



**UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE
MÉXICO**

FACULTAD DE CIENCIAS

Función del componente UV en las patas y selección
sexual en el bobo de patas azules
Sula nebouxi

T E S I S

QUE PARA OBTENER EL TÍTULO DE:

BIÓLOGA

PRESENTA:

ADRIANA NAVA SÁNCHEZ

Tutor: Dra. Laura Roxana Torres Avilés

2008





Universidad Nacional
Autónoma de México



UNAM – Dirección General de Bibliotecas
Tesis Digitales
Restricciones de uso

DERECHOS RESERVADOS ©
PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

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

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

1. Datos del Alumno
Nava
Sánchez
Adriana
56 31 96 30
Universidad Nacional Autónoma de México
Facultad de Ciencias
Biología
096206667
2. Datos del tutor
Dra.
Laura Roxana
Torres
Avilés
3. Datos del sinodal 1
Dr.
Constantino de Jesús
Macías
García
4. Datos del sinodal 2
Dra.
Katherine
Renton
5. Datos del sinodal 3
Dra.
Alejandra
Valero
Méndez
6. Datos del sinodal 4
Dr.
Alejandro Ariel
Ríos
Chelén
7. Datos del trabajo escrito
Función del componente UV del color de las patas y selección sexual en el bobo de patas azules *Sula nebouxii*.
30p
2008

A mis padres y hermanos por su gran apoyo incondicional siempre

Agradecimientos

A Roxana Torres por recibirme en este proyecto, por su aprendizaje, sus consejos, su paciencia y apoyo.

A todos los sinodales por sus comentarios y sugerencias: Constantino Macías, Katherine Renton, Alejandra Valero y Alejandro Ríos

A Alberto Velando por su ayuda y enseñanza en el trabajo de campo, por sus comentarios en el trabajo escrito y por su gran apoyo en la elaboración de esta tesis.

A René, Gabriel, Daniel y Laila por su ayuda y compañía en el trabajo de campo.

A la marina y al personal de la SEMARNAT encargado del Parque Nacional Isla Isabel por el apoyo logístico.

A todos los pescadores de la Isla Isabel por su compañía y apoyo durante la estancia en la isla.

A Ileri, Leonora, Carla, Emma, Sandra por su amistad y por compartir grandes momentos durante toda la carrera y después.

A Karla y Morelia por su presencia siempre, por su gran apoyo y confianza.

A todos mis amigos, compañeros y maestros de la carrera por su enseñanza y por compartir.

A la beca otorgada por la UNAM (DGAPA-IN211406)

Índice	
	Página
Resumen	1
Introducción	2
Hipótesis	7
Metodología	8
Resultados	12
Discusión	13
Figuras y tablas	17
Literatura citada	23

Función del componente UV del color de las patas y selección sexual en el bobo de patas azules *Sula nebouxii*.

RESUMEN

Darwin (1871) sugirió que la elección femenina era el principal mecanismo en la evolución de ornamentos, como el color del plumaje que presentan muchas aves. Más recientemente se ha descubierto que en particular el reflejo de luz ultravioleta (UV) del plumaje, puede ser un factor importante en el sistema de señalización durante la elección de pareja.

En el bobo de patas azules, *Sula nebouxii* el color de las patas es una señal sexual utilizada por los machos y las hembras en la evaluación de pareja. Durante la época de cortejo, la curva de color en las patas de los machos presenta dos picos de reflectancia, uno en la zona de UV (360-400nm) y el otro en la zona del verde-amarillo (460-620nm), además se ha demostrado que el bobo de patas azules tiene una sensibilidad visual hacia el color UV. El presente estudio tiene como objetivo evaluar en el bobo de patas azules la importancia del color UV como señal para la hembra en la evaluación de pareja. Se manipularon 25 machos de bobo de patas azules, disminuyendo en el grupo experimental la reflectancia del UV y manteniendo en el grupo control la reflectancia UV más alta que los experimentales. Se observó la conducta de cortejo al día siguiente de la manipulación y se registró la respuesta de las hembras hacia su macho, así como el cortejo extrapareja dirigido hacia los machos controles y experimentales. No se encontraron diferencias significativas en el cortejo de las hembras en las parejas controles y experimentales, y no se registraron conductas extrapareja. Sin embargo, contrario a lo esperado, se observó un aumento en la respuesta de las hembras hacia los machos experimentales que cortejaron más. Este trabajo sugiere que la reflectancia en el UV del color de las patas no es un componente importante para las hembras en la evaluación de su pareja.

INTRODUCCION

Darwin (1859,1871) propuso a la selección sexual como una fuerza evolutiva que ocurre cuando hay diferencias en el éxito reproductivo entre individuos de una población causadas por la competencia por la obtención de pareja. Esta selección da lugar a la evolución de características sexuales secundarias, a menudo dimórficas, que a pesar de reducir la capacidad de supervivencia del individuo, le pueden conferir ventajas en su capacidad reproductiva (Darwin1871, Andersson 1994). El proceso por medio del cual se favorece la evolución de características sexuales secundarias a través de la competencia entre miembros del mismo sexo por obtener pareja se ha llamado selección intrasexual, mientras que el proceso por medio del cual se promueve la evolución de las características “ornamentales”, extravagantes y llamativas, que han sido favorecidas por las preferencias del sexo opuesto (típicamente las hembras) al elegir pareja, se ha denominado selección intersexual (Andersson 1994).

En las aves, las hembras frecuentemente prefieren machos con características elaboradas, tales como plumas ornamentales (e.g. en el pavorreal *Pavo cristatus* Petrie et al. 1991), repertorios de cantos elaborados (e.g. en el estornino europeo *Sturnus vulgaris* Mountjoy y Lemon 1996) y colores brillantes en plumas, picos y piel expuesta (e.g. en el carbonero común *Parus major* Norris 1990; el pato de collar *Anas platyrhynchos* Omland 1996; faisán de collar *Phasianus colchicus* Ohlsson et. al. 2002). Se ha propuesto que estas características podrían ser indicadores de la condición fenotípica o genética de los machos (revisión en Andersson 1994). Se cree que estas características son señales “honestas” cuando son costosas de producir y/o mantener o están relacionadas con la condición o calidad genética del individuo (Zahavi 1975). Por lo tanto, las hembras que elijen machos más ornamentados ganarían beneficios directos tales como más y mejor cuidado parental (e.g. en el pinzón domestico *Carpodacus mexicanus* Hill 1991; azulejo garganta canela *Sialia sialis* Siefferman y Hill 2003; herrerillo común *Parus caeruleus* Limbourg et al. 2004), mejores territorios (e.g. cardenal rojo *Cardinalis cardinalis* Wolfenbarger 1999; azulejo garganta canela *Sialia sialis* Siefferman y Hill 2005), o una menor probabilidad de contagiarse de enfermedades infecciosas (e.g. capulínero satinado *Ptilonorhynchus violaceus* Borgia y

Collis 1990; escribano soteño *Emberiza cirulus* Figuerola et al. 1999). Por otro lado, las hembras con preferencias hacia machos más ornamentados podrían obtener también beneficios indirectos, cuando los críos heredan las características atractivas de los padres (Fisher 1930), y cuando la viabilidad de las crías aumenta debido a la calidad genética del padre (Zahavi 1975, Hamilton y Zuck 1982, Sheldon et al. 1997).

Elección de pareja, coloración y reflejo en UV

Los colores conspicuos que muchas especies de animales despliegan en plumas, picos o integumentos, se han utilizado como modelos en el estudio de la selección sexual (Andersson 1994). Por ejemplo, el pinzón domestico *Carpodacus mexicanus* es una especie en la que los machos presentan durante el periodo de reproducción una coloración de plumaje que varía de rojo a naranja, esta coloración depende de la ingesta de carotenos y los machos con coloración más brillante tienen un mayor éxito de forrajeo (Hill, 1992). En esta especie, las hembras prefieren a machos con plumajes más coloridos y brillantes que además son los que proveen más alimento para las crías (Hill, 1992). En el dominico americano *Carduelis tristis* los machos presentan una coloración naranja en el pico y un plumaje amarillo que dependen de la ingesta de carotenos, y las hembras pasan más tiempo y despliegan más conductas de cortejo hacia los machos con plumaje de color más intenso (Johnson *et al.* 1993). Otros estudios también sugieren que la coloración en las aves puede actuar como una señal honesta en la elección de pareja (Hill 1990, Hill y Montgomerie 1994, Sundberg 1995, Karubian 2002, McGraw et al. 2002, Senar et al. 2005).

A diferencia del ojo humano, el de muchas especies de aves puede detectar longitudes de onda en el rango UV (Chen et al. 1984). Estas especies de aves poseen cuatro tipos de conos retinales, tres conos son sensibles a longitudes de onda visibles al ojo humano y el cuarto es sensible al rango ultravioleta (Maier y Bowmaker 1993). Aunque aparentemente la visión con sensibilidad visual hacia los violetas y el rango visible al ojo humano es el estado ancestral en las aves, la sensibilidad hacia el rango ultravioleta ha evolucionado independientemente en al menos cuatro órdenes (Odeen y Hastad 2003). Se han realizado varios estudios que demuestran la presencia de estos cuatro conos retínales en diferentes especies; por ejemplo, en el perico *Melopsittacus*

undulatus, el pinzón zebra *Taeniopygia guttata*, y la paloma *Columba livia* (Bowmarker et al. 1997). En este contexto, un estudio reciente señala que las plumas de 142 familias de aves presentan una gran reflectancia en el rango de la luz ultravioleta (Eaton y Lanyon 2003).

Estas características en la capacidad visual de las aves así como la frecuencia con la cual las estructuras potencialmente sexuales reflejan en el UV sugieren que el color y en particular el reflejo UV puede ser un factor importante en el sistema de señalización en la elección de pareja (Andersson y Amundsen 1997). En apoyo a la idea anterior, un número creciente de estudios indica que el reflejo en UV en algunas estructuras, es una característica que podría estar sujeta a selección sexual (Tabla 1). Por ejemplo, en los piquigruesos *Guiraca caerulea* se ha reportado que la intensidad de la coloración UV está positivamente correlacionada con la talla del macho, el tamaño de su territorio y con la disponibilidad de alimento que se encuentra en el territorio (Keyser y Hill 2000). Andersson y Amundsen (1997) hicieron un estudio con ruiseñores *Luscinia s. suecica*, sobre la coloración ultravioleta y observaron que el color ultravioleta y el brillo pueden ser un indicador de la edad del macho; los machos con mayor edad tienen mayor reflectancia en UV que los jóvenes. Hunt et al. (1999) encontraron que en el herrerillo común *Parus caeruleus*, existe una elección mutua de pareja y, la elección del macho hacia la hembra puede estar influida por la apariencia visual (mayor reflectancia en UV). En un estudio experimental con *Ficedula hypoleuca*, en el que se manipuló la reflectancia en UV en los machos, bloqueándola en algunos y aumentándola en otros, se encontró que las hembras tenían una mayor preferencia hacia los machos con una alta reflectancia de UV (Siitari et al. 2002). En las hembras de la especie *Sturnus vulgaris* la presencia o ausencia de reflectancia de UV en el plumaje de los machos influye en la elección de pareja (Bennett et al. 1997). La mayoría de los estudios sobre la importancia del UV se han realizado en la coloración de las plumas y ninguno, hasta donde sabemos, ha examinado directamente la importancia del UV de los tegumentos en el atractivo de pareja.

El bobo de patas azules

El bobo de patas azules (*Sula nebouxii*) es un ave marina pelágica de la familia *Sulidae* que habita en las islas del Océano Pacífico (Nelson 1978). Es un ave de larga vida,

(aproximadamente 20 años), y con un periodo de cuidado parental prolongado. El macho y la hembra participan en la incubación que dura aproximadamente 41 días y alimentan y cuidan a las crías durante 4 meses antes de que las crías se independicen (Nelson 1978, Guerra y Drummond 1995, Torres y Drummond 1999). El tamaño de puesta modal es de dos huevos, pero pueden poner de 1 a 3 huevos. (Nelson 1978, Drummond *et al.* 1986).

El bobo de patas azules tiene un cortejo elaborado que puede durar 3 o más semanas durante el cual despliegan una serie de conductas exhibiendo constantemente el color de sus patas (Nelson 1978, Osorio-Beristain y Drummond 1998). El macho establece el territorio, pero una vez formada la pareja, los dos lo defienden. Es una especie socialmente monógama, sin embargo, las cópulas extrapareja son frecuentes (Osorio-Beristain y Drummond 1998), por lo que aún después de formada una pareja el despliegue de ornamentos puede ser importante para el éxito reproductivo de los machos (Torres y Velando 2003).

El color de las patas varía entre individuos del mismo sexo y difiere entre machos y hembras (Espinosa 2004). Durante el cortejo los machos presentan un color azul turquesa brillante, con dos picos de reflectancia, el mayor en la sección de los verdes (520nm) y el siguiente pico en la sección del UV (360nm) (Velando *et al.* 2006). En un estudio en el que se modificó el color de las patas de los machos de azul turquesa a azul oscuro, las hembras apareadas con machos de patas azul oscuro cortejaron y copularon menos que las hembras en el grupo control (Torres y Velando 2003). Los resultados de este experimento sugieren que el color de las patas es una señal sexual que las hembras utilizan para evaluar, y posiblemente elegir a sus parejas (Torres y Velando 2003). Sin embargo, en este estudio no se evaluó la importancia del componente UV como parte de la señal sexual.

El color de las patas del bobo de patas azules es una señal sexual honesta y altamente dinámica que las hembras utilizan para ajustar su inversión en la puesta (Velando *et al.* 2005, Velando *et al.* 2006, Dentressangle *et al.* 2008). En un experimento en que se controló la cantidad de alimento y carotenos que recibieron machos durante el cortejo se encontró que el color de las patas puede cambiar en

periodos de 24 horas de un azul turquesa en los machos con mayor cantidad de alimento a un azul oscuro en los machos con menor cantidad de alimento (Velando *et al.* 2006). Además en un estudio en el que se intercambiaron nidadas para separar los efectos genéticos de los ambientales se encontró que el crecimiento de las crías está relacionado principalmente con el color de las patas del padre adoptivo, lo que sugiere que el color de las patas podría ser un indicador del cuidado paterno (Velando *et al.* 2005).

Según la teoría, en las aves de larga vida las hembras deberían de optimizar sus decisiones reproductivas en relación a la calidad y condición de su pareja y al nivel de la inversión parental que la pareja puede aportar (Chase 1980, Winkler 1987). El color de las patas en el bobo de patas azules, por ser una señal honesta de la condición e inversión parental del macho, podría por lo tanto, servir para evaluar a la pareja y ajustar el esfuerzo reproductivo de acuerdo a la calidad de su pareja (Torres y Velando 2003, Velando *et al.* 2005, 2006). En un estudio reciente en el que se modificó el color de patas en machos experimentales de un azul turquesa a un azul oscuro, un día después de la puesta del primer huevo, semejando a machos de baja condición, se encontró que las hembras del grupo experimental disminuyeron el tamaño del segundo huevo a diferencia de las hembras del grupo control (Velando *et al.* 2006), modificaron la concentración de androstenediona en la yema y retrasaron la puesta del segundo huevo (Dentressangle *et al.* 2008).

En el presente estudio evaluamos si la región UV (360-400nm) del color de las patas juega un papel en la evaluación de la pareja, como ocurre en otras especies (Bennett *et al.* 1996, Andersson *et al.* 1998, Johnsen *et al.* 1998, Hunt *et al.* 1998, Pearn *et al.* 2001, Siitari *et al.* 2002, Delhey *et al.* 2003, Limbourg *et al.* 2004). Existe evidencia de que el sistema óptico de los *Sulidos* es sensible a la radiación UV (Reed 1987). Un análisis de respuestas visuales nistágmicas (movimiento involuntario de los ojos) a diferentes iluminaciones monocromáticas, sugiere que la sensibilidad al espectro UV es alta en el bobo Peruano *Sula variegata*, moderada en el bobo de patas azules *Sula nebouxii* y no se encontró respuesta en el bobo de patas rojas *Sula sula* (Reed 1987). El objetivo del presente estudio es evaluar experimentalmente si las hembras del bobo de patas azules utilizan el componente UV para evaluar a su pareja.

HIPÓTESIS Y PREDICCIONES

Las hembras utilizan el reflejo en UV del color de las patas de los machos para la evaluación de la pareja. Por lo tanto esperamos que al disminuir el reflejo UV del color de las patas de los machos en el grupo experimental:

1. Las hembras en el grupo experimental disminuirán su tasa de cortejo y cópulas intra-pareja comparadas a las hembras en el grupo control.
2. La tasa de cortejo extra-pareja dirigida al macho focal experimental (con baja reflectancia en UV) y el número de cópulas extra-pareja será menor que el de machos controles.

METODOLOGIA

El estudio se llevó a cabo en la colonia de bobos de patas azules en el Parque Nacional Isla Isabel, Nayarit, México durante los meses de Enero a Marzo del 2005, durante el periodo de cortejo del bobo de patas azules. Durante la noche se capturaron 25 machos con pareja (perchados junto a una hembra) utilizando la técnica de lampareo, que consiste en alumbrar directamente a los ojos del bobo y capturarlo inmediatamente (Torres y Velando 2003 y 2005). Las aves fueron capturadas durante cinco noches entre los días 30 de Enero y 11 de Febrero en cinco sitios diferentes. Cada macho fue marcado individualmente en la pata izquierda con un anillo de metal y en el pecho con un marcador negro indeleble, para facilitar su identificación durante las observaciones de conducta y fue asignado aleatoriamente a los grupos control (n=12) o experimental (n=13).

De cada individuo se obtuvo el peso (± 10 g), la longitud de la ulna izquierda (± 1 mm), y tres medidas del color de las membranas interdigitales de la pata izquierda usando un espectrofotómetro (MINOLTA CD 2600d). El espectrofotómetro emite un haz de luz, siempre de la misma intensidad, sobre la superficie de color que se quiere medir, lo que permite cuantificar el valor de reflectancia para longitudes de onda comprendidas entre los 360 y 740nm (± 10 nm). Para los análisis se utilizó el promedio de las tres mediciones de color. No se encontraron diferencias significativas en la longitud de la ulna (ANOVA $F_{1,23}=0.92$ $p=0.34$) y el peso ($F_{1,23}=0.10$ $p=0.74$) de los machos controles y experimentales. No fue posible capturar a las parejas de los machos observados en este estudio, aunque 6 de un total de 25 estaban anilladas.

Manipulación experimental

A los machos experimentales se les aplicó de manera homogénea sobre las membranas interdigitales de las dos patas una mezcla de bloqueador de UV (Eclipsol) resistente al agua con vaselina (Vaseline). Los machos control se manipularon de la misma forma que los machos experimentales, pero se les aplicó únicamente vaselina en la membrana de las patas. Antes y después de cada aplicación de los dos tratamientos, se midió el color de la pata izquierda del macho para cuantificar la magnitud de la modificación del

color (Fig. 1). Las manipulaciones del color de patas de machos controles y experimentales tuvieron una duración aproximada de cinco minutos por ave y se realizaron a 10 metros o más de la colonia, con el propósito de perturbar lo menos posible.

Para evaluar el tiempo de permanencia del bloqueador UV en las patas, se realizó una prueba piloto en un macho en cortejo, al cual se le aplicó el tratamiento con bloqueador en una pata y 24 horas después se recapturó. Respecto al color original el tratamiento experimental disminuyó en promedio un 84.69% el pico mínimo de reflectancia en la región UV de la pata del macho y 24h después, al momento de la recaptura, se mantuvo una disminución del 49%. Debido a que las observaciones de conducta se realizaron a la mañana siguiente de la manipulación (alrededor de 7 horas después) se espera que la disminución en reflectancia en UV provocada por el tratamiento experimental se haya mantenido durante las observaciones conductuales.

Observaciones conductuales

Un día después de la manipulación se observó a cada macho y a su pareja de 6.15 a las 11.00hrs y de 15.00 a las 18.00hrs, desde 4 casetas instaladas a una distancia aproximada de 5 –10m. Desde cada caseta un observador podía registrar hasta 5 parejas. Consideramos pareja del macho focal a aquella hembra que estuviera a 20cm o menos del macho durante por lo menos una hora y que tuviera una respuesta al cortejo del macho. Se observaron 13 parejas experimentales y 12 parejas control. Se registró la frecuencia de las conductas de cortejo y las cópulas y cada diez minutos la presencia o ausencia de las parejas observadas. Las conductas de cortejo registradas fueron “apuntando al cielo”, cuando el cuello del ave se alarga con el pico apuntando hacia el cielo acompañado por la elevación de la cola y la extensión lateral de las alas, en los machos se escucha un silbido y en las hembras un graznido; “paseo”, cuando el ave levanta la cabeza hacia un lado y exhibe un exagerado levantamiento de patas mostrando sus membranas interdigitales hacia arriba y hacia fuera, puede ser en el mismo lugar o caminando alrededor de su pareja; “nidos”, cuando el ave presenta a la pareja material de construcción de nido (ramas, piedras, hojas) (descripciones detalladas en Nelson 1978); cópulas, cuando las cloacas del macho y la hembra tuvieron contacto; intento de cópula, cuando el macho intenta subirse al dorso de la hembra sin lograrlo o

se sube pero se cae antes de tener contacto de cloacas (Osorio-Beristain y Drummond 1998). En cada conducta se registró si era intra-pareja o extra-pareja, sólo se registró la conducta extra-pareja que iba dirigida hacia el macho focal.

Antes de iniciar con los registros de conducta se hicieron pruebas de confiabilidad entre observadores. Los cuatro observadores que participaron en el presente estudio se familiarizaron primero con las conductas de cortejo de la especie y los criterios de identificación de cada una de ellas. Durante una semana los cuatro observadores registraron simultáneamente, pero sin comunicarse entre ellos, la conducta de varias parejas de bobos hasta alcanzar una confiabilidad entre observadores del 95%. Para comparar las diferencias y similitudes de las conductas registradas por cada observador se utilizó el índice de concordancia (número de acuerdos entre observadores/ número total de registros, Martín y Bateson, 1993). Debido a que el tratamiento que se aplicó en las membranas de las patas a machos controles y experimentales no produce diferencias detectables al ojo humano, los registros conductuales eran ciegos en cuanto a la pertenencia de los machos observados al grupo control o experimental.

Después de las observaciones de conducta, todas las parejas incluidas en el estudio se monitorearon cada tercer día hasta que completaron la puesta. De las 16 parejas que establecieron una puesta se registró la fecha de puesta, el ancho y el largo máximo (± 0.1 mm) de los huevos; para disminuir la perturbación del nido los huevos se midieron cuando se puso el segundo huevo.

Análisis estadísticos

Para analizar el color de las patas se dividió la curva total de reflectancia en dos regiones: la región UV (360 a 400 nm) que comprende longitudes de onda ultravioletas y la región visible (400 a 740 nm) que comprende longitudes de onda visibles al ojo humano. En cada una de las regiones se calcularon los cromas (suma de los porcentajes de reflectancia en cada región dividido entre la suma total de los porcentajes de reflectancia) y en la región UV el pico mínimo de reflectancia (Hill *et al* 2005).

El color de las patas de los machos controles y experimentales antes de la manipulación no difirió estadísticamente ni en el pico ni en los cromas (Tabla 2). Con

respecto a su reflectancia inicial, la aplicación del tratamiento en los machos experimentales disminuyó un 85.5% el promedio de los picos en UV (*t* pareada, $t_{12}=37.28$, $p<0.001$), un 58% el croma UV (*t* pareada, $t_{12}=32.0$, $p<0.001$), y aumentó 7.47% el croma de la región visible (*t* pareada, $t_{12}=-35.03$, $p<0.001$). En el grupo control, la vaselina aplicada en las membranas de las patas también causó una disminución, aunque menor que en el grupo experimental. En el grupo control, con respecto a su reflectancia inicial, el pico UV disminuyó 25% (*t*-pareada, $t_{11}=4.6$, $p=0.001$), el croma UV 9.7% (*t*-pareada, $t_{11}=3.95$, $p=0.002$) y el croma en la región visible aumentó 1.5% (*t*-pareada, $t_{11}=3.92$, $p=0.002$; Fig. 1a). Las diferencias en el color final (color después del tratamiento) de las patas de machos controles y experimentales fueron significativas (Tabla 2). Comparado con los controles, la reflectancia final de las patas de machos experimentales disminuyó 80.6% en la región UV, 54.1% en los picos UV y 8% en los cromas de la región visible (Tabla 2).

Para evaluar el efecto del tratamiento en el cortejo de las hembras se analizaron las tasas (el número de conductas dividido por el número de horas en pareja en la arena de cortejo) de apuntando al cielo, paseos, nidos y cópulas de las hembras mediante modelos lineales generales. Los modelos incluyeron el tratamiento como factor y el cortejo del macho y croma visible final como covariables. Para analizar la tasa de cópulas se utilizó la prueba no paramétrica de Mann-Whitney. Todas las parejas se registraron por lo menos dos horas, con un promedio de 3.98 ± 1.46 (rango 2 - 7.5 horas).

RESULTADOS

Conducta del macho y presencia en el sitio de cortejo

No se encontraron diferencias en el cortejo total intrapareja de los machos en los grupos control y experimental (ANOVA, $F_{1,23}=0.061$, $p=0.80$, $N=25$). El tiempo que pasaron los machos en el sitio de cortejo, el tiempo en pareja y el tiempo que la hembra pasó en el sitio de cortejo no fueron diferentes entre los grupos control y experimental (tiempo total del macho: $F_{1,23}=0.032$, $p=0.86$; tiempo total en pareja: $F_{1,23}=0.031$, $p=0.86$; tiempo total de la hembra: $F_{1,23}=0.015$, $p=0.90$).

Respuesta de la hembra a la manipulación experimental del macho

No se detectaron diferencias en las tasas de apuntando al cielo (experimental 2.25 ± 3.37 control 2.02 ± 1.53), paseos (experimental 0.65 ± 1.18 , control 0.40 ± 0.55) y nidos (experimental 0.73 ± 1.12 , control 0.97 ± 0.95) de las hembras emparejadas con machos experimentales y controles (Tabla 3). La tasa de cortejo total de los machos se relacionó positivamente con la tasa de apuntando al cielo y de paseo de las hembras, pero no con la tasa de nidos de las hembras (Tabla 3). Cuando se controló estadísticamente por la tasa de cortejo de los machos, la tasa de paseos de las hembras fue mayor en el grupo experimental que en el grupo control (Fig. 2).

Tasa de cópulas

De las 25 parejas observadas se registraron cópulas en 14 de ellas, 6 del grupo control y 8 del grupo experimental. No se encontraron diferencias en la tasa de cópulas entre tratamientos (Mann-Whitney $U=66.0$, $p=0.49$, $N=25$). No se registraron cópulas extrapareja.

Fecha de Puesta

De las 16 parejas en las que se registró la fecha de puesta, 9 fueron del grupo control y 7 fueron experimentales. No se encontraron diferencias significativas en las fechas de puesta entre el grupo control y experimental respecto al día en que se realizaron las manipulaciones ($F_{1,14}=1.10$, $p=0.31$, $N=16$).

DISCUSIÓN

En nuestro estudio el cortejo de las hembras (tasas de apuntando al cielo, paseos y nidos) y la frecuencia de cópulas no disminuyeron cuando se redujo experimentalmente la reflectancia en UV del color de las patas de los machos. Las tasas de apuntando al cielo, paseos y (marginamente) de nidos de las hembras se relacionaron positivamente con la tasa de cortejo total del macho. Contrario a lo esperado, cuando se controló estadísticamente por la tasa de cortejo de los machos, las hembras experimentales apareadas con machos cuyas patas tenían menos reflectancia UV aumentaron la tasa de paseos con respecto a las hembras controles. El tratamiento experimental no tuvo efecto en la tasa de cortejo intrapareja del macho, ni en el tiempo que pasaron en el sitio de cortejo o en pareja, y tampoco difirió el tiempo que las hembras pasaron solas en el sitio de cortejo. Los resultados de este experimento sugieren que en el bobo de patas azules una menor reflectancia en el UV no disminuye el atractivo del macho. Aún más, contrario a lo esperado, las hembras apareadas con machos cuyas patas tenían menor reflectancia en UV aumentaron su tasa de paseos.

Las hembras apareadas con los machos UV reducido respondieron con más cortejo (tasa de paseos), pero sólo en aquellos machos con tasas de cortejo altas. Este interesante resultado sugiere que la hembra utiliza el cortejo del macho y la coloración de las patas en la evaluación de la pareja. En el bobo de patas azules, los despliegues de cortejo son elaborados y se realizan durante varias horas al día por tres o más semanas (Osorio-Beristain y Drummond 1998), por lo que probablemente el cortejo implica un gran costo energético y podría estar reflejando la condición del macho. Se ha demostrado experimentalmente que el color de las patas del bobo de patas azules es una señal sexual importante en la evaluación de la pareja durante el cortejo y la puesta que afecta las decisiones reproductivas de las hembras (Torres y Velando 2003, Velando *et al.* 2006, Dentressangle *et al.* 2008). Las hembras prefieren a los machos con patas de color azul turquesa y disminuyen su cortejo y frecuencia de cópulas cuando el color de las patas de los machos cambia a un azul oscuro (Torres y Velando 2003). Los machos con patas de color azul turquesa, con cromas verde-amarillo (460-620nm) más altos, tienen mejor condición y respuesta inmune celular (Velando *et al.* 2006), y si se

modifica el color de las patas de los machos durante la puesta de un azul turquesa a un azul oscuro, las hembras disminuyen el peso, volumen y composición de los huevos (Velando *et al.* 2006, Dentressangle *et al.* 2008). Todo lo anterior sugiere que el color, en particular el croma verde, es una señal sexual honesta de la condición del macho y probablemente de su capacidad para la crianza (Velando *et al.* 2005). Durante el cortejo el color de las patas de los machos varía de azul turquesa (pico de reflectancia 540nm) a azul oscuro (pico de reflectancia 440nm; Velando *et al.* 2006), y es justo en este rango donde los bobos de patas azules tienen una mayor sensibilidad visual (Reed 1987). Es posible que nuestro tratamiento experimental al disminuir la reflectancia en UV de la membrana de las patas aumentara el atractivo de los machos al aumentar el contraste entre los dos picos principales, el pico en el UV (360nm) y el pico en el rango de los verdes (540nm). Además, el tratamiento experimental también incrementó 25% la reflectancia en el rango visible al ojo humano (rango que incluye al croma verde-amarillo). Estos dos factores, posiblemente mayor contraste y un aumento en el croma visible, podrían haber aumentado el atractivo de los machos y por lo tanto producir una respuesta mayor en el cortejo de las hembras. En el bobo de patas azules, durante el cortejo, el croma verde-amarillo correlaciona negativamente con el croma UV ($r=-0.48$, $n=75$, $p<0.001$). Así los machos que presentan patas verde turquesa, probablemente con mayores niveles de pigmentos (Velando *et al.* 2006), presentan una menor coloración en el UV.

En el bobo de patas azules el cortejo aumenta a medida que se va acercando la fecha de puesta (Osorio-Beristain y Drummond 1998). El año en que se llevó a cabo este experimento, se presentó el fenómeno de El Niño, el cual afecta a la reproducción de los bobos de patas azules, razón por la cual no se logró registrar la fecha de puesta de todas las parejas controles y experimentales. Debido a que los machos de cada grupo se asignaron aleatoriamente a los tratamientos, no se esperarían diferencias en el cortejo provocadas por diferencias en la fecha de puesta.

Existe un gran número de estudios que han evaluado y apoyan la idea de que el color UV reflejado por las plumas de diferentes especies de aves se usa como una señal en la elección de pareja (e.g. Pearn *et al.* 2001, Siefferman y Hill 2003, Doucet, 2002, ver Tabla 1). Sin embargo, en aves los estudios que han evaluado el color UV en la piel

son muy recientes y se han enfocado principalmente a evaluar el papel del UV en las relaciones padres-crías (Violaine *et al.* 2004). La piel que rodea el pico en las crías del estornino europeo *Sturnus vulgaris* refleja en el rango ultravioleta, y la reducción en esta reflectancia afecta la masa corporal de las crías, lo que sugiere que el color UV juega un papel importante en las decisiones sobre el esfuerzo reproductivo por parte de los padres (Violaine *et al.* 2004). De hecho se ha sugerido que es poco probable que los colores estructurales, como la reflectancia en UV en piel, así como los colores violeta y azules en piel, puedan tener un importante papel como señales dependientes de la condición del individuo (Prum 2006). Faltan más estudios en los que se evalúe el posible papel de la reflectancia en UV en estructuras tegumentarias en el contexto de la selección sexual.

El desarrollo y la composición fisiológica de los colores estructurales en piel y en plumas de aves son diferentes y por lo tanto el mecanismo por el que la condición del individuo afecta a la coloración debe ser diferente. Las características de los colores estructurales, tales como el brillo, el matiz o la saturación dependen del mecanismo estructural que los produce. El color estructural de las plumas varía de acuerdo a la anatomía y a las propiedades ópticas en diferentes partes de la pluma; generalmente depende de la presencia de β -keratina y de gránulos de melanina (Prum y Torres 2003, Prum 2006). En el caso de la coloración estructural de la piel depende de la disposición de las microfibras de colágeno (100-500 μ) rodeadas generalmente por una capa de gránulos de melanina (Prum y Torres 2003). Aunque se ha sugerido que es poco probable que la coloración estructural de la piel de las aves sea una señal honesta que refleje la condición de los individuos (Prum 2006), recientemente se ha mostrado que en el bobo de patas azules el color de las patas, una característica que se consideraba estructural (Prum y Torres 2003) depende de la estructura y la presencia de pigmentos, y variaciones en el color están relacionadas con la condición nutricional y de salud de los individuos (Velandó *et al.* 2006). Se necesitan más estudios para evaluar los mecanismos subyacentes a la producción de color en piel y su posible función señalizadora.

Los colores producidos por pigmentos, por otro lado, han sido muy bien estudiados y hay abundantes evidencias de que son indicadores honestos de la condición

de los individuos. Dentro de los pigmentos más estudiados están los carotenoides, que son hidrocarburos liposolubles producidos principalmente por algas y plantas y que los animales obtienen a través de la dieta, ya que no pueden sintetizarlos (revisión en Olson y Owens, 1998). Los carotenoides funcionan como antioxidantes (Bendich, 1993; Olson, 1993) e intervienen en la respuesta inmune (Olson y Owens, 1998; Horak *et al.* 2001, Faivre *et al.* 2003). En animales, los carotenoides pueden ser depositados en grasas, en piel o en estructuras proteínicas como plumas, escamas o élitros (Olson y Owens, 1998). En el bobo de patas azules, la deposición de carotenoides amarillos en las membranas de las patas (i.e. zeaxantina, Velando A. y Torres R. datos no publicados) es responsable del cambio en color de azul oscuro estructural (con un alto croma UV) a los colores azul turquesa (con un bajo croma UV).

En conclusión, no encontramos diferencias entre el cortejo de las hembras controles y experimentales, sin embargo, cuando se controló estadísticamente por la tasa de cortejo del macho, las hembras apareadas con machos experimentales aumentaron la tasa de paseos. Esto sugiere que las hembras evalúan simultáneamente el color de las patas y el cortejo del macho. No existen estudios previos que demuestren que la reflectancia UV en la piel de los machos sea una señal sexual para las hembras durante la evaluación de pareja. El presente estudio sugiere que en el bobo de patas azules *Sula nebouxii*, la reflectancia UV en piel no es un componente importante en la evaluación de pareja.

Tabla 1. Estudios en los que se ha evaluado la función del componente UV en aves en el contexto de la selección sexual. En todos los casos el componente UV se evaluó en el plumaje.

Especie	Respuesta Observada	Referencias
Pinzon zebra <i>Taeniopygia guttata</i>	Preferencia de las hembras por machos con mayor reflectancia UV.	Bennett et al. 1996
Ruiseñor Pechiazul <i>Luscinia s. svecica</i>	Indicador de la edad del macho.	Andersson y Amundsen 1997
Estornino europeo <i>Sturnus vulgaris</i>	Preferencia de las hembras por machos con mayor reflectancia UV.	Bennet et al. 1997
Herrerillo común <i>Parus caeruleus</i>	Preferencia de las hembras por machos con mayor reflectancia UV.	Andersson et al.1998
Ruiseñor Pechiazul <i>Luscinia s. svecica</i>	Los machos con mayor reflectancia UV tienen más éxito en la obtención de intrapareja y extra pareja	Johnsen et al 1998
Herrerillo común <i>Parus caeruleus</i>	Dimorfismo sexual, preferencia de las hembras por machos con mayor reflectancia UV	Hunt et al. 1998
Herrerillo común <i>Parus caeruleus</i>	Preferencia de las hembras por machos con mayor reflectancia UV	Hunt et al 1999
Herrerillo común <i>Parus caeruleus</i>	Las hembras ajustan el sexo de su descendencia en respuesta a la reflectancia UV de su pareja	Sheldon et al. 1999
Piquigrueso <i>Guiraca caerulea</i>	Existe una relación positiva entre la reflectancia UV y el tamaño y la calidad del territorio del macho.	Keyser y Hill 2000

Tabla 1. Estudios en los que se ha evaluado la función del componente UV en aves en el contexto de la selección sexual. Continuación.

Especie	Respuesta Observada	Referencias
Periquito australiano <i>Melopsittacus undulatus</i>	Preferencia de las hembras por machos con mayor reflectancia UV	Pearn et al. 2001
Papamoscas cerrojillo <i>Ficedula hypoleuca</i>	Preferencia de las hembras por machos con mayor reflectancia UV	Siitari et al. 2002
Semillero Brincador <i>Volatinia jacarina</i>	Existe una relación positiva entre la reflectancia UV del macho y su tamaño y condición física	Doucet 2002
Golondrina común <i>Hirundo rustica</i>	No se relaciona con la selección sexual	Perrier et al 2002
Azulejo garganta canela <i>Sialia sialis</i>	Existe una relación positiva entre la reflectancia UV del macho y el cuidado parental y la calidad de sus crías	Siefferman y Hill 2003
Herrerillo común <i>Parus caeruleus</i>	Los machos con mayor reflectancia en UV tienen mayor éxito intrapareja. Los machos con menor reflectancia UV tienen mayor éxito con extraparejas.	Delhey et al 2003
Herrerillo común <i>Parus caeruleus</i>	Actúa como señal en habilidad competitiva entre machos	Alonso-Alvarez 2004
Herrerillo común <i>Parus caeruleus</i>	Las hembras ajustan su inversión parental de acuerdo al color UV de sus parejas	Limbourg et al. 2004
Azulejo garganta canela <i>Sialia sialis</i>	Aumento en la obtención de sitios de nido	Siefferman y Hill 2005

Tabla 2. Color de las patas antes (inicial) y después (final) de la manipulación de los machos en el grupo control y experimental. Se muestran valores de medias \pm error estándar.

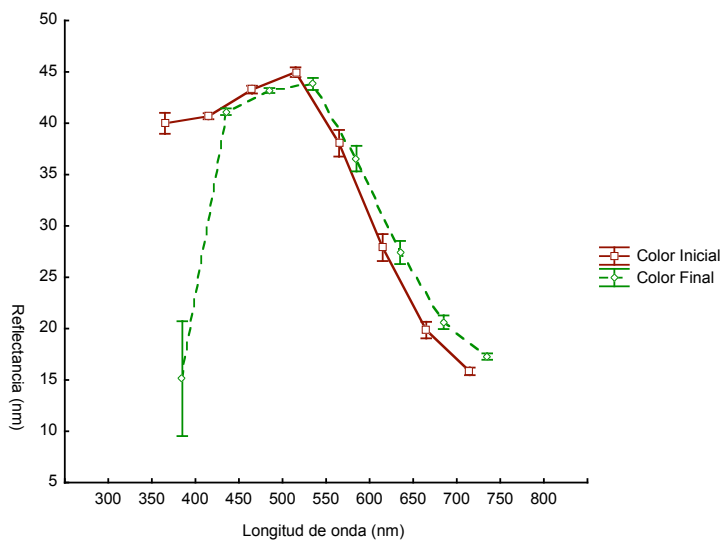
	Controles (N=12)	Experimentales (N=13)	F	P
Color Inicial				
Pico UV	35.74 \pm 1.58	35.78 \pm 0.83	0.001	0.98
Croma UV	0.151 \pm 0.002	0.150 \pm 0.002	0.29	0.59
CromaVisible	0.879 \pm 0.001	0.881 \pm 0.002	0.13	0.72
Color Final				
Pico UV	26.7 \pm 1.7	5.17 \pm 0.40	-4.2*	<0.001
Croma UV	0.137 \pm 0.004	0.062 \pm 0.002	218.4	<0.001
Croma Visible	0.894 \pm 0.004	0.966 \pm 0.002	255.8	<0.001

* Las varianzas no fueron homogéneas (*Levene* =13.53, $p=0.001$), por lo que se utilizó una *U* de Mann-Whitney.

Tabla 3. 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. La variación en el cromatismo final en la región visible se incluyó en los análisis iniciales pero debido a que no fue significativo ($p>0.15$ en todos los casos) se eliminó de los modelos que se reportan.

	<i>F</i>	<i>p</i>
APUNTANDO AL CIELO		
Tratamiento	2.23	0.15
Cortejo del Macho	25.37	<0.0001
CortejoMacho*Tratamiento	3.43	0.0784
PASEOS		
Tratamiento	2.51	0.12
Cortejo del Macho	16.22	0.001
CortejoMacho*Tratamiento	6.13	0.02
NIDOS		
Tratamiento	0.09	0.76
Cortejo del Macho	3.53	0.07
CortejoMacho*Tratamiento	0.71	0.40

a)



b)

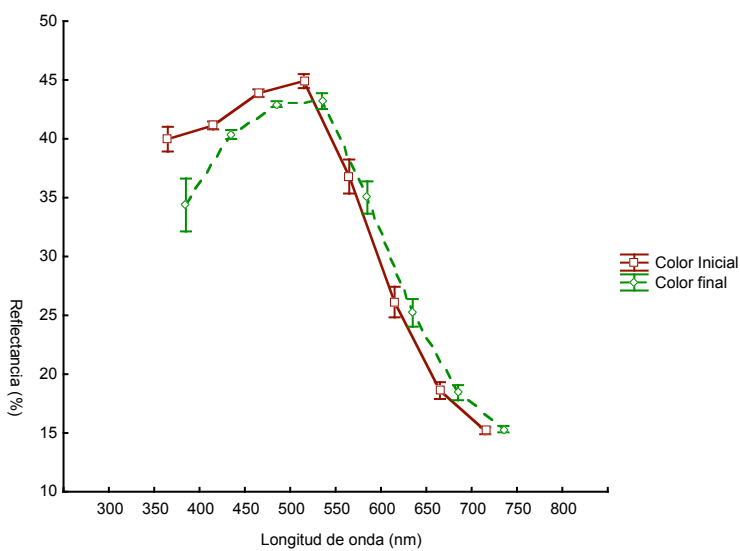
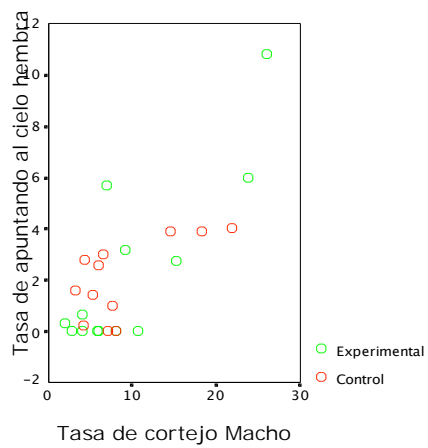
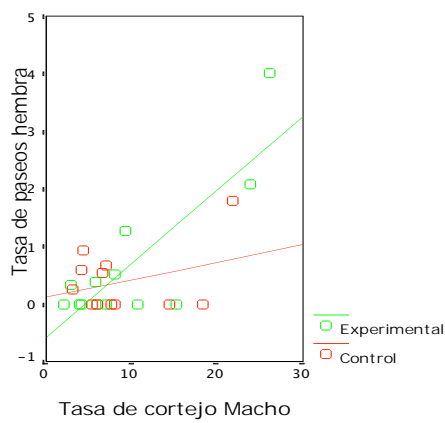


Fig.1 Curva promedio del color de patas (± 1 error estándar) en (a) 13 machos del grupo experimental y (b) 12 machos del grupo control.

a)



b)



c)

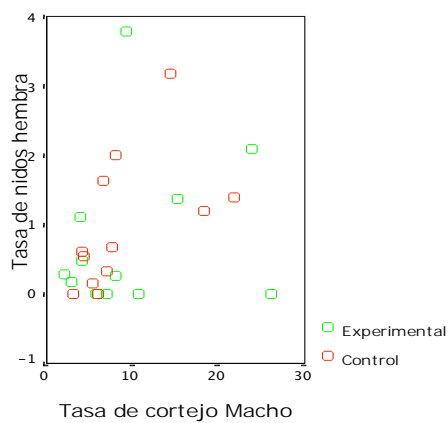


Figura 2. Relación de las conductas de cortejo de la hembra y la interacción del cortejo del macho con el tratamiento en a) tasa de apuntando al cielo ($F_{1,24}=3.43$, $p=0.078$) b) tasa de paseos ($F_{1,24}=6.13$, $p=0.02$) y c) tasa de nidos ($F_{1,24}=0.71$, $p=0.40$)

LITERATURA CITADA

Alonso-Alvarez C, Doutrelant C y Sorci G 2004 Ultraviolet reflectance affects male-male interactions in the blue tit (*Parus caeruleus ultramarinus*). *Behavioural Ecology* **15**, 805-809.

Andersson, M 1994 Sexual Selection. Princeton University Press

Andersson. S y Amundsen. T 1997 Ultraviolet colour vision and ornamentation in bluethroats. *Proc. R. Soc. Lond. B* **264**, 1587-1591.

Andersson S, Örnborg J y Andersson M 1998 Ultraviolet sexual dimorphism and assortative mating in blue tits. *Proc. Biol. Sci.* **265**, 445-450

Bendich A 1993 Biological functions of dietary carotenoids *Ann. New York Acad. Sci.* **691**, 61-67

Bennett A, Cuthill I, Partridge J y Maier E 1996 Ultraviolet vision and mate choice in zebra finches. *Nature* **380**, 433-435.

Bennett A, Cuthill, I, Partridge J y Lunau K 1997 Ultraviolet plumage colors predict mate preferences in starlings. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* **94**, 8618-8621

Borgia J y Collis K 1990 Parasites and Bright Male Plumage in the Satin Bowerbird (*Ptilonorhynchus violaceus*) *Am. Zool.* **30**, 279-286

Bowmaker JK, Heath LA, Wilkie SE y Hunt D.M. 1997. Visual pigments and oil droplets from six classes of photoreceptor in the retinas of birds. *Vision Res.* **37**, 2183-2194

Chase ID 1980 Cooperative and noncooperative behaviour in animals. *Am. Nat.* **115**, 827-857

Chen DM, Collins JS y Goldsmith TH 1984 The Ultraviolet receptor of bird retinas. *Science* **225**, 337-340

Darwin C 1871. *The Descent of Man, and Sexual Selection in Relation to Sex*. London: J. Murray.

Delhey K, Johnsen A, Peters A, Andersson S y Kempenaers B 2003 Paternity analysis reveals opposing selection pressures on crown coloration in the blue tit (*Parus caeruleus*) *Pro.R. Soc. Biol. Sci.* **270**, 2057-2063

Dentressangle F, Boeck L y Torres R 2008 Maternal investment in eggs is affected by male feet colour and breeding conditions in the blue-footed booby, *Sula nebouxii*. *Behav.Ecol.Sociobio.***62**, 1899-1908

Doucet S.M. 2002 Structural plumage coloration, male body size, and condition in the blue-black grassquit. *The Condor* **104**, 30-38

Drummond H, González E y Osorno JL 1986 Parent-offspring cooperation in the blue-footed booby (*Sula nebouxii*): social roles in infanticidal brood reduction. *Behav. Ecol. Sociobio.* **19**, 365-372

Eaton M y Lanyon S 2003 The ubiquity of avian ultraviolet plumage reflectance. *Pro.R. Soc. Biol. Sci.***270** 1721-1726.

Espinosa I 2004 Color y condición en el bobo de patas azules, *Sula nebouxii*, Facultad de Ciencias, UNAM

Faivre B, Préault M, Salvadori F, Théry M, Gaillard M y Cézilly F 2003 Bill colour and immunocompetence in the European blackbird. *Anim. Behav.* **65**, 1125-1131.

Figuerola J, Muñoz E, Gutierrez R y Ferrer D 1999. Blood parasites, leucocytes and plumage brightness in the Cirl Bunting, *Emberiza cirlus*. *Functional Ecology.* **13**, 594-601.

Fisher I 1930. The Theory of Interest as Determined by Impatience to Spend Income and Opportunity to Invest it. New York, The Macmillan Company.

Gil D, Graves J, Hazon N y Wells A 1999 Male Attractiveness and Differential Testosterone Investment in Zebra Finch Eggs *Science* **286**, 126-128

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

Hamilton W y Zuk M 1982 Heritable true fitness and bright birds: a role of parasites? *Science*. **218**, 384-387

Hill GE 1990 Female house finches prefer colourful males: Sexual selection for a condition-dependent trait. *Animal Behaviour*. **40**, 563-572

Hill GE 1991 Plumage coloration is a sexually selected indicator of male quality. *Nature*. **350**, 337-339

Hill GE 1992 Proximate basis of variation in carotenoid pigmentation in male house finches. *Auk*. **109**, 1-12.

Hill GE y Montgomerie R 1994 Plumage colour signals nutritional condition in the house finch. *Proc. Biol. Sci.* **258**, 47-52.

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.

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.

Hunt S, Benneet A, Cuthill I y Griffiths R 1998 Blue tits are ultraviolet tits *Pro.R. Soc. Lond. B* **265**, 445-455.

Hunt S, Cuthill, I, Benneett A y Griffiths, R 1999 Preferences for Ultraviolet partners in the blue tit. *Animal Behaviour*, **58**, 809-815.

Johnsen A, Andersson S, Ornborg J y Lifjeld J 1998 Ultraviolet plumage ornamentation affects social mate choice and sperm competition in bluethroats (Aves: *Luscinia s. svecica*): A field experiment. *Proceedings:biological sciences* **265**, 1313-1318.

Johnson K, Dalton R y Dalton N 1993 Preferences of female American goldfinches (*Carduelis tristis*) for natural and artificial male traits. *Behav. Ecol.* **4**, 138-143.

Karubian J 2002 Costs and benefits of variable breeding plumage in the red-backed fairy-wren. *Evolution* **56**, 1673-1682

Keyser, A y Hill, G 2000 Structurally based plumage coloration is an honest signal of quality in male blue grosbeaks. *Behav. Ecol.* **2**, 202-209.

Kirkpatrick M y Ryan M 1991 The evolution of mating preferences and the paradox of the lek. *Nature* **350**, 33-38.

Limbourg T, Mateman C, Andersson S y Lessells CM 2004. Female blue tits adjust parental effort to manipulated male UV attractiveness. *Pro.R. Soc. Biol. Sci* **271**, 1903-1908.

McGraw K, MacKillop E, Dale J y Hauber M 2002 Different colors reveal different information: how nutritional stress affects the expression of melanin- and structurally based ornamental plumage. *The Journal of Experimental Biology* **205**, 3747-3755

Maier E J. y Bowmaker JK 1993 Colour vision in the passeriform bird, *Leiothrix lutea*: correlation of visual pigment absorbance and oil droplet transmission with spectral sensitivity. *Journal of Comparative Physiology* **172**, 295-301.

Martin P y Bateson P 1993 *Measuring behaviour : An introductory Guide*. Cambridge University Press.

Mountjoy DJ y Lemon RE 1996 Female choice for complex song in the European starling: a field experiment. *Behav.Ecol.Sociobiol.* **38**, 65-71

Nelson, B. 1978 *The Sulidae: Gannets and Boobies*. Oxford University Press.

Norris KJ 1990 Female choice and the evolution of the conspicuous plumage coloration of monogamous male great tits. *Behav.Ecol.Sociobiol.* **26**, 129-138

Ödeen A y Hastad O 2003 Complex distribution of avian color vision systems revealed by sequencing the SWS1 opsin from total DNA. *Mol. Biol. Evol.* **20**, 855-861

Ohlsson T, Smith H, Raberg L y Hasselquist D 2002 Pheasant sexual ornaments reflect nutritional conditions during early growth. *Pro.R. Soc. Biol. Sci* **229**, 21-27

Olson JA 1993 Molecular actions of carotenoids. *Ann. New York Acad. Sci.* **691**, 156-166.

Olson V y Owens 1998 Costly sexual signals: are carotenoids rare, risky or required? *TREE.* **10**, 44-47.

Omland KE 1996 Female mallard mating preferences for multiple male ornaments. *Behav. Ecol. Sociobiol.* **39**, 353-360

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

Pearn S, Bennett A, y Cuthill I 2001 Ultraviolet vision, fluorescence and mate choice in a parrot, the budgerigar *Melopsittacus undulatus*. *Proc.Biol.Sci.* **268**, 2273-2279

Perrier C, De Lope F., Møller A y Ninni P 2002 Structural coloration and sexual selection in the barn swallow *Hirundo rustica*. *Behavioural Ecology*. **13**, 728-736.

Petrie M, Halliday T y Sanders C 1991 Peahens prefer peacocks with elaborate trains. *Anim.Behav.* **41**, 323-331

Prum RO 2006. Anatomy, physics, and evolution of avian structural colors. *Bird Coloration. Vol 1. Mechanisms and Measurements* (ed. G. E. Hill and K. J. McGraw), pp. 295-355. Cambridge: Harvard University Press.

Prum R y Tores R 2003 Structural colouration of avian skin: convergent evolution of coherently scattering dermal collagen arrays. *The journal of Experimental Biology*. **206**, 2409-2429.

Reed JR. 1987. Scotopic and photopic spectral sensitivities of boobies. *Ethology*

Saino N, Ferrari R, Martinelli R, Romano M, Rubolini D Møller AP 2002 Early maternal effects mediated by immunity depend on sexual ornamentation of the male partner. *Proc Biol Sci*. **269**, 1005-9

Schwabl H 1993 Yolk is a source of maternal testosterone for developing birds. *Proc Natl Acad Sci*. **90**, 11439-41.

Senar J, Domènech J y Camerino M 2005 Female siskins choose mates by the size of the yellow wing stripe. *Behav. Ecol. Sociobiol* **57**, 465-469.

Sheldon B, Andersson S, Griffith S, Ornborg J y Sendecka J 1999 Ultraviolet colour variation influences blue tit sex ratios. *Nature* **402**,874-876

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. *Pro.R. Soc. Lond. B*. **264**, 297-302

Siefferman L y Hill G 2003. Structural and melanin coloration indicate parental effort and reproductive success in male eastern bluebirds *Behavioral Ecology*. **14**, 855-861

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

Siitari H, Honkavaara J, Huhta E y Viitala J 2002 Ultraviolet reflection and female mate choice in the pied flycatcher, *Ficedula hypoleuca*. *Animal Behaviour*, **63**, 97-102

Sundberg J 1995 Female yellowhammers (*Emberiza citrinella*) prefer yellower males: a laboratory experiment. *Behav. Ecol. Sociobiol.* **37**, 275-282

Torres R y Drummond H 1999 Does large size make daughters more expensive than sons? *J. Anim. Ecol.* **68**, 1133-1141

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

Torres R y Velando A 2005. Male preference for female foot colour in the socially monogamous blue-footed booby, *Sula nebouxii*. *Animal Behaviour* **69**, 59-65.

Velando A, Beamonte R, y Torres R 2006. Pigment-based skin colour in the blue-footed booby: an honest signal of current condition used by females to adjust reproductive investment. *Oecologia*. **149**, 543-552.

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

Violaine J, Benoît M, Andrew TD, Bennett y Hebb P 2004 Ultraviolet reflectance by the skin of nestlings. *Nature* **431**, 262

Winkler DW 1987. A general model for parental care. *Am. Nat.* **130**, 526-543.

Wolfenbarger L 1999. Red coloration of male northern cardinals correlates with mate quality and territory quality. *Behavioral Ecology* **10**, 80-90.

Zahavi A 1975 Mate selection: a selection for a handicap. *J. Theor. Biol.* **53**, 205-214