



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA  
DE MÉXICO

---

---

FACULTAD DE CIENCIAS

“Color y conducta: preferencias femeninas en *Sula  
nebouxii*”

**T E S I S**

QUE PARA OBTENER EL TÍTULO DE:

**BIÓLOGO**

PRESENTA:

**DANIEL MATÍAS GONZÁLEZ TOKMAN**

Tutor: Dra. Laura Roxana Torres Avilés



FACULTAD DE CIENCIAS  
UNAM

2006



Universidad Nacional  
Autónoma de México

Dirección General de Bibliotecas de la UNAM

**Biblioteca Central**



**UNAM – Dirección General de Bibliotecas**  
**Tesis Digitales**  
**Restricciones de uso**

**DERECHOS RESERVADOS ©**  
**PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL**

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

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

## Hoja de datos del Jurado

1. Datos del alumno

González  
Tokman  
Daniel Matías  
Universidad Nacional Autónoma de México  
Facultad de Ciencias  
Biología

2. Datos del tutor

Dra  
Laura Roxana  
Torres  
Avilés

3. Datos del sinodal 1

Dr  
Alejandro  
Córdoba  
Aguilar

4. Datos del sinodal 2

Dr  
Constantino de Jesús  
Macías  
García

5. Datos del sinodal 3

Dra  
Margarita  
Martínez  
Gómez

6. Datos del sinodal 4

Dr  
Alejandro Ariel  
Ríos  
Chelén

7. Datos del trabajo escrito

Color y conducta: preferencias femeninas en *Sula nebouxii*  
36 p  
2006

## **AGRADECIMIENTOS**

A Roxana, por la calidad del tiempo dedicado

A Laila, por su gran ayuda en el campo y en la ciudad

A Fabrice y René por ayudarme en el campo y la compu

A Adriana, Gabriel y Alberto por la gran ayuda en el campo

A toda la gente del laboratorio de Conducta Animal

A los sinodales, por sus comentarios y gran ayuda en este trabajo: Alejandro Ríos, Alex Córdoba, Margarita Martínez y Constantino Macías

A Hugo Sinelnicof y Gonzalo Vázquez por sus recomendaciones e ideas para la preparación de los maquillajes

A Laura Cházaro

A todos los pescadores de la isla Isabel

Al personal de la Semarnat y la Armada de México por los permisos y el apoyo logístico

A Diego, Navas, Migue y todos los grandes amigos, de aquí y de todas partes

A Fernanda, la mejor amiga, por tanto interesarse y tanto acompañarme

Y el mayor de todos, a la base: Ale, Mariano, Ceci, Adriana y Oscar.

<b>Índice</b>	<b>Página</b>
<b>Resumen</b>	1
<b>Introducción</b>	2
<b>Hipótesis</b>	9
<b>Metodología</b>	10
<b>Resultados</b>	
A. Experimento: manipulación del color de las patas de los machos	16
B. Descripción del cortejo de machos y hembras del grupo control y su relación con el color de las patas	18
<b>Figuras y tablas</b>	19
<b>Discusión</b>	
A. Experimento: manipulación del color de las patas de los machos	25
B. Descripción del cortejo de machos y hembras del grupo control y su relación con el color de las patas	27
<b>Bibliografía</b>	31

## RESUMEN

En el bobo de patas azules *Sula nebouxii*, existe elección femenina basada en el color de las patas de los machos, un carácter sexual dinámico dependiente de carotenos. Los machos en buena condición presentan colores de patas con reflectancias altas en longitudes de onda verdes (460-620 nm). En estas mismas longitudes de onda, los bobos de patas azules tienen una sensibilidad visual máxima y presentan la mayor variación inter-individual. En el presente estudio evaluamos la hipótesis de que las hembras prefieren a los machos con mayor reflectancia en longitudes de onda verdes del color de sus patas. Para ello manipulamos el color de las patas de un grupo de machos con un tratamiento que exageraba los picos verdes de reflectancia, y lo comparamos con un grupo control para determinar el efecto de la manipulación sobre la respuesta de las hembras en cortejo y tamaño y fecha de puesta. No encontramos diferencias significativas entre tratamientos en ninguna de las variables, y tampoco una relación entre ellas y las variables de color analizadas. La tasa de cortejo de los machos se relacionó con la tasa de cortejo de las hembras. En las parejas controles encontramos que los machos que mantuvieron tasas de cortejo mayores desplegaron patas con menor reflectancia en longitudes de onda verdes, y recibieron menos cortejo de sus parejas. Lo anterior sugiere un compromiso entre dos señales sexuales dinámicas.

## INTRODUCCIÓN

La selección sexual es un tema que fue discutido desde que Darwin escribió, en 1859, *El origen de las especies*, y que después abordó más extensivamente en *La descendencia del hombre y la selección en relación al sexo*, en 1871. Darwin se preguntaba por qué en un gran número de especies los sexos difieren, y por qué el macho es, generalmente, el sexo con fenotipo más elaborado. Desde entonces, se han propuesto dos mecanismos responsables de la evolución de los ornamentos sexuales elaborados o caracteres sexuales secundarios, presentes, principalmente, en los machos. El primero es la competencia entre machos, que ha llevado al desarrollo de caracteres apropiados para el combate por recursos o por parejas. El segundo mecanismo es la elección de pareja, que se refiere a la preferencia por individuos mejor ornamentados (revisado en Andersson, 1994). Los colores brillantes de las aves, principalmente de los machos, se han propuesto como ejemplos recurrentes de elección femenina, la cual ha llevado a la exageración de estos caracteres (Andersson, 1994; Hill, 1990).

Al escoger a sus parejas, las hembras estarían eligiendo a los machos ya sea para obtener beneficios directos, como mayor acceso a recursos o menor propensión a enfermedades (Kirkpatrick y Ryan, 1991) o indirectos, como mejores genes para sus descendientes (Hamilton y Zuk, 1982; Kodric-Brown y Brown, 1984; Torres y Velando, 2003; Zahavy, 1975). Por ejemplo, en el cernículo europeo (*Falco tinnunculus*), una especie de ave en la que el alimento para las hembras y las crías es provisto mayormente por los machos, las hembras prefieren aparearse con aquellos machos que reflejan, mediante plumajes más brillantes, una mejor habilidad para cazar (Palokangas *et al*, 1994). En el mirlo (*Turdus merula*), los machos preferidos por las hembras tienen una mejor respuesta inmune, y la reflejan en picos de colores más llamativos (Faivre *et al*, 2003). En el pavorreal (*Pavo cristatus*), los descendientes de machos con colas más elaboradas tienen mayor probabilidad de supervivencia (Petrie, 1994). Adicionalmente, la supervivencia de las crías del carricero tordal (*Acrocephalus arundinaceus*) está positivamente relacionada al repertorio de vocalización de sus padres (Hasselquist *et al*, 1996).

Se han propuesto varias hipótesis para explicar la evolución de la elección femenina (Revisado en Andersson, 1994). En 1930, Fisher propuso que cuando ocurre variación

en un carácter masculino que le confiere al macho ciertas ventajas en la supervivencia, las hembras que tengan una preferencia genética por ese carácter tendrán descendientes con la misma ventaja de supervivencia que el macho y con genes para la preferencia femenina por dicho carácter. El macho tendrá entonces, gracias a dicho carácter, además de ventajas en la supervivencia, un mayor éxito reproductivo. Aquellas hembras apareadas con machos atractivos (aunque no necesariamente superiores en otros componentes de adecuación) adquirirán una ventaja neta de adecuación, pues tendrán descendientes que habrán adquirido el atractivo de sus padres. Según esta hipótesis, la evolución de un carácter masculino y la de la preferencia de las hembras por dicho carácter será simultánea, y este proceso de coevolución llevará a expresiones cada vez más extremas del carácter y la preferencia, en un proceso desbocado. Este proceso de selección desbocada podría provocar que dicho carácter se vuelva desventajoso para el macho (en términos de supervivencia), y, por ende, la preferencia femenina por el carácter también se volvería desventajosa, pues los descendientes de dicha hembra tendrían una menor capacidad de supervivencia; en consecuencia el carácter desaparecería gradualmente.

Otra de las hipótesis que explica la evolución de la elección femenina es la selección por buenos genes (Zahavy, 1975; Hamilton y Zuk, 1982). Esta hipótesis sugiere que los machos difieren en su condición y viabilidad, y que estas características son heredables y pueden ser evaluadas por las hembras mediante la expresión de ornamentos exagerados o caracteres sexuales secundarios (Hamilton y Zuk, 1982; Andersson 1994). Un macho poseedor de caracteres sexuales secundarios elaborados tiene alguna desventaja de supervivencia provocada por la posesión de dicho carácter, pero, a pesar de ella, ha logrado sobrevivir. Un macho bien ornamentado estará reflejando, entonces, su calidad genética, y este es el motivo por el que será preferido por las hembras.

El grado de ornamentación de un macho podría ser utilizado por las hembras como indicador de resistencia a parásitos (Møller *et al.*, 1996), capacidad reproductiva (Palokangas *et al.*, 1994; Velando *et al.*, 2005) y eficiencia en el cuidado parental (Massaro, 2003; Sundberg y Larsson, 1994). Debido a que la capacidad de un macho de portar ornamentos costosos tiene una base genética, los descendientes de dicho macho tendrían mayores probabilidades de tenerla también, de modo que las hembras preferirían aparearse con ellos antes que con los portadores de ornamentos menos



desarrollados, pues obtendrían de estos últimos menos beneficios indirectos. A los caracteres sexuales secundarios que reflejan genuinamente la condición de un macho se les llama caracteres honestos.

Existen varios estudios que sugieren que algunos de los ornamentos sexuales señalan la calidad del macho que los posee (Zuk *et al.*, 1990; Keyser y Hill, 1999; Møller y Pomiankowsky, 1993; Kodric-Brown y Brown, 1984). Existen caracteres honestos que pueden comprometer la supervivencia de un individuo (Macías García *et al.* 1994), sin embargo, no todos los caracteres honestos representan una desventaja en la supervivencia (Kodric-Brown y Brown, 1984), por lo que podrían ser fisherianos (Møller y Pomiankowsky, 1993).

Dentro de los caracteres honestos más estudiados están aquéllos producidos por carotenos. Estos pigmentos son los responsables de coloraciones amarillas, naranjas y rojas en los peces (Kodric-Brown, 1989), y de los mismos colores del plumaje (Hill, 1990; Hill, 1992) y algunos integumentos de las aves (Velandó *et al.* 2006, Negro *et al.*, 1998). Al afectar la coloración, los carotenos afectan, en algunos casos, las preferencias femeninas (Hill, 1990; Lozano, 1994).

Los carotenos son compuestos hidrocarbonados, insolubles en agua, que los animales obtienen de la dieta, ya que no pueden producirlos *de novo*. Se encuentran principalmente en algas y plantas que los sintetizan, por lo que los animales herbívoros tienen un mayor acceso a ellos que los carnívoros, quienes deben obtenerlos de sus presas, particularmente del hígado, las gónadas, la epidermis y el exoesqueleto (revisado en Olson y Owens, 1998). Puesto que son escasos en la naturaleza, los carotenos son elementos costosos que, además de intervenir en la pigmentación sexual (Faivre *et al.*, 2003; Hill, 1992; Kodric-Brown, 1989), funcionan como antioxidantes absorbiendo radicales libres (Bendich, 1993; Olson, 1993), intervienen en la respuesta inmune (Olson y Owens, 1998; Faivre *et al.*, 2003; Horak *et al.*, 2001) y tal vez en la producción de hormonas esteroideas (Bendich, 1993). Se ha sugerido que los carotenos podrían ser costosos también debido a su posible toxicidad (Zahavy y Zahavy, 1997); así, sólo los individuos saludables podrían mostrarse atractivos para sus posibles parejas. Los individuos que tuvieran una mayor pigmentación provocada por carotenos estarían, pues, reflejando una buena condición (Blount, 2004).

En las aves, las hembras parecen basar su elección de pareja tanto en caracteres sexuales estáticos como en caracteres dinámicos (e.g. cortejo, integumentos; Zuk *et al.*, 1990; Zuk *et al.*, 1992). Los caracteres estáticos como el color del plumaje, son poco sensibles a los cambios ambientales aleatorios que podrían afectar su expresión, por lo que reflejan la calidad del macho al momento de la muda y rara vez al momento de la elección de pareja. Se ha observado que este tipo de caracteres son utilizados por las hembras en la elección de pareja en varias especies (de Lope y Møller, 2003; Keyser y Hill, 1999; Hill, 1990; Palokangas *et al.*, 1994). Los caracteres sexuales dinámicos, por su parte, reflejan la condición actual de un macho, pues varían de acuerdo al estado nutricional y de salud del macho portador (Folstad y Karter, 1992; Lozano, 1994; Negro *et al.* 1998; Zuk *et al.* 1990; Zuk *et al.* 1992).

Se ha analizado el papel de los caracteres dinámicos en la elección femenina de varias especies de aves. El color de las barbas en el gallo silvestre (*Gallus gallus*; Zuk *et al.* 1992), el color del pico en el pato norteño (*Anas platyrhynchos*; Omland 1996) y la alcueta oscura (*Aethia pusilla*; Jones y Montgomerie, 1992) y el número de carúnculas en el guajolote (*Melagris gallopavo*; Buchholz 1995) son ejemplos de caracteres dinámicos evaluados por las hembras en la elección de pareja. En especies monógamas, los caracteres dinámicos podrían, además de intervenir en la elección de pareja, hacerlo en el mantenimiento de la misma, pues la hembra podría evaluar continuamente la condición de su macho (Torres y Velando, 2003) y, de acuerdo a esto, ajustar su inversión reproductiva (Velando *et al.*, 2006).

En algunas aves se ha observado que las hembras apareadas con machos preferidos ponen huevos más grandes (Cunningham y Russell, 2000; Petrie y Williams, 1993; Bolton, 1991) y que esto se refleja en descendientes de mejor condición y con mejor capacidad de supervivencia (Anderson, 2001; Hasselquist *et al.*, 1996; Sheldon, *et al.*, 1997; Velando *et al.*, 2005). Se ha observado también que en los huevos provenientes de machos atractivos hay una mayor concentración de testosterona, lo que permite al pollo crecer más rápidamente, solicitar más alimento y ser más propenso a ser dominante (Gil *et al.*, 1999). Estas evidencias parecen indicar que la hembra está definiendo cuántos recursos asignará a la puesta en función del atractivo de su macho.

En algunas especies de aves, el atractivo de un macho podría afectar tanto la elección de la pareja social como la elección extrapareja (Johnsen *et al.*, 1998; Møller y Birkhead, 1994). Un macho portador de ornamentos desarrollados tendrá entonces un mayor éxito reproductivo, y podría tener descendientes con varias hembras en la misma temporada reproductiva. Las hembras, por su parte, podrán ser fertilizadas por machos más atractivos que su pareja social. En el presente estudio evaluamos el efecto de la variación experimental de un carácter honesto y altamente dinámico de los machos del bobo de patas azules, *Sula nebouxii*, sobre la respuesta de cortejo de las hembras después de la formación de la pareja.

El bobo de patas azules es un ave marina de larga vida, socialmente monógama, en la que son comunes las cópulas extrapareja (Osorio-Beristain y Drummond, 1998). En esta especie, tanto machos como hembras intervienen en el cuidado parental, por lo que ambos cortejan y eligen a la pareja (Espinosa 2004; Guerra y Drummond, 1995; Nelson, 1978). Las hembras ponen normalmente dos huevos en cada temporada reproductiva (Nelson, 1978).

En el bobo de patas azules, el color de las patas durante el cortejo es un carácter dimórfico: comparados con las hembras, los machos tienen las patas más brillantes y con mayores proporciones de verde y amarillo (Espinosa, 2004). El color de las patas en esta especie es una señal altamente dinámica, que cambia rápidamente de acuerdo a la condición nutricional. Los individuos bien alimentados tienen un color azul-turquesa brillante en sus patas, mientras que aquéllos en baja condición nutricional tienen las patas de color azul opaco (Velandó *et al.*, 2006).

Se ha observado que las hembras prefieren a los machos con patas de color azul-turquesa brillante, sobre aquéllos de patas de color azul opaco (Torres y Velandó, 2003, Velandó *et al.*, 2006). Existe un estudio (Torres y Velandó, 2003) que muestra que al manipular experimentalmente el color de las patas de los machos de *Sula nebouxii* para que tengan un color azul opaco, simulando condiciones de deficiencia nutricional, las hembras responden menos al cortejo de los machos.

Durante el cortejo típico de esta especie, las patas son desplegadas principalmente por los machos en dos conductas evidentes: en la primera, los machos aterrizan en sus

territorios con las membranas de las patas totalmente extendidas de forma paralela a su cuerpo, permitiendo aparentemente un alto contraste visual entre el azul de las patas y el plumaje blanco del pecho (Nelson, 1978). Esta conducta va seguida regularmente de otra conducta de exhibición de las patas (paseos), en la que el macho se para frente a su hembra y, con el cuello estirado y el pico apuntando hacia arriba, levanta alternadamente ambas patas, provocando el mismo contraste con el plumaje blanco del pecho que en la conducta anterior (Nelson, 1978).

A pesar de que existen datos de que en tegumentos como las patas, los colores UV, azul y verde son producidos por el acomodo de las fibras de colágeno de la dermis (Prum y Torres, 2003), se ha encontrado recientemente que existen pigmentos carotenoides en las patas del bobo de patas azules, y que el color turquesa de las patas es producido por la combinación del azul estructural y el amarillo de los carotenos (Velandó *et al.*, 2006).

La curva de reflectancia del color de las patas de los machos de *Sula nebouxii* en cortejo tiene dos picos: el mayor de ellos se encuentra en longitudes de onda cercanas al verde-amarillo. En estas mismas longitudes de onda se presenta el mayor rango de variación interindividual (R. Torres, datos no publicados). Mediante un experimento en el que se midió el movimiento de los ojos y la cabeza de un grupo de bobos de patas azules como respuesta a estímulos luminosos de distintas longitudes de onda, se demostró que el rango de mayor responsividad visual para esta especie está también en longitudes de onda verdes-amarillas (Reed, 1987), lo que sugiere que en este rango los bobos detectarán con mayor eficiencia las variaciones de color.

El segundo pico de reflectancia del color de las patas del bobo de patas azules se observa en longitudes de onda ultravioletas. Existen estudios descriptivos y experimentales que muestran que en algunas aves la coloración en el UV es una característica sexual. Por ejemplo, Johnsen y colaboradores (1998) redujeron el atractivo de los machos del pechiazul (*Luscinia svecica*), un ave monógama, bloqueando la reflectancia en las longitudes de onda ultravioletas de las plumas de la garganta, un carácter sexual secundario típico de esta especie. En el azulejo (*Guiraca caerulea*), las plumas ornamentales de los machos tienen reflectancias máximas en longitudes de onda ultravioletas y son, en parte, dependientes de la condición (Keyser y Hill, 1999). Adicionalmente, se conoce la capacidad de los bobos de patas azules de

detectar radiaciones en longitudes de onda ultravioletas, por lo que esta parte del color podría intervenir en la evaluación femenina de la pareja.

Al presentar carotenos, las patas del bobo de patas azules podrían estar reflejando honestamente la calidad del macho, y las hembras estarían prefiriendo a los machos con mayores proporciones de verde y amarillo en sus patas. Podría pensarse, entonces, que mientras más proporción de verde y amarillo tenga el color de las patas de un individuo, mejor será su capacidad de obtener alimentos ricos en carotenos. Solamente los individuos con buena condición nutricional y acceso a carotenos serían, entonces, capaces de desplegar una coloración brillante.

Al ser una especie de larga vida, las hembras deberían optimizar su inversión reproductiva, ajustando su conducta permanentemente, incluso después de la formación de la pareja, evaluando regularmente la calidad actual de su macho, (Chase, 1980; Winkler, 1987). En un experimento reciente (Velando *et al.*, 2006) en el que el color de las patas de algunos machos fue modificado para simular condiciones de deficiencia nutricional después de la puesta del primer huevo, las hembras redujeron su inversión en volumen al poner el segundo, lo que presumiblemente facilitaría la reducción de la nidada (D'Alba, 2000), y ajustaría su inversión reproductiva de acuerdo al color de patas del macho. Este experimento sugiere que las hembras pueden ajustar rápidamente su inversión reproductiva utilizando la expresión de un carácter sexual secundario honesto altamente dinámico.

Debido a que los machos atractivos parecen ser mejores proveedores de alimento para las crías (Velando *et al.*, 2005), la adecuación de las hembras podría verse afectada por la inversión parental del macho (Velando y Alonso-Álvarez, 2003). Si el color de las patas está reflejando continuamente la capacidad de forrajeo de un macho, una reducción en el color significaría una reducción en la condición del macho y, consecuentemente, una menor habilidad para aportar cuidado parental (Velando *et al.*, 2005) y/o una baja calidad genética (Hamilton y Zuk, 1982).

Los estudios realizados para determinar la preferencia femenina por el color de las patas de los machos del bobo de patas azules han concluído que dicho carácter ha evolucionado por selección sexual, sin embargo, se desconoce hasta ahora si la

preferencia de las hembras por el estado turquesa brillante de este carácter honesto se basa en la región verde-amarilla de la curva de reflectancia. En el presente estudio modificamos experimentalmente el color de las patas de machos en parejas establecidas, con un tratamiento que exageraba el pico de reflectancia en longitudes de onda verdes-amarillas, y registramos las conductas de cortejo de las hembras luego de la manipulación para determinar el efecto de dicho color sobre la conducta de cortejo de las hembras y el tamaño y la fecha de puesta. Este es el primer experimento en el que se usa una manipulación experimental que intenta aumentar el atractivo de los machos.

## **HIPÓTESIS**

Los machos del grupo experimental, cuyo color de patas se modificará para mostrar reflectancias mayores en longitudes verdes-amarillas, resultarán más atractivos para las hembras que los machos del grupo control. Los indicadores de que los machos experimentales son más atractivos serán que (1) obtendrán mayor respuesta de cortejo de sus parejas sociales, (2) recibirán mayor cortejo extrapareja, (3) conseguirán más cópulas intra- y extrapareja, (4) adelantarán la fecha de puesta, y (5) tendrán puestas más grandes que los machos del grupo control.

## **METODOLOGÍA**

El estudio se llevó a cabo en la colonia de bobos de patas azules de la Isla Isabel, Nayarit, México, de enero a marzo de 2005. Los machos de 69 parejas fueron capturados durante la noche utilizando la técnica de lampareo (Torres y Velando, 2003), y asignados aleatoriamente, 35 de ellos al grupo control y los 34 restantes al grupo experimental. Cada individuo capturado fue marcado con un anillo metálico numerado en la pata izquierda y un número en el pecho escrito con un marcador negro indeleble para facilitar su identificación durante las horas de observación conductual. Se consideró que un macho tenía pareja si una hembra perchaba junto a él al momento de la captura. Para evitar perturbación, la hembra que perchaba junto al macho capturado no fue capturada. Al momento de las observaciones se consideró como pareja de un macho focal a la hembra que le respondió cortejando y permaneció en la zona de cortejo por al menos una hora.

Las capturas fueron hechas durante cinco noches, con una diferencia de 13 días entre la primera y la última, procurando hacerlas en áreas pequeñas para maximizar el número de parejas observadas cada día por cada observador. De cada macho capturado se midió la longitud de la ulna izquierda ( $\pm 1$ mm). No se encontraron diferencias en la longitud de la ulna entre los machos asignados al grupo control y al experimental (ANOVA  $F_{1,27}=0.044$ ,  $p=0.835$ ,  $N=29$ ).

### **Manipulación experimental del color de las patas**

Para modificar el atractivo de los machos se manipuló el color de sus patas. La noche de la captura, las patas de los machos experimentales fueron pintadas utilizando un maquillaje formado por una base blanca no tóxica (Laukrom) mezclada con petrolato (Vaseline) y pigmentos dispersos en ella. Dicho maquillaje fue aplicado homogéneamente en la parte dorsal de las membranas interdigitales de ambas patas. La misma parte de las patas de los machos del grupo control fue untada con vaselina para simular en los individuos controles la manipulación en el tratamiento experimental. Antes y después de la manipulación, se midió el color de las patas utilizando un espectrofotómetro (MINOLTA CD2600). De cada macho se tomaron tres medidas de color en tres puntos distintos de las membranas interdigitales media y externa de la pata

izquierda y se calculó el promedio de estas medidas (**Fig. 1**). De aquí en adelante, las medidas de color tomadas antes de aplicar el tratamiento se llamarán *iniciales* y las medidas tomadas después de aplicarlo se llamarán  *finales*.

Para evaluar la duración del tratamiento experimental aplicado en las patas se llevó a cabo una prueba piloto en un macho en cortejo al que se le aplicó el maquillaje en una pata. Dicho macho se recapturó 24 horas después. El tratamiento experimental aumentó, respecto al color original, 62.48% el pico máximo de reflectancia en la región de los verdes de la pata de dicho macho, y un día después, al momento de la recaptura, se mantuvo un aumento del 10.40%. No se realizaron pruebas de duración del tratamiento control, pero la vaselina es insoluble en agua, por lo que se espera que su efecto en el color de patas se hubiera mantenido durante las observaciones, al menos parcialmente.

### **Observaciones conductuales**

Dado que los registros de conducta fueron realizados por cuatro observadores, se hicieron pruebas de confiabilidad previas a las observaciones conductuales consideradas en los análisis. Se consideró que los registros de conducta fueron suficientemente confiables una vez que el índice de concordancia (Número de acuerdos entre observadores/Número total de registros, Martin & Bateson, 1993) superó el 95%. Para lograr dicha concordancia, se requirieron 20 horas de observación y registro de conducta.

Las observaciones conductuales se realizaron al día siguiente de la captura, de las 06:20 a las 11:00 horas y de las 15:00 a las 18:00 horas, periodo de mayor actividad de cortejo de la población de bobos estudiada (Torres y Velando, 2003). Cada observador registró simultáneamente las conductas de cortejo de una a cinco parejas desde una caseta que escondía al observador de la vista de las parejas observadas. En total fueron observadas 20 parejas del grupo control y 21 del grupo experimental. De las parejas observadas, sólo se consideraron para los análisis de cortejo aquellas que fueron observadas juntas en la zona de cortejo al menos una hora (15 en el grupo control y 15 en el grupo experimental).



Se hicieron observaciones continuas de las parejas focales en las que se registraron tres conductas típicas del cortejo de esta especie: “sky pointings”, en los que el bobo levanta el pico apuntando hacia arriba, abriendo las alas completamente y emitiendo un sonido característico dirigido al otro miembro de la pareja; “paseos”, considerados cuando un individuo levantaba el pico a un nivel más alto que el de su cabeza y levantaba las patas alternadamente por tres o más veces; y “nidos”, en los que uno de los individuos levantaba cualquier objeto del suelo con su pico por encima del nivel de su cabeza y lo mostraba al individuo del otro sexo (descripción detallada en Nelson, 1978). Además, se registraron cópulas e intentos de cópula, considerando las primeras cuando las cloacas del macho y la hembra entraban en contacto, o cuando el macho se posaba sobre la hembra y realizaba movimientos típicos de la cópula (Osorio-Beristain y Drummond, 1998), y las segundas cuando el macho intentaba montarse en la hembra y no lograba la cópula. En todas estas conductas se registró si eran intra o extrapareja, registrando además las conductas extrapareja realizadas por una hembra hacia un macho focal. Además se hicieron barridos cada 10 minutos en los cuales se registró la presencia o ausencia de ambos miembros de las parejas focales.

La mayoría de los despliegues de cortejo realizados por las parejas focales ocurrieron durante la mañana, antes de que los bobos salieran a pescar (observación personal), por lo que el efecto de ambos tratamientos en el color de las patas debería persistir al momento de las observaciones. Es probable que al momento de las observaciones de la tarde dicho efecto hubiera disminuido significativamente, mas no tenemos registros de la magnitud de dicha disminución.

### **Seguimiento de la puesta**

Una vez que se completaron los registros de conducta, cada dos días se monitorearon las parejas focales para determinar el tamaño y la fecha de puesta de cada huevo. El día de puesta del segundo huevo ( $\pm 1$  día), se midió el ancho y largo máximo de ambos huevos con un vernier ( $\pm 0.1\text{mm}$ ) para calcular posteriormente su volumen mediante la ecuación  $V=0.51*[\text{largo máximo}]*[\text{ancho máximo}]^2$  (Hoyt, 1979). El volumen total de la puesta se calculó sumando los volúmenes de ambos huevos (no se registró ninguna puesta de tres huevos). Dado que algunos de los nidos se perdieron antes de completarse

la puesta, no se pudieron tomar los datos de volumen del primer huevo en 2 parejas del grupo control y 1 del grupo experimental que sí lo pusieron, por lo que en estos nidos sólo se tienen registros de la fecha de puesta del primer huevo. Debido a que en el año 2005 la colonia de bobos de patas azules en la Isla Isabel fue afectada por el fenómeno climático de El Niño, la mayoría de las parejas focales en este estudio no lograron establecer una puesta; sólo se tiene el registro de puesta completo de 8 de las parejas manipuladas, 3 del grupo control y 5 del grupo experimental.

## **Análisis**

Para los análisis que incluyeron el color de las patas se calcularon dos índices de color en tres regiones de la curva de reflectancia: la región UV (360 a 400 nm) que comprende longitudes de onda ultravioletas; la región verde (460 a 620 nm) que comprende longitudes de onda verdes y amarillas; y la región roja (630 y 740 nm). Se dividió la curva de color en estas tres regiones debido a que el objetivo de este trabajo es evaluar el efecto en el cortejo de la hembra de un aumento en reflectancia en la región de los verdes, que parece estar relacionada en parte con la disponibilidad de pigmentos carotenoides y presenta la mayor variación en condiciones naturales (Velando *et al.*, 2006). Adicionalmente, está bien documentado que en varias especies de aves la reflectancia en el UV puede ser una característica bajo selección sexual (Johnsen *et al.*, 1998; Keyser y Hill, 1999). Los índices de color calculados en cada región de espectro fueron los picos máximos de reflectancia y los croma (suma de los porcentajes de reflectancia en cada región dividida entre la suma total de los porcentajes de reflectancia; Hill *et al.*, 2005).

El color de las patas de los machos controles y experimentales antes de la manipulación no fue significativamente diferente ni en los picos ni en los croma (**Tabla 1**). Como se esperaba, la aplicación del maquillaje sobre las patas de los machos experimentales aumentó el promedio de los picos de reflectancia en los verdes (16.6%), aunque también aumentó los picos en el UV (8.28%) y en los rojos (11.17%) (**Fig. 1; Tabla 1**). Sin embargo, contrario a lo esperado, los machos experimentales tuvieron un croma verde (1.92%) y un croma UV (28.57%) menor que los machos controles (Tabla 1). Es decir, que comparados a los machos controles, los machos experimentales a pesar de haber recibido un tratamiento que incrementó substancialmente el pico de reflectancia en la

región verde (el incremento promedio fue de 16.6%), mostraron una disminución relativa (1.92%) en el croma verde (proporción de reflectancia) del color de sus patas.

Para los análisis se utilizaron las tasas de cortejo total [total de conductas registradas/tiempo(h) en pareja] de machos y hembras. El efecto de la variación en el color de las patas de los machos sobre la tasa de cortejo de las hembras se analizó mediante modelos lineales generalizados, considerando al tratamiento como factor y a los picos y croma iniciales, y a la tasa de cortejo de los machos como covariables. El análisis del efecto del tratamiento experimental sobre la tasa de cortejo de las hembras se repitió eliminando un punto “extremo” o “punto influyente”: un macho experimental que cortejó a una tasa 6 veces mayor a la tasa promedio de los machos observados. En los análisis que incluyan como variable al cortejo de los machos no se incluirá dicha pareja, aunque se aclarará cuando sea considerada. La decisión de eliminar este punto se tomó en base a la distancia de Cook, utilizada para determinar la influencia de una observación sobre un modelo de regresión. Este método considera a un punto como influyente cuando la distancia de Cook  $> 1$ . De un análisis de regresión exploratorio entre las tasas de cortejo de los machos y las hembras el valor de distancia de Cook para el cortejo del macho de la pareja eliminada fue de 1.72.

Debido a que sólo uno de los machos focales recibió cortejo extrapareja, no se pudieron hacer análisis estadísticos de estas conductas. Para determinar el efecto del tratamiento sobre la tasa de cópulas se utilizó una prueba no paramétrica de Mann-Whitney. Las fechas de puesta (días entre la manipulación y la puesta) y el volumen del primer huevo de parejas controles y experimentales se compararon mediante ANOVAs.

Para evaluar en más detalle el efecto del color de las patas como una señal sexual, se analizó en la muestra de 15 parejas del grupo control si el color de las patas de un macho está relacionado con (1) su tasa de cortejo y (2) la tasa de cortejo de la hembra. En el grupo control la aplicación de vaselina sobre las membranas de las patas de los machos produjo cambios pequeños, aunque significativos, en los picos (-2.5%) y croma (0.96%) de la región verde (*t*-pareadas, picos,  $t=2.59$ ,  $p=0.021$ ; croma,  $t=-2.98$ ,  $p=0.01$ ; Fig 1a) y en los picos (-1.68%) y croma (5.39%) de la región roja (*t*-pareadas, picos,  $t=1.08$ ,  $p=0.30$ ; croma  $t=-4.11$ ,  $p=0.001$ ; Fig 1a), y disminuyó el pico (4.63%) y el

croma (3.89%) en UV (*t*-pareadas, picos,  $t=4.30$ ,  $p=0.001$ ; croma,  $t=5.30$ ,  $p<0.001$ ; **Fig 1a**).

Tanto los picos como los croma finales de las tres regiones de la curva de reflectancia del color de las patas de los 15 machos del grupo control estuvieron correlacionados entre sí, por lo que los análisis se llevarán a cabo únicamente con las medidas de color de la región verde, a la que se enfocó el presente estudio. La relación entre los picos UV y verde fue positiva ( $F_{1,13}=29.31$ ,  $R^2=0.69$ ,  $p<0.001$ ), al igual que entre los picos UV y rojo ( $F_{1,13}=5.27$ ,  $R^2=0.29$ ,  $p=0.039$ ) y verde y rojo ( $F_{1,13}=43.76$ ,  $R^2=0.77$ ,  $p<0.001$ ). En los croma, la relación entre el UV y el verde fue negativa ( $F_{1,13}=32.59$ ,  $R^2=0.72$ ,  $p<0.001$ ), al igual que entre el UV y el rojo ( $F_{1,13}=15.51$ ,  $R^2=0.54$ ,  $p=0.002$ ), mientras que entre el verde y el rojo fue positiva ( $F_{1,13}=11.64$ ,  $R^2=0.47$ ,  $p=0.005$ ).

Los análisis se llevaron a cabo mediante regresiones lineales simples o análisis de regresión múltiple. A lo largo del texto se presentan valores de medias  $\pm$  desviaciones estándar.

## RESULTADOS

### A) EXPERIMENTO: MANIPULACIÓN DEL COLOR DE LAS PATAS DE LOS MACHOS

#### Conducta del macho y presencia en el sitio de cortejo

No se encontraron diferencias entre las tasas de cortejo de los machos del grupo control y experimental ( $F_{1,27}=0.022$ ,  $p=0.883$ ,  $N=29$ ;  $F_{1,28}=0.877$ ,  $p=0.357$ ,  $N=30$ , incluyendo al punto extremo). En los individuos del grupo control, la tasa de cortejo (frecuencia/hora) de los machos fue de  $10.50 \pm 6.43$ , mientras que en el grupo experimental fue de  $10.82 \pm 5.21$  ( $14.32 \pm 14.46$  incluyendo al punto extremo).

Los tiempos que pasaron los machos en el sitio de cortejo y en pareja no fueron diferentes entre controles y experimentales (tiempo total de presencia de los machos:  $F_{1,35}=0.262$ ,  $p=0.612$ ,  $N=37$ ; tiempo total en pareja:  $F_{1,35}=0.411$ ,  $p=0.526$ ,  $N=37$ ). Los tiempos que las hembras pasaron en el sitio de cortejo tampoco fueron diferentes entre las hembras del grupo control y las del grupo experimental ( $F_{1,27}=0.013$ ,  $p=0.911$ ,  $N=37$ ). Sin embargo, se encontró una relación positiva entre los tiempos de presencia del macho y la hembra en el sitio de cortejo ( $R^2=0.504$ ,  $F_{1,27}=35.511$ ,  $p<0.001$ ,  $N=37$ , **Fig. 2**).

#### Conducta de las hembras

En promedio, las hembras del grupo control cortejaron a tasas más altas que las del grupo experimental (grupo control:  $4.04 \pm 2.65$ ; grupo experimental:  $3.31 \pm 2.82$ ), aunque estas diferencias no fueron significativas (**Tabla 2**). La tasa de cortejo de las hembras no estuvo relacionada con el color de las patas de sus parejas en la región de reflectancia de los verdes antes de la manipulación (pico y croma verde; **Tabla 2**). La tasa de cortejo de las hembras se relacionó positivamente con la tasa de cortejo de los machos, y esta relación fue diferente en el grupo control y el grupo experimental (interacción tratamiento\*cortejo del macho; **Tabla 2**, **Fig 3**). Sin embargo, al repetir el análisis eliminando un punto extremo influyente (macho con una frecuencia de 63 cortejos por hora), la interacción ya no fue significativa. Es decir, el tratamiento experimental no produjo el resultado esperado. Al eliminar el dato extremo la variación

en la tasa de cortejo de las hembras sólo estuvo relacionada con la tasa de cortejo de los machos pero no con el tratamiento experimental. Aún más, si consideramos en el análisis al dato extremo, las diferencias en el cortejo de las hembras van en la dirección contraria a la predicción: cuando se consideró el efecto del cortejo del macho, las hembras controles tuvieron tasas de cortejo más altas que las hembras experimentales (**Tabla 2**).

### **Tasa de cópulas**

Se registraron cópulas en 14 de las 30 parejas observadas, siendo 7 del grupo control y 7 del grupo experimental. No se encontró un efecto significativo del tratamiento sobre la tasa de cópulas (Mann-Whitney  $U=106.00$ ,  $p=0.770$ ,  $N=30$ ). En promedio la tasa de cópulas por hora en el grupo control fue de  $0.152 \pm 0.205$  mientras que en el grupo experimental fue de  $0.203 \pm 0.269$ .

No se encontró una correlación entre la tasa de cópulas y la tasa de cortejo total de los machos (Pearson= $0.314$ ,  $p=0.097$ ,  $N=29$ ) o de las hembras (Pearson $<0.001$ ,  $p=0.998$ ,  $N=30$ ).

### **Fecha de puesta**

De las 23 parejas en las que se registró la fecha de puesta, 11 pertenecían al grupo control y 12 al grupo experimental. No se encontraron diferencias en las fechas de puesta entre ambos grupos respecto al día en que se realizaron las manipulaciones (ANOVA,  $F=0.050$ ,  $p=0.816$ ,  $N=23$ ). En promedio el número de días transcurridos entre la observación conductual y la puesta fue de  $23.18 \pm 13.36$  en el grupo control, y de  $22.00 \pm 10.66$  en el grupo experimental.

### **Volumen de puesta**

No se encontraron diferencias significativas en el volumen del primer huevo entre los nidos de los grupos control ( $50038.31 \text{ mm}^3 \pm 8589.69 \text{ mm}^3$ ,  $N=5$ ) y experimental ( $55550.12 \text{ mm}^3 \pm 3484.71 \text{ mm}^3$ ,  $N=6$ ;  $F_{1,9}=2.096$ ,  $p=0.182$ ).

## **B) DESCRIPCIÓN DEL CORTEJO DE MACHOS Y HEMBRAS DEL GRUPO CONTROL Y SU RELACIÓN CON EL COLOR DE LAS PATAS**

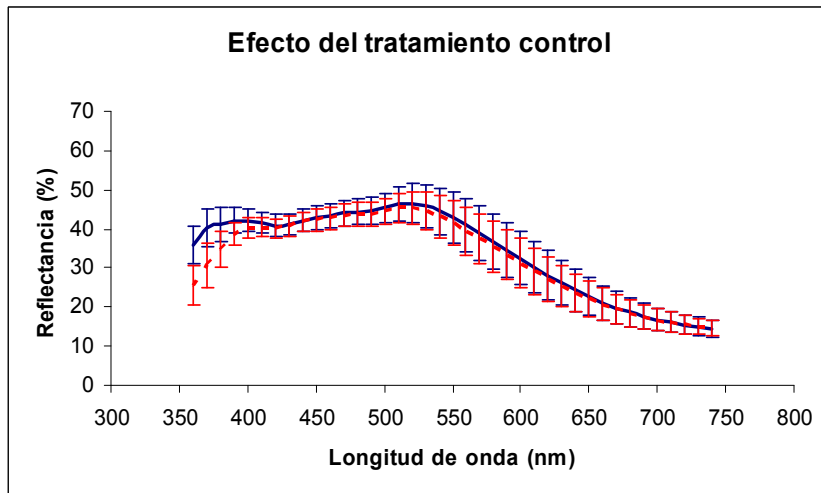
Para esta sección de análisis solo se utilizaron las 15 parejas del grupo control. La tasa de cortejo total de los machos se relacionó negativamente con el pico máximo de reflectancia en la región verde del color final de sus patas ( $R^2=0.304$ ,  $F_{1,13}=5.681$ ,  $p=0.033$ ; **Fig. 4**), y con el croma final en la región verde del color de sus patas ( $F_{1,13}=12.448$ ,  $R^2=0.489$ ,  $p=0.004$ ; **Fig. 5**).

### **Conducta de las hembras del grupo control**

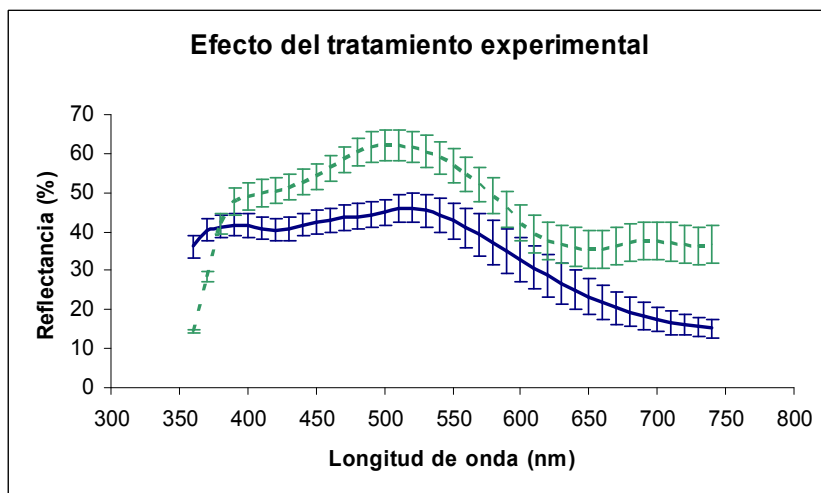
La tasa de cortejo de las hembras no se relacionó con el pico final en la región verde del color de las patas de los machos, pero se encontró una relación positiva con el cortejo de los machos (**Tabla 3**). Por otro lado, la tasa de cortejo de las hembras se relacionó negativamente con el croma verde final y positivamente con el cortejo de los machos (**Tabla 4; Fig. 6**).

## FIGURAS Y TABLAS

a)



b)



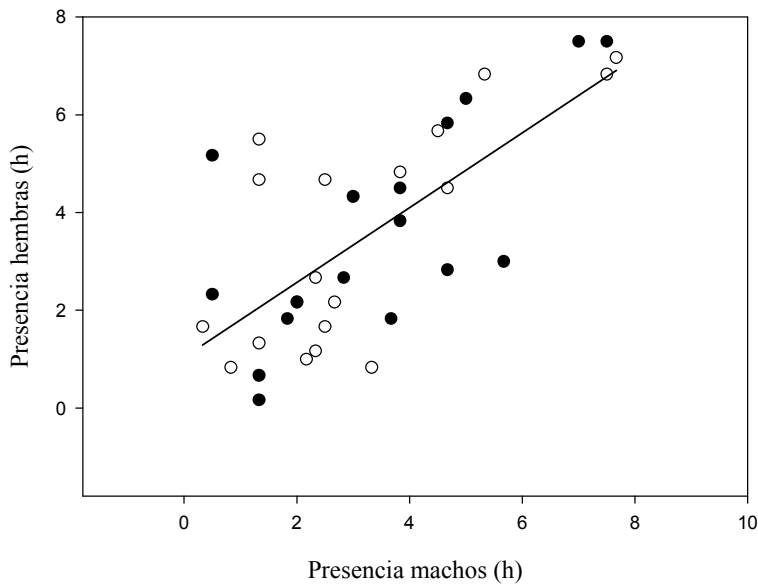
**Figura 1: Modificación experimental del color de las patas en (a) 35 machos control y (b) 34 machos experimentales. Se muestran las curvas promedio ( $\pm 1$  desviación estándar) de las medidas de color de las patas de los machos antes (línea continua) y después (línea punteada) de aplicar el tratamiento.**



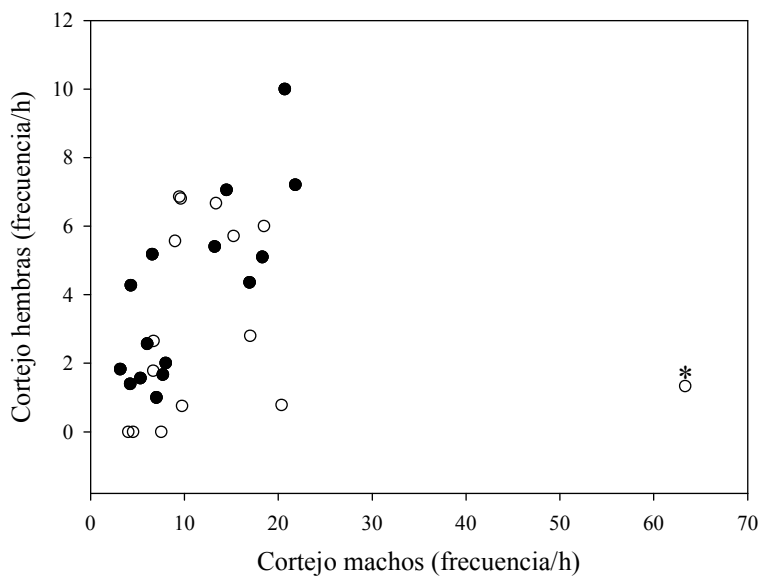
**Tabla 1. Efecto de la manipulación del color de las patas. Comparación de picos y croma iniciales y finales entre individuos del grupo control y el grupo experimental. Se muestran valores de medias  $\pm$  desviaciones estándar.**

	<b>CONTROLES</b> (N=15)	<b>EXPERIMENTALES</b> (N=14)	<i>t</i>	<i>P</i>
<b>COLOR INICIAL</b>				
Pico UV	41.43 $\pm$ 3.81	41.15 $\pm$ 2.98	0.22	0.83
Pico verde	45.88 $\pm$ 4.86	46.69 $\pm$ 2.97	-0.54	0.59
Pico rojo	24.95 $\pm$ 5.69	27.48 $\pm$ 4.01	-1.37	0.18
Croma UV	0.154 $\pm$ 0.010	0.148 $\pm$ 0.006	1.86	0.07
Croma verde	0.518 $\pm$ 0.011	0.523 $\pm$ 0.011	-1.21	0.23
Croma rojo	0.167 $\pm$ 0.014	0.177 $\pm$ 0.020	-1.34	0.19
<b>COLOR FINAL</b>				
Pico UV	39.51 $\pm$ 2.96	49.43 $\pm$ 3.58	-8.16	<0.001
Pico verde	44.73 $\pm$ 3.90	63.29 $\pm$ 3.74	-13.06	<0.001
Pico rojo	24.53 $\pm$ 5.19	38.65 $\pm$ 4.74	-7.63	<0.001
Croma UV	0.138 $\pm$ 0.016	0.100 $\pm$ 0.003	9.24*	<0.001
Croma verde	0.523 $\pm$ 0.013	0.512 $\pm$ 0.008	2.54	0.017
Croma rojo	0.176 $\pm$ 0.015	0.244 $\pm$ 0.012	-13.51	<0.001

\* Las varianzas no fueron homogéneas (*Levene*=8.779, *p*=0.006)



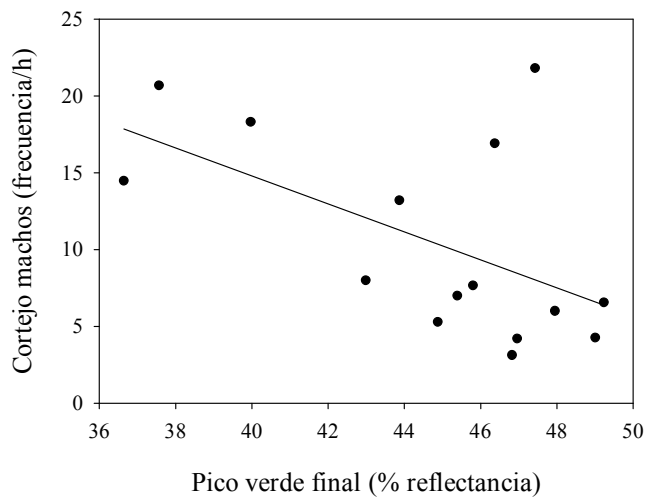
**Figura 2. Relación entre los tiempos (h) de presencia de los machos y las hembras en la zona de cortejo en parejas del grupo control (N=15, negro) y experimental (N=15, blanco).  $R^2=0.504$**



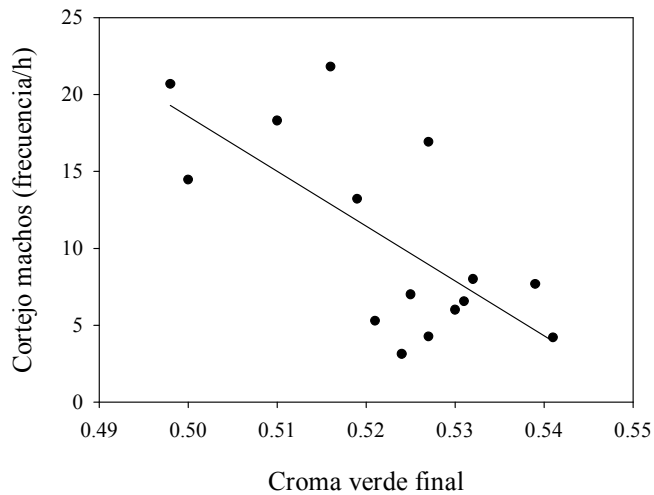
**Figura 3. Relación entre la tasa de cortejo de los machos y la tasa de cortejo de las hembras (frecuencia/h) en parejas del grupo control (N=15, negro) y experimental (N=15, blanco) En la figura se ilustra a un punto extremo (\*).  $R^2=0.21$**

**Tabla 2. Efecto de la manipulación del color de las patas de los machos sobre la tasa de cortejo de las hembras en el bobo de patas azules. En el modelo I se incluyeron todos los datos de las parejas observadas en el campo por lo menos 1 h. En el modelo II se eliminó a una pareja con un valor extremo de tasa de cortejo del macho (ver métodos)**

	<i>F</i>	<i>p</i>	<i>R</i> <sup>2</sup>	<i>p</i>
<b>Modelo I (n = 30)</b>			<b>0.21</b>	<b>0.053</b>
Tratamiento	2.54	0.12		
Pico inicial verde	0.73	0.39		
Croma inicial verde	0.30	0.58		
Cortejo del macho	5.19	0.03		
Tratamiento*cortejo del macho	8.52	0.007		
<b>Modelo II (n = 29)</b>			<b>0.28</b>	<b>0.02</b>
Tratamiento	0.82	0.37		
Croma inicial verde	0.17	0.68		
Pico inicial verde	0.95	0.33		
Cortejo del macho	8.65	0.007		
Tratamiento*cortejo del macho	0.57	0.45		



**Figura 4. Relación entre el pico verde final y la tasa de cortejo (frecuencia/h) de los 15 machos del grupo control.  $R^2=0.304$**



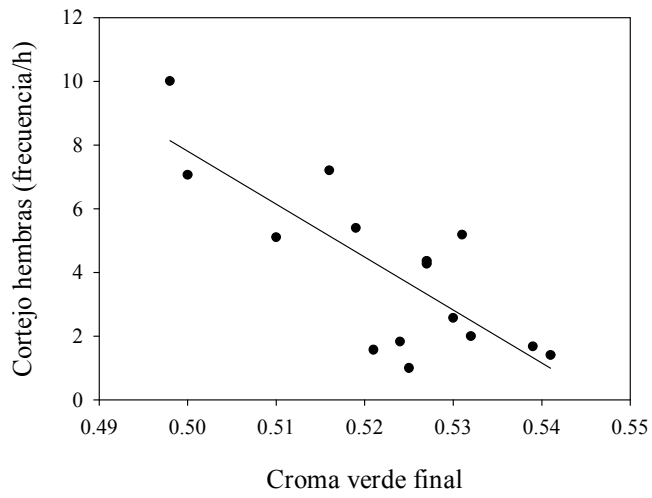
**Figura 5. Relación entre el croma verde final y la tasa de cortejo (frecuencia/h) de los 15 machos del grupo control.  $R^2=0.489$**

**Tabla 3. Relación entre el pico verde final del color de las patas de los 15 machos del grupo control y el cortejo de las hembras, considerando el efecto del cortejo de los machos.  $R^2=0.65, p=0.002$**

	<i>F</i>	<i>P</i>
Cortejo del macho	13.248	0.003
Pico verde final	0.275	0.610

**Tabla 4. Relación entre el croma verde final del color de las patas de los 15 machos del grupo control y el cortejo de las hembras, considerando el efecto del cortejo de los machos.  $R^2=0.743, p<0.001$**

	<i>F</i>	<i>P</i>
Cortejo del macho	5.829	0.033
Croma verde final	4.607	0.053



**Figura 6. Relación entre el croma verde final del color de las patas de los 15 machos del grupo control y la tasa de cortejo de las hembras.  $R^2=0.618$**

## DISCUSIÓN

En el presente experimento, las hembras no respondieron a la modificación experimental del color de las patas de los machos en el sentido esperado. El tratamiento experimental no tuvo efectos sobre la conducta del macho o el tiempo que los machos, las hembras o las parejas pasaron en el sitio de cortejo, por lo que es improbable que estas variables hayan afectado la respuesta de las hembras. La tasa de cortejo de machos y hembras, y el tiempo que la hembra y el macho de una pareja estuvieron presentes en el sitio de cortejo estuvieron relacionados positivamente. Lo anterior sugiere que en el bobo de patas azules el largo periodo de cortejo (3-4 semanas; Osorio-Beristain y Drummond 1998) tiene otras funciones como la de evaluación de la calidad parental de la pareja (Møller y Thornhill, 1998), la de coordinación reproductiva (Runfeldt y Wingfield, 1985) o la de resguardo de la pareja, de modo que los machos incrementen su certeza de paternidad (Schulze-Hagen *et al.*, 1995).

Respecto a las hembras del grupo control, las del grupo experimental cortejaron a una tasa menor, aunque las diferencias sólo fueron significativas cuando se consideró en el análisis a un punto extremo, y no se detectaron diferencias en las tasas de cópulas. Estos resultados pueden deberse a que la manipulación experimental modificó el color de las patas de los machos en todas las regiones de la curva de reflectancia, y no solo en la región verde-amarilla a la que se enfocó el diseño experimental. Nuestra manipulación experimental tenía como objetivo aumentar la reflectancia en la región de la curva de los verdes-amarillos debido a que es en esta región donde los bobos de esta especie tienen una mayor responsividad visual (Reed, 1987), tienen una mayor variación entre individuos durante el cortejo, y reflectancias más altas en la curva de color, provocadas posiblemente por pigmentos carotenoides (Velandó *et al.*, 2006). En el presente experimento, el maquillaje utilizado para modificar el color de las patas de los machos en el grupo experimental consiguió elevar del modo esperado el pico de reflectancia en la región de los verdes-amarillos. Sin embargo, debido a que la reflectancia en las otras regiones del espectro también aumentó con el tratamiento experimental, el croma verde (i.e. la proporción de reflectancia en la región verde-amarilla) fue, de hecho, menor en comparación a los controles. Por otro lado, en la región UV, los tratamientos experimental y control (en ambos se aplicó vaselina en las membranas de las patas) bloquearon considerablemente la reflectancia, provocando en los machos

experimentales picos más altos y croma más bajos en esta región; se sabe que en otras aves la reflectancia en UV puede ser una característica que incrementa el atractivo de los individuos (Johnsen *et al.*, 1998; Keyser y Hill, 1999). Es decir que, contrario a lo esperado, es posible que la manipulación del color de las patas hizo a los machos experimentales menos atractivos que los machos controles, lo que produjo una menor respuesta en cortejo por parte de las hembras experimentales.

Otra explicación posible para la ausencia de efecto del tratamiento experimental sobre la respuesta de cortejo de las hembras es que los porcentajes de reflectancia alcanzados en las longitudes de onda verdes-amarillas superaron en aproximadamente 17 unidades en promedio (62%) los valores de machos en cortejo en condiciones naturales. Es probable que las hembras no respondieran al tratamiento en el sentido esperado debido a que existe un valor de color en el que las hembras dejan de responder positivamente al incremento en la reflectancia en estas longitudes de onda. Sin embargo, probamos una relación cuadrática de la región verde con la respuesta de cortejo de las hembras, considerando el efecto del cortejo de los machos, y no encontramos relaciones significativas ni para los picos ( $F=1.46$ ,  $p=0.24$ ) ni para los cromas ( $F=0.01$ ,  $p=0.91$ ), por lo que nuestros datos no apoyan esta idea.

En el bobo de patas azules, las tasas de cortejo aumentan a medida que se acerca la fecha de puesta (Osorio-Beristain y Drummond, 1998). El presente estudio se llevó a cabo durante un año de El Niño, que produjo condiciones ambientales desfavorables para la reproducción de los bobos de patas azules, retrasando aproximadamente 4 semanas la fecha de puesta de la mayoría de las parejas de la colonia respecto a años normales (R. Torres, comunicación personal). No se pudieron registrar todas las fechas de puesta de las parejas observadas, por lo que esta variable no pudo ser considerada en los análisis de cortejo. Sin embargo, las parejas observadas fueron asignadas aleatoriamente a cada grupo (control y experimental), por lo que no se esperarían diferencias significativas en los cortejos entre ambos grupos provocadas por diferencias en la fecha de puesta.

En nuestro estudio no encontramos diferencias en la fecha de puesta o el volumen de los primeros huevos puestos por hembras controles y experimentales. En el bobo de patas azules, las hembras modifican el volumen de sus huevos en respuesta a cambios en el

color de las patas de sus parejas (Velando *et al.*, 2006). En un experimento en el que se redujo el atractivo de algunos machos de *S. nebouxii* después de la puesta del primer huevo, se observó una reducción en el volumen del segundo (Velando *et al.*, 2006). De las parejas manipuladas en este experimento sólo pudimos registrar la fecha de puesta de 23 de ellas. En promedio, el periodo de tiempo entre la manipulación y la puesta del primer huevo fue de  $23.18 \pm 13.36$  días para los controles y de  $22.00 \pm 10.66$  días para los experimentales. El maquillaje utilizado para modificar el color de las patas tiene una duración aproximada de 1 día, por lo que en todas las parejas el maquillaje había desaparecido cuando las hembras pusieron el primer huevo, y esto podría explicar la falta de diferencias entre controles y experimentales. Es probable que un maquillaje de larga duración o aplicado muy cerca o durante el periodo de puesta (Velando *et al.*, 2006) hubiese repercutido sobre el volumen de la puesta (tanto en el número como en el tamaño de los huevos), pues si la variación en el color de las patas es evaluada durante un periodo de 40 días (Osorio-Beristain y Drummond, 1998), un solo día de alteración en el color de las patas de un macho podría no ser significativo para que la hembra ajuste su inversión reproductiva.

## **DESCRIPCIÓN DEL CORTEJO DE MACHOS Y HEMBRAS DEL GRUPO CONTROL Y SU RELACIÓN CON EL COLOR DE LAS PATAS**

En el grupo control se observó una relación entre la tasa de cortejo de los machos y el color de patas. La tasa de cortejo de los machos se relacionó negativamente con el pico de reflectancia y el croma en la región verde del color final de sus patas. En el caso de patas azules se sabe que el color de las patas de machos en cortejo depende de la estructura de colágeno en la epidermis (Prum y Torres 2003) y de la presencia de pigmentos, posiblemente carotenoides (Velando *et al.*, 2006). Adicionalmente, el color de las patas parece ser una señal sexual que indica la condición nutricional e inmunológica del individuo (Velando *et al.*, 2006). Velando y colaboradores (2006) midieron los cambios en color usando la escala CIELAB, por lo que las comparaciones de color con los datos de este estudio no pueden hacerse de forma directa. Sin embargo, en conjunto parecería que hay un compromiso entre invertir en despliegues de cortejo y mantener una señal sexual muy brillante (color de las patas) dependiente de pigmentos carotenoides.



El cortejo en los bobos es posiblemente una actividad costosa en términos energéticos (por la misma ejecución de los despliegues y por el tiempo invertido), como ocurre en otras especies (Bennet y Houck, 1983; Watson y Lighton, 1994). Si la región verde de la curva de color de las patas de los bobos depende en buena medida de pigmentos carotenoides, es posible que los machos que mantengan tasas de cortejo altas no puedan desplegar un color de patas brillante. Como este estudio indica que para recibir cortejo un macho debe cortejar (e invertir muchos recursos en ello), es factible que aquellos machos que asignen más recursos al cortejo tengan una coloración menos atractiva en sus patas. Otros datos que apoyan la idea anterior provienen del estudio correlacional de Espinosa (2004), en el que encontró que los machos de *S. neboxii* que nunca tuvieron una puesta, por lo que presumiblemente invirtieron poco en cortejo, tuvieron las patas más brillantes que aquéllos que sí establecieron una puesta.

Por otro lado, si mantener la señal sexual y una tasa de cortejo alta es costoso, es probable que los individuos incrementen su inversión en estas señales en los periodos críticos para su éxito reproductivo. En los bobos de patas azules las tasas de cortejo y cópulas aumentan al acercarse al supuesto periodo fértil de la hembra (5 días antes de la puesta; Osorio-Beristain y Drummond 1998), y los machos mantienen el color de cortejo de las patas hasta varios días después de la puesta del primer huevo (Espinosa 2004). La asignación a estas dos señales sexuales podría diferir entre el momento de la selección de la pareja y durante el periodo de cortejo, cuando las parejas ya llevan varios días juntas. En nuestro estudio las parejas fueron observadas en promedio 22 días antes de la puesta y desconocemos cuantos días de cortejo llevaban antes de las observaciones, por lo que posiblemente su asignación relativa a cortejo y color de patas haya variado temporalmente. Sería interesante, en un estudio futuro, evaluar las variaciones temporales de los machos en la asignación a estas dos señales sexuales. Al igual que ocurre con el cortejo, esperaríamos un aumento en la inversión en el color de las patas al acercarse el periodo fértil de la hembra.

Por su parte, el cortejo de las hembras del grupo control varió en relación a la tasa de cortejo de los machos y al croma verde de las patas de sus parejas, y no se encontraron diferencias significativas relacionadas al pico máximo de reflectancia. La tasa de cortejo de las hembras se relacionó negativamente con el croma verde. Estos resultados

sugieren que las hembras de *S. nebouxii* no responden a colores absolutos (picos, un índice de color utilizado en la literatura; Hill *et al.*, 2005) en las distintas regiones del color de las patas de sus machos, sino que lo hacen a distintas proporciones (croma) de reflectancia de la curva de color. Sabemos que en nuestro estudio la tasa de cortejo de los machos y el croma verde de sus patas se relacionan negativamente, por lo que las hembras respondieron con tasas de cortejo más altas cuando estuvieron apareadas con machos que tuvieron tasas de cortejo altas y cuyas patas tuvieron un croma verde menor.

En principio, los resultados contradicen la hipótesis planteada en este estudio. Sin embargo, el color de las patas y el cortejo son señales dinámicas y costosas por lo que la inversión y la importancia relativa de cada una de ellas podría variar entre años. En años anteriores, a diferencia del 2005 (año afectado por El Niño), el color de las patas de los machos estuvo por sí mismo relacionado con la respuesta de cortejo de las hembras: cuando en 2003 Torres y Velando modificaron el color de las patas de algunos machos reduciendo su atractivo, las hembras apareadas con estos machos redujeron significativamente sus conductas de cortejo a pesar de que los machos no modificaron su conducta al ver modificado su color de patas. Dichos resultados sugieren que bajo condiciones climáticas favorables el color por sí mismo tiene una relación con la respuesta de cortejo de las hembras, aunque bajo condiciones desfavorables como las de 2005, las hembras podrían estar transfiriendo su atención a la conducta de cortejo de los machos.

En este estudio encontramos una relación negativa entre el croma verde del color de las patas de los machos y las respuesta de cortejo de las hembras. Sin embargo, el croma verde estuvo relacionado de forma positiva con el croma rojo, y de forma negativa con el croma UV, por lo que podría ser que las hembras estén respondiendo negativamente a un incremento en el croma rojo o positivamente a un incremento en el croma UV. Se ha demostrado que *Sula nebouxii*, al igual que otras especies de aves, puede ver la luz ultravioleta (320 a 400 nm; Bennet y Cuthill, 1994), pues posee conos retinales sensibles a radiaciones en estas longitudes de onda (Reed, 1987).

En su experimento de 2003, Torres y Velando utilizaron un tratamiento que disminuyó eficazmente el atractivo de los machos de *Sula nebouxii*. Dicho tratamiento, además de

elevar las reflectancias en longitudes de onda azules, bloqueaba drásticamente la reflectancia en longitudes de onda ultravioletas, por lo que podría pensarse que, al menos parcialmente, la reflectancia en estas longitudes de onda podría estar determinando el atractivo de los machos. Por lo anterior y por las inferencias del presente estudio, es factible que en el bobo de patas azules la región ultravioleta del color de las patas de los machos esté determinando, al menos parcialmente, la preferencia de las hembras.

En conclusión, no encontramos diferencias entre el cortejo de las hembras controles y experimentales; nuestra manipulación no logró modificar únicamente la región de los verdes del color de las patas de los machos, por lo que la interpretación de los resultados es limitada. Sin embargo, las relaciones significativas entre el color de las patas de los machos y sus propias tasas de cortejo sugieren que hay un compromiso entre mantener tasas de cortejo altas y un color de patas con altas reflectancias (picos o croma) en la región de los verdes. El presente experimento sugiere que, bajo condiciones ambientales desfavorables, las hembras de *S. nebouxii* podrían evaluar a sus parejas por su actividad de cortejo más que por la coloración de sus patas, y podría ocurrir que los individuos que se reproduzcan más lentamente vivan más temporadas reproductivas, tal vez compensando su éxito reproductivo anual (Jouventin y Dobson, 2002).

## BIBLIOGRAFÍA

1. Anderson V (2001) Egg size, body size, locomotion and feeding performance in captive king eider ducklings. *The condor*. 103:195-199.
2. Andersson M (1994) *Sexual selection*. Princeton University Press. New Jersey.
3. Andersson S, Örnborg J y Andersson M (1998) Ultraviolet sexual dimorphism and assortative mating in blue tits. *Proc. R. Soc. Lond.* B264. 1587-1591.
4. Basolo A (1990) Female preference predates the evolution of the sword in swordtail fish. *Science*. 250:808-810.
5. Bendich A (1993) Biological functions of dietary carotenoids. *Ann. New York Acad. Sci.* 691:61-67.
6. Bennet AF y Houck LD (1983) The energetic cost of courtship and aggression in a Plethodontid salamander. *Ecology*. 64, 5:979-983.
7. Bennet ATD y Cuthill IC (1994) Ultraviolet vision in birds: what is its function? *Vision. Res.* 34:1471-1478.
8. Blount J (2004) Carotenoids and life-history evolution in animals. *Archives of Biochemistry and Biophysics*. 430:10–15.
9. Bolton M (1991) Determinants of chick survival in the lesser black-backed gull: relative contributions of egg size and parental quality. *Journal of Animal Ecology*. 60:949-960.
10. Buchholz R (1995) Female choice, parasite load and male ornamentation in wild turkeys. *Anim. Behav.* 50:929-943.
11. Chase ID (1980) Cooperative and noncooperative behaviour in animals. *Am. Nat.* 115:827-857.
12. Cunningham, EJA y Russell, AF (2000) Egg investment is influenced by male attractiveness in the mallard. *Nature*. 404:74-76.
13. D'alba L (2000) Efecto de la asignación de recursos de huevos sobre la sobrevivencia de crías de diferente sexo y orden de puesta en el bobo de patas azules (*Sula nebouxii*). Facultad de ciencias. UNAM.
14. Darwin C (1859) *El origen de las especies*. Bruguera. España, 1977.
15. Darwin C (1871) *El origen del hombre y la selección en relación al sexo*. EDAF. España, 1989.
16. de Lope F y Møller AP (1993) Female reproductive effort depends on the degree of ornamentation of their mates. *Evolution*. 47, 4:1152-1160.

17. Drummond H, Torres R y Krishnan VV (2003) Buffered development: resilience after aggressive subordination in infancy. *Am. Nat.* 161, 5:794-807.
18. Espinosa I (2004) *Color y condición en el bobo de patas azules, Sula nebouxii*. Facultad de Ciencias, UNAM.
19. Faivre B, Prévault M, Salvadori F, Théry M, Gaillard M y Cézilly F (2003) Bill colour and immunocompetence in the European blackbird. *Anim. Behav.* 65:1125-1131.
20. Folstad I y Karter J (1992) Parasites, bright males, and the immunocompetence handicap. *Am. Nat.* 139, 3:603-622.
21. Friesen V y Anderson D (1997) Phylogeny and Evolution of the Sulidae (Aves: Pelecaniformes): A Test of Alternative Modes of Speciation. *Molecular phylogenetics and evolution.* 7,2:252-260.
22. Gil D, Graves J, Hazon N y Wells A (1999) Male attractiveness and differential testosterone investment in zebra finch eggs. *Science.* 286:126-128.
23. Guerra M y Drummond H (1995) Reversed sexual size dimorphism and parental care: minimal division of labour in the blue-footed booby. *Behaviour.* 132:479-496.
24. Hamilton W y Zuk M (1982) Heritable true fitness and bright birds: a role of parasites? *Science.* 218:384-387.
25. Hasselquist D, Besnisch S y von Schantz T (1996) Correlation between male song repertoire, extrapair paternity and offspring survival in the great reed warbler. *Nature.* 381:229-232.
26. Hill G, Doucet S y Buchholz R (2005) The effect of coccidial infection on iridescent plumage coloration in wild turkeys. *Anim. Behav.* 69:387-394.
27. Hill G (1990) Female house finches prefer colourful males: sexual selection for a condition-dependent trait. *Anim. Behav.* 40:563-572.
28. Hill G (1992) Proximate basis of variation in carotenoid pigmentation in male house finches. *Auk.* 109(1):1-12.
29. Hill G (1999) Is there an immunological cost to carotenoid based ornamental coloration? *The american naturalist.* 154:589-595.
30. Horak P, Ots I, Vellau H, Spottiswoode C, Møller AP (2001) Carotenoid-based plumage coloration reflects hemmoparasite infection and local survival in breeding great tits. *Oecologia.* 126:166-173.

31. Hoyt D (1979) Practical methods of estimating volume and fresh weight of bird eggs. *The Auk*. 96:73-77.
32. Johnsen A, Andersson S, Örnborg J y Lifjeld J (1998) Ultraviolet plumage ornamentation affects social mate choice and sperm competition in bluethroats (Aves: *Luscinia s. svecica*): a field experiment. *Proc. R. Soc. Lond. B*. 265:1313-1318.
33. Jones IL y Montgomerie R (1992) Least auklet ornaments: do they function as quality indicators? *Behav. Ecol. Sociobiol.* 30:43-52.
34. Keyser A y Hill G (1999) Condition-dependent variation in the blue-ultraviolet coloration of a structurally based plumage ornament. *Proc. R. Soc. Lond. B*. 266:771-777.
35. Kirkpatrick M y Ryan M (1991) The evolution of mating preferences and the paradox of the lek. *Nature*. 350:33-38.
36. Kodric-Brown A y Brown J (1984) Truth in advertising: the kinds of traits favoured by sexual selection. *Am. Nat.* 124, 3:309-322.
37. Kodric-Brown A (1989) Dietary carotenoids and male mating success in the guppy: an environmental component to female choice. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 25:393-401.
38. Linville S et al. (1998) Plumage brightness as indicator of parental care in the northern cardinal *Cardinalis cardinalis*. *Anim. Behav.* 52:105-112.
39. Macías García C, Jiménez G y Contreras B (1994) Correlational evidence of a sexually-selected handicap. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 35:253-259.
40. Marchetti K (1998) The evolution of multiple male traits in the yellow-browed leaf warbler. *Anim. Behav.* 55:361-376.
41. Massaro M, Davis LS, Darby JT (2003) Carotenoid-derived ornaments reflect parental quality in male and female yellow-eyed penguins (*Megadyptes antipodes*). *Behav. Ecol. Sociobiol.* 55:169-175.
42. Møller AP (1994) *Sexual selection and the Barn Swallow*. Oxford University Press. pp. 1-60
43. Møller AP y Birkhead TR (1994) The evolution of plumage brightness in birds is related to extrapair paternity. *Evolution*. 48, 4:1089-1100.
44. Møller AP y Pomiankowski A (1993) Why have birds got multiple sexual ornaments? *Behav. Ecol. Sociobiol.* 32:167-176.

45. Møller AP, Kimball RT y Erritzoe J (1996) Sexual ornamentation, condition, and immune defence in the house sparrow *Passer domesticus*. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 39:317-322.
46. Møller AP y Thornhill R (1998) Male parental care, differential parental investment by females and sexual selection. *Anim. Behav.* 55:1507-1515.
47. Negro JJ, Bortolotti GR, Tella JL, Fernie KJ y Bird DM. (1998) Regulation of integumentary colour and plasma carotenoids in American Kestrels consistent with sexual selection theory. *Functional Ecology.* 12:307-312.
48. Nelson B (1978) *The Sulidae: gannets and boobies*. Oxford University Press. Oxford.
49. Olson JA (1993) Molecular actions of carotenoids. *Ann. New York Acad. Sci.* 691:156-166.
50. Olson V y Owens I (1998) Costly sexual signals: are carotenoids rare, risky or required? *TREE.* 13:510-514.
51. Omland KE (1996) Female mallard mating preferences for multiple male ornaments. II. Experimental variation. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 39:361-366.
52. Osorio-Beristain M y Drummond H (1998) Non-aggressive mate guarding by the blue-footed booby: a balance of female and male control. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 43:307-315.
53. Owens IPF y Short RV (1995) Hormonal basis of sexual dimorphism en birds: implications for new theories of sexual selection. *TREE.* 10:44-47.
54. Palokangas P, Korpimäki E, Hakkarainen H, Huhta E, Tolonen P y Alatalo R (1994) Female kestrels gain reproductive success by choosing brightly ornamented males. *Anim. Behav.* 47:443-448.
55. Petrie M (1994) Improve growth and survival of offspring of peacocks with more elaborate trains. *Nature.* 371: 598-599.
56. Petrie M y Williams A (1993) A peahens lay more eggs for peacocks with larger trains. *Proc. Roy. Soc. Lond. B.* 251:127-131.
57. Prum R y Torres R (2003) Structural colouration of avian skin: convergent evolution of coherently scattering dermal collagen arrays. *The journal of Experimental Biology.* 206:2409-2429.
58. Reed J (1987) Scotopic and photopic spectral sensitivities of boobies. *Ethology.* 76:33-55.

59. Ryan M (1998) Sexual selection, receiver biases, and the evolution of sex differences. *Science*. 281:1999-2003.
60. Runfeldt S y Wingfield JC (1985) Experimentally prolonged sexual activity in female sparrows delays termination of reproductive activity in their untreated mates. *Anim. Behav.* 33:403-410.
61. Schulze-Hagen K, Leisler B, Birkhead TR y Dyrce A (1995) Prolonged copulation, sperm reserves and sperm competition in the aquatic warbler: *Acrocephalus paludicola*. *IBIS*. 137:85-91.
62. Sheldon BC, Merila J, Qvarnstrom A, Gustafsson L y Ellegren H (1997) Parental genetic contribution to offspring condition predicted by size of a male secondary sexual character. *Proc. Roy. Soc. Lond. B*. 264:297-302.
63. Sundberg J y Larsson C (1994) Male coloration as an indicator of parental quality in the yellowhammer, *Emberiza citrinella*. *Anim. Behav.* 48:885-892.
64. Torres R y Drummond H (1997) Female-biased mortality in nestlings of a bird with size dimorphism. *J. Anim. Ecol.* 66:859-865.
65. Torres R y Drummond H (1999) Does large size make daughters more expensive than sons? *J. Anim. Ecol.* 68:1133-1141.
66. Torres R y Velando A (2003) A dynamic trait affects continuous pair assessment in the blue-footed booby, *Sula nebouxii*. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 55:65-72.
67. Velando A y Alonso-Álvarez C (2003) Differential body condition regulation by males and females in response to experimental manipulations of brood size and parental effort in the blue-footed booby. *J. Anim. Ecol.* 72:846-856.
68. Velando A, Beamonte R y Torres R (2006) Carotenoid-based skin colour in the blue footed booby: an honest signal of current condition used by females to adjust reproductive investment. *Oecologia, en prensa*.
69. Velando A, Torres R y Espinosa I (2005) Male coloration and chick condition in blue-footed booby: a cross-fostering experiment. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 58:175-180.
70. Watchmeister CA (2001) Display in monogamous pairs: a review of empirical data and evolutionary explanations. *Animal Behaviour*. 61:861-868.
71. Watosn PJ y Lighton JRB (1994) Sexual selection and the energetico of copulatory courtship in the sierra dome spider *Linyphia litigiosa*. *Anim. Behav.* 48:615-626.
72. Winkler DW (1987) A general model for parental care. *Am. Nat.* 130:526-543.



73. Zahavy A (1975) Mate selection: a selection for a handicap. *J. Theor. Biol.* 53:205-214.
74. Zahavy A y Zahavy A (1997) *The handicap principle: a missing piece of Darwin's puzzle*. Oxford University Press.
75. Zuk M, Ligon D y Thornhill R (1992) Effects of experimental manipulation of male secondary sex characters on female mate preference in red jungle fowl. *Anim. Behav.* 44:999-1006.
76. Zuk M, Thornhill R, Ligon JD, Johnson K, Austad S, Ligon S, Thornhill NW y Costin C (1990) The role of male ornaments and courtship behavior in female mate choice of red jungle fowl. *Am. Nat.* 136, 4:459-473.