El parche del ojo y de la cabeza se volvieron más tenues pero no los parches del pecho. La saturación solo aumenta para el parche de la cabeza.

8.3.1 Tamaño de los parches

8.3.1.1 Tamaño del parche del pecho.

Los machos tuvieron los parches del pecho más grandes que las hembras (Tabla 5, Figura 4a). En general el tamaño de los parches del pecho disminuyeron dentro la temporada (Tabla 5, Figura 4a). El cambio en estos fue diferente entre los sexos (Tabla 5, interacción sexo:tiempo, $p = 0.0002$). El tamaño del parche en machos disminuyo dentro la temporada pero no cambio en hembras (Tabla 5, Figura 4a).

8.3.1.2 Tamaño del parche del ojo.

Los machos tuvieron los parches del ojo más grandes que las hembras (Tabla 5, Figura 4b). El cambio de los parches fue diferente entre los sexos (Tabla 5, interacción sexo:tiempo, $p = 0.0019$). El tamaño del parche del ojo en machos disminuyo dentro la temporada pero no cambio en hembras (Tabla 5, Figura 4b).

8.3.1.3 Tamaño del parche de la cabeza.

Los machos tuvieron los parches de la cabeza más grandes que las hembras (Tabla 5, Figura 4c). En general el tamaño de los parches de la cabeza disminuyó dentro la temporada (Tabla 5, Figura 4c). Hubo diferencias entre los sexos a través del tiempo (Tabla 5, interacción sexo:tiempo, $p = < 0.0001$). Los parches del macho parecen volverse pequeños más rápido que el de las hembras (Tabla 5, Figura 4c).

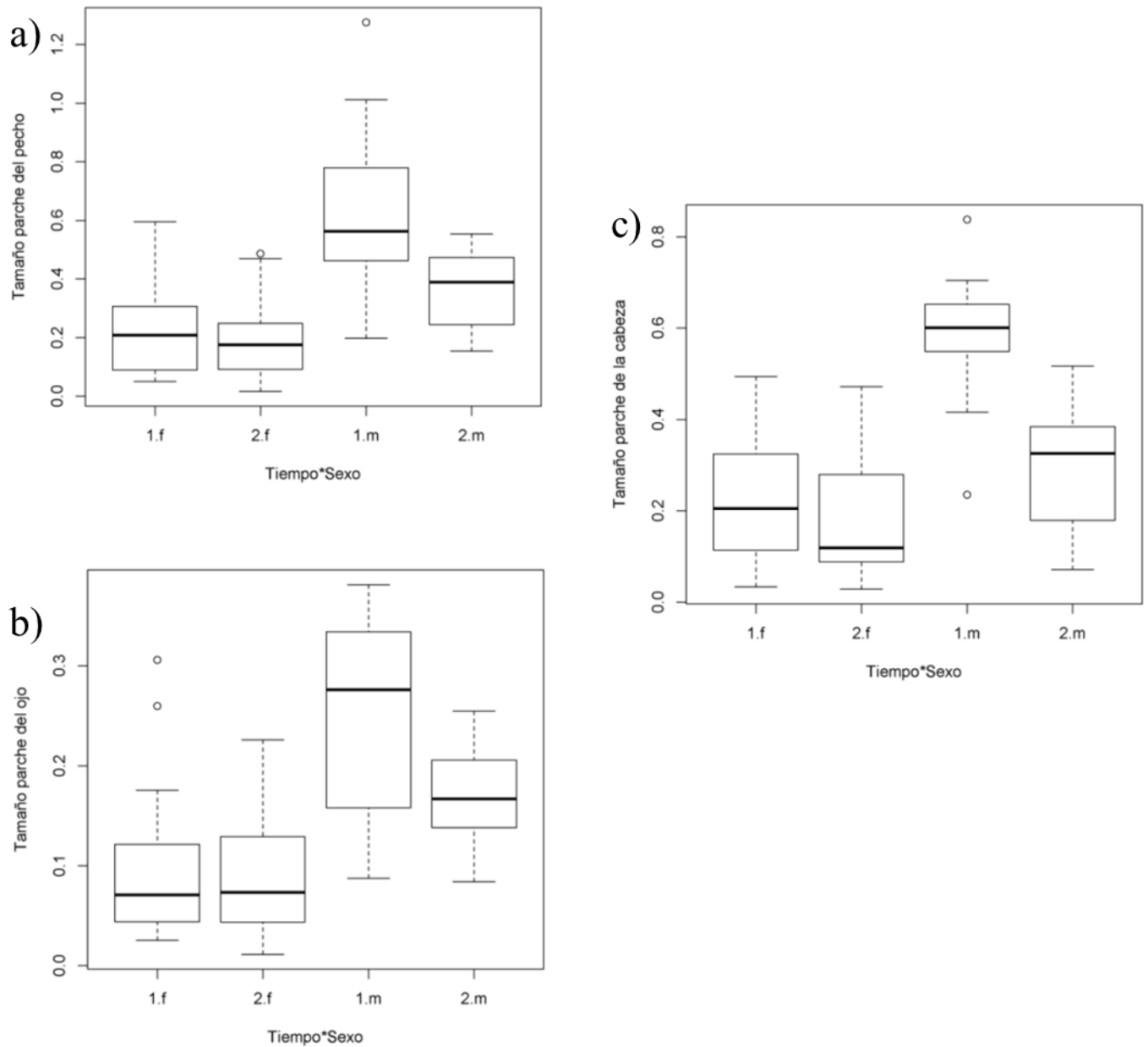


Figura 4. Cambios del tamaño del parche los parches en machos y hembras dentro la temporada reproductiva. Tamaño en la primera y segunda captura por sexo. a) Tamaño del parche del pecho. b) Tamaño del parche del ojo. c) Tamaño del parche de la cabeza.

	interaccion de términos	valor	(SE)	df		F	P
				num	denom		
Tamaño parche del pecho	intercept	0.237	0.037	1	44	184.516	<.0001
	sexo	0.401	0.065	1	44	22.269	<.0001
	tiempo	-0.038	0.033	1	44	17.846	0.0001
	sexo:tiempo	-0.234	0.058	1	44	16.307	0.0002
Tamaño parche del ojo	intercept	0.094	0.014	1	44	224.675	<.0001
	sexo	0.154	0.025	1	44	30.869	<.0001
	tiempo	-0.004	0.012	1	44	7.257	0.01
	sexo:tiempo	-0.072	0.022	1	44	10.878	0.0019
Tamaño parche de la cabeza	intercept	0.221	0.027	1	35	167.782	<.0001
	sexo	0.358	0.050	1	35	24.770	<.0001
	tiempo	-0.047	0.023	1	35	36.788	<.0001
	sexo:tiempo	-0.240	0.043	1	35	31.872	<.0001

Tabla 5. Muestra los valores de los modelos para el tamaño del parche del pecho, ojo y cabeza. Se usó Random=~tiempo | Id

	interaccion variable dummy	num	denom	F	P
Tamaño parche del pecho	intercepto	1	45	184.516	<.0001
	sexotiempo	3	43	18.807	<.0001
Tamaño parche del ojo	intercepto	1	45	184.516	<.0001
	sexotiempo	3	43	18.807	<.0001
Tamaño parche de la cabeza	intercepto	1	36	167.782	<.0001
	sexotiempo	3	34	31.143	<.0001

Tabla 6. Muestra los valores para el modelo con la variable de interaccion dummy sexotiempo

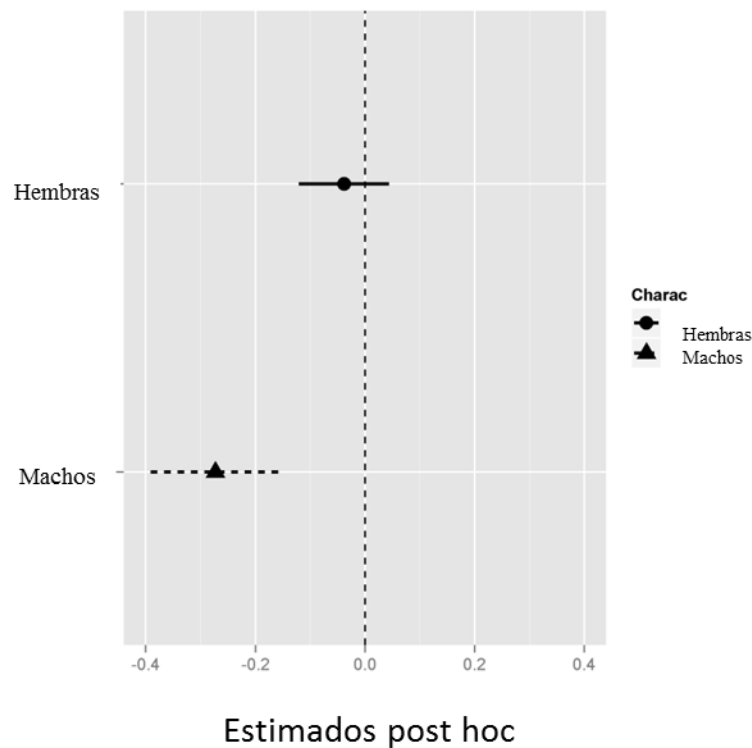


Figura 5. Muestra los valores de la pendiente de la prueba post hoc de Tukey para el tamaño del parche del pecho, ojo y de la cabeza, se mostró el mismo resultado para dichos rasgos, para machos la diferencia de medias es significativa con $p < 0.05$ ya que el intervalo no incluye el cero.

8.3.2 Brillo de los parches

8.3.2.1 Brillo del parche del pecho

Las hembras tuvieron significativamente parches del pecho más brillantes que los machos, esto quiere decir, más tenues (Tabla 7, Figura 6a). La pigmentación fue diferente entre los sexos (Tabla 7, termino principal sexo, $p = < 0.0001$). Hubo una tendencia en machos a aumentar en brillo en su segunda captura, pero este cambio no fue significativo (Figura 6a)

8.3.2.2 Brillo del parche del ojo

Las hembras tuvieron significativamente parches del pecho más brillantes que los machos, esto quiere decir, más tenues (Tabla 7, Figura 6b). La pigmentación fue diferente entre los sexos (Tabla 7, termino principal sexo, $p = < 0.0001$). En machos el brillo aumentó en su segunda captura (Figura 6b)

8.3.2.3 Brillo del parche de la cabeza

El brillo en los parches de la cabeza en hembras fue más alto que en machos, esto quiere decir, son más tenues (Tabla 7, Figura 6c). En general el brillo de los parches de la cabeza aumentó dentro la temporada (Tabla 7, Figura 6c). El cambio en la pigmentación fue diferente entre los sexos (Tabla 7, interacción sexo:tiempo, $p = 0.02$). El brillo del parche en machos y hembras aumentó dentro la temporada (Tabla 7, Figura 6c).

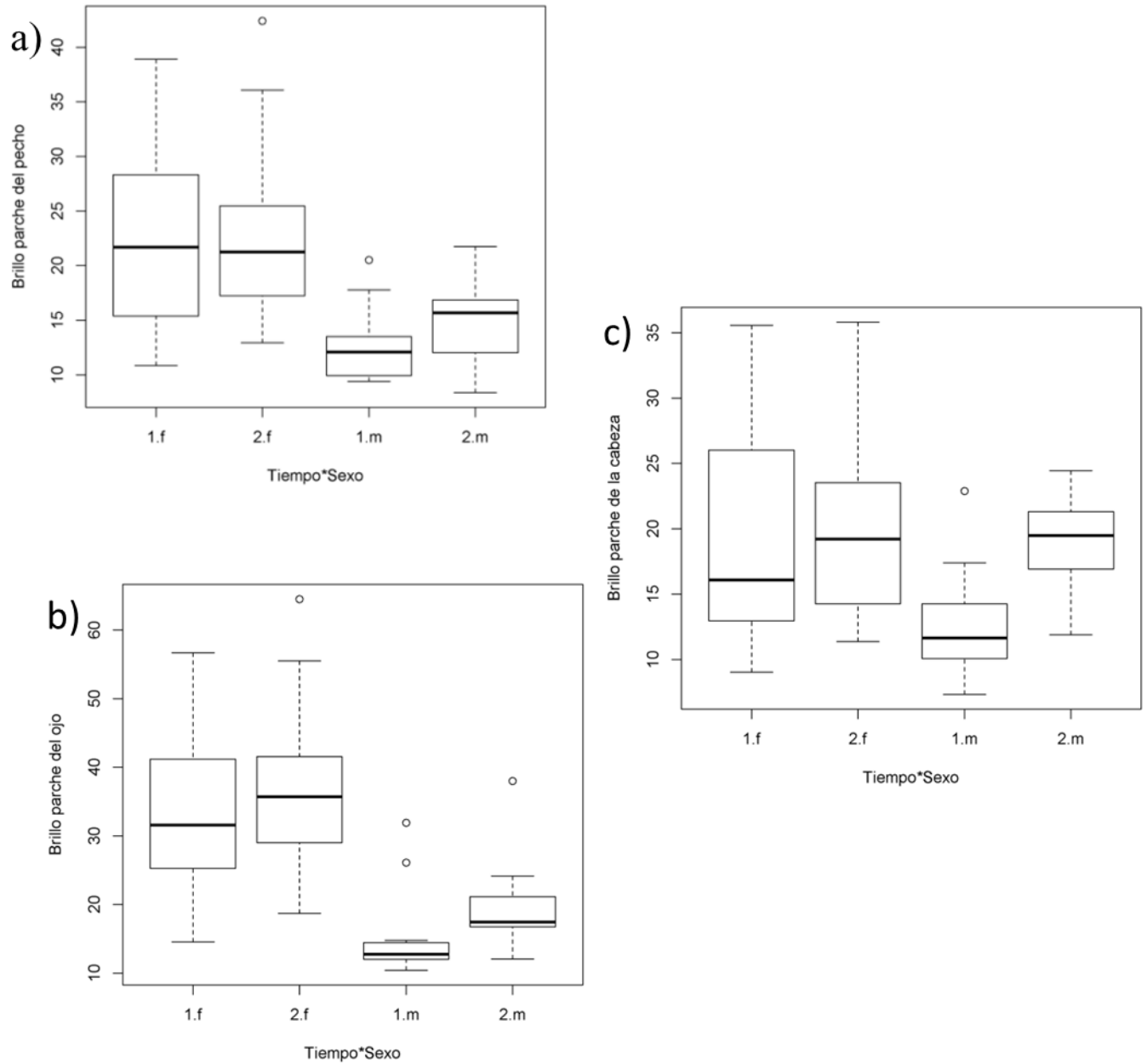


Figura 6. Cambios del brillo del parche los parches en machos y hembras dentro la temporada reproductiva.

 Tamaño en la primera y segunda captura por sexo. a) Brillo del parche del pecho. b) Brillo del parche del ojo. c)

 Brillo del parche de la cabeza.

	Interaccion de términos	valor	(SE)	df		F	P	LRT	P
				num	denom				
Brillo del parche del pecho	intercepto	19.754	1.020	1	46	374.865	<.0001		
	sexo	-8.492	1.794	1	44	22.397	<.0001	18.269	<.0001
	tiempo	1.036	0.950	1	45	1.190	0.2812	1.214	0.2706
	sexo:tiempo	1.929	2.016	1	44	0.915	0.3441	0.946	0.3306
Brillo del parche del ojo	intercepto	29.750	1.708	1	46	303.516	<.0001		
	sexo	-17.354	2.607	1	44	44.302	<.0001	31.272	<.0001
	tiempo	3.540	1.116	1	45	10.067	0.0027	9.381	0.0022
	sexo:tiempo	1.675	2.380	1	44	0.495	0.4853	0.515	0.4731
Brillo del parche de la cabeza	intercepto	18.929	1.328	1	35	433.872	<.0001		
	sexo	-6.166	2.436	1	35	2.124	0.1539		
	tiempo	0.925	1.246	1	35	5.642	0.0231		
	sexo:tiempo	5.231	2.284	1	35	5.243	0.0282	5.165	0.0231

Tabla 7. Los valores para los modelos del brillo en los tres parches.
Se usó random = ~tiempo | Id

8.3.3 Saturación de los parches

8.3.3.1 Saturación del parche del pecho

Las hembras tuvieron significativamente parches del pecho más saturados que los machos (Tabla 8, Figura 7a). La saturación fue diferente entre los sexos (Tabla 8, término principal sexo, $p = < 0.0001$). No hubo diferencias entre la primera y segunda captura en ambos sexos (Figura 7a)

8.3.3.2 Saturación del parche del ojo

Las hembras tuvieron significativamente parches del ojo más saturados que los machos (Tabla 8, Figura 7b). La saturación fue diferente entre los sexos (Tabla 8, término principal sexo, $p = < 0.0001$). No hubo diferencias entre la primera y segunda captura en ambos sexos (Figura 7b)

8.3.3.3 Saturación del parche de la cabeza

Las hembras tuvieron significativamente parches del pecho más saturados que los machos (Tabla 8, Figura 7c). La saturación fue diferente entre los sexos (Tabla 8, término principal sexo, $p = < 0.0001$). En ambos sexos la saturación aumentó en su segunda captura (Figura 7c)

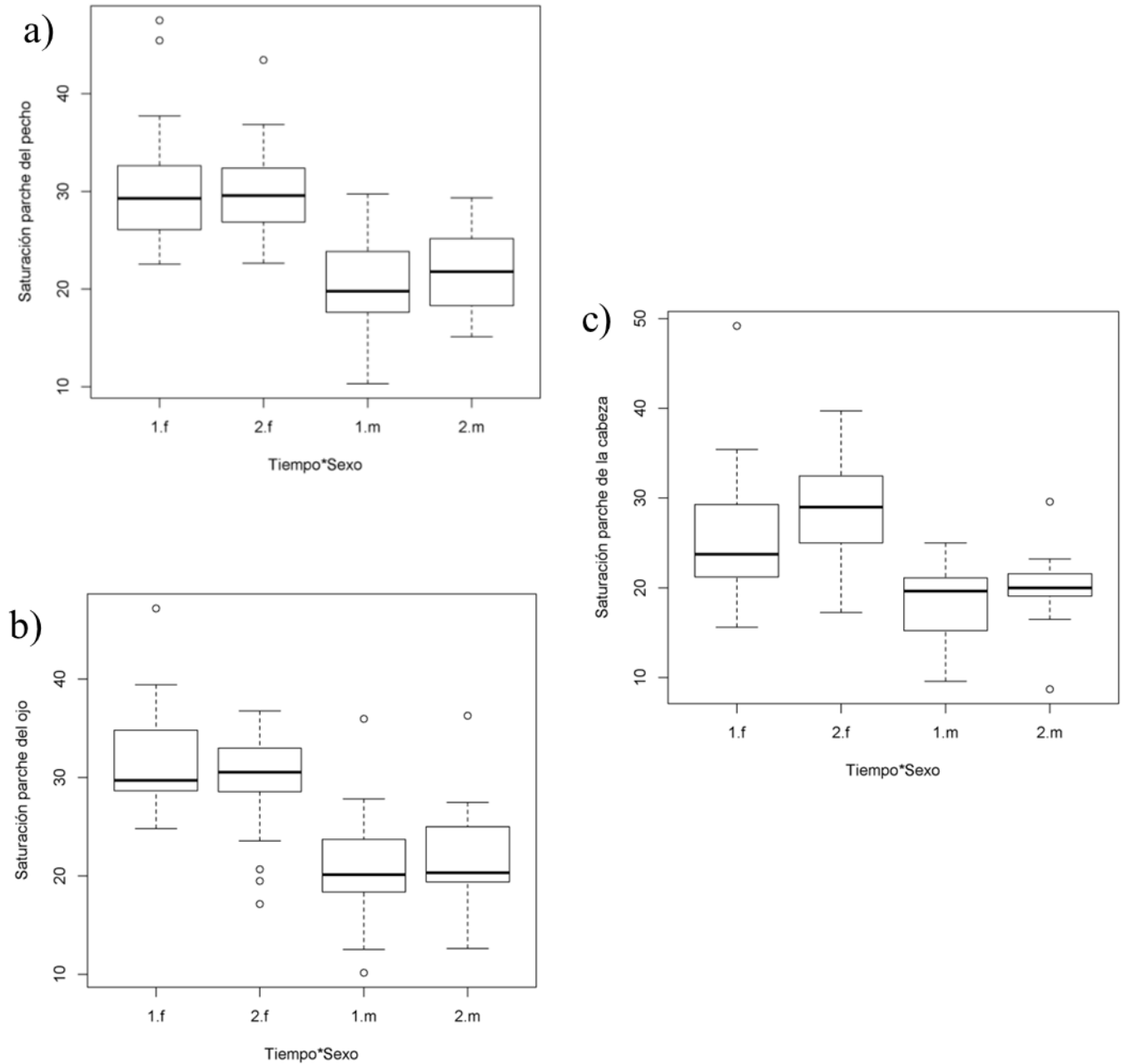


Figura 7. Cambios de la saturación del parche de la cabeza en machos y hembras dentro la temporada reproductiva. Tamaño en la primera y segunda captura por sexo. a) Saturación del parche del pecho. b) Saturación del parche del ojo. c) Saturación del parche de la cabeza

	Interaccion de términos	valor	(SE)	df		F	P	LRT	P
				num	denom				
Saturación del parche del pecho	intercepto	27.076	0.816	1	46	1100.251	<.0001		
	sexo	-8.984	1.138	1	44	62.310	<.0001	39.625	<.0001
	tiempo	0.099	1.021	1	45	0.009	0.9234	0.010	0.9216
	sexo:tiempo	1.664	2.176	1	44	0.585	0.4486	0.607	0.4358
Saturación del parche del ojo	intercepto	27.650	0.888	1	46	969.186	<.0001		
	sexo	-9.077	1.380	1	44	43.284	<.0001	29.693	<.0001
	tiempo	-0.570	0.868	1	45	0.431	0.5148	0.444	0.5054
	sexo:tiempo	2.951	1.808	1	44	2.665	0.1097	2.705	0.1001
Saturación del parche de la cabeza	intercepto	25.062	0.934	1	37	720.299	<.0001		
	sexo	-8.402	1.512	1	35	30.868	<.0001	22.772	<.0001
	tiempo	2.781	1.377	1	36	4.082	0.0508	4.027	0.0448
	sexo:tiempo	-1.611	3.021	1	35	0.284	0.5973	0.299	0.5844

Tabla 8. Muestra los valores de los modelos de saturación para los tres parches. Se usó random = ~tiempo | Id

8.4 Cambios en la pigmentación y su relación con el sexo y los cambios con la edad (between)

En esta sección cuando la interacción sexo:yar_delta es significativa, quiere decir que hay cambios entre los sexos a través de la edad intra-individuos, cuando es significativa la interacción sexo:yar_avg significan las diferencias entre individuos.

No hubo cambios en el tamaño con la edad en machos y hembras, y no hubo diferencias en los efectos entre e intra-individuos. Únicamente se mostraron diferencias entre sexos.

Para el brillo del parche del pecho no hubo cambios en machos, y en hembras entre-individuos se volvieron más claros e intra-individuos más oscuros con la edad. Por alguna razón los individuos más oscuros desaparecen rápido de la población. Para el brillo del parche del ojo no hubo cambios en machos y en hembras intra-individuos se volvieron más oscuros con la edad. El brillo del parche de la cabeza intra-individuos se volvieron más oscuros con la edad en ambos sexos.

La saturación del parche del pecho intra-individuos fue más alta en hembras que en machos, y entre-individuos aumentó para hembras y disminuyó para machos (la interacción sexo:edad_yar fue significativa con $p=0.02$). La saturación del parche del ojo intra-individuos en hembras fue mayor mientras que en machos fue menor. La saturación del parche de la cabeza intra-individuos en hembras fue mayor y en machos fue menor. Así, las hembras se están volviendo más cafés con la edad y los machos menos cafés.

A partir de esta sección los sexos son representados en los gráficos de la siguiente manera:

Machos=1

Hembras=0

8.4.1 Tamaño de los parches y cambios con la edad

Únicamente hubo diferencias entre sexos $p<0.0001$ siendo los parches del pecho ojo y cabeza más grandes en machos que en hembras y no hay diferencias en la trayectoria del tamaño con la edad en ambos sexos. Ver tabla 9.

	Interacción de términos	Random usado	valor	(SE)	df		F	LRT	P
					num	denom			
Tamaño del parche del pecho	sexo	~yar_delta Id	0.340	0.036	1	63	87.0177	54.947	< .0001
	yar_avg	~yar_delta Id	0.000	0.012	1	88	0.0011	0.001	0.973
	yar_delta	~yar_delta Id	0.017	0.019	1	89	0.8088	0.821	0.365
	sexo:yar_avg	~yar_delta Id	0.039	0.023	1	87	2.7996	2.842	0.092
	sexo:yar_delta	~yar_delta Id	0.022	0.038	1	86	0.3417	0.355	0.551
	edad_yar	~edad_yar Id	0.005	0.010	1	89	0.2605	0.264	0.6073
	sexo:edad_yar	~edad_yar Id	0.035	0.020	1	88	3.1968	3.227	0.0724
Tamaño del parche del ojo	sexo	~yar_delta Id	0.144	0.011	1	63	167.114	84.445	<.0001
	yar_avg	~yar_delta Id	0.002	0.004	1	88	0.2082	0.211	0.646
	yar_delta	~yar_delta Id	0.003	0.006	1	89	0.2939	0.299	0.584
	sexo:yar_avg	~yar_delta Id	0.000	0.007	1	86	0	0.000	0.998
	sexo:yar_delta	~yar_delta Id	0.007	0.013	1	87	0.3272	0.337	0.561
	edad_yar	~edad_yar Id	0.002	0.003	1	89	0.4478	0.454	0.5006
	sexo:edad_yar	~edad_yar Id	0.002	0.006	1	88	0.0921	0.094	0.759
Tamaño del parche de la cabeza	sexo	~yar_delta Id	0.322	0.031	1	63	105.9515	63.426	<.0001
	yar_avg	~yar_delta Id	0.012	0.010	1	53	1.2492	1.444	0.2295
	yar_delta	~yar_delta Id	-0.019	0.012	1	54	2.3261	2.322	0.1275
	sexo:yar_avg	~yar_delta Id	0.024	0.020	1	52	1.5135	1.563	0.2113
	sexo:yar_delta	~yar_delta Id	0.008	0.026	1	51	0.0896	0.093	0.7599
	edad_yar	~ 1 Id	0.000	0.008	1	54	0.0027	0.003	0.9597
	sexo:edad_yar	~ 1 Id	0.014	0.015	1	53	0.8375	0.840	0.3593

Tabla 9. Resultados de los modelos mixtos para el tamaño de los tres parches con la edad. Solo hubo diferencias significativas entre los sexos.

8.4.2 Brillo de los parches

8.4.2.1 Brillo del parche del pecho y los cambios con la edad.

Las interacciones del modelo fueron significativas (sexo:edad_delta y sexo:edad_promedio) $p=0.001$ y $p=0.01$ respectivamente. En general el parche es menos brillante en machos que en hembras, y cuando se toma en cuenta la edad promedio en el modelo, en hembras el brillo aumenta con la edad, y en machos no se muestran grandes cambios. Pero cuando se toma en cuenta la edad delta en el modelo, el brillo disminuye notoriamente en las hembras, y en machos solo disminuye un poco, lo que significa que el parche del pecho se está haciendo más oscuro con la edad. Ver figura 8 y tabla 10.

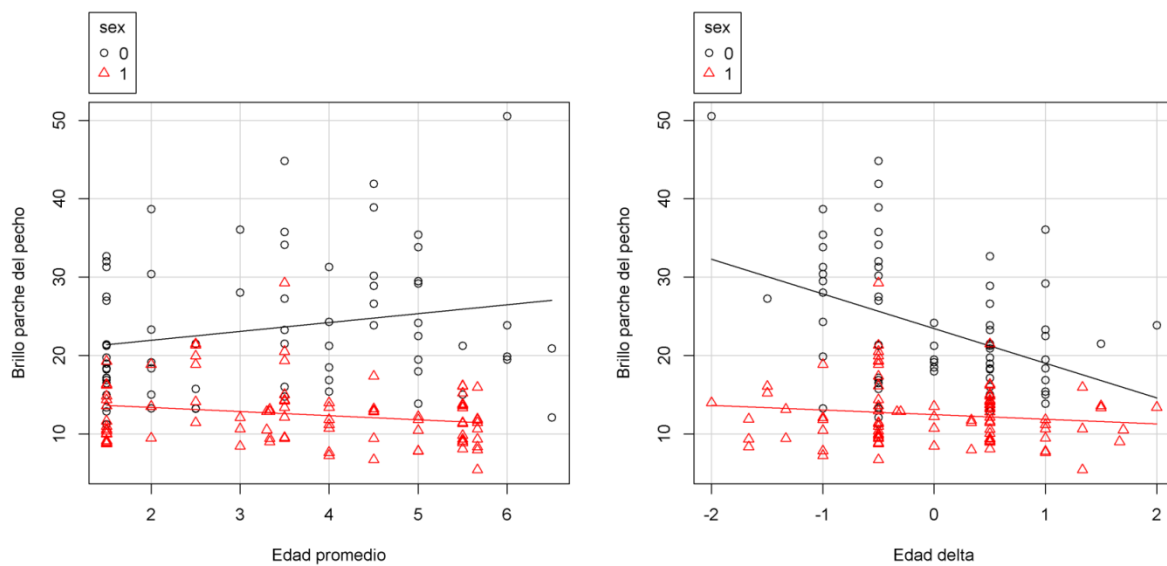


Figura 8. Cambios del brillo del parche del pecho con la edad en el chorlito nevado. Cambios con la edad promedio (entre-individuos) a la izquierda. Cambios con la edad delta (intra-individuos) a la derecha.

	Interaccion de términos	Random usado	valor	(SE)	df		F	LRT	P
					num	denom			
Brillo del parche del pecho	sexo	~1 Id	-10.959	1.045	1	63	110.075	62.004	<.0001
	yar_avg	~1 Id	0.264	0.333	1	88	0.633	0.636	0.425
	yar_delta	~1 Id	-2.109	0.593	1	89	12.654	12.069	0.001
	sexo:yar_avg	~1 Id	-1.667	0.633	1	86	6.934	6.670	0.010
	sexo:yar_delta	~1 Id	3.833	1.142	1	87	11.254	10.849	0.001
	edad_yar	~edad_yar Id	-0.267	0.297	1	89	0.808	0.822	0.3646
	sexo:edad_yar	~edad_yar Id	-0.605	0.597	1	88	1.029	1.053	0.3048
Brillo del parche del ojo	sexo	~1 Id	-21.318	1.462	1	63	212.742	91.554	<.0001
	yar_avg	~1 Id	0.024	0.479	1	88	0.003	0.003	0.959
	yar_delta	~1 Id	-2.651	0.709	1	89	13.977	13.182	0.000
	sexo:yar_avg	~1 Id	-1.632	0.944	1	86	2.988	3.017	0.082
	sexo:yar_delta	~1 Id	4.449	1.374	1	87	10.477	10.194	0.001
	edad_yar	~1 Id	-0.795	0.407	1	89	3.814	3.513	0.0609
	sexo:edad_yar	~1 Id	-0.022	0.820	1	88	0.001	0.001	0.9803
Brillo del parche de la cabeza	sexo	~ yar_delta Id	-5.579	0.944	1	63	34.940	29.523	<.0001
	yar_avg	~ yar_delta Id	0.268	0.285	1	53	0.534	0.915	0.3388
	yar_delta	~ yar_delta Id	-1.570	0.621	1	54	6.403	6.394	0.0115
	sexo:yar_avg	~ yar_delta Id	-0.862	0.568	1	52	2.306	2.382	0.1227
	sexo:yar_delta	~ yar_delta Id	-0.623	1.305	1	51	0.228	0.240	0.6243
	edad_yar	~ edad_yar Id	-0.094	0.257	1	54	0.133	0.137	0.7116
	sexo:edad_yar	~ edad_yar Id	-0.900	0.515	1	53	3.054	3.118	0.0774

Tabla 10. Resultados de los modelos mixtos para el brillo de los tres parches con la edad.

8.4.2.2 Brillo del parche del ojo y los cambios con la edad

La interacción del modelo (sexo:edad_delta) fue significativa $p=0.001$. En general el parche es menos brillante en machos que en hembras, y cuando se toma en cuenta la edad delta en el modelo, en hembras el brillo disminuye con la edad, y en machos parece disminuir pero muy poco, lo que significa que el parche del ojo se está haciendo más oscuro con la edad en ambos sexos. Ver figura 9 y tabla 10.

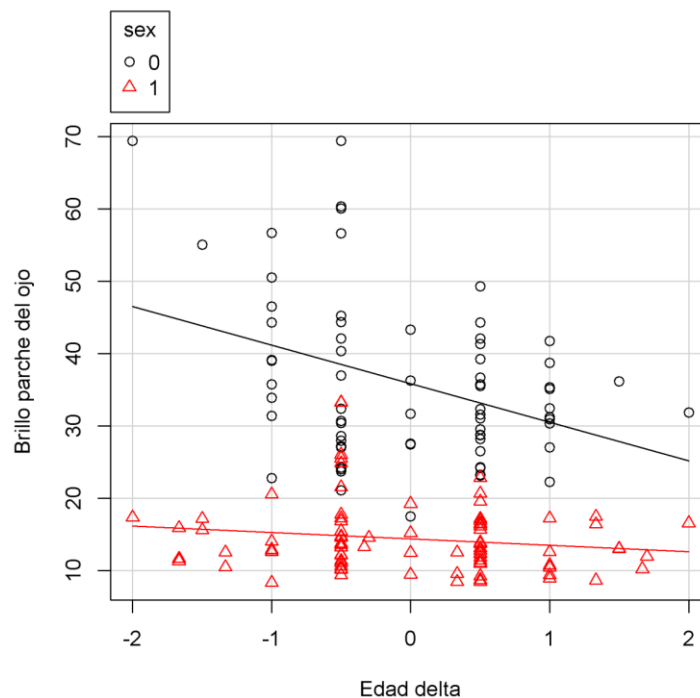


Figura 9. Cambios del brillo del parche del ojo con la edad en el chorlito nevado. Cambios con la edad delta (intra-individuos).

8.4.2.3 Brillo del parche de la cabeza y los cambios con la edad

Hubo diferencias significativas entre sexos ($p < 0.0001$) siendo el brillo del parche de la cabeza más brillante en hembras que en machos. Y para el término principal edad_delta mostró ser significativa $p = 0.011$, lo que significa que hay cambios del brillo con la edad. Al no haber interacción de los sexos en el tiempo, explica la disminución del brillo en ambos sexos. Ver tabla 10 y figura 10.

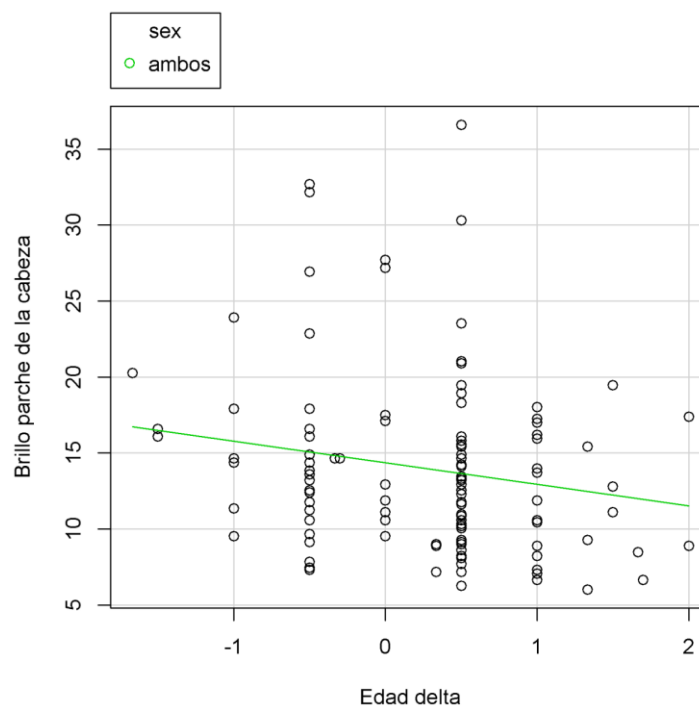


Figura 10. Cambios del brillo del parche de la cabeza con la edad en el chorlito nevado. Cambios con la edad delta (intra-individuos).

8.4.3 Saturación de los parches

8.4.3.1 Saturación del parche del pecho y los cambios con la edad.

Hubo diferencias significativas entre sexos ($p < 0.0001$) siendo los parches del pecho más saturados en hembras que en machos. Y para el modelo con sexo:edad_YAR la interacción mostró ser significativa $p = 0.02$, lo que significa que hay cambios con la edad, en hembras la saturación aumenta, mientras que para machos disminuye. Ver tabla 11 y figura 11a.

8.4.3.2 Saturación del parche del ojo y los cambios con la edad.

Hubo diferencias significativas entre sexos ($p < 0.0001$) siendo los parches del ojo más saturados en hembras que en machos. Y para el modelo con sexo:edad_delta la interacción mostró ser significativa $p = 0.003$, lo que significa que hay cambios con la edad, en hembras la saturación aumenta, mientras que para machos disminuye. Ver figura 11 y tabla 11b.

8.4.3.3 Saturación del parche de la cabeza y los cambios con la edad.

Hubo diferencias significativas entre sexos ($p < 0.0001$) siendo los parches de la cabeza más saturados en hembras que en machos. Y para el modelo con sexo:edad_delta la interacción mostró ser significativa $p = 0.04$, lo que significa que hay cambios con la edad, en hembras la saturación aumenta, mientras que para machos disminuye. Ver figura 11 y tabla 11c.

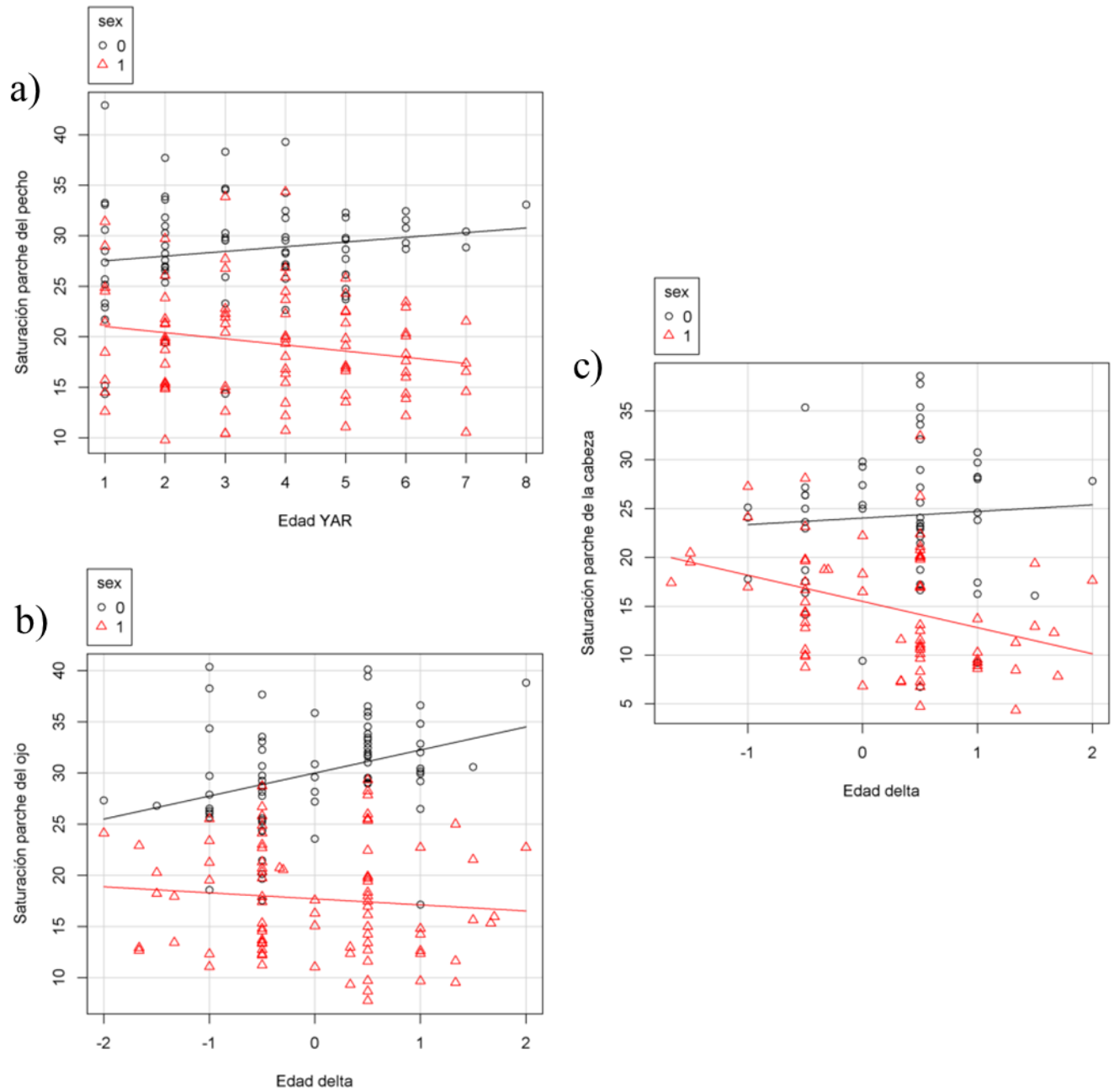


Figura 11. Cambios en la saturación con la edad en el chorlito nevado. a) Saturación del pecho (edad YAR) b) Saturación del parche del ojo, cambios con la edad delta (intra-individuos) c) Saturación del parche de la cabeza, cambios con la edad delta (intra-individuos).

	Interacción de términos	Random usado	valor	(SE)	df		F	P	LRT	P
					num	denom				
Saturacion del parche del pecho	sexo	~1 Id	-9.243	0.852	1	63	117.656	<.0001	66.046	<.0001
	yar_avg	~yar_delta Id	0.015	0.276	1	88	0.003	0.956	0.003	0.956
	yar_delta	~yar_delta Id	-0.556	0.510	1	89	1.186	0.2791	1.205	0.272
	sexo:yar_avg	~yar_delta Id	-1.014	0.549	1	87	3.414	0.0681	3.488	0.062
	sexo:yar_delta	~yar_delta Id	-1.172	1.037	1	86	1.277	0.2616	1.323	0.250
	age_yar	~1 Id	-0.114	0.243	1	89	0.218	0.6417	0.222	0.6374
	sexo:age_yar	~1 Id	-1.077	0.481	1	88	5.002	0.0279	5.051	0.0246
Saturacion del parche del ojo	sexo	~yar_delta Id	-12.289	0.958	1	63	164.590	<.0001	81.100	<.0001
	yar_avg	~yar_delta Id	-0.376	0.306	1	89	1.508	0.2226	1.516	0.218
	yar_delta	~yar_delta Id	0.540	0.482	1	88	1.253	0.2659	1.277	0.258
	sexo:yar_avg	~yar_delta Id	0.175	0.621	1	86	0.080	0.778	0.083	0.774
	sexo:yar_delta	~yar_delta Id	-2.844	0.939	1	87	9.173	0.0032	9.004	0.003
	age_yar	~1 Id	-0.113	0.260	1	89	0.187	0.6665	0.183	0.6689
	sexo:age_yar	~1 Id	-0.639	0.527	1	88	1.475	0.2279	1.447	0.229
Saturación del parche de la cabeza	sexo	~1 Id	-9.343	1.199	1	63	60.753	<.0001	43.681	<.0001
	yar_avg	~1 Id	0.046	0.387	1	53	0.002	0.9647	0.015	0.903
	yar_delta	~1 Id	-1.661	0.773	1	54	4.621	0.0361	3.946	0.047
	sexo:yar_avg	~1 Id	-0.229	0.742	1	51	0.218	0.643	0.100	0.7518
	sexo:yar_delta	~1 Id	-3.293	1.648	1	52	3.993	0.0509	3.920	0.0477
	age_yar	~1 Id	-0.258	0.325	1	54	0.628	0.4317	0.642	0.423
	sexo:age_yar	~1 Id	-0.862	0.657	1	53	1.722	0.1952	1.767	0.1838

Tabla 11. Resultados de los modelos mixtos para el brillo de los tres parches con la edad.

9. DISCUSION

Este es el primer estudio detallado de los parches melánicos en el chorlito nevado en una población silvestre. Usando datos de 5 estaciones reproductivas (2009-2013), con 41 machos y 41 hembras en estado reproductivo fuimos capaces de cuantificar las diferencias en los rasgos melánicos del plumaje a lo largo de la estación reproductiva y con la edad, las diferencias fueron estadísticamente robustas. Otros estudios (Lendvai et al 2004) han realizado análisis de los rasgos en el cercanamente emparentado chorlito patinegro donde muestran las diferencias en los parches del pecho de los machos que establecen nidos temprano en la temporada reproductiva y los que establecen tarde, pero usan diferentes individuos, en cambio en este estudio se usan los mismos individuos, pues fueron re-capturados en la misma temporada reproductiva y en diferentes años.

En general encontramos que los machos tienen rasgos reproductivos más grandes y oscuros que las hembras, esto es contrario a nuestras predicciones hechas acorde a la teoría de la selección sexual ya que el sistema de apareamiento de la población es poliándrico y predominantemente con cuidado parental por parte del macho: las hembras usualmente se aparean con más parejas que los machos durante la temporada reproductiva y los machos proveen más cuidado a las crías que las hembras. Si los rasgos son importantes para el éxito de apareamiento esto podría sugerir que la selección sexual está operando fuertemente no solamente en hembras sino también en machos.

Las diferencias en el brillo y saturación entre machos y hembras podrían evolucionar a través de dos mecanismos. Primero, machos y hembras pueden diferir en la cantidad de melanina que es depositada en las plumas de los rasgos estudiados durante la muda de apareamiento. Segundo, machos y hembras pueden usar diferentes formas de melanina. La melanina puede ser depositada en la plumas en forma diferente, para el color negro es mayor cantidad de eumelanina relativa a la feomelanina y para el color rojizo y café es una mayor cantidad de feomelanina relativa a la eumelanina (Parejo et al 2011, Yi Liu et al 2014). Ambas versiones de melanina difieren en su composición química. Se determinó exitosamente la diferencia en la pigmentación entre ambos sexos, así como su variación estacional y con la edad. Con

respecto a la estación reproductiva se encontró una disminución en el tamaño significativamente en machos, y con la edad algunos parches se volvieron más oscuros principalmente en hembras, esto acorde con la teoría de la inversión terminal, en la que los individuos más viejos invierten más recursos en su reproducción conforme avanza su edad (Grunst et al 2013), esto en el caso de que los rasgos del plumaje fueran señales honestas de calidad en hembras. Así, los cambios en los rasgos fueron diferentes para cada sexo, la variación en los rasgos con la temporada fue importante para machos, y con la edad para las hembras.

9.1 Cambios en los rasgos melánicos dentro de la temporada reproductiva

Los rasgos tienen repetibilidades específicas para cada sexo, siendo en hembras más repetibles que en los machos, en hembras el tamaño y el brillo son repetibles pero no la saturación, en machos solo el parche del ojo muestra repetibilidades en brillo y saturación, así como en la saturación del parche del pecho. Lo cual nos dice que los rasgos están variando más en machos que en hembras.

Los rasgos del plumaje analizados, son dinámicos, hay diferencias sustanciales entre los sexos y cambios a lo largo de la temporada reproductiva. A diferencia de lo esperado, encontramos que los machos tienen parches más grandes y oscuros que las hembras (pecho, ojo y cabeza) dentro de una misma temporada reproductiva, en cuanto a la disminución en tamaño, fue principalmente observada en los machos, y muy levemente en hembras, incluso de una manera no significativa. Muchos ornamentos son mostrados de manera continua antes y después de la formación de pareja, sin embargo después de la formación de la pareja es muy pobremente estudiado (Torres y Velando 2005, Kraaijeveld 2006). Este estudio dentro de la misma estación reproductiva en el que se muestra el marcado dimorfismo sexual y en el que se ve una disminución en el tamaño más pronunciada en machos, podría responder el por qué las hembras desertan de la camada para aparearse con un nuevo compañero. Según Kraaijeveld (2006) los rasgos dinámicos (principalmente en la coloración tegumentaria) pueden ser usados continuamente para evaluar la calidad de la pareja y así ajustar la inversión parental acorde a dicha evaluación.

Los machos tienen los parches del pecho más grandes que las hembras. El tamaño del parche en machos disminuye dentro la temporada de una manera significativa pero no cambia en hembras. Los machos muestran parches del ojo más grandes que las hembras y el cambio en el tamaño del parche del ojo es diferente entre los sexos, disminuyendo en machos dentro la temporada pero no cambia en hembras. Así mismo, los machos tienen los parches de la cabeza más grandes que las hembras y hay diferencias entre los sexos a través del tiempo aunque estos hayan mostrado altas repetibilidades, disminuyendo el tamaño en los machos más rápidamente que en hembras (aunque en hembras no fue una pendiente significativa). A diferencia de lo esperado, estas variaciones en la temporada reproductiva solo fueron significativas para machos, por lo que podría decirse que la disminución en el tamaño de los parches principalmente ocurre en machos y no en hembras, y posiblemente este fenómeno pueda deberse a la abrasión en concordancia con Lendvai et al, (2004) por el uso que el macho está empleando para incubar y criar camadas, así se ve esto reflejado en la disminución del tamaño. La presencia de hembras con rasgos similares al de los machos no podría ser por correlación genética, pues en los resultados no mostraron ser tan pigmentadas como los machos, solo son ciertos casos aislados. Una explicación para el plumaje ornamental en hembras similar al de los machos podría ser hormonal, pues depende de la ausencia de estrógeno o la presencia ya sea de testosterona o de la hormona luteinizante (Owens y Short 1995; Kimball y Ligón 1999), mostrando que los genes que codifican para los ornamentos están presentes en la hembras, pero son suprimidos por la presencia o ausencia de hormonas. (Kraaijeveld 2006).

A diferencia de lo esperado las hembras fueron más brillantes que los machos, por lo tanto los machos presentan parches más oscuros que los que presentan las hembras, para el parche del pecho en machos hubo una tendencia a aumentar el brillo en su segunda captura, pero este cambio no fue significativo, sin embargo aumentó el brillo del parche del ojo en su segunda captura. El brillo de la cabeza aumenta en ambos sexos de manera significativa siendo un aumento más rápido en machos. El color oscuro en machos se deteriora rápidamente, y esto puede ser por el desgaste de las puntas de las plumas de los parches melánicos que de acuerdo con Griffith (1999) esto hace que el color negro del parche quede oculto bajo las puntas

deterioradas. Así, en contraste de lo esperado, la variación en el brillo de los parches fue mayor en machos para el parche del ojo y de la cabeza y no en hembras.

A diferencia de lo esperado, fueron los machos quienes mostraron parches más oscuros, siendo las hembras las que muestran parches más cafés, es debido a eso que tienen saturaciones más altas. El cambio en la saturación a través de la temporada fue nulo, excepto para la saturación del parche de la cabeza, en los que ambos sexos muestran un aumento similar, y los parches se vuelven un poco más cafés.

En el chorlito nevado, usualmente ambos sexos muestran parche del ojo, cabeza y pecho de color café durante todo el año y solo durante la temporada reproductiva estos ornamentos se vuelven oscuros. Nuestros resultados en las diferencias entre sexos sugieren que los machos incrementan la cantidad de eumelanina negra de una manera más fuerte cuando mudan al plumaje de apareamiento que las hembras. Por otra parte esta eumelanina negra disminuye a lo largo de la temporada reproductiva y gasta los parches de ambos sexos. Sin embargo, los resultados de la repetibilidad intra año en ambos sexos sugiere que la disminución es más fuerte en machos que en hembras. Si los machos y hembras del chorlito nevado usan diferentes versiones de melanina, ambas variantes podrían también mostrar diferentes tasas de disminución. Diferentes cantidades de melanina negra o feomelanina café junto con las diferentes tasas de disminución podrían por lo tanto explicar el patrón observado de los ornamentos más oscuros en machos con una saturación más baja que declina más rápido a lo largo de la estación reproductiva que los parches cafés de las hembras.

9.2 Cambios en los rasgos melánicos con la edad

Las repetibilidades también son sexo-específicas entre años siendo los rasgos de los machos más repetibles, con el 62% de los rasgos. Las hembras tienen bajas repetibilidades solo fueron repetibles en el tamaño de la cabeza coincidiendo con los machos, ambos presentan repetibilidades significativas en dicho rasgo. Esto significa que en machos el ornamento se mantiene, mientras que en hembras se presentan algunos cambios.

Hay cambios con la edad en el brillo y la saturación, pero no en el tamaño de los parches, y dichos cambios son sexo-específicos. Fueron los machos los que presentan parches más grandes, y no hay cambios en el tamaño con la edad en ningún sexo. Así en contraste a lo esperado, los individuos más viejos no tienen parches más grandes que los individuos jóvenes, el tamaño se mantiene constante con la edad. Aunque en los gráficos se puede apreciar un ligero aumento en el tamaño con la edad, estos cambios no son significativos.

En los modelos del brillo con la edad, se mostraron resultados interesantes, pues para los parches del pecho y del ojo las hembras se vuelven más oscuras con la edad tomando en cuenta los cambios intra-individuos; aunque los machos siempre fueron más oscuros que las hembras, estas disminuyen su brillo con la edad en dichos parches. Por otra parte cuando se toma en cuenta la edad promedio (diferencias entre-individuos en los mismos parches) las hembras parecen aumentar en brillo con la edad. Esto sugiere una selección contra de rasgos oscuros en hembras en esta población. La selección podría operar en dos vías, ya sea que las hembras más oscuras tengan una mortalidad alta, o ellas emigraron de la población. Es importante notar que la población ha estado disminuyendo fuertemente debido a la degradación del hábitat, y la explicación más probable es que las hembras con rasgos más oscuros, las cuales probablemente de mejor calidad, abandonen la población. El único parche en el cual los machos disminuyen el brillo y por ende se hacen más oscuros es en el parche de la cabeza tomando en cuenta las diferencias intra-individuos. Así el parche de la cabeza podría ser el rasgo candidato para evaluar la calidad de los machos.

La saturación al igual que dentro de la misma temporada reproductiva, con la edad siempre fue mayor en hembras, esto es machos con parches más oscuros (negros) y hembras con parches más claros (café). Los cambios con la edad en ambos sexos fueron diferentes, las hembras aumentaban la saturación en los parches del ojo y de la cabeza, mientras que los machos la disminuían, esto tomando en cuenta las diferencias intra-individuos. Con respecto al parche del pecho, de igual manera las hembras aumentaron en saturación y los machos disminuyeron, pero en este parche estos cambios solo son significativos tomando en cuenta la edad YAR. Así las hembras más viejas son más café conforme avanza la edad, y los machos más viejos al menos en el parche de la cabeza, se hacen más negros con la edad. Existen implicaciones en

Los estudios en los que correlacionan la ornamentación con señales honestas de calidad y éxito reproductivo, es entonces que estos resultados sugieren que antes de hacer un correlato de estos ornamentos con el éxito reproductivo, hay que ver si los rasgos están cambiando, así podríamos tomar en cuenta que estos rasgos son dinámicos, y que si se va a hacer una correlación con éxito reproductivo hay que saber que puede depender del momento en que el individuo fue capturado.

10. CONCLUSIONES

- Es el primer estudio que investiga a detalle los cambios en los rasgos melánicos del plumaje en chorlitos
- Los machos presentan parches más grandes y oscuros que las hembras. Contrario a las predicciones en la temporada reproductiva.
- Hay dimorfismo sexual en los rasgos melánicos y en sus repetibilidades. Los rasgos del macho cambian fuertemente dentro de la temporada pero los de las hembras cambian fuertemente con la edad.
- Hay cambios en los rasgos melánicos a lo largo de la temporada reproductiva.
- Hay cambios en el brillo y saturación pero no en el tamaño conforme la edad.
- Hembras más viejas se hacen más cafés pero disminuyen su brillo, esto es más oscuras.

11. PERSPECTIVAS

Quizás los rasgos en machos y hembras estén utilizando dos tipos de melanina, lo cual necesita más investigación.

Se necesita más investigación para cuantificar la fuerza de la selección sexual en ambos sexos en esta población.

12. REFERENCIAS

- Allainé, D. & Lebreton, J.-D. 1990. The influence of age and sex on wing-tip pattern in adult Black-headed Gulls *Larus ridibundus*. *Ibis*. 132: 560-567.
- Anderson M. Sexual selection. 1994. Princeton:Princeton University Press.
- Bókony, V., Liker, A., Székely, T., and J.Kis. 2003. Melanin based plumage coloration and flight displays in plovers and allies. *Proc. R. Soc. Lond. B*. 270: 2491-2497.
- Borgia, G. 1979. Sexual selection and the evolution of mating systems. In M. S. Blum y N. A. Blum, eds., *Sexual selection and reproductive competition in insects*, 19-80. Academic Press, New York.
- Buthcer G. S. & Rohwer S. 1988. The evolution of conspicuous and distinctive coloration for communication in birds. *Current Ornithology*. 6: 51-108.
- Clutton-Brock T. 2007. Sexual selection in males and females. *Science*. 318:1882-1885
- Dale, S., Slagsvold, T., Lampe, H.M. & Sætre, G.-P. 1999. Population divergence in sexual ornaments: the white forehead patch of Norwegian pied flycatchers is small and unsexy. *Evolution*. 53: 1235-1246.
- Dale, S., Slagsvold, T., Lampe, H.M. & Lifjeld, J.T. 2002. Age-related changes in morphological characters in the pied flycatcher *Ficedula hypoleuca*. *Avian Science*. 2: 153-166.
- Darwin, C. 1871. *The descent of man, and selection in relation to sex*. Murray, London.
- Emlen, S. T., Wrege, P. H. y Webster, M. S. 1998. Cuckoldry as a cost of polyandry in the sex-role reversed wattled jacana, *Jacana jacana*. *Proc. Roy. Soc. Lond. B*. 265: 2359-2364.
- Endler, J. A. 1990. On the measurement and classification of colour in studies of animal colour patterns. *Biol. J. Linn. Soc.* 41: 315-352.

- Endler, J. A. 1991. Variation in the appearance of guppy color patterns to guppies and their predators under different visual conditions. *Vision Res.* 31: 587-608.
- Fisher, R. A. 1930. *The genetical Theory of natural selection.* Clarendon Press, Oxford.
- Fox, D.L. & Vevers, G. 1960. *The nature of animal colours.* New York, Macmillan.
- Galván I., Anders P.M. 2009. Different roles of natural and sexual selection on senescence of plumage colour in the barn swallow *Functional Ecology.* 23: 302-309.
- Gonzalez, G., Sorci, G., Smith, L.C. & De Lope, F. 2001. Testosterone and sexual signaling in male house sparrows (*Passer domesticus*). *Behavioral Ecology and Sociobiology.* 50: 557-562.
- Grafen A. 1990. Sexual selection unhandicapped by the Fisher process. *J TheorBiol.* 144:473-516.
- Graul, W. 1973. Possible functions of head and breast markings in Charadriinae. *The Wilson Bulletin.* 85: 60-70.
- Gray, D. A. 1996. Carotenoids and sexual dichromatism in North American passerine birds. *American Naturalist.* 148: 453-480.
- Griffith S. C., Owens P. F., Burke T. 1999. Female choice and annual reproductive success favour less-ornamented male house sparrows. *Proceedings of the Royal Society London.* 266:765-770
- Griffith, S.C., Parker, T. & Olson, V. 2006. Melanin- versus carotenoid-based sexual signals: is the difference really so black and red? *Animal Behaviour.* 71: 749-763.
- Grunst A. S., Rotenberry J. T., Grunst M. L. 2013. Age-dependents relationship between multiple sexual pigments and condition in males and females. *Behavioral Ecology.* 25: 276-287.
- Heywood JS. 1989. Sexual selection by the handicap mechanism. *Evolution.* 43:1387-1397.

Hill, G.E. & Brawner, W.R. 1998. Melanin-based plumage coloration in the house finch is unaffected by coccidial infection. *Proceedings of the Royal Society London B*. 265: 1105-1109.

Hingston, R. W. G. 1933. *The meaning of animal colour and adornment*. Edward Arnold, London.

Hoelzer GA. 1989. The good parent process of sexual selection. *Animal Behavior*. 38:1067-1078.

Huxley, J. S. 1938. Threat and warning coloration in birds, with a general discussion of the biological functions of colour. *Proc. 8th Internat. Orn. Congr.*, 430-455 Oxford.

Johnstone RA., ReynoldsJD., Deutch JC. 1996. Mutual mate choice and sex differences in choosiness. *Evolution*. 50:1382-1391.

Johnstone R. A. 1997. The tactics of mutual mate choice and competitive search. *Behavioral ecology and sociobiology*. 40: 51-59.

Kokko H., Johnstone RA. 2002. Why is mutual mate choice the norm? Operational sex ratios, sex roles, and the evolution of sexually dimorphic and monomorphic signaling. *Phil Trans R SocLond B*. 357:319-330.

Komdeur J., Oorebeek M., Overveld T., Cuthill I. 2005. Mutual ornamentation, age, and reproductive performance in the European starling. *Behavioral ecology* pp.805-817.

Kimball, R. T. y Ligon J. D. 1999. Evolution of avian plumage dichromatism from a proximate perspective. *American Naturalist*. 154: 182-193

Kis J., Székely T. 2003. Sexually dimorphic breast-feathers in the Kentish Plover *Charadrius Alexandrinus*. *Acta Zoologica Academiae Scientiarum Hungaricae*. 49 (2): 103-110.

Kraaijeveld K., Kraaijeveld-Smith F. J. L., Komdeur J. 2007. The evolution of mutual ornamentation. *The association for the study of animal behavior*. 74: 657-677.

Lande, R. 1980. Sexual dimorphism, sexual selection and adaptation in polygenic characters. *Evolution*, 34: 292-305.

Lande, R. 1987. Genetic correlations between the sexes in the evolution of sexual dimorphism and mating preferences. En *Sexual selection: testing the alternatives* (Bradbury JW, Andersson MB, eds). Wiley: Chichester; 83-95.

Lendvai, A.Z., Liker, A. and Kis, J. 2004 Male badge size is related to clutch volume in the Kentish Plover. *Ornis Hungarica*. 14:1-7.

McGraw, K.J. & Hill, G.E. 2000. Differential effects of endoparasitism on the expression of carotenoid- and melanin-based ornamental coloration. *Proceedings of the Royal Society London B*. 267: 1525-31.

McGraw, K.J., Safran, R. & Wakamatsu, K. 2005. How feather colour reflects its melanin content. *Functional Ecology*. 19: 816-821.

Monroe, B.L. & Sibley, C.G. 1993 *A World Checklist of Birds*. Yale University Press.

Mundy, N.I. 2006. Genetic basis of colour variation in wild birds. In: Hill, G.E. & McGraw, K.J. (Eds.) *Bird Coloration: Volume 1. Mechanisms and Measurements*. Harvard University Press.

Nakagawa, S. y Schielzeth, H. 2010. Repeatability for Gaussian and non-Gaussian data: a practical guide for biologists. *Biological Reviews*. 85: 935-956.

Owens, I. P .F. y Short, R. V. 1995. Hormonal basis of sexual dimorphism in birds: implications for new theories of sexual selection. *Trends in Ecology & Evolution*. 10: 44-47.

Parejo D., Silva N., Danchin É., Avilés J. M. 2011. Informative content of melanin-based plumage color in adult Eurasian kestrels. *Journal of Avian Biology*. 42: 49-60.

Peek, F. W. 1972. An experimental study of the territorial function of vocal and visual display in the male red-winged blackbird (*agelaius phoeniceus*). *Animal Behavior*. 20: 112-118.

Prince, P.A., Weimerskirch, H., Huin, N. & Rodwell, S. 1997. Molt, maturation of plumage and ageing in the Wandering Albatross. *Condor*. 99: 58-72.

- Toral, G.M., Figuerola, J. & Negro, J.J. 2008. Multiple ways to become red: pigment identification in red feathers using spectrometry. *Comparative Biochemistry and Physiology B*. 150: 147-152.
- Torres, R. y Velando, A. 2005. Male preference for female foot color in the socially monogamous blue footed booby, *Sula nebouxii*. *Animal Behaviour*. 69: 59-65.
- Trivers. 1972. Parental investment and sexual selection. In: *Sexual selection and the descent of man 1871-1971* (Campbell B, ed) Chicago: Aldine; 136-179.
- Van de Pol, M., Wright J. 2009. A simple method for distinguishing within-versus between-subject effects using mixed models. *Animal Behavior*. 77:753-758.
- Veiga, J. P. &Puerta, M. 1996. Nutritional constraints determine the expression of a sexual trait in the house sparrow, *Passer domesticus*. *Proceedings of the Royal Society London B*. 263: 229-234.
- Vergara, P. &Fargallo, J. A. 2011. Multiple coloured ornaments in male common kestrels: different mechanisms to convey quality. *Die Naturwissenschaften*. 98: 289-98.
- Warriner, J. S., Warriner, J. C., Page, G. W. &Stenzel, L. E. 1986. Mating system and reproductive success of a small population of polygamous snowy plovers. *Wilson Bulletin*. 98: 15-37.
- Weimerskirch, H., Lequette, B. & Jouventin, P. 1989. Development and maturation of plumage in the wandering albatross *Diomedea exulans*. *Journal of Zoology*. 219: 411-421.
- Withfield, D. P. 1986. Plumage variability and territoriality in breeding turnstone *Arenaria interpres*. Status signaling or individual recognition? *Animal Behavior*. 34:1471-1482.
- Yi Liu S., Shawkey D., Parkinson D., Troy T. P. Ahmed M. 2014. Elucidation of the chemical composition of avian melanin. *Royal Society of Chemistry*. 4: 40396-40399.
- Zahavi, A. 1975. Mate selection: selection for a handicap. *Journal of Theoretical Biology*, 53, 205-214.

Babel Color: [http://www.babelcolor.com/download/BabelColor CT&A Help.pdf](http://www.babelcolor.com/download/BabelColor_CT&A_Help.pdf)