



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA
DE MÉXICO

FACULTAD DE CIENCIAS

¿AJUSTAN LAS HEMBRAS SU INVERSIÓN EN LA PUESTA
EN RELACION AL COLOR DE LAS PATAS DEL MACHO?

T E S I S

QUE PARA OBTENER EL TÍTULO DE

B I O L O G O

P R E S E N T A

FAUSTO RENE BEAMONTE BARRIENTOS



FACULTAD DE CIENCIAS
UNAM

DIRECTORA DE TESIS: DRA. LAURA ROXANA TORRES AVILES

2005

m. 343288



FACULTAD DE CIENCIAS
SECCION ESCOLAR



SECRETARÍA NACIONAL
DE EDUCACIÓN
MEXICO

ACT. MAURICIO AGUILAR GONZÁLEZ
Jefe de la División de Estudios Profesionales de la
Facultad de Ciencias
Presente

Comunicamos a usted que hemos revisado el trabajo escrito:

¿Ajustan las hembras su inversión en la puesta en relación al color de las patas del macho?

realizado por Fausto René Beamonte Barrientos

con número de cuenta 09632828-6 , quien cubrió los créditos de la carrera de: Biología

Dicho trabajo cuenta con nuestro voto aprobatorio.

Atentamente

Director de Tesis

Propietario Dra. Laura Roxana Torres Avilés.

Propietario Dra. Margarita Martínez Gómez.

Propietario Dr. Alejandro Córdoba Aguilar.

Suplente Dr. Carlos Rafael Cordero Macedo.

Suplente Dr. Alberto Velando Rodríguez.

L. Roxana Torres Avilés
Margarita Martínez Gómez
[Firma]
[Firma]

Consejo Departamental de Biología

[Firma]
 M. en C. Juan Manuel Rodríguez Chávez.

FACULTAD DE CIENCIAS



**UNIDAD DE ENSEÑANZA
DE BIOLOGÍA**

A mis padres y a mi hermano, que con su forma de ser me alientan a lograr mis objetivos en la vida. A Ana que ha compartido conmigo sentimientos, sensaciones y sapiencias.

Agradecimientos

A mis padres: Tere y Chucho, por que nos han dado la libertad y el apoyo de ser lo que mi hermano y yo deseamos en esta vida, incluyendo el ser biólogo; a mi hermano Rogelio por ser el hermano más chido. Además que todos patrocinaron de forma importante en la estructuración final de este proyecto.

A Ana por el apoyo inmenso que me ha dado, no solo en campo, sino como la persona que es y que solo ella sabe lo que representa para mí.

A Roxana por su gran paciencia y apoyo en la formación de estudiantes, además de ser la asesora más buena onda del labo (sondeo); a Alberto por esas buenas charlas de la Isla; a todos mis sinodales: Carlos, Alex y Margarita por sus comentarios críticos al proyecto .

Al laboratorio de Conducta Animal, a los Lunáticos, y especialmente a los alumnos que día a día asisten incansablemente al labo, por todos sus valiosos comentarios y charlas que contribuyeron a enriquecer este trabajo e hicieron más agradable mi participación en la vida del laboratorio.

A toda la bandita locatel de las jardineras, con quienes he pasado unas buenas tardes bohemias discursando sobre la profundidad del instante; a mis amigos de clases y pasillos con quienes compartí la aventura de aprender ciencia.

A los pescadores de la Isla Isabel que son unos grandes compas, además de excelentes personas, siempre dispuestos a ayudarnos en lo posible sin recibir nada a cambio: Canchola, Yamaha, Poli, Martín, Cigüeña, Goliat, Los Camichines, en fin, una larga lista.

A SEMARNAT, PROBETEL y Armada de México por los permisos y el apoyo logístico.

... demasiado agradecido, René

INDICE

RESUMEN	2
INTRODUCCIÓN	4
HIPÓTESIS Y PREDICCIONES.....	13
METODOLOGÍA	
EXPERIMENTO 1.....	15
EXPERIMENTO 2.....	17
ANÁLISIS DE RESULTADOS.....	18
RESULTADOS	
EXPERIMENTO 1.....	21
EXPERIMENTO 2.....	27
DISCUSIÓN.....	29
BIBLIOGRAFÍA.....	39

RESUMEN

Se ha propuesto que las hembras podrían ajustar su inversión reproductiva en relación al atractivo de su macho, si es que el atractivo refleja la condición del macho o los beneficios para la hembra de aparearse con ese macho. El bobo de patas azules es una especie socialmente monógama. Durante el cortejo los machos despliegan ostentosamente las patas y ambos padres proveen de cuidado a las crías hasta su independencia en un esfuerzo que puede llegar hasta los 180 días. El color de las patas es un carácter bajo elección femenina, es sumamente dinámico y puede variar en una ventana de tiempo muy corta en respuesta a la condición del animal. Para evaluar si las hembras del bobo de patas azules utilizan la variación en el color de patas del macho para ajustar su inversión en la puesta se llevaron a cabo dos experimentos. En el primero se modificó la condición del macho mediante la aplicación de un reto inmunológico, un antígeno inerte que permite evaluar los costos de activar el sistema inmune del animal pero evitando los efectos negativos de la infección parasitaria *per se*. El color de las patas y el peso de estos machos disminuyó pero no su tasa de cortejo y tiempo en el sitio de cortejo. Las hembras apareadas con machos expuestos al reto inmunológico mostraron una menor tasa de cortejo, sin embargo no se encontró que las hembras retrasaran la fecha de puesta o pusieran huevos de menor volumen, pese a que el color de las patas refleja el estado inmunológico del animal. Probablemente el cambio en color no tuvo la magnitud suficiente para desencadenar un ajuste en la inversión reproductiva primaria de la hembra, o el efecto del reto inmune ocurrió y pasó antes del periodo fértil de la hembra. En el segundo experimento se modificó, una vez puesto el primer huevo, el color de las patas del macho con maquillaje no tóxico y resistente al agua. La pintura simula el color oscuro que poseen los animales en baja condición nutricional. Acorde a lo esperado, las hembras apareadas con estos machos pusieron un segundo huevo de menor volumen, sin embargo no aumentaron el intervalo de puesta. Se ha

observado que el tamaño del huevo en el bobo de patas azules está asociado al tamaño y supervivencia de las crías a la eclosión, por lo que las hembras que disminuyen su inversión en el segundo huevo estarían facilitando la reducción de la nidada en una estrategia que le permite maximizar el desempeño reproductivo, evitando invertir recursos en progenie que no llegará a la independencia en caso de que las condiciones de desarrollo de las crías no sean las más adecuadas. El hecho de que las hembras sean capaces de ajustar su inversión en la puesta en periodos muy cortos de acuerdo a la condición presente del macho sugiere que en esta especie han evolucionado mecanismos en las hembras para ajustar sus decisiones reproductivas coordinados con un sistema de señales sexuales muy dinámico. Los resultados sugieren que las hembras emplean el color de las patas del macho para ajustar su conducta reproductiva más inmediata, en este caso el cortejo y tamaño de los huevos, teniendo esto repercusiones en el destino de la nidada y maximizando de esta manera su éxito reproductivo

INTRODUCCIÓN

La selección sexual es un proceso evolutivo que ocurre cuando los individuos de una población compiten entre sí para conseguir una pareja (Darwin 1871). Como parte del proceso de selección natural, la selección sexual se caracteriza porque la principal presión selectiva es la interacción social del animal con otros de su misma especie para obtener apareamientos (Darwin 1871). La competencia por aparearse es la presión de selección que da lugar a la evolución de caracteres que, por un lado, pueden disminuir las probabilidades de supervivencia de los animales, pero a la vez aumentan sus probabilidades de reproducción (Darwin 1859 y 1871). La selección sexual puede operar por medio de competencia intrasexual, generalmente entre machos, dando lugar a caracteres "armamentos" como: astas en los ciervos, despliegues de dominancia en primates, penes modificados en insectos o conductas territoriales en aves y reptiles (Darwin 1871, Harvey y Bradbury 1991, Andersson 1994, Møller 1994, Ryan 1998). Opera también por medio de la competencia intersexual, en la mayoría de los casos dirigida por las hembras, por lo que se le llama elección femenina, la cual resulta en caracteres "ornamentos" en los machos como: regalos nupciales, plumajes coloridos, cantos elaborados o cortejos muy llamativos (Hill 1990, Zuk *et al.* 1990, Ryan 1998, Pryke *et al.* 2001, Andersson 1994, Møller 1994). La elección femenina opera a través de la preferencia hacia ciertos individuos que portan las características sexuales más exageradas y en última instancia por la elección del esperma que fertilizará sus óvulos (Eberhard 1996).

La selección por elección femenina implica que las hembras prefieren aparearse con ciertos machos con base en características fenotípicas o genotípicas que ellos poseen, las cuales pueden ser costosas de producir y depender de la condición del macho (Zahavi 1975, Andersson 1986, Griffith 1999, Ligon 1999). Fisher (1915) plantea la idea de que los genes que en el macho codifican para el carácter sexual pueden estar asociados a genes que en la hembra expresan la preferencia por el carácter y heredarse de manera simultánea tanto a los machos

como a las hembras de la progenie. De esta manera se crea un mecanismo de retroalimentación del sistema que puede dar lugar a la evolución de caracteres y preferencias por caracteres cada vez más exagerados, los cuales sin embargo, representan un costo para la supervivencia del animal, siendo esta el factor que limita un crecimiento indefinido del carácter (proceso desbocado; Fisher 1915). Zahavi (1975) sugiere que dado que la expresión del carácter sujeto a selección sexual varía entre individuos de la misma población, solo los individuos con buenos genes podrán desplegarlos y sobrevivir, mientras que los individuos de mala calidad genética no podrán pagar el costo de desplegar el carácter y sobrevivir. De esto se desprende que la intensidad del carácter pueda expresarse en función de la condición fenotípica del animal, los animales en buena condición pueden invertir más en el carácter respecto a los animales que están en baja condición (Harvey y Bradbury 1991). Si la condición nutricional o inmunológica afecta la expresión del carácter y la hembra elige pareja con base en dicho carácter, entonces este carácter se convierte en un indicador "honesto" de la calidad del macho que lo posee (Zahavi 1975, Hamilton y Zuk 1982, Wesneat y Birkhead 1998, Ryan 1998). Algunos autores han analizado el problema en modelos genéticos de poblaciones y han encontrado que si en las hembras existe una preferencia lo suficientemente fuerte por cierto carácter, puede en teoría mantenerse la preferencia aún cuando el carácter exagerado disminuya la viabilidad del macho (Kirckpatrick 1982, Andersson 1986, Heywood 1989, Iwasa 1991, Andersson y Ryan 1991). Los machos con el carácter "atractivo" incrementan su éxito reproductivo a medida que aumenta la preferencia en las hembras, con lo que los genes para la expresión de ese fenotipo aumentan su frecuencia en la población (Kirckpatrick 1982). Las hembras por su parte pueden obtener una ventaja reproductiva al elegir aparearse con un macho que posea el carácter atractivo ya que de esta forma también eligen a un macho que ha sobrevivido al costo de poseer ese carácter sexual que reduce la viabilidad y que heredará sus buenos genes a la progenie (Iwasa *et al.* 1991). Es posible que el ornamento dependa de la condición fenotípica del macho, que además tiene una

base genética (Andersson 1986), y que incluso llegue a reflejar la capacidad de crianza del padre (Heywood 1989), o refleje la resistencia a una infección parasitaria (Andersson y Ryan 1991).

Las hembras que eligen pareja en función de un carácter honesto podrían obtener beneficios directos como: cuidado de las crías, alimento, evitar contraer una infección o tener una pareja parasitada (Hamilton y Zuk 1982, Ryan 1997, Ligon 1999), o beneficios indirectos como: genes que aumentan la viabilidad de la progenie (hipótesis de los buenos genes) o genes que aumentan el atractivo de la cría (hipótesis del hijo sexy; revisión en Møller 1994). Finalmente, la manera en que evolucionan los caracteres sujetos a preferencia femenina puede verse modificada por la historia de vida de los animales, por lo que a pesar de ser utilizados para comunicar mensajes similares en el contexto de selección sexual, su expresión varía de acuerdo a los agentes selectivos como el sistema de apareamiento (Kokko 1998) o la relación con patógenos (Fair y Mayer 2002).

Una de las hipótesis que se ha propuesto para evaluar si el carácter sexual es una señal honesta sugiere que la señal podría indicar la resistencia a los parásitos (Hamilton y Zuk 1982). Se ha encontrado que colores amarillos, rojos y naranjas, implicados en los caracteres sujetos a selección sexual, tienen su base en moléculas llamadas carotenos (Kodric-Brown 1989, Hill 1992, Negro *et al.* 1998), las cuales actúan también en otras funciones claves para el organismo, por ejemplo, como agentes antioxidantes en la respuesta inmunológica (von Schantz 1999). Los caracteres basados en carotenos cambian la intensidad del color en función de la carga parasitaria del animal, reflejando honestamente los niveles de parásitos que un animal posee (Lozano 1994, Penn y Potts 1998, Horak *et al.* 2000). Los animales no pueden sintetizar carotenos *de novo* y deben obtenerlos a través de la dieta, por lo tanto puede existir un compromiso entre la asignación de carotenos para producir y mantener una señal sexual vistosa y los necesarios para emplearlos durante una infección parasitaria. Estudios recientes sugieren la existencia de un "handicap" de inmunocompetencia (Møller *et al.* 1996, Faivre *et al.* 2003, Bonneaud 2003). Esta hipótesis supone que los costos energéticos de

montar una respuesta inmune a parásitos compiten por recursos con otras funciones del animal, como producir y mantener señales sexuales costosas (Wesneat y Birkhead 1998). Al responder a una infección parasitaria los animales disminuyen su inversión en caracteres sexuales y en consecuencia disminuye su éxito reproductivo. Por ejemplo, en el tordo *Turdus merula* el color del pico depende de carotenos (Faivre *et al.* 2003), y está sujeto a selección sexual (Faivre *et al.* 2001). La activación del sistema inmune, a través de la exposición de los machos a un reto inmunológico mediante un antígeno inerte, glóbulos rojos de oveja, produjo una pérdida rápida del brillo en el color del pico (Faivre *et al.* 2003). El resultado de este estudio indica que hay un compromiso entre invertir en la señal y montar una respuesta inmune, una posible repercusión de esto es que las hembras pueden evaluar posibles parejas con base en caracteres sexuales muy dinámicos (es decir que cambian rápidamente) ya que estos pueden servir de indicadores honestos de la condición inmune del macho.

La inversión de la hembra en la progenie tiene efectos importantes en la supervivencia de las crías -efectos maternos- y en consecuencia en su éxito reproductivo. El fenotipo de las crías está determinado no sólo por su propio genotipo sino también por las condiciones ambientales que experimenta durante su desarrollo además del fenotipo y condiciones ambientales que enfrenta su madre durante la formación y crecimiento del embrión (Mosseau y Fox 1998). La cantidad de recursos asignados al embrión puede variar entre diferentes hembras de la misma población como resultado de diferencias en la dieta (Blount *et al.* 2001, Reynolds *et al.* 2003), el estrés (Whittingham y Schwable 2001), la condición inmune (Ilmonen *et al.* 2000), o el atractivo de su macho (Gil *et al.* 1999, Gil 2003, Saino *et al.* 2002), afectando considerablemente el fenotipo y supervivencia de la progenie (Mousseau y Fox 1998, Dzialowski y Sotherland 2004). Desde una perspectiva evolutiva la selección favorecería a las hembras capaces de ajustar y maximizar su inversión reproductiva con base en el despliegue de un carácter que esté relacionado con el valor reproductivo del macho, indicando su condición inmunológica o nutricional, lo que podría afectar su capacidad de invertir en las

crías, los riesgos de infecciones por contacto con un macho enfermo, o que indique sus buenos genes (Hamilton y Zuk 1982, Burley 1986, Linville 1998, Andersson 1994, Sheldon 1997).

La hipótesis de asignación diferencial sugiere que las hembras apareadas con machos "atractivos" deberían invertir más recursos en la progenie de éstos que en la de machos menos atractivos, si los machos preferidos proveen beneficios a la hembra (Burley 1986). Aportar más a un evento reproductivo de alto valor con un macho del fenotipo "atractivo" aumenta la supervivencia y buen desarrollo de progenie atractiva o de mayor calidad aunque puede disminuir la supervivencia de estas hembras como resultado de su mayor inversión (Burley 1986, Møller y Thornhill 1998). En algunas especies de aves se ha documentado que las hembras apareadas con machos atractivos tienen una mayor frecuencia de alimentación a las crías, ajustan la proporción de sexos, aumentan el número de huevos, modifican la cantidad de recursos asignados en los huevos y obtienen como resultado un mayor éxito reproductivo (Burley 1988, Møller y De Lope 1993, Gil *et al.* 1999, Sheldon *et al.* 1999, Cunningham y Russell 2000, Limbourg *et al.* 2004; revisión en Sheldon 2000; ver Tabla 1). En el pinzón zebra *Taenopygia guttata* los machos a los que se les colocó un anillo de plástico rojo aumentaron su atractivo sexual al ser más preferidos por las hembras para la reproducción (Burley 1986). En un experimento posterior Burley (1988) encontró que los machos atractivos disminuían su inversión en las crías en comparación con los machos menos atractivos. No obstante, el esfuerzo parental total por nido no fue diferente entre tratamientos debido a que las hembras apareadas con machos más atractivos compensaron la falta de cuidado del macho al alimentar con mayor frecuencia a las crías (Burley 1988). De la misma manera, en la golondrina tijereta *Hirundo rustica* las hembras apareadas con machos a los que se les aumentó experimentalmente la longitud de las plumas de la cola, carácter sujeto a elección femenina, alimentaron con mayor frecuencia a las crías (Møller 1994, Møller y de Lope 1995). Limbourg y sus colaboradores (2004) encontraron que las hembras del herrerillo *Parus caeruleus* apareadas con machos a los que se les disminuyó

Especie	Carácter evaluado	Respuesta observada	Referencias
Pinzón zebra <i>Taenopygia guttata</i>	Anillo de color Anillo de color	Aumento en el esfuerzo parental Aumento en la frecuencia de alimentación a las crías.	Burley 1986 Burley 1988
Pavoreal <i>Pavo Cristatus</i>	Canto y color del pico Longitud de la cola	Ninguna Mayor número de huevos	Blazer y Williams 1998 Petrie y Williams 1993
Golondrina <i>Hirundo rustica</i>	Longitud de la cola	Aumento en la frecuencia de alimentación a las crías.	De Lope y Møller 1993
Pechiazul <i>Luscinia svecica</i>	Anillo de color	Ninguna	Rohde 1999
Gallo <i>Gallus domesticus</i>	Asimetría de la cresta	Mayor número de huevos	Forkman y Corr 1996
Pato <i>Anas platyrhincos</i>	Rango de atractividad	Mayor volumen de los huevos	Cunningham y Russel 2000
Gorrión inglés <i>Passer domesticus</i>	Tamaño del manchón del pecho implante testosterona	Ninguna	Mazuc <i>et al.</i> 2003
Herrerillo <i>Parus caeruleus</i>	UV de las plumas del copete	Incremento en el esfuerzo parental y crecimiento crías	Limbourgh <i>et al.</i> 2004
Papamoscas <i>Ficedula albicollis</i>	Tamaño del parche de color del copete	Mayor tamaño de la puesta	Qvarnstrom <i>et al.</i> 2000

Tabla 1. Especies de aves en las que se ha estudiado la asignación diferencial de recursos para la reproducción por la hembra.

experimentalmente el reflejo en ultravioleta de las plumas del copete, un carácter que se sabe indica viabilidad y atractividad en poblaciones silvestres, disminuyen su tasa de alimentación a las crías y esto resulta en una reducción del crecimiento esquelético de la progenie comparada con la descendencia de machos atractivos.

Otros estudios han puesto atención en la inversión de la hembra en el tamaño de puesta en función del atractivo de su macho (Petrie y Williams 1993, Balzer y Williams 1998, Forkman y Corr 1996, Cunningham y Russel 2000, Qvarnstrom *et al.* 2000). En el gallo *Gallus gallus* se observó que las hembras apareadas con machos de crestas más grandes producen puestas más grandes comparadas con las hembras que tienen como pareja a machos de crestas más pequeñas (Forkman y Corr 1996). En el pato *Anas platyrhynchos* las hembras apareadas con machos de alto rango ponen huevos más grandes que las hembras apareadas con machos de bajo rango (Cunningham y Russel 2000). Aunque también hay estudios en los que no se ha encontrado evidencia de asignación diferencial en el tamaño de la puesta (pinzón zebra *Taenopygia guttata* Balzer y Williams 1998, Rutstein *et al.* 2004).

Es posible que las hembras utilicen la variación en el volumen de los huevos e intervalo de puesta para ajustar el tamaño de la puesta y la nidada a la probabilidad de éxito de un evento reproductivo dado (Slagsvold *et al.* 1984). En algunas especies de aves existe una correlación entre el tamaño del huevo y la probabilidad de eclosión o supervivencia del pollo (Clutton-Brock y Godfrey 1991, Williams 1994, D'Alba 2000, Badzinski *et al.* 2001, Andersson y Alisauskas 2002, Dzialowski y Sotherland 2004). En el emu *Dromaius novahollandiae* la cantidad de albumen, yema y cascarón varían proporcionalmente al tamaño del huevo además de estar relacionados con las características del pollo a la eclosión (Dzialowski y Sotherland 2004). En los gansos de Canadá *Branta canadensis interior* y el ganso de las nieves *Chen caerulescens caerulescens*, el tamaño del huevo predice el contenido de nutrientes del huevo y de los pollos (Badzinski *et al.* 2001). En el "Eider" Rey *Somateria spectabilis*, el tamaño del huevo está relacionado positivamente con las reservas de lípidos, proteínas, el tamaño de los músculos y

probabilidad de supervivencia de los pollos (Andersson y Alisauskas 2002). Si el volumen del último huevo es más pequeño que el resto de la puesta entonces aumenta la diferencia de tamaño de los pollos a la eclosión, lo que en especies donde las crías compiten por el alimento disminuye las probabilidades de supervivencia de esa cría y facilita la reducción de la nidada en caso de estrés alimenticio, en cambio, si el último huevo es más grande aumentan sus posibilidades de supervivencia facilitando así la supervivencia de toda la nidada (Slagsvold *et al.* 1984).

Finalmente, la mayor parte de los estudios de inversión femenina se han obtenido a partir de caracteres estáticos que despliega el macho, es decir, que señalan la condición del individuo en el momento en que invirtió en la señal pero no indican necesariamente la condición actual del animal (Burley 1988, Petrie y Williams 1993, Rhode 1999, Kodric-Brown y Nicoletto 2001, Pilastro *et al.* 2003). Los estudios que evalúan el papel de caracteres dinámicos en la inversión maternal se han basado en la conducta (Balzer y Williams 1998, Cunningham y Russel 2000), y hasta el conocimiento del autor no hay estudios con aves que vinculen caracteres coloridos dinámicos como el color del pico o de las patas con la inversión de la hembra en la puesta.

El bobo de patas azules

El bobo de pata azules *Sula nebouxii* es un ave marina socialmente monógama de larga vida –20 años aproximadamente- que anida en islas del Océano Pacífico (Nelson 1978), y que puede reproducirse durante varias temporadas con la misma pareja (Torres R comunicación personal). El cortejo puede durar varias semanas, durante este período machos y hembras realizan una serie de conductas estereotipadas en las cuales muestran repetidamente las patas a la pareja (Nelson 1978, Osorio-Beristain y Drummond 1998, Torres y Velando 2003). El bobo de patas azules es una especie promiscua; en una muestra de trece parejas se observó que al menos siete hembras tuvieron cópulas extrapareja (Osorio-Beristain

y Drummond 1998), aunque se desconoce hasta el momento si estas cópulas extrapareja resultan en paternidad extrapareja. Sin embargo, se han descrito conductas por parte del macho, como el resguardo de pareja (Osorio-Beristain y Drummond 1998) y la expulsión del primer huevo cuando su certeza de paternidad es baja (Osorio-Beristain y Drummond 2001), que podrían haber evolucionado para proteger la paternidad, lo que sugiere que el riesgo de perder paternidad en esta especie podría ser alto.

El color de las membranas de las patas es un carácter sexualmente dimórfico y altamente variable entre individuos (Espinosa 2004). Un estudio reciente en que se privó de alimento a cinco machos durante 48 horas encontró que el color de las patas de los machos experimentales cambió de un azul turquesa a un azul oscuro, comparado con el grupo control que si recibió alimento, además de recobrar el tono azul turquesa después de alimentarlos (Torres y Velando 2003, Velando *et al.* en revisión), lo que indica que el color de las patas es un carácter muy dinámico y que depende en parte de la condición nutricional del individuo; También se ha demostrado experimentalmente que el color de las patas es una señal bajo elección de la hembra. En este estudio el color de las patas de machos durante el cortejo se modificó a un azul más oscuro y se registró el cortejo del macho y de la hembra (Torres y Velando 2003). Los resultados indican que las hembras apareadas con machos con patas de color más oscuro, parecido al color de animales en baja condición nutricional, disminuyeron su tasa de cortejo y las cópulas totales comparadas con las hembras controles (Torres y Velando 2003). Finalmente, un estudio reciente encontró una relación entre el peso de la primer cría a la eclosión y el color de las patas del macho, lo cual sugiere que la hembra podría estar modulando su inversión en los huevos en relación al atractivo de su macho (Espinosa 2004).

Los bobos de patas azules ponen de 1 a 3 huevos, la puesta modal es de 2 huevos (Nelson 1978, Drummond *et al.* 1986). Ambos padres participan en la incubación de la puesta que inicia desde que se pone el primer huevo y proveen cuidado biparental a las crías (Guerra y Drummond 1995). El intervalo de puesta

entre el huevo 1. y 2 es de 5.1 días (rango 2-8 días) y el intervalo de eclosión es de 4.0 días (Drummond *et al.* 1986). La incubación dura 41 días y el período de crianza 180 días aproximadamente (Nelson 1978, Torres y Drummond 1999). La probabilidad de eclosión así como el tamaño y sobrevivencia de la cría durante los primeros diez días están relacionados con el volumen del huevo (D'Alba 2000), por lo que un ajuste de la hembra en su inversión en cada huevo tendría repercusiones en su éxito reproductivo.

El objetivo del presente estudio es evaluar si las hembras del bobo de patas azules modifican sus decisiones reproductivas ajustando la inversión de recursos en la puesta en función del color de las patas de su macho, un carácter altamente dinámico. Para ello se llevaron a cabo dos experimentos, en el primero se manipuló la condición del macho durante el cortejo aplicándole un reto inmunológico y se registró la conducta de cortejo de la hembra, así como su inversión en la puesta (fecha de puesta y volumen de la puesta). En el segundo experimento, dos días después de puesto el primer huevo, se modificó el color de las patas de los machos hacia un azul más oscuro, semejante al de individuos en baja condición nutricional, y se analizó la inversión de la hembra en el huevo dos y el intervalo de puesta.

HIPÓTESIS Y PREDICCIONES

Experimento 1. El handicap de la inmunocompetencia plantea un compromiso entre los costos energéticos de montar una respuesta inmune a parásitos y los recursos que se invierten para la reproducción –por ejemplo, producir y mantener señales sexuales costosas o la inversión en el cuidado de la progenie (Wesneat y Birkhead 1998, Faivre *et al.* 2003). Si se inocula un antígeno inerte se pueden evaluar los efectos de activar el sistema inmune excluyendo los efectos negativos de la infección *per se*. En este caso el LPS (ver métodos) induce una respuesta inflamatoria por la activación de células de respuesta no específica del sistema inmune como heterófilos y linfocitos B y T en cuestión de horas, la cual es seguida de la producción de anticuerpos específicos contra el antígeno LPS (Bonneaud *et al.* 2003). Esta respuesta inmunológica en machos del bobo de patas azules puede dar lugar a una disminución en su condición general que podría resultar en disminución en la intensidad de cortejo (Bonneaud *et al.* 2003), o disminución de la intensidad del color de sus patas –atractivo (Faivre *et al.* 2003)-, del peso o del esfuerzo parental durante la incubación (Ilmonen 2000, Råberg *et al.* 2000). Si lo anterior ocurre, la hembra podría ajustar su inversión en la puesta en función de la condición del macho maximizando el balance costo-beneficio en un evento reproductivo en que obtendrá pocos beneficios.

Hipótesis 1: Las hembras ajustan su inversión reproductiva en función de la condición inmunológica de su pareja reflejada en el color de las patas. Esperamos que con respecto a las hembras apareadas con machos en el grupo control:

- 1.1) Las hembras apareadas con machos experimentales a los que se les impuso un reto inmunológico cortejarán menos.
- 1.2) Las hembras apareadas con machos experimentales retrasarán la puesta.

1.3) Las hembras apareadas con machos experimentales tendrán un volumen de puesta menor respecto a las apareadas con machos control.

1.4) Las hembras apareadas con machos experimentales estarán más pesadas después de completar la puesta, como resultado de una menor inversión en la puesta.

Experimento 2. El color de las patas del bobo de patas azules refleja su condición nutricional, por lo que un macho cuyo color de patas sea opaco –y entonces refleje mala nutrición- probablemente invertirá más tiempo en actividades de forrajeo (mantenimiento) y disminuirá su inversión en la incubación y el cuidado de las crías. Consecuentemente, para maximizar su éxito reproductivo total una hembra apareada con un macho cuyo color de patas refleje estrés nutricional debería ajustar (disminuir) la inversión de recursos en la puesta. Para evaluar si las hembras ajustan su inversión en la puesta en relación al color de las patas de su macho, se diseñó un experimento que consistió en disminuir, una vez puesto el primer huevo, el atractivo del macho pintándole las patas de un azul opaco (como en Torres y Velando 2003).

Hipótesis 2: Las hembras ajustan su inversión en la puesta en función del color de las patas de su pareja. En particular esperamos que:

2.1) El segundo huevo tendrá menor volumen en los nidos del grupo experimental que en los del grupo control.

2.2) El intervalo de puesta entre el huevo uno y dos en nidos experimentales será mayor que en nidos controles.

MÉTODOS

El estudio se llevó a cabo del 20 de enero al 3 de marzo del 2004 en la colonia reproductiva del bobo de patas azules que se encuentra en el Parque Nacional Isla Isabel, Nayarit, México.

Experimento 1

Manipulación de la condición inmunológica del macho.

Durante la noche, se capturaron 50 machos que estuvieran en pareja (perchados junto a una hembra) utilizando la técnica de lampareo que consiste en deslumbrar al animal y tomarlo por la cabeza. Las aves en este experimento se capturaron en dos días consecutivos en la zona denominada Costa Fragatas, dentro de los cuadrantes del estudio a largo plazo que mantiene el laboratorio de Conducta Animal del Instituto de Ecología de la UNAM, por lo que todos los machos capturados estaban anillados. Los machos capturados se pesaron (± 10 g), y se marcaron individualmente pintándoles un número sobre las plumas del pecho con un plumón indeleble no tóxico y se asignaron aleatoriamente al grupo control (24) o experimental (25); el número permitió identificar a los individuos a distancia durante las observaciones de conducta. De cada individuo se obtuvieron tres medidas del color de las membranas interdigitales de la pata izquierda usando un espectrofotómetro (MINOLTA CR-2600d); se utilizó el promedio de las tres mediciones para los análisis. El espectrofotómetro dispara un haz de luz sobre la pata que al rebotar cuantifica el valor de reflectancia para longitudes de onda comprendidas entre los 360 y 740 nm (± 10 nm). Para obtener un índice de color se utilizaron los valores de reflectancia de las longitudes de onda comprendidas entre los 460 y 620 nm; en este rango el ojo de los bobos de patas azules es más sensible (Reed 1987) además de ser la zona que presenta mayor variación de

reflectancia entre individuos. Para ello se utilizó la suma de la reflectancia entre el rango 460 a 620 nm (croma verde) dividida entre el valor total de reflectancia para cada animal. El índice de color cuantifica el porcentaje de reflectancia del croma verde respecto al total de reflectancia de la curva espectral de cada animal

Para manipular la condición de los machos en el grupo experimental se aplicó una inyección intraperitoneal de un antígeno inerte, 2.6 ml de solución 0.5 mg/ml de Lipopolisacárido (LPS) de membrana de *Escherichia coli* (serotipo 0.55:B5, SIGMA L2880) en 1 ml de solución buffer fosfato (PBS) que al inocularse produce una reacción inmunológica sin desatar una infección replicante; este tratamiento se ha utilizado exitosamente en otros estudios (Bounneaud *et al.* 2003). A los machos en el grupo control se les aplicó una cantidad idéntica de PBS. Para evaluar el efecto del tratamiento, 5-6 días después de la primera captura los machos fueron recapturados, pesados y se les midió el color de las patas siguiendo el mismo protocolo antes descrito. Para evaluar si el cortejo de la hembra está relacionado con la condición del macho se observó el cortejo a los 4 días de la captura. Las parejas se observaron durante un día de las 0730 a 1130 y de 1530 a 1800 hrs desde 3 casetas instaladas a una distancia aproximada de 7 – 10 m. Desde cada caseta un observador registró de 2 a 5 parejas. Se registró para el macho y la hembra la presencia/ausencia en la arena de cortejo cada 10 minutos, las frecuencias absolutas de cópulas intra y extrapareja (descripción en Osorio-Beristain y Drummond 1998), y de las conductas de cortejo, las frecuencias intra y extrapareja de sky-pointings, paseos y nidos (descripción en Nelson 1978).

Mediante recorridos cada 2 días por el área de estudio, se obtuvo la fecha de puesta y se marcaron los nidos con una estaca numerada conforme se fueron estableciendo. Se midió el largo y ancho de los huevos con un vernier (± 0.1 mm) diez días después de la puesta del primer huevo (H1) para calcular su volumen. El volumen se obtuvo a partir de la ecuación:

$$\text{Volumen} = 0.51 * L * B^2 \quad (\text{Hoyt 1979})$$

Donde L es la longitud del huevo y B es el diámetro mayor.

Una vez completada la puesta (10 días después del huevo 1), se capturó a las hembras para medir el peso (± 10 g). Las hembras se capturaron en promedio 11.16 ± 1.87 días después de la puesta del H1 y no hubo diferencias en las fechas de captura entre controles y experimentales ($t_{1,37} = -0.48$, $p = 0.62$).

Experimento 2

Manipulación del color de las patas al inicio de la incubación.

Este experimento se realizó en Costa Fragatas y la Playa de las Monas, excluyendo los cuadrantes del estudio a largo plazo del Laboratorio de Conducta Animal. Al inicio del experimento se realizó un recorrido para ubicar y marcar todos los nidos presentes en la zona de estudio. Se consideró como nidos nuevos a aquellos que aparecieron sin marca en los recorridos subsiguientes llevados a cabo cada dos días. Para hacer más estricto el criterio sólo se incluyeron los nidos cuyo huevo era de un tono azulado que es característico de un huevo puesto el mismo día (observación personal). Los nidos nuevos se marcaron con un banderín que marcaba la fecha de puesta para facilitar su captura. Se registró la fecha de puesta y a la siguiente noche (máximo dos noches) se capturó al macho mientras incubaba utilizando la técnica de lampareo. Solamente se capturó a animales echados sobre el nido, por lo que no hay posibilidad de asignar incorrectamente un macho a un nido. Los nidos fueron asignados aleatoriamente al grupo control (37) o experimental (33). Se obtuvo una medida de color de la pata con el protocolo descrito en el experimento anterior, se marcaron los nidos con una estaca numerada y al huevo uno (H1 de aquí en adelante) con un lápiz de grafito. El tratamiento experimental consistió en pintar las membranas de las patas del macho con un crayón de maquillaje azul de base lipídica no tóxico y resistente al agua; la pintura se lava completamente de las patas del ave entre 5 y 10 días después de su aplicación (Torres y Velando 2003). En el grupo control se midió el

color de las patas y se simuló el tratamiento experimental: se colocó el crayón dentro de una bolsa de plástico y se simuló su aplicación en las membranas de las patas. Adicionalmente, para simular las manchas accidentales por el contacto con las patas pintadas que presentaron los machos en el grupo experimental, se pintaron con el crayón unas pequeñas manchas en la parte baja del abdomen de los machos controles. El tiempo de manipulación entre animales controles y experimentales fue similar: aproximadamente 5 minutos. Los nidos se revisaron a partir del segundo día de la manipulación para registrar la fecha de puesta del segundo huevo (H2 de aquí en adelante) y el intervalo de puesta; cuando la hembra puso el H2 se midió con un vernier (± 0.1 mm) el largo y ancho de ambos huevos para obtener el volumen. La revisión de los nidos para medir un posible tercer huevo continuó hasta el día diez después de puesto el H1 en recorridos cada tres días. Para homogenizar el intervalo entre la manipulación y la puesta del segundo huevo, en el análisis solo se consideraron nidos que hallan puesto el segundo huevo por lo menos 3 días después de la captura; se excluyeron cuatro nidos cuyo intervalo entre la captura y la puesta del segundo huevo fue de 2 días. De la muestra inicial ($n=70$) se eliminaron además 11 nidos: 7 nidos que fueron abandonados por causas naturales –se observó un adulto al menos al día siguiente de la manipulación pero al segundo o tercer día el nido fue abandonado-, 4 posiblemente por efectos de perturbación por nuestra manipulación y dos que no pusieron segundo huevo, dejando la muestra en 53 nidos (controles = 27, experimentales = 26).

Análisis de los datos

Se utilizaron modelos lineales generales, salvo en los casos en que se indica otra prueba; todos los análisis fueron de dos colas. Se utilizó el programa Systat 10.2 para calcular los modelos. En los resultados se reportan medias y el error estándar.

Manipulación de la condición inmunológica del macho

En el análisis para evaluar el efecto del tratamiento sobre el color, la variable dependiente es el color final, el modelo incluyó el tratamiento como factor y el color inicial como variable continua (1). El análisis del peso final de los machos incluyó el tratamiento como factor y el peso inicial como variable continua (2). Se comparó también el tiempo que pasaron los machos experimentales y controles en el sitio de cortejo (3). Los modelos utilizados fueron los siguientes:

- Color final de las patas= Tratamiento +Color inicial de las patas (1)
Peso final= Tratamiento + Peso inicial (2)
Presencia del macho en el sitio = Tratamiento (3)

La tasa de cortejo intrapareja se obtuvo para machos y hembras por separado y se calculó como el total de conductas de cortejo dividido entre el tiempo que pasaron en la arena de cortejo (cortejo por hora). La tasa de cópulas se calculó como el número total de cópulas intra-pareja dividido por el tiempo en pareja (cópulas por hora). En el análisis solo se incluyeron parejas en las que se registró por lo menos una hora a la hembra en el sitio de cortejo (n = 16 experimentales y 12 controles). Los modelos para analizar la tasa de cortejo de la hembra y la tasa de cópulas incluyeron el tratamiento como factor y la tasa de cortejo del macho como variable continua (4 y 5).

Tasa de cortejo de la hembra o tasa de cópulas intrapareja= tratamiento + tasa de cortejo del macho (4) y (5)

Las predicciones sobre la inversión de la hembra en la puesta (intervalo de puesta y volumen total de la puesta) se pusieron a prueba utilizando modelos que incluyeron el tratamiento y el cambio del color de las patas y del peso de los

machos (6 y 7). En los análisis en que se comparó el peso y color de las patas de las hembras controles y experimentales 10 días después de completada la puesta se incluyó el volumen de la puesta como variable continua (8 y 9).

Intervalo de puesta o volumen de la puesta = Tratamiento + Δ color + Δ peso
(6) y (7).

Peso de las patas de las hembras = Tratamiento + volumen de puesta
(8) y (9).

Manipulación del color de las patas del macho durante la incubación

Para evaluar el efecto del tratamiento en el volumen del segundo huevo y el intervalo de puesta se utilizaron modelo que incluyeron el tratamiento como factor, y el volumen del huevo 1, el color de las patas del macho antes de la manipulación y la fecha de puesta como covariables (10 y 11).

Volumen H2 = Tratamiento + Color inicial de las patas del macho + Volumen H1
(10).

Intervalo de puesta = Tratamiento + Color inicial de las patas del macho +
Volumen H2
(11).

RESULTADOS

Experimento 1. Manipulación de la condición inmunológica del macho

Antes de la exposición al reto inmunológico los machos en los grupos control y experimental no diferían en el color de las patas ($t_{1,48}=-0.94$, $p=0.30$), o el peso ($t_{1,48}=-0.65$, $p=0.51$).

Efecto de la manipulación en el macho

El color de las patas observado en la recaptura estuvo positivamente relacionado con el color de las patas durante la primera captura ($F_{1,37}=70.07$, $p<0.001$), principalmente en los machos del grupo experimental (Interacción $F_{1,37}=7.10$, $p=0.01$; Figura 1b). La intensidad de reflectancia en el color final de las patas de los machos expuestos al antígeno LPS disminuyó en el grupo experimental y aumentó en el grupo control ($F_{1,37}=7.22$, $p=0.01$; Figura 1a).

Los machos de ambos grupos perdieron peso, sin embargo la pérdida en peso de los machos experimentales fue en promedio mayor que la de los machos controles (Controles: 1.5%, Experimentales: 2.7%; $F_{1,36}=5.43$, $p=0.02$; Figura 2a). El peso inicial estuvo positivamente relacionado con el peso final ($F_{1,36}=9.36$, $p=.004$), aunque la relación fue más fuerte para los machos del grupo experimental que para los machos del grupo control, donde se puede observar mas variación (interacción $F_{1,36}=5.38$, $p=0.02$; Figura 2b).

No se detectaron diferencias significativas en el tiempo que pasaron en el sitio de cortejo los machos del grupo experimental (3.22 ± 0.50 hrs) y el grupo control (2.30 ± 0.46 hrs; $F_{1,48}=1.77$, $p=0.20$). Tampoco hubo diferencias en la tasa de cortejo intrapareja de los machos de ambos grupos ($t_{1,27}=0.25$, $p=0.80$).

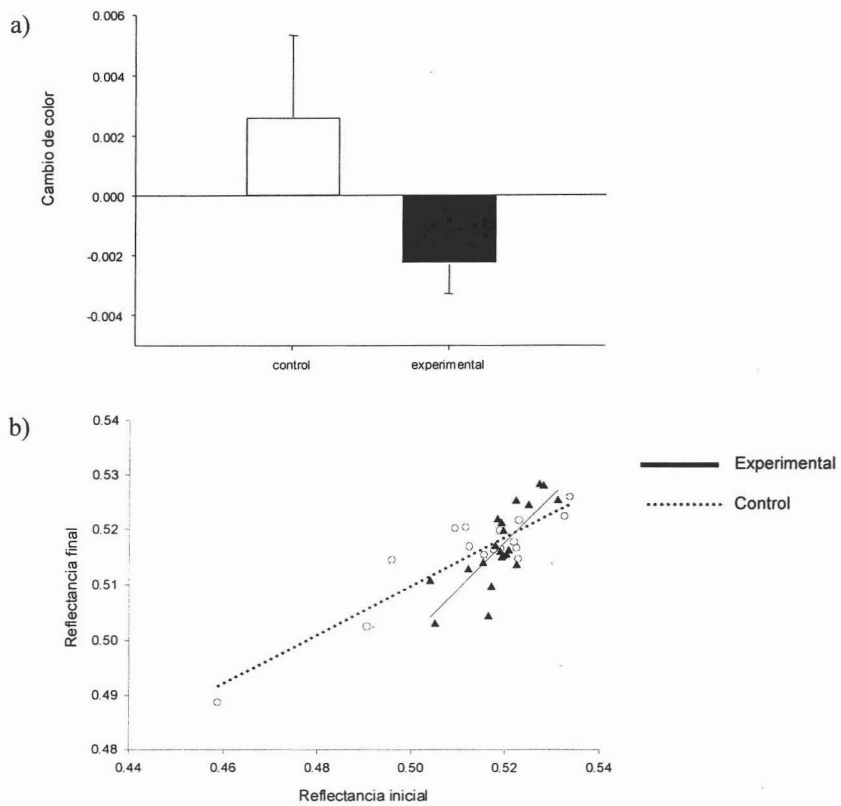


Figura 1. Efecto de la inoculación del tratamiento experimental LPS (n=21) y control PBS (n=16) en el color de las patas de los machos cinco días después de la manipulación durante el período de cortejo. a) Los machos del grupo control mostraron un incremento en la reflectancia final mientras que los del grupo experimental disminuyeron su porcentaje final de reflectancia. b) Relación entre el color inicial y final de las patas en los machos del grupo experimental y control.

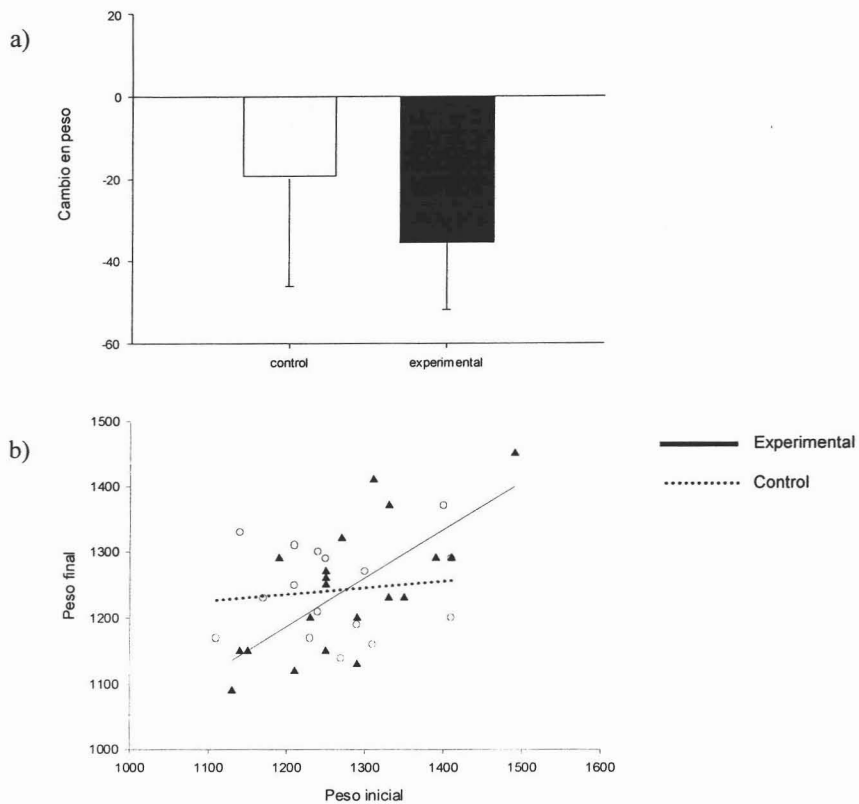


Figura 2. Efecto de la inoculación del tratamiento experimental LPS (n=21) y control PBS (n=16) en el peso de los machos cinco días después de la manipulación durante el período de cortejo. a) Cambio en peso de los machos en los grupos control y experimental. b) Relación entre el peso inicial y el peso final en los machos controles y experimentales.

Respuesta de la hembra a la manipulación del macho

La tasa de cortejo intrapareja de las hembras en el grupo experimental ($4.0 \pm 1.36h$) fue 47% menor que la tasa de cortejo de las hembras en el grupo control ($7.6 \pm 1.9h$; $F_{1,27}=4.26$, $p=0.04$; Figura 3a). La tasa de cortejo de los machos de ambos grupos estuvo relacionada positivamente con la tasa de cortejo de la hembra ($F_{1,28}=16.79$, $p<0.001$; Figura 3b).

La tasa de cópulas intrapareja no fue diferente entre los grupos control (0.33 ± 0.09) y experimental (0.36 ± 0.11 ; $F_{1,27}=0.10$, $p=0.75$), y no estuvo relacionada con el cortejo del macho ($F_{1,27}=2.29$, $p=0.14$). Solo se registraron cuatro hembras con conducta extrapareja, dos experimentales y dos controles. No se registraron cópulas extrapareja.

No se encontraron diferencias en el número de días a la puesta después de la manipulación del macho entre los nidos experimentales (13.2 ± 1.6) y controles (12.5 ± 1.5 ; $F_{1,30}=0.25$, $p=0.61$; Figura 4a). Tampoco se encontró relación entre el número de días a la puesta después de la manipulación y el cambio en color ($F_{1,30}=0.03$, $p=0.85$) o el cambio en peso ($F_{1,30}=0.19$, $p=0.66$) del macho.

La probabilidad de establecer una puesta no fue diferente entre los tratamientos: 80% de las parejas control y 76% de las parejas experimental establecieron una puesta ($\chi^2=0.001$, $p=1.00$). El volumen de la puesta no fue diferente entre tratamientos ($F_{1,30}=0.26$, $p=0.61$; Figura 4b), ni tampoco estuvo relacionada con el cambio en el color de las patas del macho ($F_{1,30}=0.82$, $p=0.37$), o el cambio en peso del macho ($F_{1,30}=0.66$, $p=0.42$).

El peso de la hembra diez días después de puesto el primer huevo no fue diferente entre tratamientos (control: 1649.48 ± 106.5 g y experimental: 1633.4 ± 110.2 g; $F_{1,37}=0.04$, $p=0.84$), y no estuvo relacionado con el volumen de la puesta ($F_{1,37}=0.001$, $p=0.97$).

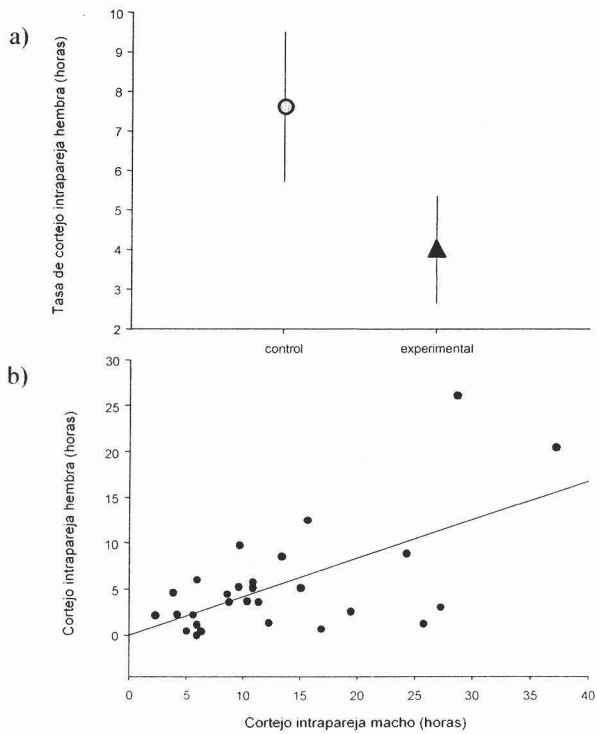


Figura 3. Tasa de cortejo intrapareja en las parejas experimentales (n=16) y controles (n=12) a los cuatro días de la manipulación. a) Tasa de cortejo de las hembras del grupo experimental y control. b) Relación entre la tasa de cortejo de hembras y machos.

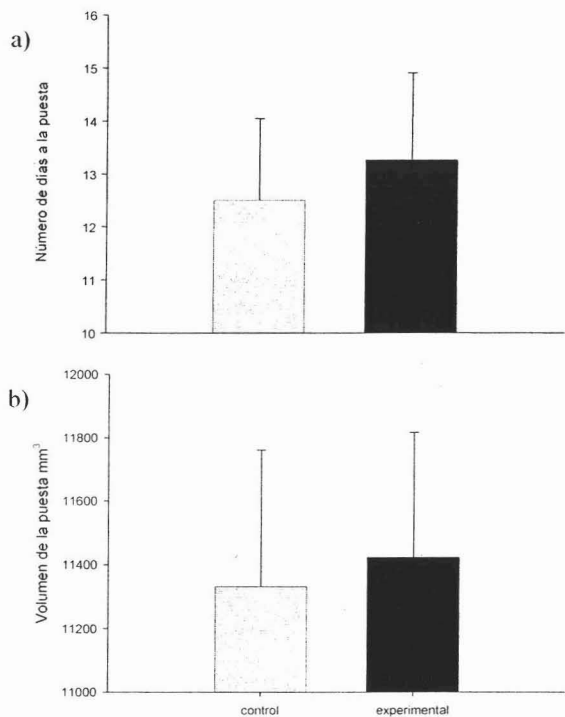


Figura 4. Inversión reproductiva en huevos de las hembras apareadas con machos a los que se les aplicó un reto inmenológico. a) El número de días a la puesta de nidadas experimentales (n=19) y controles (n=20). b) Volumen total de la puesta de hembras experimentales (n=19) y controles (n=21).

TESIS CON
FALLA DE ORIGEN

Experimento 2. Manipulación del color de las patas del macho

Antes de la manipulación, los machos en el grupo control y experimental no eran diferentes en el color de las patas ($t_{1,51}=-0.84$, $p=0.40$). Tampoco los nidos controles o experimentales difirieron en la fecha de puesta ($t_{1,51}=0.96$, $p=0.33$) o el tamaño del huevo uno ($t_{1,51}=-0.12$, $p=0.89$).

De acuerdo con la predicción, el volumen del segundo huevo difirió entre los grupos control y experimental ($F_{1,51}=9.24$, $p=0.004$; Figura 5a). El volumen del segundo huevo fue 6% más pequeño en el grupo experimental respecto al grupo control (control $H1= 5,388 \pm 129.05 \text{ mm}^3$, $H2= 5,543.29 \pm 112.58 \text{ mm}^3$; experimental $H1= 5410.51 \pm 106.07 \text{ mm}^3$, $H2= 5,253.87 \pm 703.44 \text{ mm}^3$; Figura 5a). El volumen del segundo huevo estuvo relacionado positivamente con el volumen del primer huevo ($F_{1,51}=25.53$, $p<0.001$), pero esta relación fue diferente en puestas controles y experimentales (interacción $F_{1,51}=8.14$, $p=0.006$; Figura 5a). En puestas experimentales, para casi cualquier volumen del primer huevo, el volumen del segundo huevo fue más pequeño que en el grupo control (Figura 5b).

El intervalo de puesta entre el huevo 1 y 2 no fue diferente entre tratamientos ($F_{1,51}=0.42$, $p=0.83$; Control= 4.64 ± 0.19 y Experimental= 4.56 ± 0.29), y tampoco estuvo relacionado con el color de patas antes de la manipulación ($F_{1,51}=1.88$, $p=0.17$), o al volumen del huevo 2 ($F_{1,51}=2.12$, $p=0.15$).

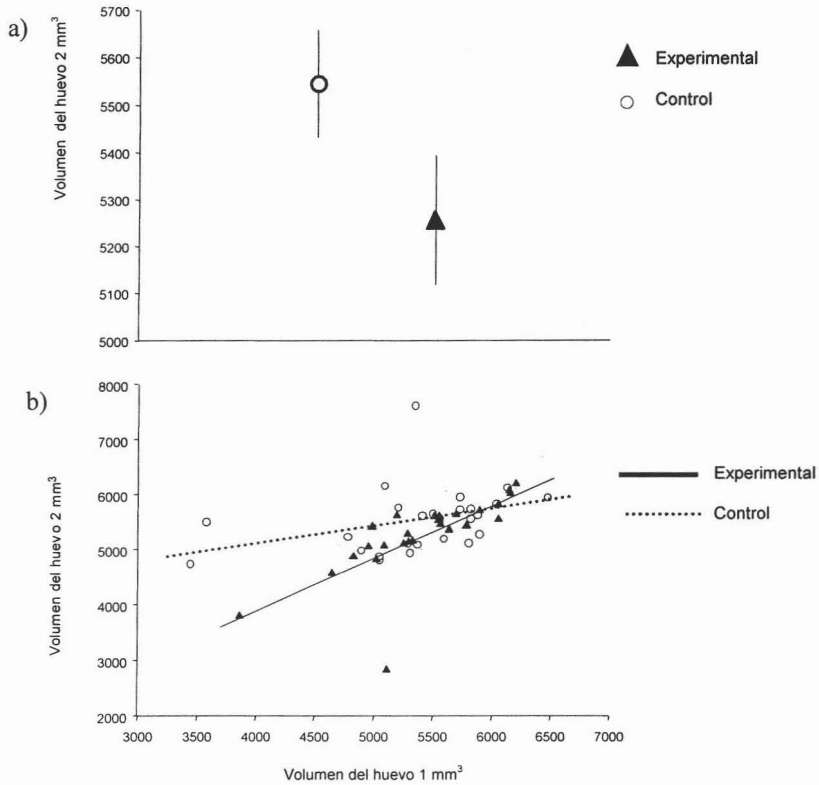


Figura 5. Inversión de recursos en huevos por hembras apareadas con machos a los que se modificó el color de las patas con maquillaje después de puesto el primer huevo, simulando el color de patas más opaco de los machos en estrés nutricional. a) Volumen del segundo huevo puestos por hembras del grupo experimental (n=26) y el grupo control (n=27). b) Relación entre el volumen del primero y segundo huevos en los grupos experimental y control.

DISCUSION

Manipulación de la condición inmune en el macho

La activación del sistema inmunológico resultó en una disminución del color de las patas y mayor pérdida de peso en los machos del grupo experimental. Los machos en el grupo experimental mostraron menor reflectancia final de color en las membranas de las patas respecto a los machos del grupo control, lo que sugiere que el color de las patas depende en parte de la condición inmunológica del animal. Desconocemos cual podría ser el mecanismo que relaciona la actividad inmunológica con el color de las patas de los bobos. Se ha sugerido que el color en algunas señales sexuales depende de pigmentos carotenoides, los cuales son moléculas que los animales no pueden sintetizar por lo que deben obtenerlos a partir de la dieta (Lozano 1994, Faivre *et al.* 2003). Los carotenos además de usarse como pigmentos cumplen funciones importantes como inmunoestimulantes, como amortiguadores del estrés oxidativo que se produce cuando se activa una respuesta inmunológica, para prevenir el cáncer o en la protección del tejido retinal, entre otras funciones (Davidson *et al.* 1993, von Schantz 1999, Vershinin 1999, Lozano 2001, Mozaffarieh *et al.* 2003). El costo de la respuesta inmune en relación a los caracteres de historia de vida depende del acceso del hospedero a recursos limitados y a la inversión requerida para otras funciones costosas (Bonneaud *et al.* 2003). Debido a que los carotenos son recursos limitantes, solo los organismos en muy buena condición inmunológica y de salud podrán invertirlos en producir señales sexuales muy coloridas, por lo que el color podría reflejar la condición inmune del animal (Lozano 1994, Faivre *et al.* 2003). La hipótesis del handicap de la inmunocompetencia supone que al activar el sistema inmune y montar una maquinaria celular de defensa específica en contra de patógenos potenciales, en este caso un antígeno inerte, el organismo debe destinar recursos para la activación del sistema inmune en lugar de asignarlos hacia el mantenimiento de una señal sexual atractiva (Wesneat y Birkhead 1998, Lochmiller

y Deerenberg 2000). Desconocemos como se produce el color de las patas en los bobos de patas azules. Sin embargo los resultados de este estudio sugieren que en el bobo de patas azules probablemente existe un compromiso entre la cantidad de recursos que se asignan para mantener el color de las patas, carácter bajo preferencia femenina (Torres y Velando 2003), y los que se asignan para montar una respuesta inmunológica contra parásitos, y por lo tanto el color de las patas puede ser utilizado por las hembras para evaluar la condición de los machos.

Estudios previos han encontrado que la estimulación con LPS resulta en la reducción de la ingesta de comida y peso corporal, además de un aumento en el gasto metabólico durante el reposo (Bonneaud *et al.* 2003). La exposición al LPS tiene efectos en el metabolismo energético de los animales, como el incremento en la utilización de glucosa en tejidos periféricos (Feingold y Grunfeld 1992), la aceleración en la lipólisis, proteólisis, y glicólisis que proporcionan la energía necesaria para montar la respuesta inmune y hacer frente a la infección (Lochmiller y Deerenberg 2000). Este comportamiento de enfermedad puede tener una función adaptativa si permite al organismo sobreponerse a la infección y aumentar las probabilidades de supervivencia (Bonneaud *et al.* 2003). En nuestro estudio, tanto los machos del grupo experimental como los del grupo control perdieron peso, los machos del grupo experimental perdieron 1.2% más peso que los del grupo control, sin embargo los machos de ambos grupos no difirieron en el tiempo que pasaron en la arena de cortejo o en la tasa de cortejo. Estos resultados sugieren que los bobos, bajo situaciones de estrés, podrían estar asignando recursos de forma diferente a funciones importantes para la sobrevivencia y la reproducción: por un lado los machos expuestos al reto inmunológico no disminuyeron las tasas de cortejo y el tiempo que pasaron en el sitio de cortejo comparado con los machos controles, pero disminuyeron la inversión para mantener el color de patas atractivo y perdieron peso. Estos compromisos entre diferentes componentes de la inversión reproductiva podrían servir a la hembra para evaluar la condición de su pareja y en función de ello ajustar su inversión reproductiva.

Las hembras apareadas con machos expuestos al antígeno LPS, que tuvieron un color de patas más opaco respecto a los machos controles, mostraron una menor tasa de cortejo intrapareja. Además, la tasa de cortejo intrapareja de la hembra estuvo positivamente relacionada con la tasa de cortejo intrapareja del macho. El componente de motivación asociado a la conducta y color de las patas del macho es un elemento importante para explicar la conducta de la hembra (Slater 1985). Se ha propuesto que la motivación de las hembras podría estar gobernada por sistemas sensoriales en los que la intensidad de estimulación neural está relacionada a la intensidad del ornamento del macho (Ryan 1999). Dado que en los bobos el período de cortejo dura varias semanas, es factible suponer que durante este período los animales se comuniquen mutuamente acerca de su condición y esto sirva para estimular fisiológicamente a la hembra a cortejar o establecer una puesta. Si la hembra percibe una disminución en el color de las patas o en la tasa de cortejo de su macho probablemente disminuye su motivación a cortejar. Este resultado apoya la idea de que el color de las patas de los machos puede servir como una señal sexual u ornamento aún después de haberse formado las parejas (Torres y Velando 2003), ya que al ser muy dinámico informa de manera continua sobre la condición del animal durante el período de cortejo y podría permitir a las hembras ajustar su inversión en ese evento reproductivo en función de la condición de salud presente del macho.

El color de las patas puede estar relacionado con beneficios directos (hipótesis del buen padre, Heywood 1989, Linville 1998, Rhode 1999, Massaro *et al.* 2003) o indirectos (buenos genes, Zahavi 1975; hijo bonito Weatherhead y Robertson 1979) para la hembra, derivados de aparearse con cierto macho o bien puede ser el resultado de una preferencia arbitraria (Fisher 1915). Si la hembra percibe poco valor en un evento reproductivo, como resultado de un decremento en el atractivo del macho, puede disminuir su inversión en el cortejo y receptividad para copular o emplear estrategias alternativas de apareamiento como lo es el cortejo y las cópulas extrapareja. Sin embargo, en el presente estudio no se registraron cópulas extrapareja ni tampoco que las hembras apareadas con

machos experimentales mostraran mayor cortejo extrapareja que las hembras apareadas con machos control. Solamente en 4 de 31 hembras se observó cortejo extrapareja (dos hembras del grupo experimental y dos hembras del grupo control). A pesar de disminuir la tasa de cortejo intrapareja de la hembra, el cambio en el color de las patas de los machos experimentales no aumentó la frecuencia de conductas extrapareja de sus hembras en el periodo en que se realizaron los registros.

Contrario a lo esperado, no detectamos efectos significativos del tratamiento o el cambio en el color de las patas del macho sobre la fecha de puesta, la probabilidad de establecer una puesta, el número de huevos en el nido o en el volumen total de la puesta. Tampoco el cambio en peso de los machos estuvo relacionado con la fecha o volumen de puesta. El color de las patas es una característica altamente dinámica. El color de las patas de machos a los que se privó de alimento durante 48 horas cambió de un azul turquesa a un azul oscuro, y de regreso a un azul turquesa cuando fueron realimentados (Torres y Velando 2003, Velando *et al.* en prep.). En el presente estudio, la aplicación del reto inmunológico se llevó a cabo en promedio 11 días antes de la puesta, y la formación del huevo en el tracto reproductivo de la hembra posiblemente ocurre entre 2-7 días antes de la puesta (Gill 1990). Desconocemos la duración del efecto del LPS sobre el color de las patas, sin embargo es posible que el cambio en color haya ocurrido y desaparecido fuera del periodo de puesta de la hembra por lo que no se detectó ningún efecto en las variables de inversión reproductiva medidas. También es posible que el cambio en el color de las patas de los machos expuestos al reto inmune no sea suficiente para desalentar a la hembra a invertir en la puesta o que la hembra utilice estrategias alternativas no detectadas por el diseño experimental como las cópulas extrapareja o la elección selectiva de esperma después de copular para maximizar los beneficios de la reproducción.

Debido a que no hubo efecto del tratamiento en el número de huevos y volumen de puesta era poco probable encontrar un efecto en la condición de la hembra reflejada en su peso. Las hembras apareadas con machos expuestos al

reto inmune no tuvieron un peso distinto al de las hembras apareadas con machos del grupo control. Tampoco el volumen total de la puesta estuvo relacionado con la condición final de la hembra. Es posible que el hecho de haber pesado a las hembras diez días después de iniciada la puesta no nos permitió detectar efectos si es que los hubiera. Sin embargo, tomando en cuenta que la inversión en la puesta de las hembras apareadas con machos de ambos grupos no difirió, es poco probable que aún en el caso de que se hubieran pesado en una fecha más cercana a la puesta se hubieran detectado diferencias en peso entre hembras controles y experimentales.

En conclusión, los machos expuestos a un reto inmunológico disminuyeron la calidad de la señal sexual, el color de las patas, y perdieron peso, sin embargo mantuvieron una tasa de cortejo y tiempo en el sitio de cortejo similar a los machos en el grupo control. Las hembras utilizaron el color de las patas del macho para su conducta reproductiva mas inmediata, en este experimento disminuyeron la tasa de cortejo. Sin embargo, aún cuando el color de las patas refleja honestamente el estado inmunológico del macho no detectamos efectos en la inversión reproductiva primaria de las hembras (número de huevos o volumen total de la puesta).

Manipulación del color de las patas

Los resultados indican que en los bobos de patas azules existe variación en el tamaño de los huevos entre diferentes nidos, no obstante, dentro de una misma puesta el volumen del segundo huevo está relacionado con el volumen del primer huevo; las hembras que ponen un primer huevo grande ponen un segundo huevo grande, mientras que las hembras que ponen un primer huevo pequeño ponen también un segundo huevo pequeño. Esta variación sugiere una posible relación entre las cualidades fenotípicas (condición) o genotípicas de la hembra y su capacidad para asignar recursos al huevo. Es probable que una hembra en buena condición nutricional durante el período de puesta sea capaz de proveer una mayor

cantidad de recursos a los huevos que una hembra en baja condición nutricional (diferencias fenotípicas; Blount *et al.* 2001, Whittingham y Schwabl 2001, Reynolds *et al.* 2003). Además, también es posible que las hembras de talla más grande pongan huevos más grandes que las hembras de talla más pequeña (diferencias genotípicas), o que tanto la condición como las diferencias genéticas afecten la inversión reproductiva primaria de la hembra.

Acorde con la predicción, las hembras apareadas con machos a los cuales se les manipuló experimentalmente el color de las patas pusieron huevos de menor volumen comparadas con las hembras apareadas con machos controles de patas más brillantes. Aunado a esto, los resultados encontrados durante el cortejo en el experimento anterior y por Torres y Velando (2003) sugieren fuertemente que el color de las patas del macho es un carácter sujeto a selección intersexual por parte de las hembras y que afecta las decisiones reproductivas de las mismas.

Es posible que el color de patas del macho sirva como señal que indica a las hembras acerca de la condición de su macho y de los posibles beneficios o costos de tener una pareja con las patas de un determinado color. Un estudio en el bobo de patas azules en el que se intercambiaron nidadas para diferenciar los efectos genéticos y directos del cuidado parental, encontró evidencia de que los pollos criados por padres adoptivos con patas de tono más verde (azul turquesa) tienen una mayor tasa de crecimiento durante los primeros 15 días de vida (Velando *et al.* en prensa), que es el período en que normalmente ocurre la muerte de los críos subordinados (Osorio y Drummond 1995), por lo que beneficios directos (i.e. mayor alimento a las crías) pueden ser lo que el color de las patas indica. Sin embargo, no pueden descartarse beneficios indirectos ya que los efectos genéticos paternos parecen influir, en menor grado que los del padre adoptivo, en la condición de los pollos a las dos semanas de edad, aunado a que en el bobo de patas azules se presentan cópulas extrapareja (Osorio-Bersitain y Drummond 1998) y probablemente paternidad extra-pareja, donde las hembras copulan con machos que no proveerán de cuidado paterno alguno a las crías.

La teoría de historias de vida supone que existe una disyuntiva entre el número de descendientes y la calidad de los mismos, en aves de vida larga puede existir además un compromiso entre la reproducción actual y futura (Stearns 1992). En el caso de los bobos es posible que un macho sujeto a estrés alimenticio se ocupe más de recuperar su condición y menos del cuidado de su progenie, maximizando al menos de manera momentánea el compromiso entre la reproducción actual y su supervivencia, dejando a la hembra la mayor parte del cuidado de la nidada. A la hembra se le presentan varias opciones no excluyentes para maximizar su desempeño reproductivo: 1) compensar la falta de inversión del macho, 2) disminuir su inversión ante las escasas expectativas de éxito (menor volumen del segundo huevo o no poner segundo huevo), o 3) abandonar el nido en busca de un macho más atractivo (posiblemente con mas posibilidades de invertir en la crianza).

El color de las patas es una característica muy dinámica por lo que es probable que en los machos su color se recupere en pocos días, además si tomamos en cuenta que los bobos se reproducen con la misma pareja durante varias temporadas (Torres R comunicación personal), es probable que experiencias reproductivas previas permitan a la hembra "tomar la decisión" de compensar una falta temporal de inversión en el cuidado de la progenie por parte del macho. Sin embargo, en caso de que la condición reflejada en el color de las patas no mejore después de algunos días, aumentar el esfuerzo parental disminuye el valor reproductivo residual de la hembra, por lo que compensar la falta de apoyo del macho en un evento reproductivo que puede reportar escasos beneficios no sería la mejor opción independientemente de su experiencia en pareja.

Para disminuir la inversión en un evento reproductivo en nuestro experimento la hembra podría a) no poner otro huevo con el mismo macho, b) modificar el intervalo de puesta para modificar el intervalo de eclosión, o c) invertir menos recursos en el segundo huevo. Los resultados no apoyan lo primero, la probabilidad de poner un segundo huevo no fue diferente entre controles y experimentales. Solamente 2 hembras de 70 no pusieron el segundo huevo,

ambas apareadas con un macho del grupo control, por lo que la manipulación del color de las patas no afectó el número de huevos que la hembra puso. Esto puede deberse a que la hembra está preparada fisiológicamente para poner un segundo huevo antes de la manipulación (Whittow 2000); además en los bobos es frecuente que alguno de los huevos se pierda o no eclosionen, por lo que el segundo huevo funciona como seguro para evitar perder un evento reproductivo (Forbes y Mock 1994, Mock y Forbes 1995)

Los bobos de patas azules incuban desde la puesta del primer huevo por lo que un aumento en el intervalo de puesta significaría un aumento en el intervalo de eclosión, lo cual se sabe que disminuye la probabilidad de supervivencia de los segundos críos, facilitando a su vez la reducción de la nidada (Osorno y Drummond 1995). El intervalo de puesta en los nidos controles y experimentales no fue diferente, lo que indica que las hembras no modificaron esta variable en relación al color de las patas del macho. Es probable que existan restricciones fisiológicas en las hembras o que la selección ha actuado favoreciendo un intervalo óptimo con un rango de variación limitado (Osorno y Drummond 1995). Si una hembra está fisiológicamente preparada para el segundo huevo y su macho cambia de súbito en atractividad, entonces una opción que le queda es invertir menos recursos en el segundo huevo. Los resultados del experimento apoyan fuertemente esta predicción. En los bobos de patas azules, el invertir menos recursos en un huevo implica una disminución en las probabilidades de eclosión y supervivencia de la cría (D'Alba 2002), por lo que las hembras podrían estar facilitando la reducción de la nidada en relación a su probabilidad de éxito reflejada de alguna manera en el color de las patas del macho, evitando de esta manera el costo de invertir cuidado parental en progenie que no llegará a la independencia (Slagsvold 1984, Royle *et al.* 2001). Si el color de las patas indica la condición nutricional del macho, entonces la regla de pulgar de las hembras puede ser "invierte poco si tu pareja posee patas con color azul opaco e invierte más si posee patas con color azul brillante".

Finalmente, abandonar el evento reproductivo cuando el macho no es atractivo podría implicar costos para la hembra. En primer lugar hay que notar que la hembra ha invertido tiempo y energía en cortejar con su macho, defender un territorio y poner un huevo; si la hembra abandona el nido pierde toda esta inversión. Segundo, no existe garantía de que encuentre una mejor pareja ya avanzada la temporada reproductiva dado que probablemente los machos más atractivos ya estén apareados. Además, un estudio reciente en la población de bobos de Isla Isabel durante varios años muestra que los pollos nacidos cuando la temporada reproductiva está avanzada disminuyen considerablemente su probabilidad de reclutamiento, es decir, de incorporarse a la población reproductiva (Drummond *et al.* 2003). Por lo tanto, la estrategia de abandono no parece ser la más adecuada para las hembras en términos adaptativos dado el balance de los posibles costos y beneficios. En nuestro estudio cuatro nidos control y tres experimentales abandonaron la puesta por lo cual no existe evidencia de que las hembras deserten cuando están apareadas con un macho de color de patas poco atractivo.

El volumen del huevo está relacionado con su contenido energético: yema, albumen, lípidos, proteínas y agua (Badzinski *et al.* 2001, Dzialowski y Sotherland 2003; revisión en Williams 1994), y la composición del huevo afecta el desarrollo y supervivencia de los embriones (Mousseau y Fox 1998, Gil *et al.* 1999, Royle *et al.* 2001, Andersson y Alisauskas 2002). Es probable que en el bobo de patas azules, la variación del volumen del huevo implique también variación en la cantidad de recursos asignados. Sería interesante investigar si las hembras están variando la composición del huevo por ejemplo en concentración de proteínas, carotenos u hormonas en relación al atractivo del macho.

Los datos sugieren que las hembras poseen una notable capacidad para modificar su inversión reproductiva en una ventana de tiempo muy corta (intervalo de puesta promedio del grupo experimental=4.6 días). El color de las patas es un carácter sumamente dinámico que puede variar con la condición inmunológica y nutricional del individuo. Indica la condición nutricional actual del macho y no su

capacidad para invertir en la señal semanas antes como los caracteres estáticos. El hecho de que las hembras sean capaces de ajustar su inversión en la puesta en periodos muy cortos de acuerdo a la condición presente del macho sugiere que en esta especie han evolucionado mecanismos en las hembras para ajustar sus decisiones reproductivas coordinados con un sistema de señales sexuales muy dinámico en los machos. En este caso, las hembras del grupo experimental enfrentaron una situación en donde su macho cambió de súbito el color de las patas hasta un tono azul oscuro muy cercano al de los animales sujetos a estrés nutricional. La manipulación simula una condición que puede ocurrir en la naturaleza, por lo cual la respuesta de la hembra puede entenderse como una adaptación que le permite modificar sus decisiones reproductivas aún después de haber escogido pareja, e incluso, después de haber copulado con su macho y puesto el primer huevo.

La inversión maternal diferencial puede ser una estrategia evolutiva importante para que mediante la selección sexual las hembras optimicen la cantidad y calidad de la progenie que producen en relación a las probabilidades de éxito de un evento reproductivo dado, evaluado a través de la variación en los caracteres fenotípicos ("atractividad") de su pareja, y que en especies iteróparas, como el bobo de patas azules dicha inversión tiene repercusiones en el éxito reproductivo de por vida de los animales. La inversión diferencial podría además tener efectos importantes en la tasa a la que evolucionan algunos caracteres facilitando el establecimiento y rápida adaptación de las poblaciones a nuevos ambientes (Sheldon 2002). En el gorrión *Passer domesticus* se ha encontrado que las hembras modifican el sexo y crecimiento de las crías en relación al orden de eclosión, de manera distinta entre dos poblaciones diferentes, aumentando la supervivencia de las crías (Badyaev 2002). Esta estrategia ha derivado en la rápida colonización de áreas ecológicamente distintas en Norteamérica por los gorriones que además ha sido acompañada de una fuerte divergencia poblacional en dimorfismo sexual (Badyaev *et al.* 2000).

En resumen, los resultados apoyan la hipótesis de que las hembras son capaces de modificar su inversión reproductiva en los huevos en relación al color de las patas del macho en una ventana de tiempo muy corto. Para un ave de larga vida esta estrategia puede ser importante para maximizar el éxito reproductivo vitalicio.

BIBLIOGRAFÍA

- Andersson M.** 1986. Evolution of condition-dependent sex ornaments and mating preferences: sexual selection based on viability differences. *Evolution* 40:804-816.
- Andersson M.** 1994. *Sexual Selection*. Princeton University Press.
- Andersson V.** y Alisauskas R. 2002. Composition and growth of King Eider ducklings in relation to egg size. *The Auk* 119: 62-70.
- Badyaev V.** y Martin T. 2000. Sexual dimorphism in relation to current selection in the house finch. *Evolution* 54:987-997.
- Badzinski S.,** Davidson-Ankney C., Leafloor J. y Abraham K. 2002. Egg size as a predictor of nutrient composition of eggs and neonates of Canada Geese (*Branta canadensis interior*) and Lesser Snow Geese (*Chen caerulescens caerulescens*). *Canadian Journal of Zoology* 80:333-341.
- Balzer A.** y Williams T. 1998. Do female zebra finches vary primary reproductive effort in relation to mate attractiveness? *Behavior* 135: 297-309.
- Blount J.,** Surai P., Nager R., Houston D., Møller A., Trewby M. y Kennedy M. 2001. Carotenoids and egg quality in the lesser black-backed gull *Larus fuscus*: a supplemental feeding study of maternal effects. *Proceedings of the Royal Society of London Series B* 269:29:36.
- Burley N.** 1986. Sexual selection for aesthetic traits in species with biparental care. *The American Naturalist* 127:415-445.
- Burley N.** 1988. The differential allocation hypotheses: an experimental test. *American Naturalist* 132:611-628.

En resumen, los resultados apoyan la hipótesis de que las hembras son capaces de modificar su inversión reproductiva en los huevos en relación al color de las patas del macho en una ventana de tiempo muy corto. Para un ave de larga vida esta estrategia puede ser importante para maximizar el éxito reproductivo vitalicio.

BIBLIOGRAFÍA

- Andersson M.** 1986. Evolution of condition-dependent sex ornaments and mating preferences: sexual selection based on viability differences. *Evolution* 40:804-816.
- Andersson M.** 1994. *Sexual Selection*. Princeton University Press.
- Andersson V.** y Alisauskas R. 2002. Composition and growth of King Eider ducklings in relation to egg size. *The Auk* 119: 62-70.
- Badyaev V.** y Martin T. 2000. Sexual dimorphism in relation to current selection in the house finch. *Evolution* 54:987-997.
- Badzinski S.,** Davidson-Ankney C., Leafloor J. y Abraham K. 2002. Egg size as a predictor of nutrient composition of eggs and neonates of Canada Geese (*Branta canadensis interior*) and Lesser Snow Geese (*Chen caerulescens caerulescens*). *Canadian Journal of Zoology* 80:333-341.
- Balzer A.** y Williams T. 1998. Do female zebra finches vary primary reproductive effort in relation to mate attractiveness? *Behavior* 135: 297-309.
- Blount J.,** Surai P., Nager R., Houston D., Møller A., Trewby M. y Kennedy M. 2001. Carotenoids and egg quality in the lesser black-backed gull *Larus fuscus*: a supplemental feeding study of maternal effects. *Proceedings of the Royal Society of London Series B* 269:29:36.
- Burley N.** 1986. Sexual selection for aesthetic traits in species with biparental care. *The American Naturalist* 127:415-445.
- Burley N.** 1988. The differential allocation hypotheses: an experimental test. *American Naturalist* 132:611-628.

- Bonneaud C.**, Mazuc J., Gonzalez G., Haussy C., Chastel O., Faivre B. y Sorci G. 2003. Assessing the costs of mounting an immune response. *The American Naturalist* 161 (3): 367-379.
- Cunningham E.** y Russel A. 2000. Egg investment is influenced by male attractiveness in the mallard. *Nature* 404: 74-77.
- Darwin C.** 1859. Sobre el origen de las especies. UNAM.
- Darwin C.** 1871. The descent of man and selection in relation to sex. Murray. London.
- Davidson A.**, Rosseau E. y Dunn B. 1993. Putative anticarcinogenic actions of carotenoids: nutritional implications. *Canadian Journal of Physiological Pharmacology* 71:732-745.
- De Lope F.** y Møller A. 1993. Female reproductive effort depends on the degree of ornamentation of their mates. *Evolution* 47: 1152-1160.
- Drummond H.**, Torres R. y Krishnan V. 2003. Buffered development: resilience after aggressive subordination in infancy. *The American Naturalist* 161:794-807.
- Dzialowski E.** y Sotherland E. 2004. Maternal effects of egg size on emu *Dromaius novahollandiae* egg composition and hatchling phenotype. *The Journal of Experimental Biology* 207:597-606.
- D'Alba L.** 2000. Inversión diferencial en el bobo de patas azules *Sula nebouxii*. Facultad de Ciencias, Universidad Autónoma del Estado México.
- Eberhard W.** 1996. Female control: sexual selection by cryptic female choice. Princeton University Press.
- Espinoza I.** 2004. Color y condición en el bobo de patas azules *Sula nebouxii*. Tesis de Licenciatura. Facultad de Ciencias. UNAM.
- Faivre B.**, Grégoire A., Prévault M., Cézilly F. Y Sorci G. 2003. Immune activation rapidly mirrored in a secondary sexual trait. *Science*: 300: 103.
- Forbes L.** y Mock D. 1994. Proximate and ultimate determinants of avian reduction. En *Infanticide and Parental Care*. Harwood academic publishers.

- Gil D.**, Graves J., Hanzon N. y Wells A. 1999. Male attractiveness and differential testosterone investment in zebra finch eggs. *Science* 286:126-128.
- Gil D.** 2003. Golden eggs: maternal manipulation of offspring phenotype by egg androgen in birds. *Ardeola* 50: 281-294.
- Gill F.** 1990. Ornithology. Freeman and Company.
- Guerra M.** y Drummond H. 1995. Reversed sexual size dimorphism and parental care: minimal division of labour in the blue-footed booby. *Behavior* 132: 479-496.
- Griffith S.**, Owens I. y Burke T. 1999. Environmental determination of a sexually selected trait. *Nature* 400:358-359.
- Hamilton W.** y Zuk M. 1982. Heritable true fitness and bright birds: a role for parasites. *Science* 218:384-387.
- Heywood J.** 1989. Sexual selection by the handicap mechanism. *Evolution* 43:1387-1397.
- Hill G.** 1990. Female house finches prefer colourful males: sexual selection for a condition-dependent trait. *Animal Behaviour* 40:563-572.
- Hill G.** 1992. Proximate basis of variation in carotenoid pigmentation in male house finches. *The Auk* 109:1-12.
- Horak P.**, Ots I., Vellau H., Spottiswoode C. y Møller A. 2001. Carotenoid-based plumage coloration reflects hemoparasite infection and local survival in breeding great tits. *Oecologia* 126:166-173.
- Hoyt D.** 1979. Practical methods of estimating volume and fresh weight of bird eggs. *The Auk* 96:73-77.
- Ilmonen P.**, Taarna T. y Hasselquist D. Experimentally activated immune defence in female pied flycatchers results in reduced breeding success. *Evolution* 59:267:665-670
- Iwasa Y.**, Pomiankowski A. y Nea S. 1991. The evolution of costly mating preferences II. The "handicap" principle. *Evolution* 45: 1431-1442.
- Kirkpatrick M.** 1982. Sexual selection and the evolution of female choice. *Evolution* 36:1-12.

- Kodric-Brown** A. y Nicoletto P. 2001. Female choice in the guppy (*Poecilia reticulata*): the interaction between male color and display. Behavioral Ecology and Sociobiology 50:346-351.
- Limbourg** T., Mateman A., Andersson S. y Lessells C. 2004. Female blue tits adjust parental effort to manipulated male UV attractiveness. Proceedings of the Royal Society of London Series B. 271:1903-1908.
- Linville** S., Breitwisch R. y Schilling A. 1998. Plumage brightness as an indicator of parental care in northern cardinals. Animal Behaviour 55: 119-127.
- Ligon** J. 1999. The evolution of avian breeding systems. Oxford University Press.
- Lochmiller** R. y Deerenberg C. 2000. Trade-offs in evolutionary immunology: just what is the cost of immunity. Oikos 88: 87-98.
- Lozano** G. 1994. Carotenoids, parasites and sexual selection. Oikos 70:309-311.
- Lozano** G. 2001. Carotenoids, Immunity, and sexual selection: Comparing apples and oranges. The American Naturalist 158:200-203.
- Massaro** M., Davis L. y Darby J. 2003. Carotenoid-derived ornaments reflect parental quality in male and female yellow-eyed penguins (*Megadyptes antipodes*). Behavioral Ecology and Sociobiology 55:169-175.
- Mazuc** J., Chastel O. y Sore G. 2003. No evidence for differential maternal allocation to offspring in house sparrow (*Passer domesticus*). Behavioral Ecology 14:340-347.
- Mozaffarieh** M., Sacu S. y Wedrich A. 2003. The role of the carotenoids, lutein and zeaxanthin, in protecting against age related macular degeneration: A review based on controversial evidence. Nutritional Journal 2:20-28
- Mock** D. y Forbes L. 1995. The evolution of parental optimism. Trends in Ecology and Evolution 10:130-134.
- Møller** A. P. 1994. Sexual selection and the barn swallow. Oxford University Press.

- Møller A. P.** y De Lope F. 1995. Differential allocation and sexual ornamentation. *Evolution* 49:1290-1292.
- Møller A.** y Thornhill R. 1998. Male parental care, differential parental investment by females and sexual selection. *Animal Behaviour* 55:1507-1515.
- Mousseau T.** y Fox W. 1998. The adaptive significance of maternal effects. *Trends in Ecology and Evolution* 13:403-406.
- Negro J.,** Bortolotti R., Tella J., Fernie K. y Bird M. 1998. Regulation of integumentary colour and plasma carotenoids in American Kestrels consistent with sexual selection theory. *Functional Ecology* 12:307-312.
- Nelson J.** 1978. The Sulidae: gannets and boobies. Oxford University Press.
- Osorio-Beristain M.** y Drummond H. 1998. Non aggressive mate guarding by the blue-footed booby: a balance of female and male control. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 43:307-315.
- Osorio-Beristain M.** y Drummond H. 2001. Male boobies expel eggs when paternity is in doubt. *Behavioral Ecology* 12:16-21.
- Osorno J. L.** y Drummond H. 1995. The function of hatching asynchrony in the blue-footed booby. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 37:265-273.
- Petrie M.** y Williams A. 1993. Peahens lay more eggs for peacocks with larger trains. *Proceedings of the Royal Society of London Series B* 251:127-131.
- Pilastro A.,** Griggio M. y Matessi G. 2003. Male rock sparrows adjust their breeding strategy according to female ornamentation: parental or mating investment. *Animal Behaviour* 66:265-271.
- Pryke S.,** Andersson S. y Lawes M. 2001. Sexual selection of multiple handicaps in the red-collared widowbird: female choice of tail length but not carotenoid display. *Evolution* 55:1452-1463.
- Qvarnstrom A.,** Paert T. y Sheldon B. 2000. Adaptive plasticity in mate preferences linked to differences in reproductive effort. *Nature* 405:344-347.
- Reed J R.** 1987. Scotopic and photopic. *Ethology* 76:33-35.

- Reynolds S.**, Schoech S. y Bowman R. 2003. Nutritional quality of prebreeding diet influences breeding performance of the Florida scrub-jay. *Oecologia* 134:308-316.
- Rohde P.**, Johnsen A. y Lijfeld J. 1999. Parental care and sexual selection in the bluethroat, *Luscinia s. svecica*: A field-experimental test of the differential allocation hypothesis. *Ethology* 105:651-663.
- Royle N.**, Surai P. y Hartley I. 2001. Maternally derived androgens and antioxidants in bird eggs: complementary but opposing effects? *Behavioral Ecology and Sociobiology* 12:381-385.
- Rutstein A.**, Gilbert L., Slater P. y Graves J. 2004. Mate attractiveness and primary resource allocation in the zebra finch. *Animal Behaviour* 68: 1087-1094.
- Ryan M.** 1999. Sexual selection and mating systems en Krebs J. y Davies N. *Behavioural ecology: an evolutionary approach*. Blackwell Science.
- Saino N.**, Ferari R., Martinelli M., Rubolini D. y Møller A. P. 2002. Early maternal effects mediated by immunity depend on sexual ornamentation of the male partner. *Proceedings of the Royal Society of London Series B* 269:1005-1009.
- Sheldon B.**, Merila, J., Qvarnström A., Gustafsson L. y Ellegren H. 1997. Paternal genetic contribution to offspring condition predicted by size of male secondary sexual character. *Proceedings of the Royal Society of London Series B* 264: 297-302.
- Sheldon B.** 2000. Differential allocation: tests, mechanisms and implications. *Trends in ecology and evolution* 15:397-402.
- Slagsvold T.**, Sandvik J., Rofstad G., Lorensten Ö. y Husby M. 1984. On the adaptive value of intraclutch egg size variation in birds. *The Auk* 101:685-697.
- Stearns S.** 1992. *The evolution of life histories*. Oxford University Press
- Torres R.** y Drummond H. 1999. Does large size make daughters of the blue-footed booby more expensive than sons?. *Journal of Animal Ecology* 68: 1133.

- Torres R.** y Velando A. 2003. A dynamic trait affects pair assessment in the blue-footed bobby *Sula nebouxii*. *Behavioural Ecology and Sociobiology* 55:65.
- Vershinin A.** 1999. Biological functions of carotenoids - diversity and evolution. *BioFactors* 10:99-104.
- Von Schantz T.**, Bensch S., Grahn M., Hasselquist D. y Witzell H. 1999. Good-genes, oxidative stress and condition-dependent sexual signals. *Proceedings of the Royal Society of London Series B* 266: 1-12.
- Velando A.**, Torres R. y Espinosa I. 2003. Male coloration and chick condition in the blue footed booby: a cross-fostering experiment. **En prensa.**
- Velando A.**, Beamonte y R. Torres R. Male skin colour in blue-footed booby: a rapid honest signal used in female investment. *Biology letters*, en revisión.
- Wesneat D.** y Birkhead T. 1998. Alternative hypotheses linking immune system and mate choice for good genes. *Proceedings of the Royal Society of London Series B* 265: 1065-1073.
- Weatherhead P.** y Robertson J. 1979. Offspring quality and the polygyny threshold 'the sexy son hypothesis'. *The American Naturalist* 113:201-208.
- Whittingham L.** y Schwabl H. 2001. Maternal testosterone in tree swallow eggs varies with female aggression. *Animal Behaviour* 62:1-5.
- Whittow C.** 2000. *Sturkie's avian physiology*. Associated Press.
- Williams T.** 1994. Intraspecific variation in egg size and egg composition in birds: effects on offspring fitness. *Biological Reviews* 68:35-59.
- Zahavi.** 1975. Mate selection-a selection for a handicap. *Journal of theoretical biology* 53:205-214.
- Zuk M.**, Thornhill R., Ligon D., Johnson K., Austad S., Ligon S., Thornhill N. y Costin C. 1990. The role of male ornaments and courtship behavior in female mate choice of red jungle fowl. *The American Naturalist* 136:459-473.