



**UNIVERSIDAD NACIONAL AUTONOMA
DE MEXICO**

FACULTAD DE CIENCIAS

**COLOR Y CONDICION EN EL BOBO DE PATAS
AZULES, *Sula nebouxii***

T E S I S

QUE PARA OBTENER EL TITULO DE:

B I O L O G A

P R E S E N T A :

IRENE ESPINOSA GONZALEZ-GARZA

DIRECTORA DE TESIS:

DRA. LAURA ROXANA TORRES AVILES



MEXICO, D. F.



**FACULTAD DE CIENCIAS
SECCION ESCOLAR**

2004



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.

ESTA TESIS NO SE
DE LA BIBLIOTECA



UNIVERSIDAD NACIONAL
AUTÓNOMA DE
MÉXICO

Autorizo a la Dirección General de Bibliotecas de la UNAM a difundir en formato electrónico e impreso el contenido de mi trabajo recepcional.

NOMBRE: Irene Espinosa
González-Garza
FECHA: 13. feb. 04
FIRMA: Irene G.

DRA. MARÍA DE LOURDES ESTEVA PERALTA
Jefa de la División de Estudios Profesionales de la
Facultad de Ciencias
Presente

Comunicamos a Usted que hemos revisado el trabajo escrito:

" Color y Condición en el Bobo de Patas azules, *Sula nebouxi*"

realizado por Irene Espinosa González-Garza con número de cuenta 09755513-3

quién cubrió los créditos de la carrera de Biología

Dicho trabajo cuenta con nuestro voto aprobatorio.

Atentamente

Director de Tesis
Propietario

Dra. Laura Roxana Torres Avilés

L. Roxana Torres Avilés

Propietario

Dr. Jose Luis Javier Osorno Cepeda

J. L. Osorno Cepeda

Propietario

Dr. Hugh Drummond Durey

H. D. Durey

Suplente

Dr. Alejandro Córdoba Aguilar

A. Córdoba Aguilar

Suplente

Dr. Alberto Velando Rodríguez

A. Velando Rodríguez

Consejo Departamental de Biología

FACULTAD DE CIENCIAS



UNIDAD DE ENSEÑANZA
DE BIOLOGÍA

Juan Manuel Rodríguez Chávez
M. en C. Juan Manuel Rodríguez Chávez

A Irene y Alfonso por su apoyo
y a Vero por su presencia.

Agradecimientos

El trabajo en la Isla no hubiera sido posible, ni tan divertido, sin los ayudantes de campo. Gracias a Maru por su orden en los registros, a Carlos por sus dibujos, a Jorge por las fotos, a Pati por tranquilizar a los bobos e inspirarme confianza, a Gabriel por su paciencia y su voz fuerte durante las capturas, a Isabel por fundar la "oficinita" y hacer el trabajo tan agradable, a Allison por su plática y su compañía, a Alberto por su amistad y por su disposición para ayudarme y a Rox porque con su ejemplo me enseñó a controlarme y sacar el trabajo adelante de la mejor forma posible.

Especialmente gracias a Patilú, Allison y al Marqués por convertir el trabajo de campo en el mejor momento del año.

A los pescadores de Isla Isabel por darle un nuevo significado a la amistad.

A CONACYT por la beca para la tesis de licenciatura y por financiar el proyecto.

A la Administración del Parque Nacional Isla Isabel por los permisos otorgados para realizar el trabajo de campo.

A la Armada de México por el apoyo logístico y la visita a Las Marías.

A los integrantes del laboratorio de Conducta Animal por haberme hecho sentir parte de una gran familia. Siempre estuvieron allí para echarme porras, para compartir información y para hacerme reír. Especialmente quiero darle las gracias a Miguel por las frutas secas en los días malos, a Larisa por su tranquilo optimismo, a Chelen por contestar mis preguntas con tanta paciencia, a Claudia por ser buenísima vecina de computadora, a Karel por su humor, a Itz por su alegre actitud y a Cris por sus consejos.

A Pablo por enseñarme a apreciar los detalles pequeños, por mostrarme fósiles, azotadores, dibujos de pececitos y un cachito de sí mismo.

A Mirza, Rodrigo, Miriam, Eugenio, Kasia, Ximena y Chente, por abrirme los ojos a otras formas de pensar.

A Bernardo por su transparencia, por su apoyo incondicional, su tiempo y sobre todo, por su cariño.

A Alfonso por su alegría, por su energía inagotable, por infundirme esperanza, por su disposición para ayudarme y por sus enseñanzas.
¡¡¡Muchas gracias por los frotis!!!

A la Dra. Luz María Charles del departamento de aves de la Facultad de Veterinaria por permitirme teñir incontables frotis en su laboratorio.

De manera muy especial quiero agradecerle a Roxana su presencia. Gracias por todo el tiempo dedicado, la paciencia, los consejos, las palabras de aliento y los coscorriones. Sobre todo gracias por impulsarme a dar lo mejor.

A mis sinodales Hugh, Alberto, José Luis, y Alex por haber revisado tan cuidadosamente la tesis, haberme hecho muy buenas sugerencias pero sobre todo porque con su ejemplo me hicieron una persona más cuidadosa, más curiosa y más al pendiente de su trabajo.

Y por supuesto, a Constantino. Gracias por haber estado siempre dispuesto a ayudarme, por mostrarme el lado alegre del trabajo de laboratorio y por no enojarte conmigo cada vez que te llevaba la contraria.

A Irene, Alfonso y Vero que siempre estuvieron detrás de las decisiones importantes, pendientes de mis logros, al tanto de mis vivencias... simplemente junto a mí para prestar orejas y dar opiniones.

Índice

Resumen	2
Introducción	3
a) El color como una señal en el contexto de selección sexual.....	4
b) Color y respuesta inmune.....	5
c) Producción del color	7
d) Bobo de patas azules.....	9
Objetivos, Hipótesis y Predicciones	11
Métodos	13
a) Medidas morfométricas y color de las patas.....	13
b) Medidas de condición inmune.....	15
c) Desempeño reproductivo.....	16
d) Prueba de inmunocompetencia en pollos.....	17
e) Nota ética.....	17
f) Análisis estadísticos	18
Resultados	20
a) Dimorfismo sexual en el color de las patas.....	20
b) Variación en el color de las patas con el momento reproductivo.....	20
c) Parásitos en sangre.....	25
d) Descripción de los indicadores de la condición nutricional e inmune	25
e) Indicadores de condición nutricional e inmune y desempeño reproductivo.....	29
f) Color de las patas e indicadores de condición nutricional e inmune	34
g) Color y desempeño reproductivo.....	39
h) Apareamiento asortativo	44
Discusión	47
a) Color de las patas: dimorfismo sexual y variación con el momento reproductivo...	47
b) Parásitos en sangre.....	49
c) Condición nutricional e inmune	49
d) Condición y desempeño reproductivo.....	52
e) Condición y color	52
f) Color y desempeño reproductivo.....	54
g) Apareamiento asortativo e hipótesis alternativas sobre la evolución del color de de las patas.....	55
Bibliografía	57

Resumen

Típicamente los caracteres que han evolucionado por selección sexual se presentan hasta la madurez sexual, suelen ser diferentes entre machos y hembras, se vuelven más conspicuos durante la temporada reproductiva y se despliegan principalmente a rivales sexuales o a parejas potenciales. Un supuesto crucial en varios de los modelos de selección sexual es que los caracteres sexuales secundarios sean un reflejo honesto de la calidad de los individuos. Al elegir parejas de alta calidad los individuos ganan recursos, evitan enfermedades y obtienen beneficios genéticos para su descendencia. Estas características pueden indicar ausencia o resistencia a parásitos, un fuerte sistema inmune, calidad genética, mayor eficiencia para proveer cuidado parental y en general, mayor capacidad reproductiva.

El bobo de patas azules (*Sula nebouxii*) es un ave marina monógama y colonial en la que ambos padres incuban y alimentan a las crías. Durante el cortejo, machos y hembras despliegan ostentosamente las patas. Las patas de ambos sexos son de color azul llamativo y existe variación en el tono de azul entre individuos. Para averiguar si el color de las patas en el bobo de patas azules es un carácter bajo selección sexual, en una muestra de machos y hembras medimos el color de las patas, obtuvimos valores de condición nutricional e inmune en tres etapas de la temporada reproductiva y monitoreamos el desempeño reproductivo.

Observamos que el color de las patas de *Sula nebouxii* es dimórfico, varía durante la temporada reproductiva y está relacionado con diferentes componentes de desempeño reproductivo. El peso en cortejo estuvo relacionado con un par de parámetros de desempeño reproductivo, mientras que el porcentaje de hematocrito presentó valores similares a los reportados en aves marinas saludables y en la incubación se relacionó con el éxito de eclosión de los machos. Únicamente el sistema inmune de los machos en incubación estuvo relacionado con el éxito de eclosión. En general no se encontraron hemoparásitos en la muestra analizada para este estudio. Nuestros resultados sugieren que el color de las patas de *Sula nebouxii* es un buen indicador del desempeño reproductivo de los individuos y que podría estar bajo selección sexual.

Introducción

Darwin (1871) llamó selección sexual a la competencia entre individuos de una misma especie para obtener apareamientos. La selección sexual opera en la forma de elección por parte de las hembras (o selección inter-sexual) y competencia entre machos (o selección intra-sexual) y es un proceso que genera variación en el éxito reproductivo de los individuos. En muchos casos este proceso lleva a la evolución de caracteres extravagantes u ornamentos. Siempre que la adecuación de un individuo esté positivamente relacionada con la expresión de un carácter ornamental, la selección sexual impulsará la evolución de dicho carácter (McGraw *et al.* 2001). Los machos que generalmente presentan los ornamentos más elaborados o intensos obtienen ventajas reproductivas al aparearse con más hembras, hembras más fértiles o ambas. Para las hembras las preferencias de apareamiento por machos más ornamentados son favorecidas porque confieren beneficios directos (mayor calidad de territorios o regalos nupciales, mayor inversión en el cuidado parental) o beneficios indirectos heredables a la descendencia (Jones y Montgomerie, 1992; hipótesis del hijo sexy, Weatherhead y Robertson, 1979), que resultan en beneficios en adecuación por encima de una simple ventaja de apareamiento (Jones y Montgomerie, 1992).

Desde que Darwin introdujo el concepto de selección sexual, el mecanismo responsable de la evolución de caracteres sexuales secundarios ha sido objeto de discusión y controversia. Desde entonces se han propuesto diversos mecanismos para explicar la exageración de estos caracteres. Uno de estos mecanismos es el modelo del gen desbocado elaborado a partir del modelo clásico de selección sexual de Fisher (1930). Este modelo muestra que aún cuando la elección de pareja se enfoque a caracteres arbitrarios, estos caracteres pueden volverse muy exagerados y las preferencias por estos muy marcadas sin que haya una ventaja de supervivencia inicial (Lande, 1981). El modelo del gen desbocado opera bajo la premisa de que el carácter y la preferencia deben estar correlacionados y por lo tanto evolucionar de forma paralela. Otro modelo es el de los buenos genes (también conocido como de desventaja, indicador de viabilidad o condición) y sugiere que la elección de pareja se basa en caracteres que funcionan específicamente como señales de condición individual o viabilidad genética. Tanto los machos como las hembras utilizan una serie de características morfológicas y conductuales para elegir a su pareja (Gibson y Bradbury, 1985; Loffredo y Borgia, 1986). Teóricamente las características utilizadas en la

elección de pareja deben ser costosas para el individuo que las porta, por lo que solamente los individuos de mayor calidad y en buena condición fisiológica son capaces de presentarlas (Zahavi, 1975). Así, éstas características sexuales secundarias permiten a los individuos evaluar indirectamente la calidad de las parejas potenciales (Hill, 1991). Al elegir parejas de alta calidad, los individuos ganan recursos, evitan enfermedades y logran beneficios genéticos para la descendencia futura. Estas características preferidas sobre otras, pueden indicar ausencia o resistencia a parásitos (Hamilton y Zuk, 1982), un fuerte sistema inmune, calidad genética, mayor eficiencia para proveer cuidado parental (Hill, 1991) y en general, mayor capacidad reproductiva (McGraw *et al.* 2001).

El color como una señal en el contexto de selección sexual

En un gran número de especies animales, el color es un atributo que parece jugar un papel importante en la obtención de parejas. El color en diferentes estructuras se despliega durante el cortejo particularmente por los machos, y quizás es costoso de producir (Hill, 1999; Linville, 1998). Para Darwin (1871) las diferencias sexuales en la coloración formaron parte importante de sus ideas sobre selección sexual. Según Darwin algunos de los patrones necesarios y más comunes que se observan cuando la selección sexual opera sobre un carácter son que: (1) el carácter se adquiere hasta llegar a la madurez sexual, (2) el carácter está ausente o poco desarrollado generalmente en hembras, (3) el carácter se desarrolla únicamente durante la temporada reproductiva, y (4) el carácter es desplegado principalmente a parejas potenciales o rivales sexuales (Andersson, 1994).

El color como un carácter sexual podría reflejar aspectos del fenotipo o de la calidad genética del individuo (Zahavi, 1975). De acuerdo con lo anterior, se ha visto que diversas especies de aves utilizan el color del plumaje, del pico o de diferentes áreas expuestas de la piel para evaluar a la pareja potencial (Dufva y Allander, 1995; Collins y Ten Cate, 1996, Hill, 1990). De tal forma que los individuos con extensiones mayores de área que presenta el color, o con colores más intensos son favorecidos por las hembras sobre los individuos menos coloridos. Son varios los estudios que han encontrado que el color (ya sea medido como color promedio, proporción entre distintos colores, área absoluta de parche colorido, brillantez, suma total de distintas puntuaciones en cuanto a brillantez o el conjunto de brillo, tono y saturación) está relacionado positivamente con puestas más tempranas en la

temporada reproductiva y con el éxito reproductivo (e.g. en el pinzón mexicano *Carpodacus mexicanus*, McGraw *et al.* 2001; en el ojo dorado común *Bucephala clangula*, Ruusila *et al.* 2001), con la luminosidad del plumaje de los hijos y con una tasa mayor de alimentación a la madre y a los pollos (en el pinzón mexicano *C. mexicanus*, Hill, 1991) con una tasa mayor de cópulas extra pareja (en el colorín amarillo *Emberiza citrinella*, Sundberg y Dixon, 1996), con el esfuerzo parental relativo (en cardenal nortero *Cardinalis cardinalis*, Linville *et al.* 1998), con la condición fisiológica (en el pinzón cebrado *Taeniopygia guttata*, Collins y Ten Cate, 1996), con la respuesta inmune (en el paro mayor *Parus major*, Dufva y Allander, 1995), con el grado de parasitismo (en el colorín amarillo *E. citrinella*, Sundberg, 1995; en el colorín cirlo *Emberiza cirulus*, Figuerola *et al.* 1999; en el paro mayor *P. major*, Horak *et al.* 2001) y con la edad (en el papamoscas cerrojillo *Ficedula hypoleuca*, Saetre *et al.* 1994; en el cernícalo americano *Falco sparverius*, Negro *et al.* 1998).

Por ejemplo, McGraw y colaboradores (2001) mostraron en el pinzón mexicano (*C. mexicanus*) que el tener puestas más tempranas en la temporada permitía a las parejas obtener un mayor éxito reproductivo y que los machos más rojos, al tener puestas tempranas, producían un mayor número de volantones que los machos naranjas o amarillos. En el colorín amarillo (*E. citrinella*), el color de los machos revela la intensidad de parasitismo en sangre durante la temporada reproductiva (Sundberg, 1995); machos con mayor intensidad de parasitismo produjeron un número menor de volantones pero no se observó relación con la intensidad en el color del plumaje, tampoco hubo relación entre el color de los machos y el número de volantones (Sundberg, 1995).

Color y respuesta inmune

Una de las hipótesis que ha recibido actualmente más atención plantea un compromiso entre el sistema inmune (y por lo tanto la resistencia a parásitos) y la expresión de caracteres sexuales secundarios (Folstad y Karter, 1992; González *et al.* 1999; Norris y Evans, 1999). Esta hipótesis fue propuesta en 1982 por W. Hamilton y M. Zuk, quienes sugirieron que solo aquellos machos que cuenten con una buena resistencia a parásitos presentaran caracteres vistosos bien desarrollados. Gracias a la naturaleza dinámica del proceso de coevolución entre el hospedero y el parásito, la variación de los caracteres sexuales secundarios de los machos se mantiene y se hereda de una generación a la

siguiente. Hamilton y Zuk (1982) predijeron que en dicho sistema, la selección sexual debe favorecer un mayor desarrollo de caracteres sexuales secundarios en especies con mayor exposición a parásitos y por lo tanto que en esas especies el carácter llamativo de los machos estaría correlacionado con la carga parasitaria. La hipótesis de Hamilton y Zuk predice que dentro de una población, los individuos con menor carga parasitaria deben de ser preferidos sobre los individuos más parasitados. Esta predicción depende de tres supuestos: (1) los parásitos tienen efectos negativos en la viabilidad del hospedero, (2) los hospederos coevolucionan con sus parásitos, y (3) la expresión total de los ornamentos sexuales secundarios refleja infestación parasitaria.

En el pasado diversos estudios han puesto a prueba la hipótesis de Hamilton y Zuk con resultados contrarios; algunos encontraron que el color se relaciona con el grado de parasitismo o con la respuesta inmune, mientras que en otros no se encontró relación alguna. Por ejemplo, Dufva y Allander (1995) encontraron que en *Parus major* la coloración intensa en el plumaje de los machos durante la época reproductiva está relacionada con una inmunidad superior a hemoparásitos. De la misma forma, Figuerola *et al.* (1999) observaron que en *Emberiza cirrus*, la coloración del plumaje en machos es un indicador honesto de buena salud y de ausencia de parásitos en general. Estos estudios utilizaron el conteo de leucocitos (medida indirecta de la respuesta inmunológica) como señal de invasión de parásitos y observaron que éste índice estaba relacionado con cambios en la coloración entre individuos distintos. En contra parte, Seutin (1994) observó que aunque los niveles de parásitos sanguíneos y la intensidad de la coloración roja del dominico común (*Carduelis flammea*) es muy variable, la variación de la coloración del plumaje no es un indicador confiable de la carga parasitaria.

Recientemente dos estudios experimentales han encontrado un vínculo directo entre el sistema inmune y la coloración por carotenos. Faivre y colaboradores (2003) observaron que la activación del sistema inmune en el mirlo común (*Turdus merula*) se ve reflejada rápidamente en variaciones en el color del pico, un ornamento dependiente de carotenos. En el pinzón cebra (*Taeniopygia guttata*) Blount *et al.* (2003) encontraron que después de incrementar la ingesta de carotenos se producía una respuesta inmune mayor y el color del pico de los machos se volvía más rojo, lo que hacía a estos machos más atractivos para las hembras. Estos resultados apoyan la idea de que el color puede ser un ornamento que indique la capacidad inmunológica de los individuos.

Producción del color

En la mayoría de las aves la coloración del plumaje y tegumentos es el resultado de uno, o de una combinación de varios tipos de determinantes del color. Hasta ahora se han reconocido cuatro tipos de determinantes de color, tres de estos están basados en pigmentos y son las melaninas, las porfirinas y los carotenos (Grey, 1996). El cuarto determinante del color es el llamado estructural y se debe a las variaciones en la dispersión de la luz en las interfaces de objetos (plumas o tegumentos) que difieren en el índice de refracción (Prumm y Torres, 2003). En el caso de los tegumentos, la coloración UV, azul y verde es producida por la dispersión de la luz a través de fibras paralelas de colágeno organizadas hexagonalmente en la dermis. Por ejemplo, la variación en el tono de azul oscuro a pálido en el carúnculo de dos tipos de faisanes, *Tragopan temminckii* y *Tragopan caboti* es el resultado de la dispersión de la luz determinada por el tamaño promedio de las fibras de colágeno y su espaciamiento en la dermis (Prumm y Torres, 2003).

La coloración del plumaje ha sido más estudiada que el color en los tegumentos. Generalmente el plumaje iridiscente, el blanco y el azul son producidos estructuralmente; el café, el negro, el gris y los colores opacos se deben a las melaninas; las porfirinas producen colores que van del café al azul, el rojo y el verde y tienden a estar restringidas a las plumas o partes de las plumas no expuestas a la luz directa (Gray, 1996). La estructura química de los carotenos hace que absorban las ondas cortas de luz (azul y morado). La luz que es absorbida se transforma a calor y la luz emergente residual aparece de color rojo, naranja o amarillo dependiendo del número de enlaces dobles en la cadena larga de la molécula (cromóforo). Sin embargo, cuando existe un enlace con proteínas también se pueden producir colores violetas, verdes y azules (Olson y Owens, 1998). Las melaninas son producidas en los animales a través del catabolismo de amino ácidos como la tirosina, el triptófano y la fenilalanina. Las rutas anabólicas y catabólicas pueden transformar proteínas y amino ácidos por lo que las melaninas no se encuentran tan frecuentemente limitadas como los carotenos, haciéndolas indicadores dudosos de la calidad fenotípica en los individuos (Gray, 1996). Sin embargo, la expresión de los colores melánicos podría aumentar la probabilidad del individuo de ser depredado y entonces la expresión de este tipo de coloración debería ser un indicador de la capacidad del individuo para evitar depredadores (Gray, 1996).

La coloración del plumaje basada en carotenos es un carácter sexual secundario expresado muy comúnmente en aves. La expresión de este carácter es el resultado de numerosos procesos, tanto fisiológicos como conductuales, asociados al consumo, absorción, transporte y depósito de carotenos en el plumaje, pico o estructuras de piel expuestas (Linville *et al.* 1998). Ya que los carotenos son únicamente sintetizados por plantas, algas, algunas bacterias y hongos, los colores basados en carotenos pueden reflejar calidad del individuo en cuanto a su capacidad para adquirirlos (Camplani *et al.* 1999). Solamente aquellas aves en buena condición nutricional con acceso a grandes cantidades de carotenos son capaces de desarrollar una coloración brillante.

La importancia de los carotenos a nivel fisiológico radica en que funcionan como precursores de vitamina A, previenen el cáncer, estimulan el sistema inmune y neutralizan el deterioro causado por los radicales libres productos del metabolismo (Lozano, 2001). Durante la respuesta inicial a una infección, se producen radicales libres que se utilizan por algunas células blancas para inactivar organismos extraños; aunque éste sea un medio efectivo para combatir infecciones, la sobreproducción de radicales libres puede dañar a las células blancas y al tejido circundante. Los carotenos eliminan el exceso de radicales libres incrementando la efectividad del sistema inmune (Bendich, 1989).

Se ha sugerido que las hembras al escoger machos con caracteres dependientes de los carotenos, no solamente eligen buenos proveedores capaces de evitar depredadores, si no también machos saludables con las herramientas necesarias para lidiar con posibles enfermedades en el futuro, ya que cuentan con un sistema inmune eficaz (Lozano, 1994; Hill, 1999; Olson y Owens, 1998). Los beneficios para las hembras son un menor riesgo de contagio de patógenos y una mayor probabilidad de que dichos machos contribuyan con cuidado parental adecuado. Lozano (1994) propuso que el despliegue de pigmentos carotenoides en tegumentos puede señalar inmunocompetencia y no sólo estado de infección o acceso a carotenos. Estudios con aves (Hill y Montgomerie, 1994; Hill, 1990, 1991, 1992, 1995; Hudon, 1994; Dufva y Allander, 1995; Sundberg, 1995; Faivre *et al.*, 2003; Blount *et al.*, 2003) y peces (Milinski y Bakker, 1990; Houde y Torio, 1992) demuestran la relación entre coloración basada en carotenos y condición física o fenómenos asociados como resistencia a parásitos. Dado que los carotenos son un recurso limitado requerido tanto para el funcionamiento del sistema inmune como para el despliegue de caracteres ornamentales, el individuo tiene que desviar carotenos de funciones

inmunológicas vitales y depositarlos en la piel para poder producir un despliegue brillante. En consecuencia, tanto el color del plumaje como el color en tegumentos dependiente de carotenos, y posiblemente melaninas, parecen ser señales costosas de producir y por lo tanto señales de la condición de los individuos.

Bobo de patas azules

El bobo de patas azules *Sula nebouxii*, es un ave marina que presenta dimorfismo sexual en peso y voz: las hembras son 32% más pesadas que los machos (Castillo y Chávez-Peón, 1983), y las hembras ‘gruñen’ mientras que los machos silban (Nelson, 1978). El plumaje es aparentemente similar en los dos sexos (descripción detallada en Nelson, 1978). Los ojos son amarillos y la forma y tamaño de las pupilas difiere entre machos y hembras, y el pico es de color gris (Nelson, 1978). Las patas de ambos sexos son de color azul turquesa llamativo y existe variación en el tono de azul entre individuos (Calderón, M. y J. Stamps, datos no publicados). Observaciones cualitativas de campo sugieren que el color de las patas varía dependiendo del sexo y de si el individuo tiene o no experiencia reproductiva (Calderón, M. y J. Stamps, datos no publicados basados en el Naturalist’s Color Guide de Smithe, 1975). Sin embargo, no se tienen registros cuantitativos que permitan evaluar la variación en el color de las patas entre machos y hembras, si ésta variación está relacionada con la condición o con el desempeño reproductivo de los individuos, y si es relevante en la elección y la evaluación de la pareja.

Durante el cortejo, machos y hembras realizan una serie de conductas en cadena que comúnmente consisten en ‘sky pointings’, paseos (parading), presentación de material para construcción de nido y golpeteo de picos (jabbing) (descripción de conductas en Nelson, 1978). En particular durante los paseos, un despliegue comúnmente asociado a ‘sky pointings’, las patas se muestran a la pareja por medio de un levantamiento exagerado hacia arriba y hacia fuera durante pequeñas caminatas o en un mismo lugar. También durante el cortejo, ambos sexos sobrevuelan su territorio mostrando la planta de las patas de manera exagerada etapas antes del aterrizaje (saluting) (descripción de conductas en Nelson, 1978). Nelson en 1978 sugirió que estas conductas, incluyendo los vuelos de cortejo, pudieron haber evolucionado para mostrar el color de las patas a las parejas potenciales.

Los bobos de patas azules son socialmente monógamos (Osorio-Beristain y Drummond, 2000) coloniales y filopátricos (Osorio-Beristain y Drummond, 1993).

Presentan un largo periodo de cuidado biparental. Tienen una puesta modal de dos huevos con un intervalo de puesta promedio de 4 días entre cada huevo (Drummond *et al.* 1986). El período de incubación es en promedio de 40 días y los pollos son alimentados hasta los 140 días por ambos padres (Drummond *et al.* 1986; Torres y Drummond, 1999), aún después de que las crías completan el desarrollo del plumaje de vuelo, el cual ocurre en promedio a los 86 días en los machos y a los 92 días en las hembras (Drummond *et al.* 1991).

Osorio-Beristain y Drummond (1998) observaron en una muestra de 13 parejas focales, que 53.8% de ellas copularon extra pareja, sugiriendo que en el bobo de patas azules hay estrategias de apareamiento mixtas. Las hembras (el sexo de mayor tamaño) aparentemente controlaron el acceso sexual mediante cortejo pre-copulatorio y copularon con machos vecinos para obtener fertilizaciones extra-pareja (Osorio-Beristain y Drummond, 1998). Los machos incrementaron su presencia en el nido y la frecuencia de cópulas intra pareja al acercarse la fecha de puesta pero copularon con hembras vecinas fuera del periodo fértil de su pareja (Osorio-Beristain y Drummond, 1998). Lo anterior podría sugerir resguardo de pareja durante el período fértil de la hembra y la existencia de algún tipo de señal por parte de la hembra que indique su estado reproductivo.

Para evaluar la idea de que el color de las patas en el bobo de patas azules es un carácter bajo selección sexual nos propusimos describir y determinar si el color de las patas difiere entre machos y hembras, si varía a lo largo de la temporada reproductiva y si está relacionado con la condición de salud (nutricional e inmune) y el éxito reproductivo.

Objetivos

1. Evaluar si el color de las patas de machos y hembras difiere.
2. Evaluar si el color de las patas varía con la etapa reproductiva (cortejo, incubación y crianza).
3. Evaluar si la condición nutricional (peso y porcentaje de hematocrito) y la condición inmune (porcentaje de heterófilos y linfocitos y grado de parasitismo en sangre) están relacionadas con el desempeño reproductivo (volumen total de la puesta, éxito de eclosión, peso a la eclosión, tasa de crecimiento y respuesta inmune de la cría 1).
4. Evaluar si existe relación entre el color de las patas y los indicadores de condición nutricional e inmune.
5. Evaluar si el color de las patas durante el cortejo está relacionado con el desempeño reproductivo (fecha de puesta, volumen total de la puesta, éxito de eclosión, peso a la eclosión, tasa de crecimiento y respuesta inmune de la cría 1).
6. Evaluar si existe apareamiento asortativo en términos del color de las patas.

Hipótesis y Predicciones

En aves, varios estudios de selección sexual han encontrado que la coloración más brillante (típicamente en machos) es la más atractiva para las hembras y que está relacionada con una condición de salud superior y con un mayor desempeño reproductivo (Hill, 1991; Ruusila *et al.* 2001; Blount *et al.* 2003; Saks *et al.* 2003). Por lo anterior, aunque para los bobos no teníamos información *a priori* sobre qué color de patas sería el más atractivo, se hicieron predicciones direccionales suponiendo que el color de las patas funciona como señal sexual y por lo tanto que patas de un azul más brillante son más atractivas.

1. Si el color azul de las patas es una señal sexual esperamos que:
 - a) Durante el cortejo los machos tengan patas de una coloración más brillante que las hembras.
 - b) El color de las patas sea más brillante durante el cortejo y que disminuya después de la puesta para ambos sexos.

2. Si el color azul de las patas es un indicador de la condición a) nutricional e b) inmune esperamos que los individuos con patas azules más brillantes:

- a) sean más pesados y tengan porcentajes intermedios de hematocrito
- b) presenten porcentajes bajos de heterófilos y linfocitos y un conteo bajo de parásitos en sangre

3. Si el color de las patas es un indicador de la condición, y la condición afecta la capacidad reproductiva de machos y hembras, esperamos que:

- a) Individuos con patas más brillantes durante el cortejo establezcan una puesta más temprana, tengan puestas de mayor volumen, crías más pesadas a la eclosión y con una tasa de crecimiento más acelerada, así como pollos con un sistema inmune más fuerte.

MÉTODOS

El estudio se llevó a cabo en la Isla Isabel, Nayarit durante la temporada de reproducción Diciembre 2001 a Marzo 2002. Durante el cortejo se atraparon 98 individuos, 40 parejas completas, seis machos solos y 12 hembras solas. Durante la incubación se capturaron 69 individuos, 33 parejas completas, dos hembras solas y un macho solo. Durante la crianza se atraparon 16 parejas. La selección de los individuos muestreados durante el cortejo se basó en observaciones nocturnas; si había dos individuos durmiendo uno al lado del otro entonces se consideraba que era una pareja. Debido a que no siempre se logró capturar parejas completas, existen capturas de un solo integrante de la pareja. Las capturas se realizaron con la ayuda de un palo largo con gancho en la punta. Se capturaron individuos entre la Zona de Trabajo y el Cerro de los Pelícanos (Pastizal), en la ladera Norte del Cerro de los Pelícanos y en el Faro (Fig. 1). Durante el cortejo y la incubación, las capturas se llevaron a cabo durante la noche, mientras que durante la crianza se realizaron durante el día. El tiempo de manipulación de los individuos disminuyó considerablemente de las primeras capturas durante el cortejo (alrededor de 20 min.) a las capturas hechas durante la incubación y la crianza (alrededor de 6 min.). Debido a que desconocemos si el color varía dependiendo de hormonas (estrés) el primer procedimiento llevado a cabo en cada captura fue las mediciones del color de las patas.

Medidas morfométricas y color de las patas

De cada individuo capturado se midió la longitud de la ulna y el pico (± 1 mm), el color de las patas y el peso (± 20 g). Se colocó un anillo metálico numerado en la pata izquierda a cada individuo capturado para identificarlos posteriormente. El color de las patas se cuantificó en tres puntos distintos de la membrana interdigital externa e interna de ambas patas y se midió con un colorímetro Minolta CR200 (Minolta Co.) usando la escala de color CIELAB. Dicha escala mide el color en el intervalo visible para el ser humano (400 a 700 nm). El colorímetro dispara un haz de luz sobre la muestra y mide el color asignando valores numéricos al brillo o luminosidad (L) y al croma (a^* y b^*). Estos valores sirven como coordenadas para ubicar el color exacto de la muestra en una gráfica tridimensional (Fig. 2). El colorímetro se calibró diariamente contra una superficie blanca estándar para asegurar precisión en el registro del color.



Fig.1. Zona de trabajo en Isla Isabel, Nayarit.

- 1. Pastizal
- 2. Cerro Pelicanos
- 3. Faro

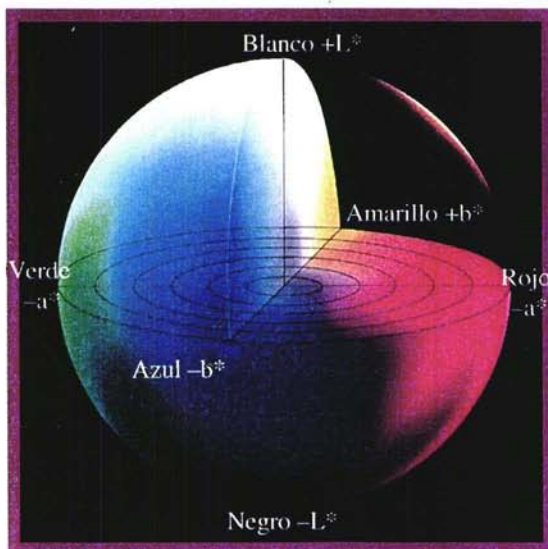


Fig. 2. Espacio de color CIELAB

Medidas de condición nutricional e inmune

Para obtener una estimación de la condición de salud de las aves focales se calculó (1) el porcentaje de hematocrito, (2) la presencia de parásitos en sangre, y (3) el porcentaje de heterófilos y linfocitos, como un indicador de la condición del sistema inmune. Estas medidas han sido previamente utilizadas en estudios con aves como indicadores de la condición fisiológica y del sistema inmune (Sundberg, 1995; Horak, 2001; Dufva y Allander, 1995; Figuerola *et al.* 1999).

En cada captura se tomó una muestra de sangre (0.5 - 1 ml) del ave suficiente para obtener el porcentaje de hematocrito y dos extensiones sanguíneas en porta objetos (frotis). Las muestras de sangre se obtuvieron haciendo una punción en la vena braquial del individuo y se colocaron en un tubo ependorff con una solución de EDTA. Una porción de la muestra de sangre (aproximadamente 50 μ l) se transfirió a un capilar con heparina, el cual se colocó verticalmente en una gradilla para permitir la separación del plasma del hematocrito por medio de sedimentación. Al cabo de por lo menos 10 hrs. se estimó el porcentaje de hematocrito de la muestra utilizando un lector de hematocrito. Porcentajes altos de hematocrito (55% o más) indican deshidratación en aves de ornato (Campbell y Dein, 1984), porcentajes bajos de hematocrito (35% o menos) pueden indicar anemia, infección, desórdenes gastrointestinales como parásitos y hemorragias o deficiencias nutricionales (Ots *et al.* 1998).

Los frotis se secaron al aire y se fijaron en metanol al 100% durante 5 minutos al cabo de no más de 3 horas después de la captura de los individuos. Posteriormente en el laboratorio se tiñeron durante 45 minutos utilizando la tinción de Giemsa. Este colorante consiste en una mezcla de una parte de Giemsa en 10 partes de solución tampón fosfato a pH 7.2, realizado inmediatamente antes de usar la tinción (Merino, 1999). A continuación se dejaron secar y se montaron con cubreobjetos utilizando un medio de montaje DePeX (BDH Laboratory Supplies).

Para el estudio de la prevalencia e intensidad de hemoparásitos se utilizó un microscopio Zeiss modelo KF2. Se revisó con el objetivo de 20x la mitad de la preparación haciendo barridos de izquierda a derecha para detectar parásitos grandes extraeritrocíticos como *Trypanosomas* y microfilarias. En la otra mitad de la preparación se buscó una zona de distribución celular homogénea y se revisaron 20 campos para localizar parásitos

intraeritrocíticos con el objetivo de 40x. Si se detectó o sospechó que pudiese haber algún parásito se comprobó con el objetivo de 100x (Godfrey *et al.* 1987; Fedinch *et al.* 1995; Merino y Potti, 1995; Merino *et al.* 1997; Merino *et al.* 1999).

Una vez que se hubieron examinado los frotis sanguíneos para determinar la presencia de parásitos, estos se utilizaron para estimar la proporción de dos diferentes tipos de leucocitos presentes. Se determinaron en 100 células blancas (leucocitos) bajo inmersión en aceite el porcentaje relativo de los dos tipos celulares más abundantes: linfocitos y heterófilos. Los leucocitos forman parte del sistema inmune y el número y la proporción de los diferentes tipos de leucocitos refleja el estado de salud del individuo. La respuesta típica a enfermedades infecciosas bacterianas o virales, parasitismo, o lesiones inflamatorias es el incremento en el conteo total de leucocitos (leucocitosis), principalmente de linfocitos y heterófilos (Campbell, 1988; Dufva y Allander, 1995; Fudge, 1989). Los linfocitos son sumamente específicos y están involucrados en la regulación inmune, eliminación de antígenos y síntesis y secreción de inmunoglobulinas. Su acción no causa daño a las células hospederas (Siegel, 1985). Los heterófilos son células fagocíticas no específicas; entran a los tejidos durante la respuesta inflamatoria y su lisis puede ser dañina a los tejidos del hospedero (Parslow, 1994). Incrementos relativos de linfocitos están asociados usualmente a la presencia de parásitos sanguíneos, mientras que las heterofilias relativas se presentan con infecciones bacterianas (Fudge, 1989).

Para el análisis de parásitos en sangre de toda la muestra de aves capturadas se eligió una submuestra tomando como criterio que fueran individuos para los cuales se tenían muestras durante el cortejo, la incubación y la crianza. En total se tiñeron 102 frotis (17 machos y 17 hembras) de los cuales solo 71 se encontraban en condiciones adecuadas para poder realizar las observaciones bajo el microscopio.

Desempeño reproductivo

En los días subsecuentes a las capturas durante el cortejo se hicieron revisiones de las parejas focales cada segundo día para saber su fecha de puesta. Para determinar el desempeño reproductivo, una vez que las parejas focales iniciaron la puesta, se marcaron los nidos con estacas numeradas y se monitorearon cada segundo día hasta que las crías cumplieron 20 días de edad. Se registró la fecha de puesta, el tamaño de puesta (número de huevos) y el largo y ancho de cada huevo (± 0.1 mm). El volumen de los huevos se calculó

utilizando la fórmula $V = LA^2 \cdot 0.51 / 1000$ (Hoyt, 1979). A las crías recién eclosionadas (1-2 días de edad) se les pesó con una balanza electrónica (± 1 mg) y se les midió el largo del pico y la ulna (± 1 mm). A las crías de 20 días de edad se les volvió a pesar con una pesola (± 5 g) y a medir ulna y pico (± 1 mm). Se calculó la tasa de crecimiento de las crías mediante la fórmula: tasa de crecimiento = peso de la cría a los 20 días de edad - peso de la cría a la eclosión / peso de la cría a la eclosión.

Para evaluar si el color de las patas y las medidas de condición de salud de los individuos varían con respecto a la etapa reproductiva, las aves focales se capturaron durante el cortejo, durante la incubación (1-10 días después de la puesta del segundo huevo) y durante la crianza (a los 20 días de edad de la primera cría). En las capturas llevadas a cabo durante la incubación y la crianza se pesó a cada individuo y se repitió el protocolo de mediciones morfométricas del color de las patas y toma de muestra de sangre antes descrito.

Prueba de inmunocompetencia en pollos

Como medida de inmunocompetencia se utilizó la respuesta inmune mediada por las células T a un antígeno, la fitohematoglutinina (FITO o PHA). A las crías de 20 días de edad se les tomaron tres replicas del grosor del saco aéreo del ala izquierda con un micrómetro (± 0.001 mm) antes de inyectarles 0.1 mg de la FITO (*Faceolus vulgaris*) en 0.05 ml de solución amortiguadora de fosfato (PBS). Las mediciones se repitieron al cabo de 24 horas (Smiths *et al.* 1999). El área donde se les inyectó el antígeno se marcó con un plumón indeleble. Dado que la FITO es un antígeno al cual los bobos de patas azules nunca han sido expuestos, al aplicárselas su sistema inmune debe responder con una reacción inflamatoria. La intensidad de la respuesta está relacionada positivamente con la capacidad del sistema inmune del individuo (Alonso-Alvarez y Tella, 2001).

Nota Ética

Las aves en cortejo e incubación se capturaron por la noche para disminuir la perturbación y la depredación a los huevos de otras aves. Durante la incubación las capturas se realizaron cerciorándonos de que algún integrante de la pareja permaneciera en el nido. Durante la crianza las capturas se llevaron a cabo a lo largo del día ya que el estrés causado por el

manipulación disminuía notablemente (vomitaban menos) y las crías eran lo suficientemente grandes para evitar la depredación por parte de gaviotas (*Larus hermannii*) y fragatas (*Fregata magnificens*).

La cantidad de la muestra de sangre que se obtuvo de los adultos (0.5ml - 1ml) no presentó riesgo para los individuos ni tampoco para las crías (50 μ l). Siempre que fue posible se evitó causar hematomas durante la toma de la muestra de sangre y en todos los casos se utilizó material estéril. Se tomaron precauciones para asegurar que el sangrado hubiera parado antes de liberar a los individuos.

Tanto las mediciones y marcado de los huevos como la toma de muestra de sangre y medidas morfométricas de las crías siempre se realizaron a una distancia cercana al nido (aproximadamente 1m) con alguno de los padres en el mismo. Si alguno de los integrantes de la pareja abandonaba el nido momentáneamente debido a nuestra perturbación, siempre se tapaba al huevo o a la cría con una pequeña cantidad de vegetación aledaña para evitar la depredación por parte de gaviotas o fragatas.

Análisis estadísticos

Dimorfismo sexual en color y variación con la etapa reproductiva

En todos los análisis que incluyeron el color de las patas se utilizaron los valores de color promedio de las medidas interdigitales de ambas patas por individuo. Para evaluar si el color de las patas difiere entre machos y hembras, se utilizaron pruebas de t de dos colas o U de Mann Whitney (si los datos no se distribuían normalmente, si eran discontinuos o si las varianzas eran heterogéneas) debido a que el tamaño de muestra disminuía progresivamente de una captura a la siguiente (medidas repetidas). Para evaluar posibles variaciones en el grado de dimorfismo en el color de las patas de machos y hembras a lo largo de la temporada reproductiva se realizó un Análisis Discriminante. También, para evaluar si el color de las patas varía con la etapa reproductiva (cortejo, incubación y crianza), se utilizaron ANOVAs de dos vías para medidas repetidas. Debido a que no se tenían las medidas de las tres etapas reproductivas para todos los individuos en la muestra, se realizaron dos análisis. En el primero se comparó el cambio en el color del cortejo a la incubación, y en el segundo se comparó el cambio en el color de la incubación a la crianza. Cuando las interacciones fueron significativas se aplicó una prueba de Tukey *post hoc*.

Se compararon los indicadores de condición nutricional (peso y porcentaje de hematocrito) y condición inmune (porcentajes de heterófilos, y linfocitos) de machos y hembras en las tres etapas reproductivas usando pruebas de t o U de Mann-Whitney. La variación en los índices de condición a lo largo de la temporada se analizó utilizando ANOVAs de dos vías para medidas repetidas. Al igual que en el caso del color se realizaron dos análisis. En el primero se comparó el cambio en la condición del cortejo a la incubación, y en el segundo se comparó el cambio en la condición de la incubación a la crianza. Estos análisis incluyeron el sexo y el día de captura con respecto a la fecha de puesta como factores. Cuando las interacciones fueron significativas se aplicó una prueba de Tukey *post hoc*.

Color de las patas, condición nutricional e inmune y desempeño reproductivo

Para evaluar la relación entre los parámetros de condición nutricional (peso y porcentaje de hematocrito) e inmune (porcentajes de heterófilos y linfocitos) durante el cortejo y la incubación y el desempeño reproductivo (volumen total de la puesta, peso a la eclosión, tasa de crecimiento y respuesta inmune de la cría 1) se utilizaron regresiones lineales simples con los distintos parámetros de desempeño como variables dependientes y la condición nutricional o inmune como variable independiente. Los análisis incluyeron inicialmente el día de captura con respecto a la fecha de puesta, pero esta variable se eliminó ya que no fue significativa en ningún caso (se usó el método de simplificación Backwards). En el caso del éxito de eclosión se aplicó una regresión logística con distribución de errores binomial. Se consideró que una puesta era exitosa cuando al menos un pollo eclosionó. Se aplicó una prueba *post-hoc* de Bonferroni ($P=0.01$) en la sección de condición nutricional e inmune y desempeño reproductivo para controlar la tasa de error experimental total debida al uso repetido de las mismas variables dependientes en los análisis.

Para evaluar la relación entre el color (L , a^* y b^*) de las patas y el peso durante el cortejo y la incubación se utilizaron regresiones lineales múltiples. Se utilizaron los distintos parámetros del color como variables dependientes y el peso como variable independiente; se incluyó la longitud de la ulna como covariable además del día de captura con respecto a la fecha de puesta. En el caso del cortejo, se incluyeron a los individuos

reproductivos y a los no reproductivos, por lo que se excluyó el día de captura con respecto a la fecha de puesta.

Para evaluar la relación entre el color (L, a* y b*) de las patas y el porcentaje de hematocrito se usaron regresiones lineales simples (durante el cortejo) y múltiples (durante la incubación). Para evaluar la relación entre el color y los porcentajes de heterófilos y linfocitos durante el cortejo y la incubación se usaron regresiones múltiples. Se utilizaron los distintos parámetros del color como variables dependientes y los porcentajes de hematocrito, heterófilos o linfocitos como variable independiente. Se incluyó el día de captura con respecto a la fecha de puesta como covariable en todas las regresiones salvo en el caso del color y el porcentaje de hematocrito durante el cortejo para así poder abarcar a toda la muestra. En el caso del sistema inmune se analizó solamente a los individuos que se reprodujeron debido a que únicamente se examinaron frotis de individuos que eventualmente tuvieron una puesta.

Se usaron regresiones lineales múltiples para evaluar la relación entre el color de las patas durante el cortejo y los componentes de desempeño reproductivo analizados. Se utilizaron los diferentes parámetros del color como variables independientes y el desempeño reproductivo como variable dependiente. A lo largo de todo el trabajo se reportan promedios \pm errores estándar.

RESULTADOS

Dimorfismo sexual en el color de las patas

El color de las patas de machos y hembras fue diferente a lo largo de la temporada reproductiva. Durante el cortejo, el color de las patas de los machos fue 2.08 nm más brillante (L) que el de las hembras, y los valores en los parámetros de croma a^* (de verde a rojo) y b^* (de azul a amarillo) fueron 3.85 nm más verdes y 3.67 nm más amarillos respectivamente (Fig. 3). Durante la incubación los machos fueron 3.88 nm más brillantes que las hembras, 10.68 nm más verdes y 4.94 nm más amarillos que las hembras (Fig. 3). Durante la crianza los machos fueron 1.62 nm más brillantes que las hembras, 4.13 nm más verdes que las hembras y 0.19 nm más amarillos que las hembras. Las diferencias en el color de las patas de machos y hembras durante el cortejo y la incubación fueron significativas en los tres parámetros de color (L, a^* y b^* , Tabla 1). Sin embargo, durante la crianza el color de las patas de machos y hembras solo fue diferente en el parámetro a^* del croma, pero no en el brillo o en el parámetro b^* del croma (Tabla 1, Fig. 3).

La diferencia en el color de las patas entre machos y hembras siempre se movió en la misma dirección aunque su magnitud varió entre etapas reproductivas (Fig. 3). El grado de dimorfismo en el color de las patas de machos y hembras fue mayor durante la incubación (Fig. 4). Se consideró como una estimación del grado de dimorfismo sexual en el color de las patas la distancia² entre los centroides de los tres parámetros del color (L, a^* y b^*). Esta distancia fue una vez mayor durante el cortejo, seis veces mayor durante la incubación y tres veces mayor durante la crianza en machos que en hembras respectivamente (Fig. 4).

Variación en el color de las patas con la etapa reproductiva

La coloración de las patas de machos y hembras cambió de una etapa reproductiva a la siguiente (Tabla 2). En general, del cortejo a la incubación las patas de machos y de hembras se hicieron más opacas (menor brillo), con tonos menos verdes y más neutros (valores más positivos en el parámetro a^* del croma) y con una mayor saturación de azul (valores más negativos en el parámetro b^* del croma, Tabla 2a; Fig. 3). El brillo disminuyó de manera distinta para machos y hembras del cortejo a la incubación (interacción *sexo* x

etapa reproductiva, Tabla 2a). Para ambos sexos hubo un cambio significativo (machos: Tukey $P=0.02$, hembras: Tukey $P=0.0002$). Además, el brillo de los machos en cortejo fue diferente del brillo de las hembras en incubación (Tukey $P=0.0002$). Machos y hembras sufrieron una disminución desigual en la saturación del cromina a^* del cortejo a la incubación (interacción significativa) (Tabla 2a). La saturación del cromina a^* de los machos en cortejo no fue diferente del cromina a^* de los machos en incubación (Tukey $P=0.14$) pero si varió del cromina a^* de las hembras en cortejo y en incubación (Tukey $P=0.02$, $P=0.0001$ respectivamente). En cambio, la saturación del cromina a^* de las hembras varió del cortejo a la incubación (Tukey $P=0.0002$). El parámetro b^* del cromina cambió a un azul más saturado del cortejo a la incubación aunque la diferencia entre machos y hembras únicamente fue marginal (Tukey $P=0.054$) (sin interacción significativa Tabla 2a).

El brillo de las patas fue diferente para machos y hembras y disminuyó significativamente de la incubación a la crianza para ambos sexos (Tabla 2b; Fig. 3). En el parámetro a^* del cromina se encontró una interacción significativa entre el sexo y la etapa reproductiva (Tabla 2b). Así de la incubación a la crianza los machos sufrieron una disminución en la saturación de tonos verdes de las patas (Tukey $P=0.0003$) mientras que en las hembras (Tukey $P=0.96$) no se detectó ninguna diferencia (Tabla 2b). Además, la saturación del cromina a^* de los machos en incubación fue diferente del cromina a^* de las hembras tanto en incubación como en crianza (Tukey $P=0.0002$ y $P=0.0002$). En cuanto al parámetro b^* del cromina, machos y hembras cambiaron a un azul más saturado pero la diferencia entre machos y hembras y la interacción entre el sexo y la etapa reproductiva no fueron significativas (Tabla 2b).

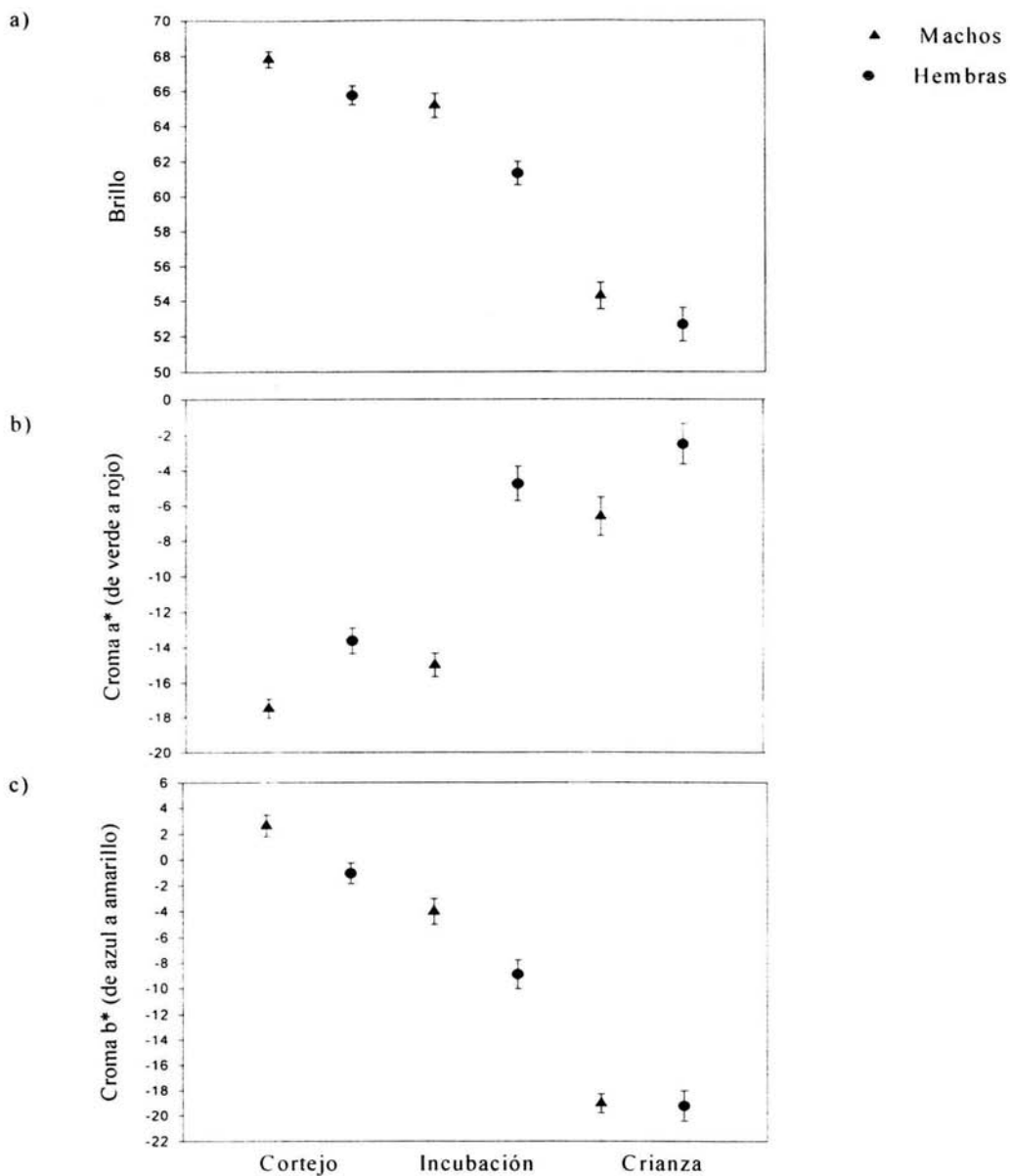


Fig. 3. Dimorfismo en a) brillo, en b) cromina a* y en c) cromina b* de las patas durante el cortejo (46 machos, 52 hembras), la incubación (34 machos, 35 hembras) y la crianza (16 machos, 16 hembras). Se muestran los promedios y los errores estándar.

Tabla 1. Comparación del color de las patas de machos y hembras durante el cortejo (46 machos, 52 hembras), la incubación (34 machos, 35 hembras) y la crianza (16 machos, 16 hembras). Las comparaciones de cada parámetro de color se llevaron a cabo mediante pruebas de *t* o *U* de Mann Whitney.

	Color	<i>t</i> o <i>U</i>¹	<i>P</i>
cortejo	L	2614 ¹	0.02
	a*	-4.16	<0.001
	b*	3.17	0.002
incubación	L	1619 ¹	<0.001
	a*	-9.22	<0.001
	b*	3.34	0.001
crianza	L	1.34	0.19
	a*	-2.61	0.01
	b*	0.13	0.90

¹ *U* de MannWhitney

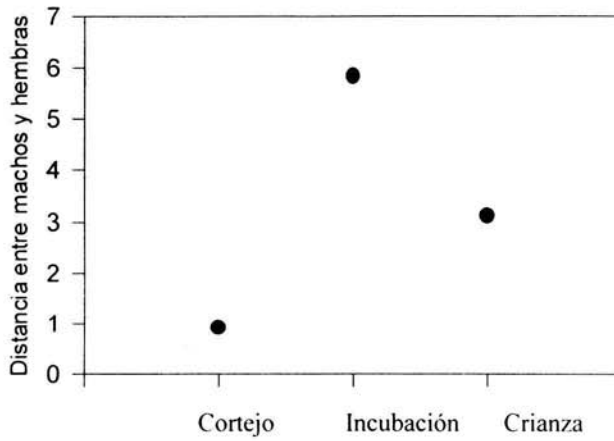


Figura 4. Grado de dimorfismo sexual en el color de las patas (L. croma a* y b*) estimado como las distancias² de los centroides de cada grupo (Análisis Discriminante, individuos clasificados correctamente: 67% durante el cortejo, 88% durante la incubación, y 66% durante la crianza)

Tabla 2. Variación en el color de las patas a) del cortejo a la incubación (23 machos y 26 hembras) y b) de la incubación a la crianza (12 machos y 14 hembras). Los análisis se realizaron usando ANOVAs de dos vías para medidas repetidas, se incluyó la etapa reproductiva (cortejo-incubación o incubación-crianza) y el sexo como factores. Se muestran promedios \pm e.e.

a) Cortejo a incubación

Color	Color Promedio \pm e.e		Etapa Reproductiva		Sexo		Interacción	
	Cortejo	Incubación	F	P	F	P	F	P
L								
Machos	66.81 \pm 0.60	64.31 \pm 0.95	49.86	<0.001	2.69	0.11	5.76	0.02
Hembras	66.61 \pm 0.68	61.43 \pm 0.82						
a*								
Machos	-17.53 \pm 0.87	-14.49 \pm 0.93	47.28	<0.001	56.91	<0.001	11.78	0.001
Hembras	-13.36 \pm 0.90	-4.20 \pm 1.14						
b*								
Machos	1.86 \pm 0.92	-5.11 \pm 1.27	56.68	<0.001	3.92	0.05	0.01	0.94
Hembras	-0.79 \pm 0.93	-7.61 \pm 1.30						

b) Incubación a crianza

Color	Color Promedio \pm e.e.		Etapa Reproductiva		Sexo		Interacción	
	Incubación	Crianza	F	P	F	P	F	P
L								
Machos	66.60 \pm 0.57	54.11 \pm 0.98	171.95	<0.001	13.82	0.001	2.38	0.14
Hembras	62.03 \pm 0.78	52.15 \pm 0.99						
a*								
Machos	-15.33 \pm 0.92	-6.05 \pm 1.42	15.42	<0.001	54.27	<0.001	12.19	0.002
Hembras	-2.55 \pm 1.21	-1.71 \pm 1.11						
b*								
Machos	-2.77 \pm 1.39	-19.30 \pm 0.98	156.88	<0.001	0.47	0.501	3.80	0.07
Hembras	-8.56 \pm 1.90	-20.09 \pm 0.99						

Parásitos en sangre

De 71 frotis analizados sólo uno presentó carga parasitaria. El parásito identificado fue una microfilaria que se encontró en una hembra durante la incubación.

Descripción de los indicadores de la condición nutricional e inmune

Debido a que las diferencias sexuales en peso se han analizado antes (Nelson 1978; Guerra y Drummond, 1995; Drummond *et al.* 1991), en este estudio no se realizaron comparaciones entre machos y hembras para esta variable. El porcentaje de hematocrito de machos y hembras no difirió en ninguna de las tres etapas de la temporada reproductiva (Tabla 3; Fig. 5b). El porcentaje de heterófilos y linfocitos fue diferente sólo durante el cortejo, los machos presentaron una proporción mayor de heterófilos y una proporción menor de linfocitos que las hembras ($P = 0.05$; Tabla 3; Fig. 6). Para el resto de la temporada las diferencias entre sexos en los porcentajes de heterófilos y linfocitos de machos y hembras en todas las etapas reproductivas no fueron significativas (Tabla 3; Fig. 6).

Tabla 3. Comparación de la condición nutricional (porcentaje de hematocrito) y condición inmune (porcentaje de heterófilos y linfocitos) de machos y hembras en tres etapas de la temporada reproductiva. Se muestran promedios \pm e.e. Las comparaciones se llevaron a cabo usando pruebas de *t* o *U* de Mann Whitney. Los tamaños de muestra en cada comparación se reportan como número de machos/hembras.

	Machos	Hembras	<i>t</i> o <i>U</i> ¹	<i>P</i>	<i>N</i>
Cortejo					
hematocrito	57 \pm 1.97	56.22 \pm 2.05	0.27	0.79	21 / 23
heterófilos	85.88 \pm 2.57	75.63 \pm 3.19	2.50	0.03	8 / 8
linfocitos	13.38 \pm 2.60	20.88 \pm 2.33	-2.15	0.05	8 / 8
Incubación					
hematocrito	58.88 \pm 1.44	59.33 \pm 1.43	1043.5 ¹	0.88	32 / 33
heterófilos	79.92 \pm 3.60	73.83 \pm 3.26	1.25	0.23	13 / 12
linfocitos	18.85 \pm 3.19	24.17 \pm 2.82	-1.24	0.23	13 / 12
Crianza					
hematocrito	57.40 \pm 2.08	59.69 \pm 1.08	-0.99	0.33	15 / 16
heterófilos	81.93 \pm 2.92	75.57 \pm 2.61	1.62	0.12	15 / 14
linfocitos	15.67 \pm 2.69	20.71 \pm 2.65	-1.33	0.19	15 / 14

¹ *U* de Mann Whitney

▲ Machos
● Hembras

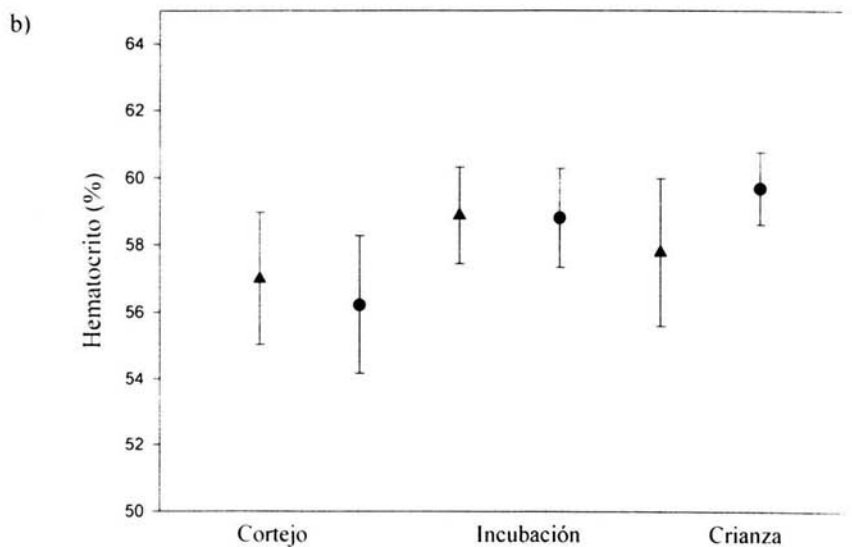
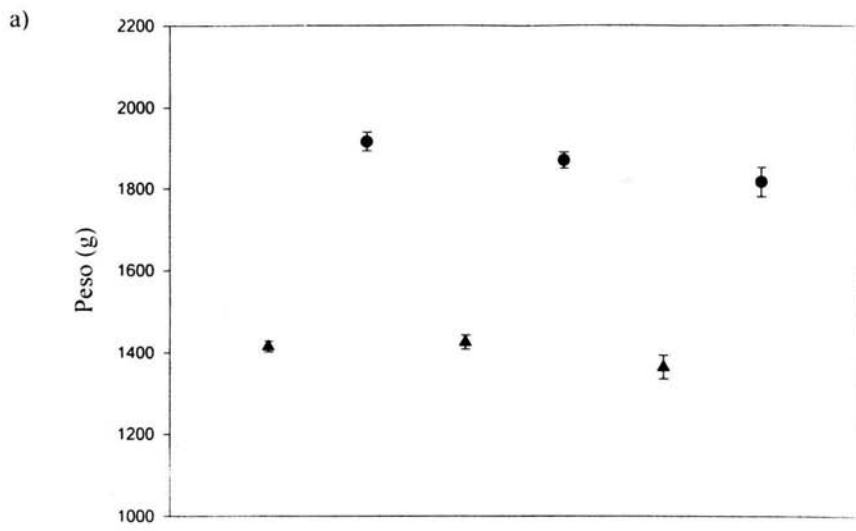
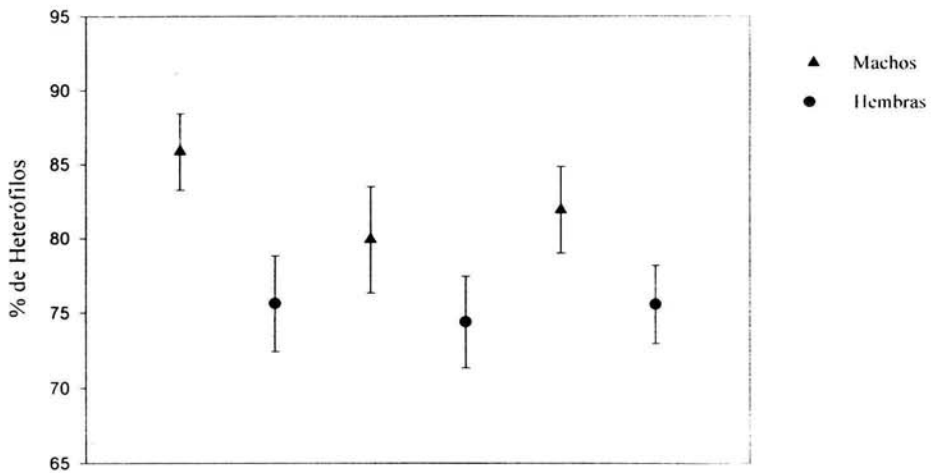


Figura 5. (a) Peso durante el cortejo (44 machos, 50 hembras), la incubación (34 machos, 35 hembras) y la crianza (16 machos, 16 hembras); (b) porcentaje de hematocrito durante el cortejo (21 machos, 23 hembras), la incubación (32 machos, 33 hembras) y la crianza (15 machos, 16 hembras). Se muestran los promedios \pm e.e.

a)



b)

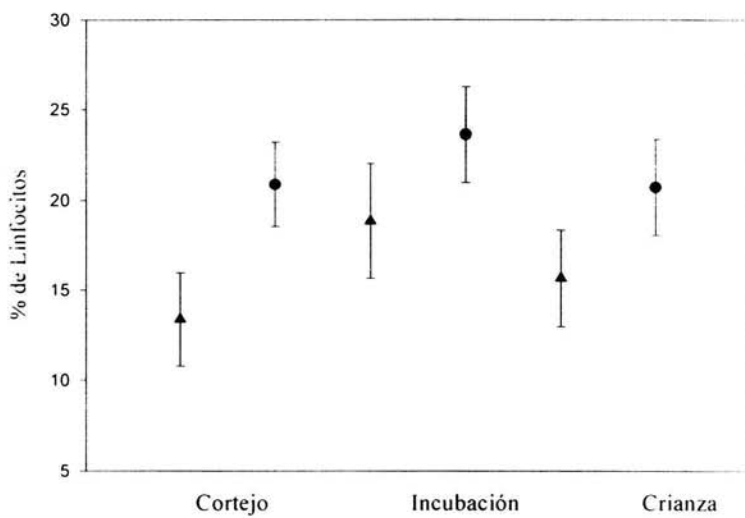


Fig. 6. Porcentaje de a) Heterófilos y de b) Linfocitos durante el cortejo (8 machos y 8 hembras), incubación (13 machos y 12 hembras) y crianza (15 machos y 14 hembras). Se muestran los promedios \pm e.e.

El peso varió del cortejo a la incubación de manera diferente para machos y hembras (interacción *sexo x etapa reproductiva* significativa, Tabla 4a; Fig. 5a). Del cortejo a la incubación el peso de las hembras disminuyó en promedio 3.06% mientras que en los machos aumentó 0.88% (Tabla 4a) sin embargo, el cambio fue significativo para las hembras ($P=0.004$) y no para los machos ($P=0.96$). El porcentaje de hematocrito aumentó significativamente del cortejo a la incubación, aunque no hubo diferencias entre machos y hembras (sin interacción significativa, Tabla 4a). No se encontraron diferencias significativas relacionadas con el sexo o la etapa reproductiva en la variación de los porcentajes de heterófilos y linfocitos (Tabla 4a; Fig.6).

De la incubación a la crianza no se encontraron cambios significativos en peso, porcentajes de hematocrito, heterófilos y linfocitos (Tabla 4b, Figs. 5 y 6). Con excepción de las diferencias en peso entre machos y hembras, no se detectaron diferencias entre sexos tampoco con el resto de los indicadores de condición (Tabla 4b).

Indicadores de condición nutricional e inmune y desempeño reproductivo

La condición nutricional (peso) de los machos durante el cortejo no se relacionó con el desempeño reproductivo una vez que se aplicó la prueba *post-hoc* de Bonferroni ($P=0.01$, Tabla 5). No se detectó ninguna relación entre la condición nutricional e inmune de los machos (porcentajes de hematocrito, heterófilos y linfocitos) durante el cortejo y el desempeño reproductivo, sin embargo el poder estadístico de las pruebas fue bajo por lo que estos resultados deben tomarse con cautela (Tabla 5 y 6). El porcentaje de hematocrito de los machos durante la incubación no se relacionó con el desempeño reproductivo (Tabla 5). El éxito de eclosión se relacionó positivamente con el porcentaje de heterófilos ($\beta = 0.14$) y negativamente con el porcentaje de linfocitos ($\beta = -0.14$) durante la incubación aún después de aplicar una prueba de Bonferroni ($P=0.01$, Tabla 6). Durante la incubación no se detectó ninguna relación entre la condición inmune de los machos y el resto de los indicadores de desempeño reproductivo analizados (Tabla 5 y 6).

La condición nutricional (peso y porcentaje de hematocrito) e inmune (porcentaje de heterófilos y linfocitos) de las hembras durante el cortejo y la incubación no estuvo relacionada con el desempeño reproductivo después de aplicar pruebas de Bonferroni ($P=0.01$, Tabla 6).

Tabla 4. Comparaciones de las variaciones en el peso, porcentajes de hematocrito, heterófilos y linfocitos en diferentes etapas reproductivas, a) del cortejo a la incubación y b) de la incubación a la crianza. Las comparaciones se hicieron mediante ANOVAs de dos vías para medidas repetidas. Se muestran promedios \pm e.e.

a) Cortejo a incubación

Indicador de Condición	Condición Promedio \pm e.e.		N	Etapa Reproductiva			Sexo		Interacción	
	Cortejo	Incubación		F	P	F	P	F	P	
Peso										
Machos	1412.73 \pm 18.71	1425.22 \pm 24.22	47	5.42	0.02	458.11	<0.001	8.43	0.006	
Hembras	1917.70 \pm 22.63	1858.85 \pm 22.31	50							
Hematocrito										
Machos	53.10 \pm 2.71	59.78 \pm 1.84	22	6.44	0.02	0.20	0.66	0.88	0.36	
Hembras	56.55 \pm 3.83	59.33 \pm 1.41	16							
Heterófilos										
Machos	85.88 \pm 2.57	79.92 \pm 3.59	7	0.69	0.42	1.02	0.33	2.94	0.11	
Hembras	75.63 \pm 3.19	74.39 \pm 3.05	6							
Linfocitos										
Machos	13.38 \pm 2.59	18.85 \pm 3.19	7	3.00	0.11	0.74	0.41	0.83	0.38	
Hembras	20.88 \pm 2.33	23.62 \pm 2.65	6							

b) Incubación a crianza

Indicador de Condición	Condición Promedio \pm e.e.		N	Etapa Reproductiva			Sexo		Interacción	
	Incubación	Crianza		F	P	F	P	F	P	
Peso										
Machos	1439.17 \pm 32.95	1391.67 \pm 31.38	12	1.49	0.23	120.38	<0.001	0.08	0.78	
Hembras	1848.57 \pm 33.64	1818.57 \pm 37.80	14							
Hematocrito										
Machos	57.27 \pm 1.70	57.75 \pm 2.54	11	0.42	0.52	0.15	0.70	0.70	0.41	
Hembras	56.83 \pm 2.70	60.37 \pm 1.12	12							
Heterófilos										
Machos	79.92 \pm 3.59	81.93 \pm 2.92	7	1.15	0.31	0.33	0.58	0.13	0.72	
Hembras	74.39 \pm 3.05	75.57 \pm 2.61	6							
Linfocitos										
Machos	18.85 \pm 3.19	14.64 \pm 2.67	7	3.72	0.08	0.22	0.65	0.00	0.98	
Hembras	23.62 \pm 2.65	20.71 \pm 2.65	6							

Tabla 5. Indicadores de condición nutricional (peso y porcentaje de hematocrito) de machos y hembras durante el cortejo e incubación y cinco indicadores de desempeño reproductivo. Los análisis se realizaron mediante regresiones lineales múltiples con los distintos parámetros de desempeño reproductivo como variables dependientes y el peso o porcentaje de hematocrito como variable independiente. Los análisis incluyeron inicialmente el día de captura con respecto a la fecha de puesta, pero esta variable se eliminó ya que no fue significativa en ningún caso (se usó el método de simplificación de modelos de Backwards). En el caso del éxito de eclosión se usaron regresiones logísticas con distribución de errores binomial. Se aplicó una prueba *post-hoc* de Bonferroni ($P=0.01$).

	Machos				Hembras			
	<i>R</i> o <i>G</i> ¹	<i>P</i>	<i>N</i>	<i>Poder</i>	<i>R</i> o <i>G</i> ¹	<i>P</i>	<i>N</i>	<i>Poder</i>
Peso en Cortejo								
Vol. Puesta	0.16	0.31	42	0.17	0.34	0.02	44	
Ex. Eclosión	0.53 ¹	0.47	29		1.27 ¹	0.26	44	
Peso cría 1	0.28	0.43	10	0.12	0.10	0.76	11	0.05
Tasa de crecimiento	0.75	0.05	7		0.08	0.79	11	0.04
Respuesta Inmune	0.13	0.76	8	0.05	0.58	0.10	9	0.37
Peso en Incubación								
Vol. Puesta	0.15	0.38	34	0.14	0.24	0.17	34	0.27
Ex. Eclosión	1.12 ¹	0.29	34		1.82 ¹	0.18		
Peso cría 1	0.24	0.41	14	0.21	0.55	0.04	14	
Tasa de crecimiento	0.46	0.16	11	0.29	0.57	0.06	11	0.46
Respuesta Inmune	0.48	0.10	13	0.38	0.12	0.69	13	0.06
Hematocrito en Cortejo								
Volumen Puesta	0.31	0.29	13	0.17	0.26	0.38	13	0.14
Éxito Eclosión	2.48 ¹	0.12	13		1.26 ¹	0.26	13	
Hematocrito en Incubación								
Volumen Puesta	0.04	0.80	32	0.04	0.004	0.98	32	0.03
Éxito Eclosión	3.34 ¹	0.07	32		5.24 ¹	0.02	32	
Peso cría 1	0.24	0.42	13	0.12	0.29	0.34	13	0.15
Tasa de crecimiento	0.08	0.82	10	0.04	0.12	0.74	10	0.05
Respuesta Inmune	0.17	0.61	12	0.07	0.40	0.20	12	0.25

¹*G* estadístico de regresión logística con distribución de errores binomial.

Tabla 6. Indicadores de condición inmune (porcentajes de heterófilos y linfocitos) de machos y hembras durante el cortejo e incubación y 5 indicadores de desempeño reproductivo. Los análisis se realizaron mediante regresiones lineales simples con los parámetros de desempeño reproductivo como variables dependientes y los indicadores de condición como variables independientes. Para el éxito de eclosión se usó una regresión logística con distribución de errores binomial. Los tamaños de muestra para los análisis de hematocrito durante el cortejo y peso de la cría 1 (machos n=4, hembras n=3) tasa de crecimiento (machos n=1, hembras n=3) y respuesta inmune (machos n=3, hembras n=3) durante el cortejo fueron insuficientes por lo que estas regresiones no se llevaron a cabo. Se aplicó una prueba *post-hoc* de Bonferroni ($P=0.01$).

	Machos				Hembras			
	<i>R</i> o <i>G</i> ¹	<i>P</i>	<i>N</i>	<i>Poder</i>	<i>R</i> o <i>G</i> ¹	<i>P</i>	<i>N</i>	<i>Poder</i>
% heterófilos en Cortejo								
Volumen Puesta	0.24	0.57	8	0.08	0.37	0.41	7	0.12
Éxito Eclosión	1.08 ¹	0.23	8		1.85 ¹	0.17	7	
Peso cría 1	0.16	0.73	7	0.05	0.35	0.50	6	0.09
Tasa de crecimiento	0.58	0.31	5	0.15	0.41	0.42	6	0.11
Respuesta Inmune	0.41	0.32	8	0.16	0.29	0.64	5	0.06
% heterófilos en Incubación								
Volumen Puesta	0.32	0.28	13	0.18	0.03	0.92	13	0.03
Éxito Eclosión	11.52 ¹	0.001	13		0.04 ¹	0.85	13	
Peso cría 1	0.35	0.27	12	0.19	0.04	0.91	12	0.03
Tasa de crecimiento	0.26	0.47	10	0.11	0.31	0.39	10	0.13
Respuesta Inmune	0.41	0.19	12	0.25	0.15	0.65	12	0.65
% linfocitos en Cortejo								
Volumen Puesta	0.29	0.49	8	0.10	0.50	0.26	7	0.19
Éxito Eclosión	0.51 ¹	0.47	8		1.47 ¹	0.23	7	
Peso cría 1	0.22	0.64	7	0.07	0.42	0.41	6	0.12
Tasa de crecimiento	0.58	0.31	5	0.15	0.41	0.42	6	0.11
Respuesta Inmune	0.43	0.29	8	0.17	0.25	0.69	5	0.06
% linfocitos en Incubación								
Volumen Puesta	0.28	0.35	13	0.15	0.05	0.88	13	0.04
Éxito Eclosión	11.00 ¹	0.001	13		0.50 ¹	0.48	13	
Peso cría 1	0.38	0.22	12	0.22	0.09	0.77	12	0.05
Tasa de crecimiento	0.23	0.52	10	0.09	0.30	0.41	10	0.12
Respuesta Inmune	0.40	0.20	12	0.24	0.05	0.88	12	0.04

¹*G* estadístico de regresión logística con distribución de errores binomial

Color de las patas e indicadores de condición nutricional e inmune

No se encontró relación entre el color de las patas de los machos durante el cortejo y el peso al incluir en el mismo análisis a individuos reproductivos y no reproductivos (Tabla 7). Al tomar en cuenta sólo a los machos que produjeron una puesta, se encontró que el día de captura con respecto a la fecha de puesta estaba relacionada con el peso de los machos en cortejo, sin embargo la pendiente del parámetro a^* del croma ($\beta=0.09$) no fue significativa (Tabla 7). El parámetro a^* del croma se relacionó negativamente con el peso de los machos durante la incubación; el resto de los parámetros de color no estuvieron relacionados con el peso (Tabla 7). El porcentaje de hematocrito de machos en cortejo únicamente se relacionó (de forma positiva) con el parámetro b^* del croma. Durante la incubación no se encontró relación entre el porcentaje de hematocrito y el color (Tabla 7).

No se encontró relación entre el porcentaje de heterófilos y linfocitos y el color de las patas de los machos medido en la misma etapa que la condición inmune analizada (cortejo e incubación, Tabla 8). En el caso de los porcentajes de heterófilos y linfocitos, sólo se incluyeron a los individuos que obtuvieron pareja y produjeron una puesta dado que se examinaron únicamente los frotis de individuos reproductivos.

El color de las patas durante el cortejo de las hembras reproductivas y también de las que no se reprodujeron, no estuvo relacionado con el peso (Tabla 7). Al considerar únicamente a las hembras que produjeron una puesta se encontró que la fecha de puesta estaba relacionada con el peso de las hembras, sin embargo las pendientes estimadas para los parámetros a^* y b^* del croma no fueron significativas (Tabla 7). Durante la incubación no se detectó relación entre el color de las patas y el peso de las hembras (Tabla 7). El porcentaje de hematocrito y el color durante el cortejo y la incubación no se relacionaron con ninguno de los parámetros de color (Tabla 7).

La condición inmune de las hembras estuvo relacionada con el color de sus patas únicamente durante el cortejo (Tabla 8). El brillo durante el cortejo se relacionó negativamente con el porcentaje de heterófilos y también con el porcentaje de linfocitos, mientras que el resto de los parámetros del color no estuvieron relacionados con la condición inmune (Tabla 8). No se encontró relación entre el color y la condición inmune durante la incubación (Tabla 8). Al igual que en el caso de los machos, solamente se

incluyeron en el análisis aquellas hembras que produjeron una puesta dado que únicamente se examinaron los frotis de individuos reproductivos.

Color y desempeño reproductivo

El color de las patas (L , a^* , b^*) de los machos durante el cortejo estuvo relacionado con la fecha de puesta (Fig. 7., Tabla 9), con el éxito de eclosión (Fig.8, Tabla 9) y con el peso de la cría 1 a la eclosión (Fig. 9; Tabla 9). El volumen total de la puesta, la tasa de crecimiento y la respuesta inmune de la cría 1 no se relacionaron con el color de los machos (Tabla 9). Los machos capturados más temprano con respecto a la fecha de puesta tuvieron color de patas más verdes; patas más azules señalaron un mayor éxito de eclosión y un color menos verdoso se relacionó con un mayor peso de la cría 1 a la eclosión (Tabla 9).

El color de las patas de las hembras durante el cortejo estuvo relacionado con la fecha de puesta, el volumen total de la puesta y el éxito de eclosión (Tabla 9). Las hembras con color de patas menos verdes tuvieron puestas más tempranas, y de mayor volumen (Figs. 10 y 11). Color de patas más azul señaló un mayor éxito de eclosión (Fig. 12). El color de las patas de las hembras durante el cortejo no se relacionó con el peso de la cría 1 a la eclosión, la tasa de crecimiento o la respuesta inmune de esta (Tabla 9).

El cambio en el color de las patas de las hembras del cortejo a la incubación no estuvo relacionado con el volumen total de la puesta (Regresión lineal múltiple, $r = 0.42$, $F = 1.53$, $P = 0.24$, $N = 26$; el análisis incluyó el cambio en L , a^* y b^* como variables independientes y el volumen total como variable dependiente).

Apareamiento asortativo

Durante el cortejo, no se encontró relación entre el color de las patas (L , a^* y b^*) de machos y hembras que posteriormente tuvieron una puesta juntos (brillo $F=3.71$, $N=46$, $P=0.60$, g.l.=1, poder de la prueba=0.46; a^* $F=0.95$, $N=46$, $P=0.33$, g.l.=1, poder de la prueba=0.16; b^* $F=1.38$, $N=46$, $P=0.24$, g.l.=1, poder de la prueba=0.21). El análisis incluyó la fecha de puesta como covariable.

Tabla 7. Color de las patas (L, a*, b*) y dos indicadores de condición nutricional de machos y hembras durante el cortejo y la incubación. Los análisis se realizaron mediante regresiones lineales simples para el caso del hematocrito durante el cortejo, para el resto de los casos se llevaron a cabo regresiones lineales múltiples. Se utilizaron los indicadores de condición nutricional como variables independientes y los parámetros de color como variables dependientes.

	Machos					Hembras				
	<i>r</i>	<i>P</i>	<i>N</i>	<i>Poder</i>	β	<i>r</i>	<i>P</i>	<i>N</i>	<i>Poder</i>	β
Peso en Cortejo (reproductivos y no reproductivos)										
L	0.18	0.39	57	0.28		0.18	0.36	63	0.30	
a*	0.20	0.32	57	0.33		0.28	0.09	63	0.60	
b*	0.11	0.70	57	0.13		0.21	0.28	63	0.36	
Peso en Cortejo (reproductivos)										
L	0.36	0.15	42	0.65		0.26	0.38	46	0.43	
a*	0.49	0.02	42		día 0.09	0.50	0.007	46		día 0.11
b*	0.30	0.29	42	0.50		0.42	0.04	46		día -0.10
Peso en Incubación										
L	0.47	0.09	29	0.75		0.18	0.81	33	0.17	
a*	0.63	0.005	29		peso -0.02	0.12	0.93	33	0.10	
b*	0.25	0.66	29	0.25		0.07	0.99	33	0.06	
Hematocrito en Cortejo (reproductivos y no reproductivos)										
L	0.034	0.14	21	0.32		0.11	0.62	23	0.07	
a*	0.05	0.82	21	0.04		0.12	0.58	23	0.08	
b*	0.44	0.04	21	0.52	hem 0.30	0.33	0.13	23	0.33	
Hematocrito en Cortejo (reproductivos)										
L	0.30	0.62	13	0.17		0.22	0.75	15	0.12	
a*	0.31	0.61	13	0.17		0.69	0.02	15		día 0.16
b*	0.44	0.35	13	0.31		0.54	0.13	15	0.54	
Hematocrito en Incubación										
L	0.35	0.15	32	0.51		0.12	0.81	33	0.09	
a*	0.29	0.29	32	0.36		0.20	0.53	33	0.20	
b*	0.22	0.49	32	0.23		0.09	0.89	33	0.07	

Tabla 8. Color de las patas (L, a*, b*) y sistema inmune de machos y hembras durante el cortejo y la incubación. Los análisis se realizaron mediante regresiones lineales múltiples con los distintos parámetros de sistema inmune como variables independientes y los parámetros de color como variables dependientes.

	Machos					Hembras				
	<i>r</i>	<i>P</i>	<i>N</i>	<i>Poder</i>	β	<i>r</i>	<i>P</i>	<i>N</i>	<i>Poder</i>	β
% heterófilos en										
Cortejo										
(reproductivos)										
L	0.17	0.93	8	0.06		0.86	0.04	8		día -0.25
a*	0.28	0.82	8	0.09		0.31	0.78	8	0.11	
b*	0.17	0.93	8	0.06		0.04	0.99	8	0.03	
% heterófilos en										
Incubación										
L	0.43	0.37	13	0.30		0.46	0.31	13	0.34	
a*	0.25	0.73	13	0.12		0.56	0.15	13	0.52	
b*	0.25	0.73	13	0.12		0.42	0.39	13	0.29	
% linfocitos en										
Cortejo										
(reproductivos)										
L	0.18	0.92	8	0.06		0.85	0.04	8		día -0.26
a*	0.28	0.82	8	0.09		0.36	0.70	8	0.13	
b*	0.14	0.95	8	0.05		0.10	0.98	8	0.04	
% linfocitos en										
Incubación										
L	0.43	0.37	13	0.30		0.45	0.32	13	0.33	
a*	0.30	0.64	13	0.16		0.56	0.15	13	0.52	
b*	0.23	0.76	13	0.11		0.47	0.28	13	0.37	

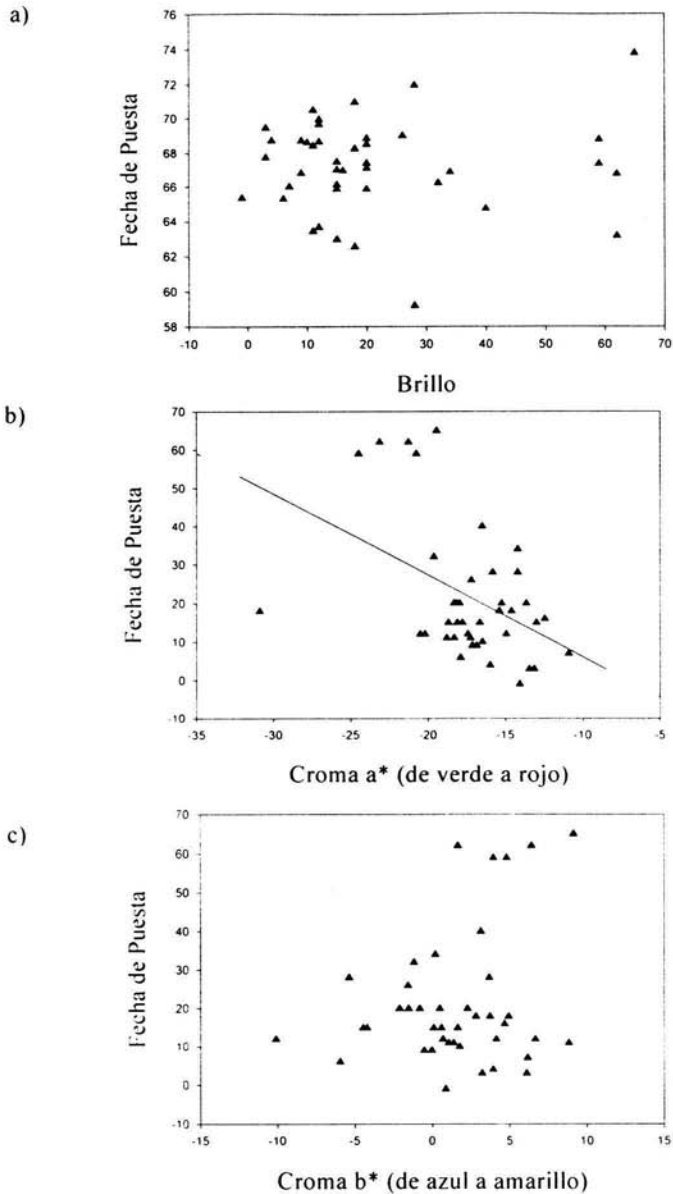


Fig. 7. Color de las patas de 44 machos durante el cortejo y la fecha de puesta. Se realizó una regresión lineal múltiple que incluyó como variables independientes el color de las patas (L , a^* , b^*) Los parámetros de las curvas estimadas no fueron significativamente diferentes de cero para el brillo ($P=0.99$) ni para el cromo b^* ($P=0.12$). Para el cromo a^* los parámetros de la curva son: $\beta=-2.08$. $P=0.04$.

Tabla 9. Color de las patas (L, a*, b*) de machos y hembras durante el cortejo y seis componentes del desempeño reproductivo. Los análisis se realizaron mediante regresiones lineales múltiples. Los parámetros de color se incluyeron como variables independientes y los componentes de desempeño reproductivo como variables dependientes. En el caso del éxito de eclosión se usó una regresión logística con distribución de errores binomial.

	Machos				Hembras					
	<i>r o G</i> ¹	<i>P</i>	<i>N</i>	β^2	<i>Poder</i>	<i>r o G</i> ¹	<i>P</i>	<i>N</i>	β^2	<i>Poder</i>
Fecha de Puesta	0.49	0.01	44	a* -2.08		0.50	0.005	45	a* -1.60	
Vol. puesta	0.23	0.55	44		0.31	0.45	0.03	45	a* 3.18	
Éxito de eclosión	16.89 ¹	0.001	31	b* -0.31		8.60 ¹	0.04	32	L 0.34 b* -0.19	
Peso cría I	0.90	0.01	10	a* 1.64		0.44	0.66	11		0.26
Tasa crec. Cría I	0.79	0.35	7		0.57	0.61	0.34	11		0.51
Respuesta inmune	0.72	0.26	9		0.61	0.60	0.48	9		0.40

¹*G* de regresión logística con distribución de errores binomial

² β estimados de las pendientes de las curvas ajustadas que fueron significativas

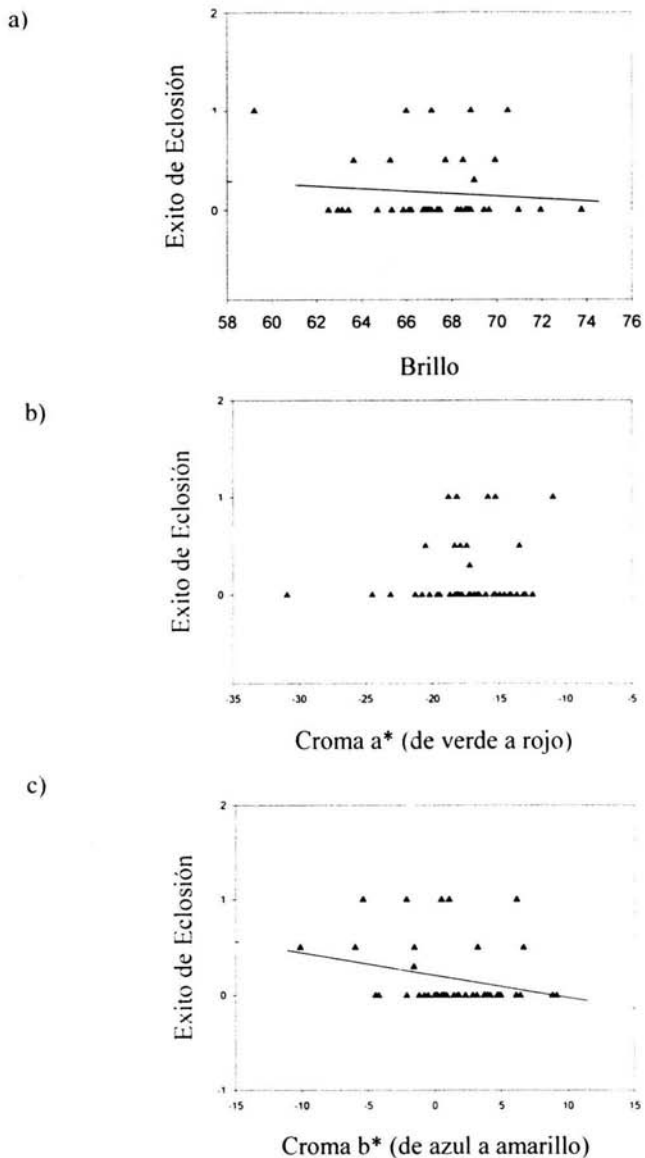


Fig. 8. Color de las patas de 31 machos durante el cortejo y el éxito de eclosión. Se realizó una regresión logística con distribución de errores binomial que incluyó como variables independientes el color de las patas (L, a*, b*). Los parámetros de las curvas son: para el croma b* $\beta = -0.31$, $P = 0.002$. Los parámetros de las curvas estimadas no fueron significativamente diferentes de cero para el brillo ($P = 0.28$) y para el croma a* ($P = 0.19$).

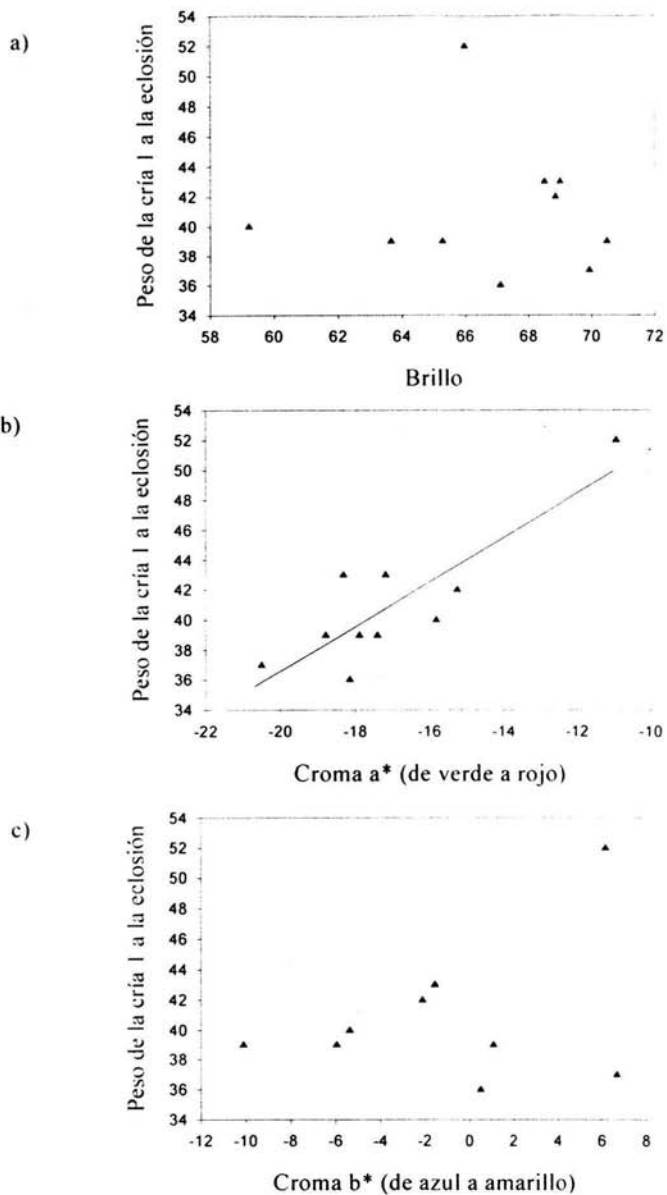


Fig. 9. Color de las patas de 10 machos durante el cortejo y el peso de la cría I a la eclosión. Se realizó una regresión lineal múltiple que incluyó como variables independientes el color de las patas (L.a*.b*). Los parámetros de las curvas estimadas no fueron significativamente diferentes de cero para el brillo ($P=0.30$) ni para el croma b* ($P=0.83$). Para el croma a* los parámetros de la curva son: $\beta=1.64$, $P=0.004$.

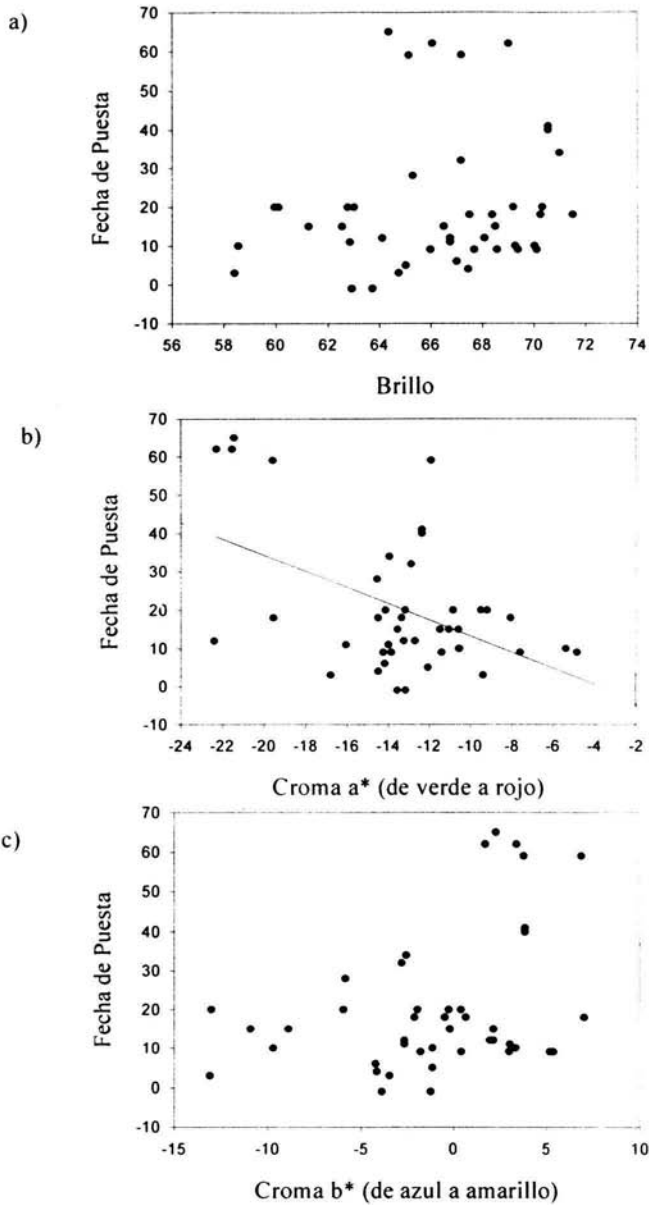


Fig.10. Color de las patas de 44 hembras durante el cortejo y la fecha de puesta. Se realizó una regresión lineal múltiple que incluyó como variables independientes el color de las patas ($L.a^*, b^*$). Los parámetros de las curvas estimadas no fueron significativamente diferentes de cero para el brillo ($P=0.67$) ni para el cromo b^* ($P=0.16$). Para el cromo a^* los parámetros de la curva son: $b=-1.60$, $P=0.005$.

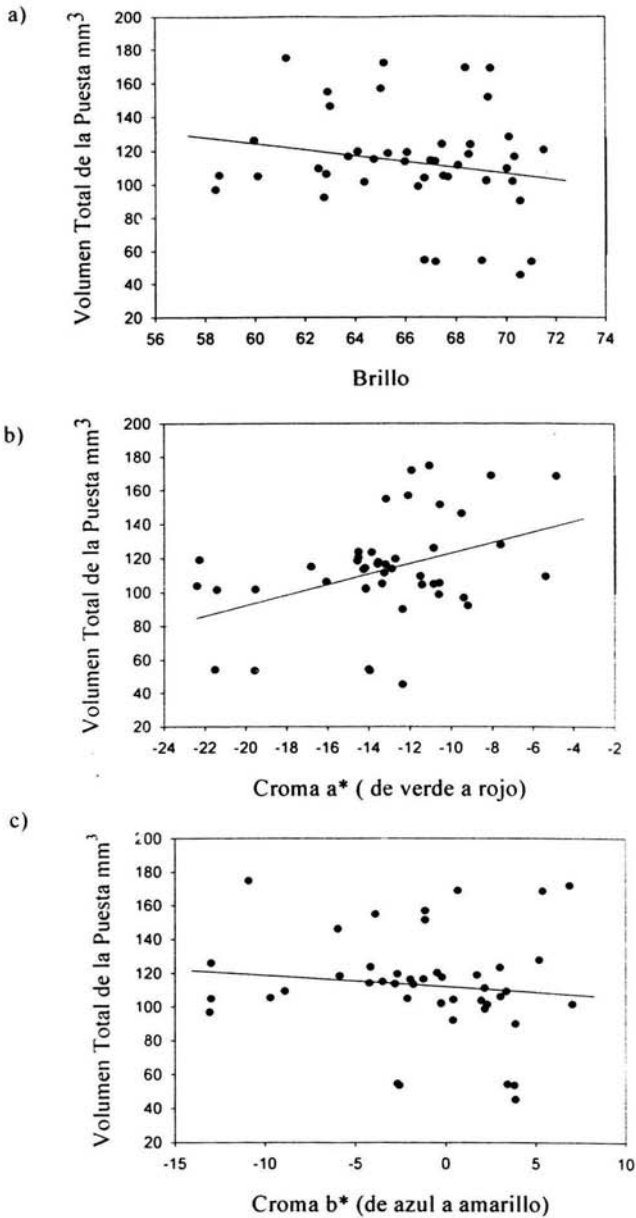


Fig. 11. Color de las patas de 44 hembras durante el cortejo y el volumen total de la puesta. Se realizó una regresión lineal múltiple que incluyó como variables independientes el color de las patas (L, a^*, b^*) y los residuales de tamaño-peso ($r=0.61, P<0.001$). Los parámetros de las curvas no fueron significativamente de cero para el brillo ($P=0.16$) ni para el cromo b^* ($P=0.37$). Para el cromo a^* los parámetros de la curva son $\beta=3.18, P=0.002$

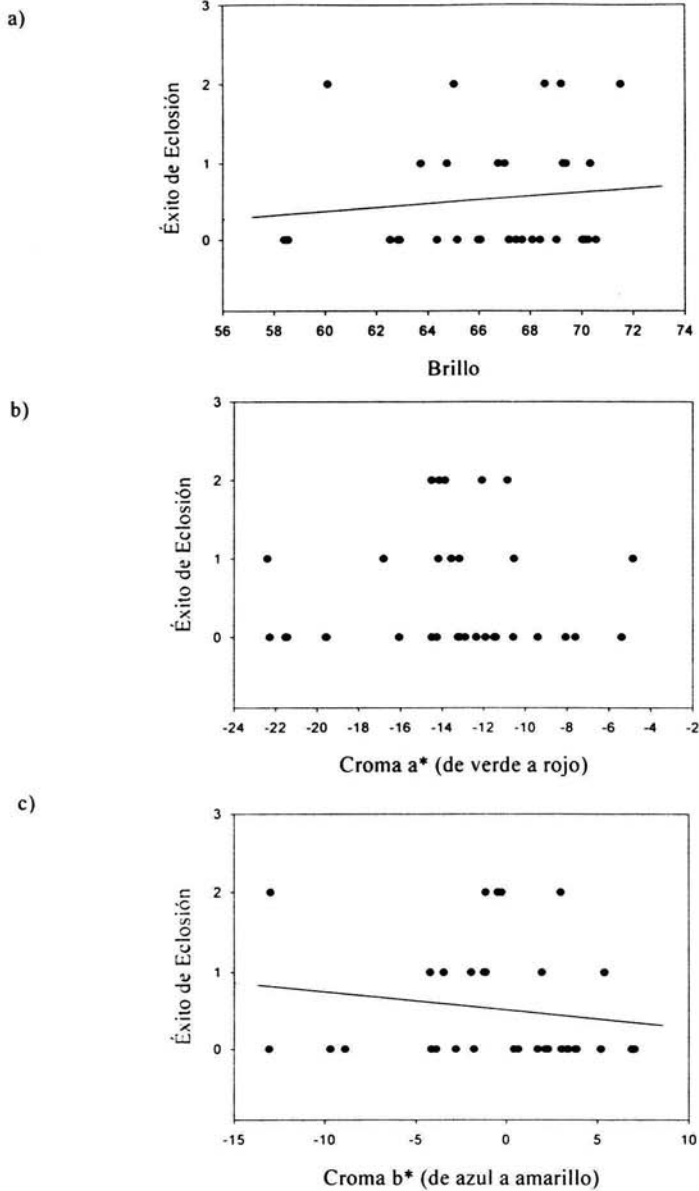


Fig. 12. Color de las patas de 32 hembras durante el cortejo y el éxito de eclósión. Se realizó una regresión logística con distribución de errores binomial que incluyó como variables independientes el color de las patas (L , a^* , b^*). Los parámetros de las curvas son: para el brillo $b=0.34$, $P=0.009$; y para el cromos b^* : $b=-0.19$, $P=0.03$. Los parámetros de las curvas estimadas no fueron significativamente diferentes de cero para el cromos a^* ($P=0.74$).

Discusión

Color de las patas: dimorfismo sexual y variaciones con la etapa reproductiva

El color de las patas en el bobo de patas azules fue dimórfico y varió dependiendo de la etapa reproductiva en la que se encontraban. En general, los machos tuvieron un color de patas más brillante, con tonos más verdes y más amarillos que las hembras. Al avanzar la temporada reproductiva, el color de las patas de machos y hembras tendió a opacarse, volviéndose de un tono menos verde y más azul. El dimorfismo y la dirección de la variación en el color de las patas a lo largo de la temporada reproductiva sugieren que el color puede ser una característica bajo selección sexual. Algunos de los requisitos para que un carácter se pueda considerar bajo selección sexual son que el ornamento sea más conspicuo durante la temporada reproductiva que en otros periodos de la vida del organismo, que sea diferente entre sexos y que se despliegue a parejas potenciales o rivales sexuales (Andersson, 1994). En el bobo de patas azules se cumplen todos estos requisitos. Además, estudios recientes realizados en la misma colonia de bobos donde se llevó a cabo este trabajo, encontraron que el color de las patas afecta la motivación de machos y hembras para cortejar: el cortejo y la proporción de parejas que copularon disminuyeron cuando el color de las patas del macho o de la hembra se modificó experimentalmente a un azul más oscuro (Torres y Velando 2003, Torres y Velando en revisión). Todos estos resultados sugieren que el color de las patas en esta especie podría estar funcionando como un ornamento sexual.

Suponiendo que hay un desgaste mayor entre ambos extremos de la coloración, el hecho de que el color varíe de un azul turquesa durante el cortejo, a un azul más oscuro durante la crianza sugiere que el color es una característica costosa de mantener; pudiera ser que mediante la alimentación machos y hembras logran compensar la energía invertida y por ello el costo a largo plazo es nulo. Hasta ahora desconocemos como se produce el color de las membranas de las patas en el bobo de patas azules. El color de los tegumentos podría ser producto de pigmentos o de la dispersión de la luz a través de las fibras de colágeno dispuestas de forma paralela en la membrana (Prumm y Torres, 2003). En aves, los colores rojos, naranjas y amarillos en el plumaje (Inouye *et al.* 2001; Hill *et al.* 2002) y tegumentos (Negro *et al.* 1998; Burley y Coopersmith, 1987) dependen de carotenos. Dentro del organismo, los carotenos participan en funciones importantes como inmunoestimulantes y

antioxidantes; sin embargo, los animales no los pueden producir directamente y tienen que obtenerlos de la dieta (Tschirren *et al.* 2003; Faivre *et al.* 2003). Se ha sugerido que el color en el contexto sexual puede ser una característica costosa ya que podría haber un compromiso entre conservar muy vistoso el ornamento o destinar ese recurso a mantener la condición inmune (Olson y Owens, 1998; Saks *et al.* 2003; Blount *et al.* 2003). En el bobo de patas azules sería necesario investigar la forma en que se produce el color para saber cuales serían los costos de exhibir el color azul turquesa de las patas durante el cortejo.

El mayor grado de dimorfismo en color se alcanzó durante la incubación cuando la disminución en el brillo y en los tonos verdes de las patas se hizo más pronunciada en hembras que en machos. El cambio más drástico en el color de las patas de las hembras podría deberse a un cambio en la asignación de recursos. Si el color de las patas en los bobos depende parcialmente de pigmentos, y estos pigmentos son parte también de los recursos que se asignan a la puesta, esperaríamos como se observó, un cambio en el color de las patas de las hembras después de completar la puesta de huevos. Hay varios estudios que documentan la presencia e importancia de los pigmentos asignados a los huevos de las aves (Fletcher, 1992; Blount *et al.* 2002), por ejemplo en el cernícalo americano *Falco sparverius*, el color de las patas de las hembras disminuye después de la puesta y se ha sugerido que las hembras podrían estar desviando hacia los huevos los pigmentos que utilizaron para hacer más visible el ornamento (Negro *et al.* 1998).

En las hembras, se observó una disminución en el brillo y en el tono verde de las patas y un aumento en la saturación de azul del cortejo a la incubación. El cambio en el color de las patas de las hembras durante este periodo posiblemente sea gradual, lo que podría sugerir que el color funciona como una señal del estado hormonal de las hembras y por lo tanto que podría indicar a los machos cuando es el mejor etapa para intensificar el cortejo pre-copulatorio.

El cambio en el color de las patas de los machos del cortejo a (en promedio) 10 días después de la puesta, fue más sutil que en las hembras, ya que mantuvieron en parte el brillo y el tono azul turquesa del cortejo. Esto podría sugerir que los machos, al mantener el color de las patas del cortejo varios días después de la puesta, podrían seguir cortejando y obtener cópulas extra-pareja e incrementar así su adecuación.

Parásitos en sangre

En general no se encontraron parásitos en sangre, salvo la microfilaria de la hembra durante la incubación. En un estudio con petreles, Merino y Minguéz (1998) encontraron que la ausencia de parásitos sanguíneos en *Hydrobates pelagicus* probablemente se debe a la falta de vectores o a una resistencia natural de esa especie a los hemoparásitos. Rytkonen *et al* (1996) encontraron que en el carbonero sibilino *Parus montanus* no había parásitos en sangre y lo atribuyeron a que el muestreo se llevó a cabo en una sola temporada. El grado de parasitismo tiende a cambiar con la etapa reproductiva del hospedero ya que el parásito sincroniza el inicio de la infección aguda con la etapa donde el posible hospedero tiene mayor contacto con otros individuos y su sistema inmune se encuentra deprimido, como es durante el cortejo y la incubación. En el bobo de patas azules la bajísima prevalencia de parásitos sanguíneos puede estar dada por una combinación de diferentes factores como son la ausencia o baja densidad de vectores en islas oceánicas, la posible resistencia natural a parásitos sanguíneos o simplemente la necesidad de mayor información. Sería de gran utilidad identificar los posibles vectores presentes en Isla Isabel e investigar sus ciclos reproductivos para saber si son capaces de transmitir parásitos en sangre al bobo de patas azules durante su temporada reproductiva. El tamaño de muestra analizado en este estudio fue pequeño y solamente se incluyeron muestras de aves que establecieron una puesta, por lo que es necesario aumentar el tamaño de la muestra e incluir individuos que no fueron reproductivamente exitosos antes de concluir que en esta especie la prevalencia de parásitos en sangre es muy baja.

Condición nutricional e inmune

Del cortejo a la incubación las hembras perdieron peso mientras que en los machos no se detectó una diferencia significativa. Del inicio de la incubación a la crianza (20 días después de la eclosión de la cría 1) los machos perdieron más peso que las hembras. La condición nutricional de las hembras disminuyó del cortejo a la incubación, posiblemente por los recursos invertidos en la formación de los huevos. De la incubación a la crianza la disminución en el peso de las hembras fue menor que en los machos (ver Tabla 4).

El hecho de que los machos perdieran más peso que las hembras del inicio de la incubación al inicio de la crianza, sugiere que los machos podrían estar invirtiendo

relativamente más que las hembras durante este periodo. Un estudio realizado recientemente con el bobo de patas azules sugiere que el peso que pierden los machos es proporcional al tiempo que destinan a la incubación, al parecer, los machos sufren un desgaste mayor que las hembras durante esta etapa de la temporada reproductiva (García Peña, G. datos no publicados). Alternativamente, los cambios en el peso a lo largo de la temporada reproductiva podrían simplemente indicar cambios temporales en la disponibilidad del alimento (Cucco *et al.* 2002; Christe *et al.* 2002). En los bobos, los cambios en el peso posiblemente sean el resultado de la interacción entre el individuo y la disponibilidad de alimento, por lo que se observan diferencias en las variaciones de peso entre sexos.

No se detectaron diferencias significativas en los porcentajes de hematocrito de machos y hembras; las variaciones en los porcentajes de hematocrito entre las etapas reproductivas solo fueron significativas del cortejo a la incubación. En otras aves, los resultados sobre las diferencias entre machos y hembras de este indicador de condición son variados. Por ejemplo, Potti *et al.* (1999) no encontraron dimorfismo sexual en el porcentaje de hematocrito durante la temporada reproductiva del papamoscas cerrojillo (*Ficedula hypoleuca*), mientras que Ots *et al.* (1998) observaron que el porcentaje de hematocrito de las hembras de *Parus major* era más alto que el de los machos. Por otro lado, los porcentajes normales reportados en la literatura para aves de ornato o de corral (35% a 50%) son menores que para los bobos de patas azules (promedio de machos y hembras en las tres etapas reproductivas: 58%). Esto no necesariamente implica que los individuos estudiados presenten problemas de deshidratación o de nutrición sino simplemente que por ser una especie marina cuentan con porcentajes de hematocrito más altos debido a un metabolismo más demandante. Wanless *et al.* (1997) reportan valores de hematocrito en adultos entre $54.8 \pm 6.1\%$ y $57.9 \pm 9.3\%$ (promedio \pm d.e.) para el arao común, *Uria aalge*, el alca común, *Alca torda*, el frailecillo del ártico, *Fratercula arctica* y la gaviota tridáctila, *Rissa tridáctila*. En los bobos de patas azules los porcentajes de hematocrito estimados fueron parecidos a los reportados para otras aves marinas en condiciones saludables, lo que sugiere que las aves en nuestro estudio se encontraban en una condición de salud adecuada.

Los porcentajes de heterófilos y linfocitos fueron dimórficos solamente durante el cortejo y no se detectaron variaciones significativas a lo largo de la temporada

reproductiva. Durante el cortejo los machos presentaron en promedio un porcentaje de heterófilos 10% mayor que el de las hembras, y un porcentaje de linfocitos 7% menor que el de las hembras. Al igual que con el porcentaje de hematocrito, los resultados en otros estudios son variados. Por ejemplo, Ots y colaboradores (1998) observaron dimorfismo sexual en el carbonerillo *Parus major* durante la temporada reproductiva únicamente en el porcentaje de heterófilos; este dimorfismo se lo adjudicaron a las diferencias endocrinológicas entre sexos y posiblemente a que las hembras invertían más en la reproducción que los machos. En el pingüino antártico *Pygoscelis antarctica*, el porcentaje de heterófilos y linfocitos no difirió entre sexos durante la temporada reproductiva (Moreno *et al.* 1998). El bobo de patas azules presentó durante la temporada reproductiva (prácticamente) ausencia de hemoparásitos y valores más altos de heterófilos (79%) y más bajos de linfocitos (19%) que los reportados por Figuerola y colaboradores en 1999 para individuos libres de hemoparásitos de *Emberiza cirulus* (37% de heterófilos y 56% de linfocitos). Sin embargo, la muestra analizada en este trabajo únicamente incluyó a individuos que establecieron una puesta, por lo que se podría decir que los porcentajes reportados de hematocrito, heterófilos y linfocitos en este estudio están sesgados a individuos con una condición nutricional e inmune lo suficientemente buena para reproducirse. Porcentajes altos de heterófilos suelen indicar infecciones bacterianas por lo que los individuos muestreados en este estudio pudieron haber estado sufriendo alguna enfermedad de este tipo. Existe polémica acerca de cómo interpretar el conteo alto de leucocitos. El número de leucocitos en sangre está en función del tipo de infección (si es aguda o crónica), de la habilidad para combatir infecciones y del número de leucocitos restantes después de la interacción entre el sistema inmune y los patógenos en cuestión, por lo que niveles altos de leucocitos pueden reflejar inmunocompetencia baja, alta o ambas (Dufva y Allander, 1995). En todo caso, las aves analizadas en este estudio fueron capaces de reproducirse, por lo que la infección bacteriana (si existió) no presentó limitaciones para reproducirse. El tamaño de muestra utilizado para la sección de condición inmune fue pequeño y aunque se encontraron algunos resultados significativos, el análisis podría ser mucho más robusto si se ampliara el tamaño de muestra.

Condición y desempeño reproductivo

La condición nutricional (peso y porcentaje de hematocrito) de machos no estuvo relacionada con el desempeño reproductivo durante el cortejo ni durante la incubación. Sin embargo, la condición inmune de los machos durante la incubación si estuvo relacionada con una de las variables de desempeño reproductivo analizadas. Los porcentajes de heterófilos y linfocitos durante la incubación se relacionaron positiva y negativamente con la probabilidad de éxito de eclosión. Lo anterior sugiere que los machos en mejor condición inmune invierten más durante la incubación, incrementando la probabilidad de eclosión.

El peso de las hembras en cortejo estuvo relacionado con el volumen total de la puesta y con el peso de la cría 1 en incubación. El porcentaje de hematocrito de las hembras en incubación se relacionó con el éxito de eclosión. Lo anterior sugiere que la condición nutricional de las hembras parece ser un buen indicador del esfuerzo invertido para producir una puesta y llevarla a término. El sistema inmune (porcentaje de heterófilos y linfocitos) de las hembras no parece señalar su desempeño reproductivo. En general, el sistema inmune de los individuos durante el cortejo y la incubación no parecen ser buenos indicadores del desempeño reproductivo, sin embargo los tamaños de muestra en este estudio son pequeños por lo que los resultados hay que tomarlos con cautela.

Condición y color

Salvo por la relación negativa entre el color y el peso de machos durante la incubación y la relación positiva entre el color y el porcentaje de hematocrito en machos durante el cortejo, no se detectó una relación entre la condición nutricional e inmune y el color de machos y hembras. En general, el color no parece señalar la condición nutricional e inmune de los individuos. La ausencia de relación entre el peso de los machos y hembras y el color durante el cortejo parecería contradictorio con evidencia reciente que muestra que en condiciones experimentales en donde se controló la cantidad de alimento recibida, el brillo de las patas decreció al disminuir la condición nutricional (el alimento ingerido afectó el peso) de los machos experimentales (Torres y Velando, 2003). La falta de una relación significativa entre el color y el peso durante el cortejo podría deberse simplemente a que el

color es una señal muy dinámica (Velando y Torres, datos sin publicar). En el 2003, Torres y Velando observaron que el color de las patas de los machos afecta la motivación de las hembras para cortejar. Sin embargo el experimento sólo demostró que los machos con patas de colores más opacos eran menos preferidos por las hembras. Hace falta el experimento contrario donde se incremente el brillo de las patas para saber qué intensidad de brillo es el más atractivo. Sería de gran ayuda saber el mecanismo responsable de la producción del color azul en esta especie y que es lo que indica. Es posible que la intensidad de brillo que pudiera resultar más atractiva y refleje mayor calidad, esté en algún punto intermedio del intervalo de valores correspondientes a machos con patas brillantes y con una buena condición nutricional; por ejemplo, durante el cortejo los machos que tuvieron una puesta fueron en promedio (brillo: promedio = 67.15, e.e.= 0.40 y peso: promedio = 1424.76, e.e. = 13.88) 3.3% menos luminosos y 1.3% más pesados que aquellos que no se reprodujeron (brillo: promedio = 69.34, e.e. = 0.76 y peso: promedio = 1405.67, e.e. = 25.82).

Color y desempeño reproductivo

El color de las patas de los machos durante el cortejo estuvo relacionado con la fecha de puesta, con el éxito de eclosión y con el peso de la cría 1 a la eclosión. Si el color es un carácter honesto, entonces los machos con patas más brillantes, con tonos más verdes y más amarillos podrían ser más atractivos para las hembras ya que despliegan calidad, posiblemente en términos de mayor inversión parental. Aun más, los resultados encontrados podrían ser producto de una mayor inversión por parte de las hembras cuando se aparean con machos más atractivos (e.g. Gil *et al.* 1999; Cunningham y Russell, 2000; Saino *et al.* 2002). En cualquiera de los dos casos, aparearse con machos con color de patas atractivo podría representar ventajas importantes para la adecuación de la hembra. Además de aumentar el éxito de eclosión, producir crías más pesadas a la eclosión aumenta la probabilidad de supervivencia de las crías durante su primera semana de vida (D'Alba, 2000), mientras que establecer puestas tempranas aumenta la probabilidad de las crías de emplumar (Torres y Drummond, 1997), y de sobrevivir hasta la edad reproductiva (Drummond *et al.* 2003). Otros estudios también han encontrado ventajas en éxito reproductivo para las hembras que se aparean con los machos que despliegan más intensamente características de color (Merilae *et al.* 1999; Keyser y Hill, 2000; Hill, 1990 y

1991; Saks *et al.* 2003). McGraw y colaboradores (2001) encontraron que machos con colores intensos de rojo criaban más volantones al año que machos con colores naranjas o amarillos al empezar a reproducirse temprano en la temporada. Sin embargo en otras especies no se ha observado una relación entre el carácter ornamental y algún componente del desempeño reproductivo. Price y Burley (1994) encontraron en un estudio con *Taeniopygia guttata*, que el color del pico de los padres no afectaba el peso de la cría o su tasa de crecimiento; Perrier *et al.* (2002) tampoco encontraron relación entre la intensidad del color del ornamento y variables que podrían indicar cuidado paterno. En los bobos, los resultados sugieren que el color de las patas podría ser un indicador honesto del cuidado parental del macho, sin embargo en este estudio no podemos separar los efectos maternos de la participación del macho.

El color de las patas de las hembras durante el cortejo se relacionó con la fecha de puesta, con el volumen total de la puesta y con el éxito de eclosión. El hecho de que el color de las patas esté ligado a estas tres medidas de desempeño abre la posibilidad de que los machos pudieran utilizar este atributo como indicador de la capacidad de las hembras para producir una puesta y llevarla a término. El color puede ser un aliciente para motivar a los machos a cortejar con hembras de mayor capacidad de crianza (copulas intra y extra pareja), incrementar los despliegues o aumentar el resguardo de pareja (de Lope y Moller, 1993; Moreno *et al.* 1994; Torres y Velando, 2003). En un estudio con *Bucephala clangula*, Ruusila *et al.* (2001) observaron que el patrón de coloración de las alas estaba relacionado con el día de eclosión, indicando que el fenotipo de las hembras señala calidad reproductiva. Para el bobo de patas azules el color de las patas de las hembras afecta la tasa de cortejo de los machos intra y extra-pareja (Torres y Velando en revisión). Es decir en *Sula nebouxii*, el color de las patas podría ser un buen indicador del potencial reproductivo de las hembras y afectar su atractivo sexual. Debido a que el color de las patas en esta ave es una característica dinámica que puede cambiar en periodos de tiempo cortos (Torres y Velando, 2003), cambios en el color de las patas podrían también indicar el estado reproductivo de las hembras al señalar su periodo fértil. Esta posibilidad se podría investigar en estudios futuros.

Apareamiento asortativo e hipótesis alternativas sobre la evolución del color de las patas

A. Moller (1991) observó que en la golondrina común *Hirundo rustica* los machos de calidad fenotípica alta adquirirían hembras de calidad similar sugiriendo que en esa especie había apareamiento asortativo, y aunque nuestros datos indican que en el bobo de patas azules no hay apareamiento asortativo basado en el color de las patas durante el cortejo, no podemos concluir que realmente éste no exista debido al tipo de muestreo que se llevó a cabo. En dos estudios con la misma especie (Velando y Torres en preparación), se observó que el color varía rápidamente y dado que nosotros medimos el color únicamente en tres etapas puntuales de la temporada reproductiva, es poco probable que se haya captado la varianza en el color a lo largo de la temporada reproductiva ya que ésta es muy grande.

El color azul de las patas podría haberse originado como una señal de reconocimiento entre coespecíficos dado que en los sulidos, existe mucha variación en el color de las patas entre las diferentes especies; aunque lo anterior es poco probable dado que esta idea se ha propuesto para especies con sistemas nerviosos mucho más sencillos. Nuestros datos sugieren que el color de las patas podría ser una característica que ha evolucionado por selección sexual, sin embargo existen otras explicaciones. Una de ellas podría ser que el color de las patas funcionara como parte de un sistema de comunicación entre la pareja para coordinarse durante la temporada reproductiva y así tener un mejor desempeño reproductivo, es decir, que sea una característica bajo selección natural y no bajo selección sexual. Los datos de este estudio no permiten evaluar esta explicación alternativa, sin embargo, las diferentes especies de bobos difieren en aspecto, voz, plumaje, y algunas características de los despliegues de cortejo, por lo que además del color de las patas hay otras características que podrían servir para reconocer a los coespecíficos. Aún en el caso de que el color de las patas funcionara como coordinador entre los miembros de la pareja, la selección sexual podría seguir operando si por ejemplo las hembras cuando se aparean con el macho “preferido” se coordinan mejor con la pareja durante el periodo de cuidado parental.

Los resultados en este trabajo indican que el color de las patas es una característica dimórfica, varía con la etapa reproductiva, esta relacionada con la condición nutricional de ambos sexos y con algunos parámetros del desempeño reproductivo por lo que en conjunto

estas asociaciones sugieren que la coloración de las patas en los bobos podría ser un carácter bajo selección sexual. En conclusión, falta más información para entender la función adaptativa del color de las patas en el bobo de patas azules dentro del contexto de la selección sexual. Aún no sabemos por ejemplo, cómo producen estas aves el color azul que despliegan en sus patas. Si se conocieran los procesos fisiológicos responsables de este tipo de coloración sería factible determinar si el color azul en esta especie es una señal honesta de la calidad del individuo.

Bibliografia

1. Andersson, M. 1994. *Sexual selection*. Princeton University Press. Princeton, N.J.
2. Alonso-Alvarez, C. & Tella, J.L. 2001. *Effects of experimental food restriction and body mass changes on the avian T-cell immune response*. Canadian Journal of Zoology. 79:101-105.
3. Bendich, A. 1989. *Carotenoids and the immune response*. Journal of Nutrition. 119: 112-115.
4. Blount, J.D; Surai, P.F; Houston, D.C. & Moler, A.P. 2002. *Patterns of yolk enrichment with dietary carotenoids in gulls: the roles of pigment acquisition and utilization*. 16. 445-453.
5. Blount, J.D; Metcalfe, N.B; Birkhead, T.R. & Surai, P.F. 2003. *Carotenoid modulation of Immune function and Sexual Attractiveness in zebra finches*. Science. 300.125-127.
6. Blount, J.D; Surai, P.F; Nager, R.G; Houston, D.C; Moller, A.P; Trewby, M.L. & Kennedy, M.W. 2002. *Carotenoids and egg quality in the lesser black-backed gull Larus fuscus: a supplemental feeding study of maternal effects*. Proceedings of the Royal Society of London, series B: Biological Sciences. 269:1486. 29-36.
7. Burley, N & Coopersmith, C.B. 1987. *Bill colour preferences of zebra finches*. Ethology. 76:133-151.
8. Campbell, T.W. 1988. *Avian Haematology and Cytology*. Iowa State University Press, Iowa, U.S.A.
9. Campbell, T.W. & J. Dein. 1984. *Avian Haematology: the basics*. Veterinary Clinics of North America: Small Animal Practice. 14 (2) 233-248.
10. Camplani, A., Saino, N, & Moller, P.A. 1999. *Carotenoids, sexual signals and immune function in barn swallows from Chernobyl*. Proceedings of the Royal Society of London. B. 266: 1111-1116.
11. Carpenter, F. L. 1975. *Bird haematocrits: effect of high altitude and strength of flight*. Comparative Biochemistry and Physiology. 50^a: 415-417.

12. Castillo, A. y Chavez-Peón, M.C. 1983. *Ecología reproductiva e influencia del comportamiento en el control de número de crías en el bobo de patas azules (Sula nebouxii) en la Isla Isabel, Nayarit*. Tesis sin publicar, Fac. de Ciencias, UNAM.
13. Christe, P; Moller, A.P. & González, G. 2002. *Intraseasonal variation in immune defense, body mass and hematocrit in adult house martins, Delichon urbica*. Journal of Avian Biology. 33:3, 321-325.
14. Collins, S.S & Ten Cate, T.C. 1996. *Does beak colour affect female preference in zebra finches?* Animal Behaviour. 52: 105-112.
15. Cucco, M; Ottonelli, R; Raviola, M; Malacarne, G. 2002. *Variations in body mass and immune function in response to food unpredictability in magpies*. Acta Oecologica. 23: 271-276.
16. Cunningham, E.J.A. & Russell, A.F. 2000. *Egg investment is influenced by male attractiveness in the mallard*. Nature. 404: 74-77.
17. D'Álba, Altamirano, L. 2000. *Efecto de la asignación de recursos de huevos sobre la sobrevivencia de crías de diferente sexo y orden de puesta del Bobo de patas azules (Sula nebouxii)*. Tesis de Licenciatura. UNAM. México.
18. Darwin, C. 1871. *The descent of man and selection in relation to sex*. John Murray, London.
19. Drummond, H. González, E. and Osorno, J.L. 1986. *Parent-offspring cooperation in the blue-footed booby Sula nebouxii: social roles in infanticidal brood reduction*. Behavioural Ecology and Sociobiology. 19: 365-372
20. Drummond, H. Osorno, J.L. Torres, R. García, C. & Merchant, H. 1991. *Sexual Size Dimorphism and Sibling Competition: Implications for Avian sex Ratios*. American Naturalist 138: 623-641.
21. Drummond, H; Torres, R. & Krishnan, V.V. 2003. *Buffered development: resilience alter aggressive subordination in infancy*. The American Naturalist. 161:5. 794-807.
22. Dufva, R. & Allander, K. 1995. *Intraspecific variation in plumage coloration reflects immune response in Great Tit, Parus major males*. Functional Ecology. 9:785-789.
23. Faivre, B; Grégoire, A. Préault, M; Cézilly, F. & Sorci, G.2003. *Immune activation rapidly mirrored in a secondary trait*. Science. 300.

24. Fedynch, A.M. Pence, D.B. & Godfrey, R.D. 1995. *Haematozoa in thin blood smears*. Journal of Wildlife Diseases. 31 (3): 436-438.
25. Figuerola, J. Muñoz, E. Gutiérrez, R. & Ferrer, D. 1999. *Blood parasites, leucocytes and plumage brightness in the Cirl Bunting, Emberiza cirlus*. Functional Ecology. 13:594-601.
26. Fletcher, D.L. 1992. *Methodology for achieving pigment specifications*. Poultry Science. 71, 733-743.
27. Folstad, I. & Karter, A.J. 1992. Parasites, bright males, and the immunocompetence handicap. 139:3. 603-622.
28. Fisher, R.A. 1930. *The Genetical Theory of Natural Selection*. Clarendon Press, Oxford.
29. Fudge, A.M. 1989. *Avian Haematology: identification and interpretation*. Proceedings Association of Avian Veterinarians Annual Meeting, 284-292.
30. García-Berthou, E. 2001. *On the misuse of residuals in ecology: testing regression residuals vs. the analysis of covariance*. Journal of Animal Ecology. 70: 708-711.
31. Guerra, M. & Drummond, H.1995. *Reversed sexual size dimorphism and parental care: minimal division of labour in the blue footed booby, Sula nebouxii*. Behaviour. 132: 479-496.
32. Gil, D; Graves, J; Hazon, N; Wells, A.1999.*Male attractiveness and differential testosterone investment in zebra finch eggs*. Science. 286: 126-128.
33. González, G; Sorce, G; Moller, A.P; Ninni, P; Haussy, C. & de Lope, F. 1999. *Immunocompetence and condition-dependent sexual advertisement in male house sparrows (Passer domesticus)*. Journal of Animal Ecology.68: 1225-1234.
34. Godfrey, R.D., Fedynch, A.M. & Pence, D.B. 1987. *Quantification of haematozoa in blood smears*. Journal of Wildlife Diseases. 23 (4): 558-565.
35. Gray, D. 1996. *Carotenoids and Sexual Dichromatism in North American Passerine Birds*. The American Naturalist. 148, 453-480.
36. Gibson, R. & Bradbury, J. 1985. *Sexual selection in lekking sage grouse: phenotypic correlates of male mating success*. Behavioural Ecology and Sociobiology. 18:117-123.
37. Green, A. J. 2001. *Mass/length residuals: measures of body condition or generators of spurious results?* Ecology. 82:5, 1473-1483.

38. Hamilton, W.D. & Zuk, M. 1982. *Heritable true fitness and bright birds: A role for parasites?* Science 218:384-387.
39. Hill, G.E. 1990. *Female house finches prefer colourful males: sexual selection for a condition-dependent trait.* Animal Behaviour. 40: 563-572.
40. Hill, G.E. 1991. *Plumage coloration is a sexually selected indicator of male quality.* Nature. 350:337-339.
41. Hill, G.E. 1992. *Proximate basis of variation in carotenoid pigmentation in male house finches.* Auk. 109:1-12.
42. Hill, G.E. 1993. *Male mate choice and the evolution of female coloration in the house finch.* Evolution. 47:1515-1525.
43. Hill, G.E. 1995. *Seasonal variation in circulating carotenoid pigments in the house finch.* Auk. 112:1057-1061.
44. Hill, G.E. 1999. *Is there an immunological cost to carotenoid based ornamental coloration?* The American Naturalist. 154: 589-595.
45. Hill, G.E. & Montgomerie, R. 1994. *Plumage colour signals nutritional condition in the house finch.* Proceedings of the Royal Society of London. Series B. 258: 47-52.
46. Hill, G.E. Nolan, P.M & Stoehr, A.M. 1999. *Pairing success relative to male plumage redness and pigment symmetry in the House Finch: temporal and geographic constancy.* Behavioural Ecology 10: 48-53.
47. Hill, G.E; Inouye, C.Y & Montgomerie, R. 2002. *Dietary carotenoids predict plumage coloration in wild finches.* Proceedings of the Royal Society of London, series B: Biological Sciences. 269:1496. 1119-1124.
48. Houde, A.E. & Torio, A.J. 1992. *Effect of parasitic infection on male colour pattern and female choice in guppies.* Behavioural Ecology. 3: 346-351.
49. Horak, P. Ots, I. Vellau, H. Spottiswoode, C. & Moller, A.P. 2001. *Carotenoid-based plumage coloration reflects haemoparasite infection and local survival in breeding great tits.* Oecologia. 126:166-173.
50. Hudon, J. 1994. *Showiness, carotenoids and captivity: A comment on Hill (1992).* Auk. 111: 218-221.
51. Hoyt, D.G. 1979. *Practical methods of estimating volume and fresh weight of bird eggs.* Auk. 96:73-77.

52. Inouye, C.Y; Hill, G.E; Stradi, R.D & Montgomerie, R. 2001. *Carotenoid pigments in male house finch plumage in relation to age, subspecies, and ornamental coloration*. The Auk. 118:4. 900-915.
53. Jones, I. & Montgomerie R. 1992. *Least Auklet ornaments: do they function as quality indicators?* Behavioural Ecology and Sociobiology. 30: 43-52.
54. Keyser, A.J. & Hill, G.E. 2000. Structurally based coloration is an honest signal of quality in male blue crossbeaks. Behavioural Ecology. 2: 202-209.
55. Lande, R. 1981. *Models of speciation by sexual selection on polygenic traits*. Proceedings of the Natural Academy of Science. 78: 3721-3725.
56. Linville, S.U. Breitwish, R. & Shilling, A.J. 1998. *Plumage brightness as indicator of parental care in the northern cardinal, Cardinalis cardinalis*. Animal Behaviour. 52: 105-112.
57. Loffredo, C.A. & Borgia, G. 1986. *Male courtship vocalisation as cues for mate choice in the satin bower bird*. Auk. 103:184-195.
58. Lozano, G.A. 1994. *Carotenoids, parasites and sexual selection*. OIKOS. 70:2.
59. Lozano, G.A. 2001. *Carotenoids, Immunity, and Sexual Selection: Comparing Apples and Oranges?* American Naturalist. 158: 200-203.
60. McGraw, K.J. Stoehr, A.M. Nolan, P.M & Hill, G.E. 2001. *Plumage redness predicts breeding onset and reproductive success in the House Finch: a validation of Darwin's theory*. Journal of Avian Biology. 32:90-94.
61. Merino, S.1999. *Obtención de muestras sanguíneas para el estudio de las interacciones hospedador-parásito*. Etologuía, 17: 21-29.
62. Merino, S. & Ménguez, E. 1998. *Absence of haematozoa in a breeding colony of the Storm Peterel Hydrobates pelagicus*. Ibis, 140:180-181.
63. Merino, S. & Potti, J. 1995. *High prevalence of haematozoa in nestlings of a passerine species the pied flycatcher, Ficedula hypogleuca*. Auk. 112: 1041-1043.
64. Merino, S., Potti, J. & Fargallo, J.A. 1997. *Blood parasites of some passerine birds from central Spain*. Journal of Wildlife Disease. 33: 638-641.
65. Merino, S., Martinez, J.M., Moller, A.P., Sanabria, L., de Lope, F.P. Erez, J. & Rodríguez-Caabeiro, F.1999. *Phytohaemagglutinin injection assay and physiological stress in nestling house martins*. Animal Behaviour. 58: 219-222.

66. Merilae, J; Sheldon, B.C. & Lindstroem, K. 1999. *Plumage brightness in relation to haematozoan infections in the greenfinch Carduelis chloris: bright males are a good bet*. *Ecoscience*. 6:1. 12-18.
67. Moller, A.P. 1991. *Preferred males acquire mates of higher phenotypic quality*. *Proceedings of the Royal Society. London series*. 245: 179-182.
68. Moreno, J; de León, A; Fargallo, J.A; Moreno, E. 1998. *Breeding time, health and immune response in the chinstrap penguin Pygoscelis antarctica*. *Oecologia*. 115 312-319.
69. Milinski, M. & Bakker, T.C.M. 1990. *Female Sticklebacks use male coloration in mate choice and hence avoid parasitized males*. *Nature, London*. 344: 330-333.
70. Negro, J.J. Bortolotti, G.R. Tella, J.L Fernie, K.J. & Bird, D.M. 1998. *Regulation of integumentary colour and plasma carotenoids in American Kestrels consistent with sexual selection theory*. *Functional Ecology*. 12:307-312.
71. Nelson, J.B. 1978. *The Sulidae: Gannets and Boobies*. Oxford University Press. London.
72. Norris, K. & Evans, M.R. 1999. *Ecological immunology: life history trade-offs and immune defence in birds*. *Behavioural Ecology*. 11:1. 19-26.
73. Olson, V. A. and Owens, I.P.F. 1998. *Costly Sexual Signals: are carotenoids rare, risky or required?* *Trends in Ecology and Evolution*. 13: 510-514.
74. Osorio-Beristain, M. & Drummond, H. 1993. *Natal Dispersal and Deferred Breeding in the Blue-Footed Booby*. *Auk*. 110 (2):234-239
75. Osorio-Beristain, M. & Drummond, H. 1998. *Non-aggressive mate guarding by the blue-footed booby: a balance of female and male control*. *Behavioural Ecology and Sociobiology*. 43:307-315.
76. Osorio-Beristain, M. & Drummond, H 2001. *Male boobies expel eggs when paternity is in doubt*. *Behavioural Ecology* 12. 1:16-21.
77. Ots, I, Murumagi, A & Horak, P. 1998. *Haematological health state indices of reproducing Great Tits: methodology and sources of natural variation*. *Functional Ecology*, 12 700-707.
78. Parslow, T.G. 1994. *The phagocytes: neutrophils and macrophages*. *Basic and Clinical Immunology*, 8th edn. (eds. D.P. Stites, A. I. Terry, T.G. Parslow) pp. 9-20. Appleton and Lange, Norwalk. C.T.

79. Perrier, C; de Lope, F; Moller, A.P, & Ninni, P.2002. *Structural coloration and sexual selection in the barn swallow, Hirundo rustica*. Behavioural Ecology. 13:6. 728-736.
80. Potti, J; Moreno, J; Merino, S; Frias, D; Domínguez, R. 1999. *Environmental and genetic variation in the haematocrit of fledgling pied flycatcher Ficedula hypoleuca*. Oecologia 120 1-8.
81. Price, D.K. & Burley, N.T.1994. *Constraints on the evolution of attractive traits: selection in male and female zebra finches*. The American Naturalist. 144:6. 908-934.
82. Prumm, O.R. & Torres, R. 2003. *Structural coloration of avian skin: convergent evolution of coherently scattering thermal collagen arrays*. The Journal of Experimental Biology. 206: 2409-2429.
83. Rhode, P.A. Johnsen, A. & Lifjeld, J.T. 1999. *Female plumage coloration in the bluethroat: no evidence for an indicator of maternal quality*. Condor. 101:96-104.
84. Rytkonen, S. Ilomaki, K. Orell, M & Welling, P.1996. *Absence of blood parasites in Willow Tits Parus montanus in Northern Finland*. Journal of Avian Biology. 27:2 173-174.
85. Ruusila, V. Pöysä, H. & Runko, P. 2001. *Female wing plumage reflects reproductive success in Common Goldeneye Bucephala clangula*. Journal of Avian Biology. 32: 1-5.
86. Saetre, G.P. Dale, S. & Slagsvold, T. 1994. *Female pied flycatchers prefer brightly coloured males*. Animal Behaviour. 48:1407-1416.
87. Saino, N; Incagli, M; Martinelli, R. & Moller, A.P. 2003. *Immune response of male barn swallows in relation to parental effort; corticosterone plasma levels and sexual ornamentation*. Behavioural Ecology. 13-2. 169-174.
88. Saks, L; Ots, I. Horak, P. 2003. *Carotenoid-based plumage coloration of male greenfinches reflects health and immunocompetence*. Oecologia. 134: 301-307.
89. Sauveur, B. 1993. *Reproduction in birds*. McMillan. New York, E.U.
90. Siegel, H.S. 1985. *Immunological responses as indicators of stress*. Worlds Poultry Science. 41: 36-44.
91. Seutin, G. 1994. *Plumage redness in redpoll finches does not reflect haemoparasitic infection*. Oikos. 70: 280-286.

92. Smiths, J.E., Bortolotti, G.R. & Tella, J.L. 1999. *Simplifying the phytohaemagglutinin skin testing technique in studies of avian immunocompetence*. *Functional Ecology*. 13: 567-577.
93. Sundberg, J. 1995. *Parasites, plumage coloration and reproductive success in the yellowhammer, Emberiza citrinella*. *Oikos*. 74: 331-339.
94. Sundberg, J. & Dixon, A. 1996. *Old colourful male yellowhammers, Emberiza citrinella, benefit from extra-pair copulations*. *Animal Behaviour*. 52:113-122.
95. Torres, R. & Drummond, H. 1997. *Female-biased mortality in nestlings of a bird with size dimorphism*. *Journal of Animal Ecology*. 66: 859-865.
96. Torres, R. & Velando, A. 2003. *A dynamic trait affects continuous pair assessment in the blue footed booby*. *Behavioural Ecology and Sociobiology* en prensa.
97. Torres, R. & Velando, A. en revision. *Male preference for female foot colour in a seabird with a mixed mating strategy*. *Animal Behaviour*.
98. Tschirren, B; Fitze, P.S. & Richner, H. 2003. *Proximate mechanisms of variation in the carotenoid-based plumage coloration of nestling great tits (Parus major L.)*. *Journal of Evolutionary Biology*. 16. 91-100.
99. Wanless, S; Barton, T.R and Harris, M.P. 1997. *Blood hematocrit measurements of 4 species of North Atlantic seabirds in relation to levels of infestation by the tick Ixodes uriae*. *Colonial Waterbirds*. 20:3 540-544.
100. Weatherhead, P.J. & Robertson, R.J. 1979. *Offspring quality and the polygyny threshold: "the sexy son hypothesis"*. *American Naturalist*. 113:201-208.
101. Zahavi, A. 1975. *Mate selection- a selection for a handicap*. *Journal of Theoretical Biology*. 53:205-214.