



Universidad Nacional de Córdoba
Facultad de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales
Centro de Zoología Aplicada

**Estudio espectrofotométrico del plumaje de la Cotorra
Argentina (*Myiopsitta monachus*).**

Tesinista: Macarena Morales

Director: Diego Javier Valdez

Ciencias Biológicas

2019

Índice

Resumen	3
Palabras claves	3
1. Introducción	4
2. Objetivo	7
3. Metodología	7
3.1. Captura de animales	7
3.2. Espectrofotometría.....	8
3.3. Sexado.....	8
3.4. Estudio del color	8
3.5. Espectros de reflectancia, Modelo de Visión Aviar y análisis estadístico.....	9
4. Análisis de resultados	9
4.1. Muestreo y sexado	9
4.2. Espectros de reflectancia.....	9
4.3. Modelo de visión aviar.....	10
5. Discusión	13
6. Agradecimientos	16
7. Bibliografía	16

Resumen

Cuando se habla de dicromatismo sexual se hace referencia a diferencias en la coloración entre machos y hembras de la misma especie, lo cual suele asociarse a presiones de selección que actúan diferencialmente en ambos sexos. Muchas especies de aves han sido tradicionalmente clasificadas sexualmente como monocromáticas según la visión humana, pero esto resulta muy subjetivo si consideramos que la visión aviar es tetracromática. Es decir, tienen un rango espectral más amplio dado que presentan conos ultravioletas o violetas. En este trabajo se evalúa objetivamente el plumaje de la Cotorra Argentina (*Myiopsitta monachus*), especie de psitácido indistinguible sexualmente a simple vista y muy particular por sus hábitos de vida, mediante la técnica de espectrofotometría. Se utilizó un modelo de visión aviar basado en la información visual que se tiene de *Melopsittacus undulatus*, para determinar posible dicromatismo sexual en *M. monachus*. De las doce regiones corporales analizadas, solo dos arrojaron diferencias significativas entre machos y hembras. Esto es, en la corona se obtuvieron significancias leves en diferencias sexuales cromáticas, mientras que en las cobertoras primarias (azules) hay diferencias significativas entre ambos sexos en los valores cromáticos y acromáticos. Los resultados obtenidos indican que existe un leve dicromatismo sexual en *M. monachus* y coinciden con las sugerencias realizadas por Owens y Hartley (1998), las cuales consisten en que el nivel de dicromatismo presentado por las aves está relacionado primariamente con el grado de cópulas extra-par, más que con el sistema de apareamiento social. En este caso, la Cotorra Argentina es socialmente monógama pero presenta cópulas extras. ¿Podría relacionarse el leve dicromatismo con una selección sexual que realicen las hembras sobre los machos? Responder a esta pregunta resulta confuso si consideramos que la especie en estudio también es endogámica, factor que estaría restringiendo la elección de pareja al momento de aparearse. Es necesario realizar investigaciones más profundas para poder comprender qué rol cumple el leve dicromatismo sexual presentado por la Cotorra Argentina en el sistema social y sexual de la especie.

Palabras claves

Color del plumaje, modelo de visión aviar, espectrofotometría, dicromatismo y selección sexual.

1. Introducción

El plumaje es una de las características principales que distingue a las aves. Además de tener una función fundamental en el vuelo y el aislamiento térmico, también sirve para señalar el estado fisiológico de un individuo, atraer posibles parejas, defender su territorio y esconderse de los predadores (Butcher y Rohwer 1989; Savalli 1995). Estas importantes funciones están estrechamente relacionadas al color exhibido por las plumas que lo componen.

En este sentido, los Psittaciformes, más conocidos como loros, son muy llamativos por su plumaje colorido. Los miembros de este orden presentan novedades evolutivas que los distinguen de otras aves, entre las cuales podemos mencionar el fuerte pico con capacidad de movimiento mandibular lateral, pies zygodáctilos y lengua carnosa, móvil (Forshaw 1989; Juniper y Parr 1998; Wright et al. 2008; Hackett et al. 2008). Comprende tres superfamilias: Strigopoidea, Cacatuoidea y Psittacoidea (de Kloet and de Kloet 2005; Tokita et al. 2007; Wright et al. 2008; Schweizer et al. 2010, 2011; Joseph et al. 2011). Esta última está representada por tres familias: Psittaculidae, Psittichasidae y Psittacidae que comprende loros africanos y del nuevo mundo. A pesar del reciente interés de investigación intensiva en la coloración aviar en general, la coloración de los psitácidos, al presentar un tipo único de pigmentación, representan un desafío con respecto al estudio de la evolución y ecología de su coloración. (Nemésio 2001; McGraw y Nogare 2005; Joseph et al. 2008; Ribot et al. 2009). Por lo tanto, a diferencia de otros sistemas de señalización de color, como los colores de plumaje basados en pigmentos carotenoides de Passeriformes, el significado adaptativo de la coloración de loros aún no es bien comprendido.

La diversa coloración que este grupo presenta está dada por diferentes tipos de pigmentos y por la nanoestructura de sus plumas. Los llamativos colores rojo, naranja y amarillo del plumaje de los loros son no carotenoides (Kruckenberg 1882; Völker 1936, 1937, 1942). Se trata de una clase única de pigmentos llamados psittacofulvinas, que no se encuentran en ningún otro taxon aviar (Kruckenberg 1882; Völker 1936, 1937, 1942; Stradi et al. 2001; McGraw y Nogare 2005; McGraw 2006). Kruckenberg (1882) demostró que estos pigmentos, aunque eran liposolubles como los carotenoides, tenían diferentes características de absorción respecto a los carotenoides encontrados en plumas de otras aves. Stradi y colaboradores (2001) sugirieron además, que la interacción entre psittacofulvinas y la queratina de plumas modula la amplia gama de coloración de longitud de onda larga en loros.

Las psittacofulvinas no se han encontrado en la sangre ni en el hígado de psitácidos, lo que sugiere que, a diferencia de los carotenoides los cuales son adquiridos de la dieta, se sintetizarían endógenamente en el lugar donde se desarrollan las plumas (McGraw y Nogare 2004). Además, la combinación de estos pigmentos con la nanocroestructura de la pluma produce la coloración verde característica del plumaje (Dyck 1971; Nemésio 2001; McGraw 2006). Esto hace que la coloración verde de loros también sea única entre las aves, ya que otros taxones aviares combinan pigmentos carotenoides amarillos con estructura de plumas para crear esta tonalidad (Dyck 1971; Prum et al. 1999). Diferentes concentraciones totales de psittacofulvinas en plumas parecen ser capaces de generar variación en el color desde naranja y rosa, hasta rojo (McGraw y Nogare 2005).

En muchas especies de loros, un subconjunto de pigmentos amarillos fluorescen bajo luz ultravioleta (UV) (Boles 1990, 1991; Nemésio 2001; Arnold et al. 2002; Pearn et al. 2001, 2003a, 2003b; Hausmann et al. 2003). Específicamente, estos pigmentos absorben la luz en las longitudes de onda UV-A y la reemiten a longitudes de onda más largas. Los pigmentos fluorescentes son altamente inusuales en aves (McGraw 2006) y su identidad química aún no ha sido dilucidada.

Además de las psittacofulvinas, los loros también usan melanina al igual que otras aves para producir la mayor parte de su plumaje negro y marrón (Taylor y Warner 1986). Como ya se mencionó previamente, junto con la coloración producida por los pigmentos químicos, la coloración estructural también está presente en loros. La variación en la estructura física de las plumas determina la coloración blanca, ultravioleta, azul, iridiscente y verde del plumaje en muchas, si no en todas, las aves (Bennett y Cuthill 1994; Prum 2006). Dicha coloración depende crucialmente de la micro/nanoestructura de la pluma, su estratificación, ordenamiento y sus índices de refracción (Bennett y Cuthill 1994; Prum et al. 1999; Prum 2006).

Con estos conocimientos sobre coloración en psitácidos podemos enfocarnos ahora en lo que es el sistema visual y su percepción de los colores, para comprender completamente el sistema de señalización (Bennett y Cuthill 1994; Bennett et al. 1994; Cuthill 2006). Generalmente las aves se pueden categorizar en grupos sensibles a la luz violeta (VS) o ultravioleta (UVS) en función de qué tipo de cono posean en sus retinas, ya sean, conos con absorción máxima a 400 nm o conos con máxima absorción a 360 nm (Hart 2001; Ödeen y Håstad 2003; Cuthill 2006).

Los periquitos australianos (*Melopsittacus undulatus*) son los loros mejor estudiados en lo que respecta a sistema visual (Bowmaker et al. 1997; Heath et al. 1997; Wilkie et al.

1998). El análisis microspectrofotométrico de las células fotorreceptoras conos de la retina revela que su visión se basa en cuatro tipos celulares, con pigmentos que tienen picos de absorción en las regiones roja (a 565 nm), verde (a 508 nm), azul (a 445 nm) y UV del espectro; a diferencia de lo que ocurre en mamíferos que sólo poseen tres tipos celulares (Bowmaker et al. 1997; Heath et al. 1997; Wilkie et al. 1998). Por lo tanto, los loros son interesantes desde el punto de vista de la percepción del color, ya que parecen ser uno de los cuatro linajes avícolas que han desarrollado la visión UVS (Ödeen y Håstad 2003; Cuthill 2006). Al igual que otras aves, los loros también poseen gotas de aceite a base de carotenoides en sus conos. Estos actúan como filtros de absorción, aunque su función visual no se comprende del todo (Vorobyev 2003; Cuthill 2006). Estas características visuales que distinguen a los psitácidos de los humanos (visión tetracromática y gotas de aceite) muestran la importancia de considerar el sistema visual aviar cuando se estudia la coloración del plumaje de las aves y su función (Bennett et al. 1994; Cuthill et al. 1999).

En la Familia Psittacidae muchos géneros poseen especies en las que ambos sexos son indistinguibles a la visión humana, por lo cual han sido clasificadas tradicionalmente como sexualmente monocromáticas. Sin embargo, análisis posteriores de coloración del plumaje con técnicas espectrofotométricas indican que el dicromatismo podría ser más frecuente de lo que se pensaba al incorporar la región ultravioleta del espectro electromagnético (Hunt et al. 1998; Sheldon et al. 1999; Santos et al. 2006); la cual está estrechamente vinculada en el comportamiento sexual de elección de pareja (Doucet y Montgomerie 2003; Hausmann et al. 2003). Estudios que utilizan esta técnica han descrito ejemplos de dicromatismo sexual en especies sudamericanas de loros. Algunas de ellas son el loro hablador (*Amazona aestiva*; Santos et al. 2006) y el loro barranquero (*Cyanoliseus patagonus*; Masello et al. 2009).

En este contexto es interesante estudiar la coloración del plumaje de machos y hembras adultos en la Cotorra Argentina (*Myiopsitta monachus*) dadas las características particulares que presenta de hábitos de vida. Se trata de una especie de familia Psittacidae, nativa de Sudamérica que presenta nidificación colonial, por lo cual se distingue de los demás loros, ya que, construye nidos hechos de palitos con múltiples cámaras individuales que son ocupadas por diferentes parejas (Spreyer y Bucher 1998; Forshaw 1978). Sumado a esto, poseen un sistema social de cría cooperativa, que consiste en ayuda durante la cría de los pichones otorgada por miembros adicionales llamados “ayudantes” (Bucher et al. 2016). El concepto de fondo en este sistema social sería la pérdida de la aptitud reproductiva de un individuo para ayudar al éxito reproductivo de otros (Hatchwell 2009). Además, Bucher y colaboradores (2016) sugieren la existencia de endogamia en las poblaciones de Córdoba, lo

cual es frecuente en reproductores comunales, y estaría explicado por una reducida tasa de dispersión (Martin y Bucher 1993) que conduce a una estructura de alto parentesco entre los grupos. Estos procesos resultan en una restricción de la elección de pareja, lo que lleva a un apareamiento con otra ave genéticamente similar. A pesar de esto, se ha demostrado que *M. monachus* busca cópulas extra-par, lo que podría explicarse con el fin de evitar los efectos negativos de la endogamia (Martínez et al. 2013). Desde el punto de vista de su coloración esta especie de loro sudamericano ha sido históricamente considerada como sexualmente monocromática, debido a que al ojo humano ambos sexos presentan una coloración verde en la mayor parte de su cuerpo, gris en su cabeza y vientre, mientras que el color azul se presenta en las plumas de vuelo. Si bien se cuenta con numerosa información acerca de la ecología de esta especie, no se han realizado estudios objetivos sobre la coloración del plumaje en individuos adultos machos y hembras a los fines de determinar la existencia o no de dicromatismo sexual. Basándonos en todos los antecedentes mencionados se desprende la siguiente **hipótesis**: la Cotorra Argentina presenta dicromatismo sexual manifestado como diferencias significativas de color en el espectro visible para las aves (300 a 700 nm) en alguna región corporal estudiada.

2. Objetivo

Evaluar por medio de la técnica de espectrofotometría la coloración del plumaje de la Cotorra Argentina en doce regiones corporales, en una población de la ciudad de Córdoba, Argentina.

3. Metodología

3.1. Captura de animales

Este estudio se llevó a cabo en estricto apego a las normas éticas para la investigación en animales de laboratorio, granja y especies silvestres, y con la aprobación previa del Comité de Ética del Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas (CONICET) (Resolución No. 1047 ANEXO II, 2005) en el marco del proyecto del Dr. Diego Valdez. Los permisos necesarios para la captura de individuos se obtuvieron en el Ministerio de Agua, Ambiente y Servicios Públicos de Córdoba, Argentina, a través de la Secretaría de Ambiente y Cambio Climático para capturar especímenes de cotorras con fines científicos.

El muestreo de cotorras se realizó dentro del predio del Zoológico de Córdoba (31°25'31.79"S, 64°10'29.92"W), mediante el uso de trampas pasivas rectangulares, con

cebo de avena, girasol, maíz y maní en su interior. Además estaban provistas de receptáculo de agua y fueron revisadas cada una hora. Esto se realizó durante los meses de mayo y parte de junio de 2018 (un mes y medio aproximadamente), tiempo que se encuentra fuera del periodo de muda de la especie, el cual se da principalmente entre diciembre y abril (Navarro *et al.* 1992).

Luego de ser capturados, los individuos fueron sacrificados inmediatamente con una inyección intraperitoneal de solución de hidrato de cloral concentrada. Esta tarea se hizo con el fin de llevar a cabo las determinaciones espectrofotométricas sobre la disposición natural de las plumas en el individuo completo, y de esta manera obtener una medida natural de la coloración. Posteriormente se procedió a rotular cada individuo con número y fecha de captura.

3.2. Espectrofotometría

Las determinaciones espectrofotométricas de las plumas (color) se realizaron en el rango visible de las aves (300 a 700 nm), mediante el uso de un espectrofotómetro Ocean Optics USB4000 equipado con una fuente de luz halógena y de deuterio (830 Douglas Ave., Dunedin, FL, USA 34698), conectados al sensor por un cable de fibra óptica bifurcada. El plumaje analizado se iluminó a 45° y la luz reflejada fue capturada a 45° también respecto a la superficie. El género de las aves fue desconocido al momento de las mediciones espectrofotométricas.

Un estándar de blanco (100% de reflectancia) (Ocean Optics, WS-1-SS White Standard) fue utilizado para recalibrar el equipo entre las determinaciones a los fines de corregir cualquier posible desvío.

La reflectancia en cada región corporal se determinó con el software SpectraSuite (Ocean Optics, Inc.), y se consideró el promedio de tres mediciones. Se estudiaron 12 regiones corporales: frente, corona, nuca, mejillas, espalda, pecho, vientre, cobertoras alares primarias (azules), cobertoras alares secundarias (verdes), plumas primarias, secundarias y timoneras (cola).

3.3. Sexado

El sexado de los individuos se realizó mediante identificación de gónadas según Bucher *et al.* 1977. Luego, los valores de reflectancia fueron asociados al sexo de cada ave.

3.4. Estudio del color

El estudio del color del plumaje fue abordado con el paquete “*pavo*” (Maia *et al.* 2013) para el software R (Team R. C. 2014), que permite el análisis de la coloración con el modelo

de visión aviar. Todos los parámetros requeridos para la utilización del modelo de visión aviar se determinaron según Valdez y Benitez-Vieyra (2016) con ligeras modificaciones.

3.5. Espectros de reflectancia, Modelo de Visión Aviar y análisis estadístico

Primero se obtuvieron espectros de reflectancia para cada región corporal medida, en los que se expresó la reflectancia media para cada sexo con $\pm 2EE$, con el fin de identificar visualmente la presencia o no de regiones superpuestas. Esto fue a modo exploratorio de los datos, como consideración objetiva de la cantidad de energía que reflejan ambos sexos.

Luego, se aplicó el modelo de visión aviar, el cual es una aproximación que nos permite comprender cómo las aves perciben los colores. Para ajustar dicho modelo a la especie estudiada en esta investigación se utilizó como referencia de psitácidos la microespectrofotometría realizada en *Melopsittacus undulatus* (Bowmaker et al. 1997; Heath et al. 1997; Wilkie et al. 1998; Lind et al. 2014), ya que los parámetros de conos de la Cotorra Argentina no han sido estudiados hasta ahora. La eficiencia cuántica (Q) para cada uno de los cuatro conos aviares fue calculada bajo condiciones estandarizadas de luz (D65) como espectro representativo de la luz ambiente al medio día, en un hábitat abierto. Al aplicar este modelo, se obtuvieron representaciones, mediante un espacio energético tetraédrico, de la estimulación relativa de los conos fotorreceptores efectuada por la reflectancia de cada individuo.

Posteriormente se determinaron diferencias entre machos y hembras en base a las coordenadas (x, y, z) en el espacio energético (tetraedro) para cada una de las regiones corporales. Esto se realizó mediante un análisis multivariante de la varianza (MANOVA) en el que se incluyó un factor (sexo) con dos niveles (machos y hembras) y las variables respuestas consideradas fueron tres, los valores de cada individuo en los tres ejes del tetraedro (x, y, z). Posteriormente, se calculó la media ($\pm EE$) de todas las distancias cromáticas y acromáticas en unidades de "diferencias apenas perceptibles" (JND: *just noticeable difference*, de sus siglas en inglés) entre machos, entre hembras y, entre machos y hembras para cada parte del cuerpo. Para determinar si las distancias entre ambos sexos son mayores de lo que cabría esperar por azar se aplicó un procedimiento de permutación de múltiples respuestas (MRPP). Las distancias cromáticas y acromáticas se obtienen a partir de la ubicación (dada por las coordenadas x, y, z) que le corresponde a cada individuo en el espacio energético o tetraedro. Es decir, se obtienen distancias euclídeas para cada individuo relativas al centrómero y a los cuatro tipos de conos fotorreceptores. De esta manera se pueden calcular distancias energéticas que separan a los individuos (ya sean machos, hembras o ambos sexos). Para que la distancia entre dos individuos sea discernible por un tercero, esta

debe ser mayor a 1 JND. Esto significa que la energía que separa a dos individuos tiene que ser lo suficientemente grande para generar una respuesta diferencial de los fotorreceptores. Las distancias acromáticas se interpretan de manera similar pero lo que se considera para su cálculo no es la información que llega a los cuatro tipos de conos fotorreceptores, sino solamente los valores con respecto al fotorreceptor rojo.

Finalmente, en el caso de las permutaciones de múltiples respuestas (MRPP) se comparó la distancia media observada por pares entre sexos con una distribución obtenida asignando aleatoriamente un sexo a los individuos. Se obtuvieron 1000 pseudovalores de esta manera, y el valor observado se consideró significativo en caso de ser mayor al 95% de los pseudovalores.

4. Resultados

4.1. Muestreo y sexado

El muestreo permitió capturar 68 Cotorras Argentinas, de los cuales 32 resultaron ser machos y 36 hembras.

4.2. Espectros de reflectancia

Los espectros de reflectancia obtenidos para las doce regiones corporales que se analizaron se pueden observar a continuación (Fig. 1). A simple vista podemos identificar que hay superposición entre las bandas que representan los errores estándares correspondientes a machos y hembras, en todas las regiones.

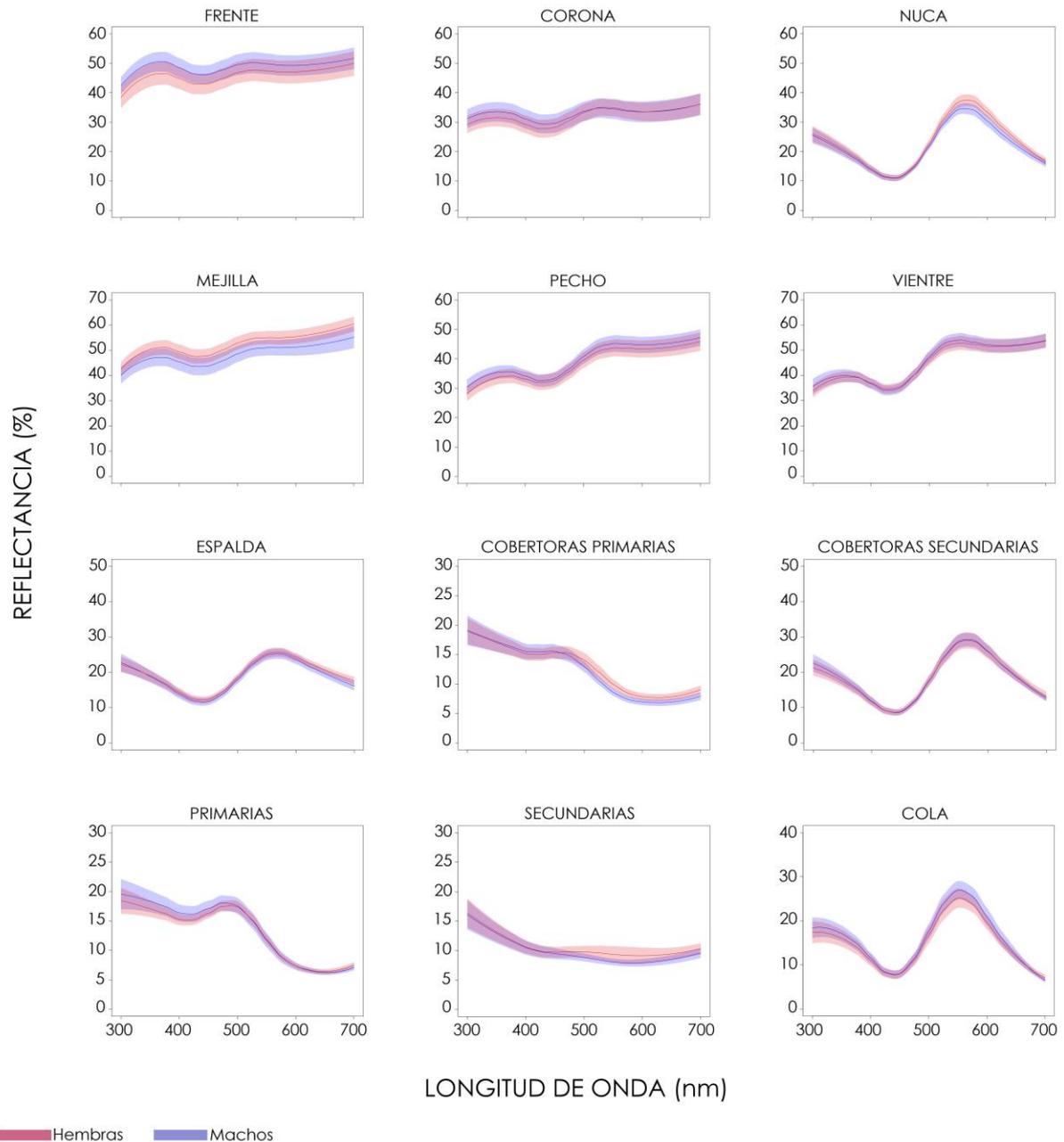
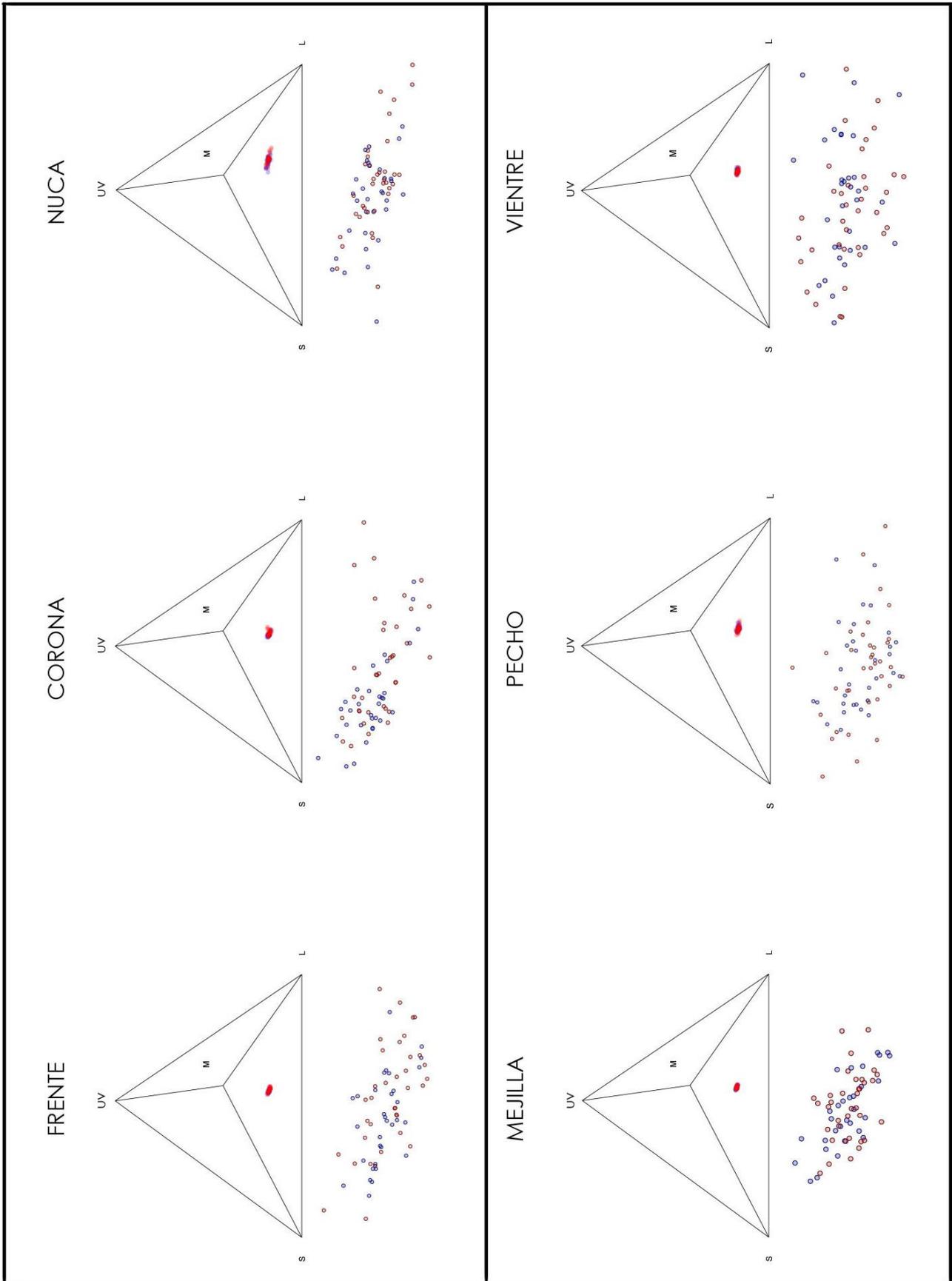


Figura 1. Espectros de reflectancia del plumaje de *Myiopsitta monachus* para cada región corporal. En línea continua se representa el valor medio para machos (azul) y hembras (rojo) junto con las bandas de \pm dos errores estándares.

4.3. Modelo de visión aviar

Al analizar la posición de los individuos de ambos sexos en el espacio energético (tetraedro) obtenido del modelo de visión aviar se puede visualizar que en todas las regiones, los machos (azul) y hembras (rojo) están energéticamente muy superpuestos en general (Fig. 2). No se observan a simple vista diferencias significativas entre los sexos.



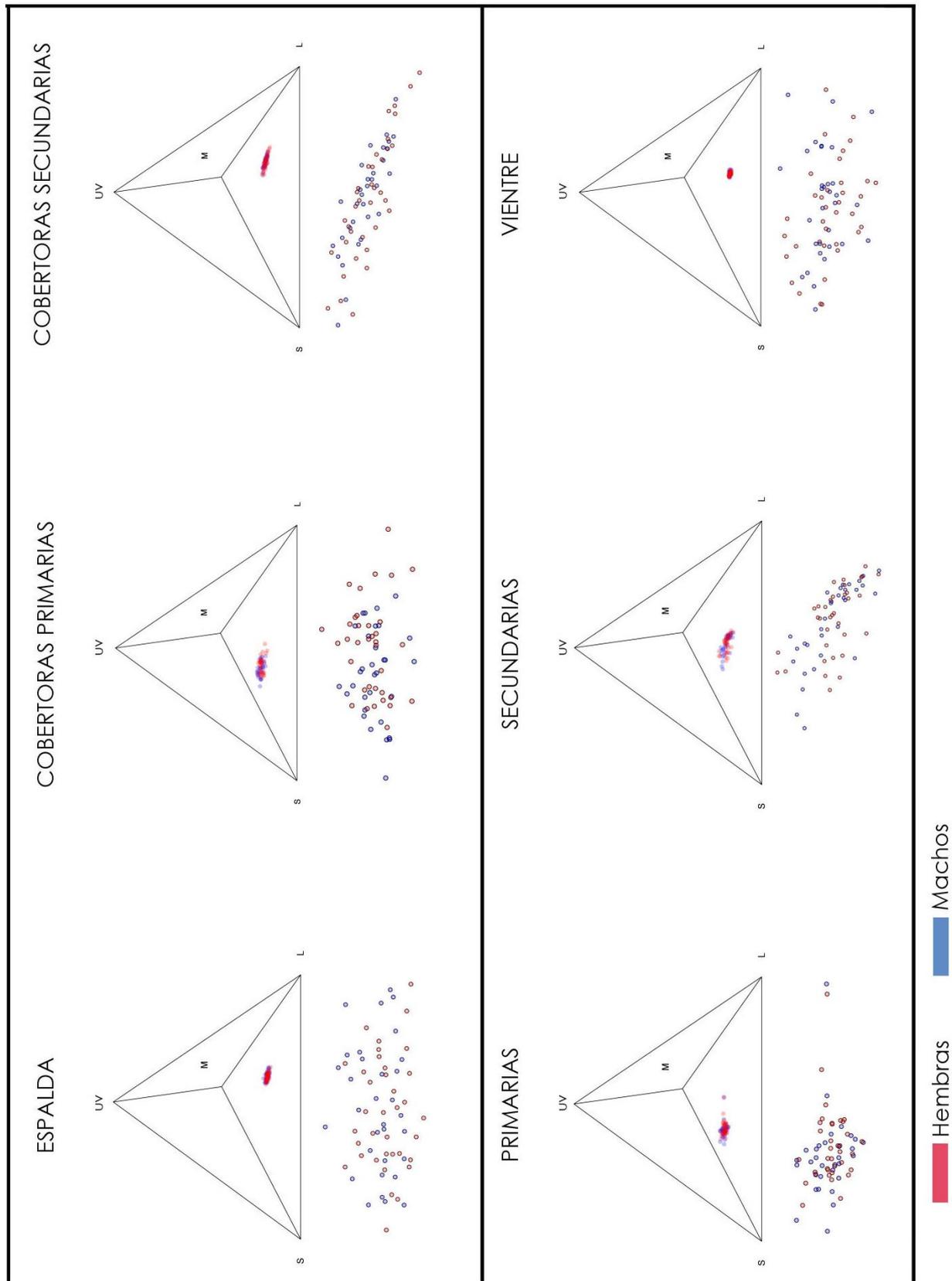


Figura 2. Posición de los individuos de ambos sexos de *Myiopsitta monachus* en el espacio energético (tetraedro) para cada región corporal estudiada. Cada vértice representa un tipo de

célula como fotorreceptora, por lo tanto, $S = azul$, $M = verde$, $L = rojo$ y $UV = ultravioleta$. Bajo cada tetraedro se encuentra una ampliación de los puntos que representan a los machos (azul) y hembras (rojo).

El análisis estadístico MANOVA de los puntos ubicados en el tetraedro reveló diferencias significativas entre ambos sexos en los ejes x, y, z del espacio energético para algunas regiones corporales, sin embargo, posteriores análisis de distancias cromáticas y acromáticas (JNDs) indican que sólo dos regiones corporales presentan 95% de probabilidad de que las diferencias entre machos y hembras sean significativas y no debidas al azar. Estas son: las cobertoras primarias (azules) y la corona (gris), que presentan diferencias significativas ($p = 0.048$ y $p = 0.039$ respectivamente) entre machos y hembras en distancias cromáticas con valor de $2.5341 (\pm 0.0381)$ para las cobertoras primarias y $1.1085 (\pm 0.0204)$ para la corona (Fig. 3). Mientras que, en lo que respecta a distancias acromáticas solo las cobertoras primarias (azules) otorgaron un valor significativo ($p = 0.012$), igual a $2.5262 (\pm 0.0572)$ (Fig. 4).

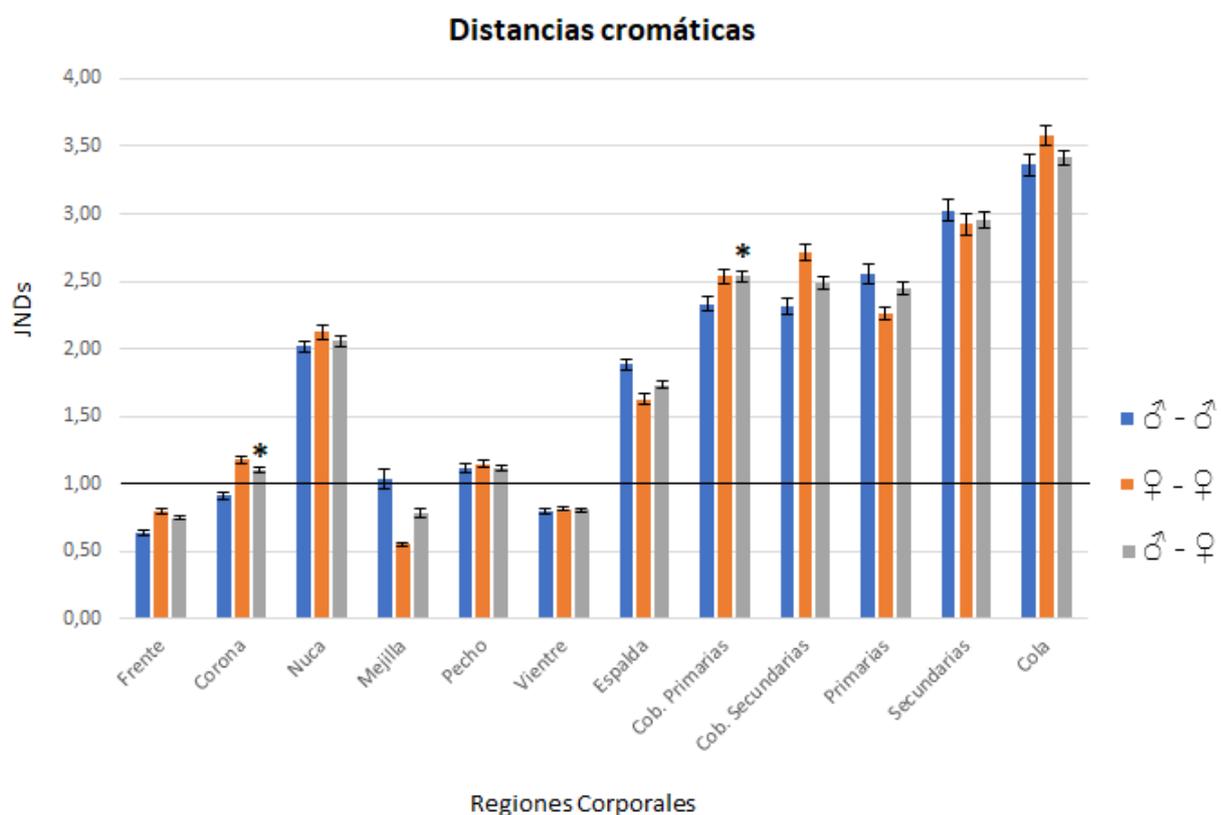


Figura 3. Distancias cromáticas en diferentes regiones corporales de machos y hembras de *Myiopsitta monachus*. En azul se observan las distancias medias obtenidas entre machos, en naranja las distancias medias entre hembras y en gris las distancias medias entre machos y hembras. Con asterisco se señalan las regiones del plumaje que otorgaron diferencias significativas entre machos y hembras.

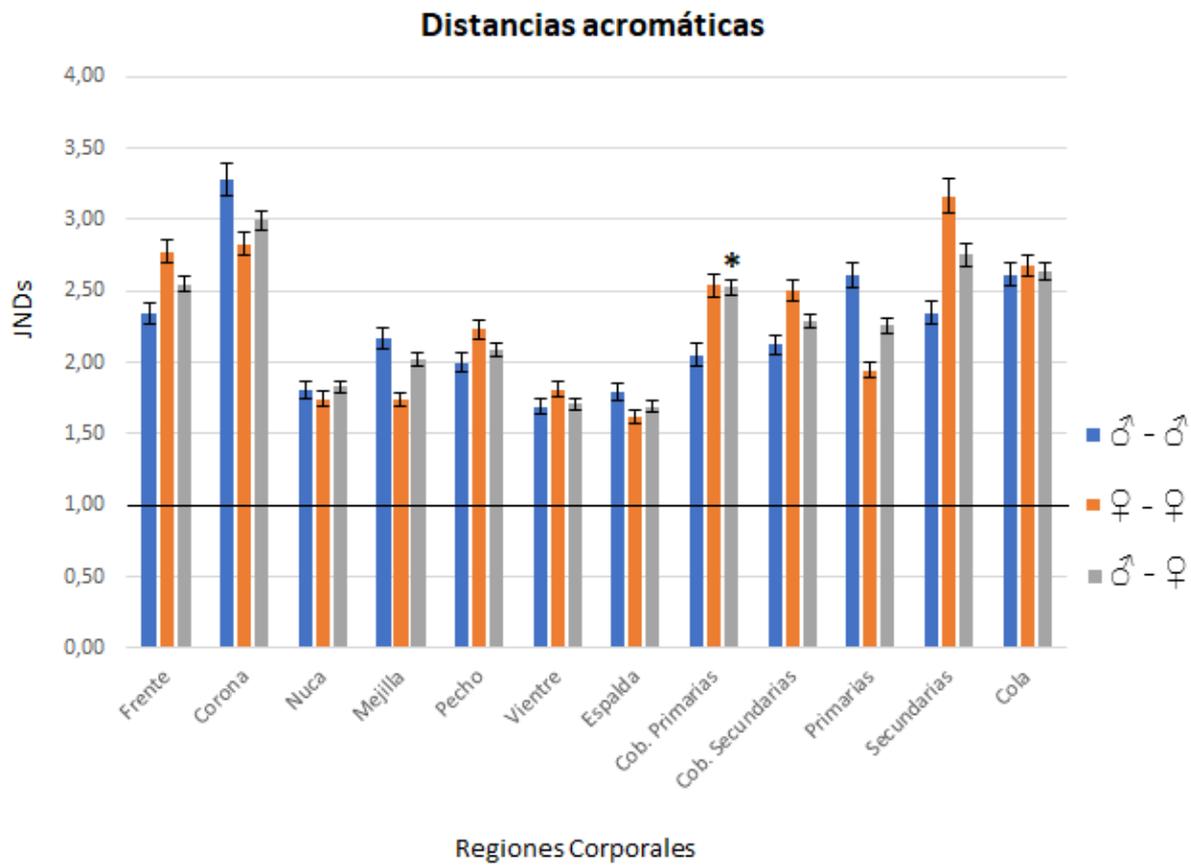


Figura 4. Distancias acromáticas en diferentes regiones corporales de machos y hembras de *Myiopsitta monachus*. En azul se observan las distancias medias obtenidas entre machos, en naranja las distancias medias entre hembras y en gris las distancias medias entre machos y hembras. Con asterisco se señalan las regiones del plumaje que otorgaron diferencias significativas entre machos y hembras.

5. Discusión

Este es el primer trabajo que evalúa la posibilidad de dicromatismo sexual en la Cotorra Argentina (*M. monachus*), especie de psitácido tradicionalmente clasificada como sexualmente monocromática, utilizando la técnica de espectrofotometría, la cual brinda un análisis objetivo del color.

El dimorfismo y dicromatismo sexual eran tradicionalmente considerados consecuencia del sistema social de apareamiento y las diferencias en el cuidado parental (desde Darwin 1871 en adelante; Butcher y Rohwer 1989; Andersson 1994). Por ejemplo, casos de poligamia y diferencias en el cuidado parental estarían relacionados con dimorfismo y/o dicromatismo sexual. Sin embargo, con el avance de las investigaciones se ha puesto en evidencia que estos sistemas de apareamiento resultan ser más complejos de lo que se

pensaba y así también el grado de dicromatismo sexual que pueden presentar las especies (Owens y Hartley 1998). Esto último se ha visto acentuado al considerar la reflectancia del plumaje en el espectro ultravioleta/violeta, el cual es percibido por las aves (Hart 2001; Ödeen and Håstad 2003; Cuthill 2006). Así se han revelado casos de especies polígamas que son monocromáticas y monomórficas (Höglund 1989; Oakes 1992), y casos de especies monogámicas que son altamente dimórficas (Møller 1986; Harvey 1991; Sheldon y Burke 1994). Por lo tanto, parece ser que las diferencias intersexuales (ya sea en forma, tamaño o color) no están determinadas sencillamente por el sistema de apareamiento social, como se pensaba (Møller y Birkhead 1994). Tras estos interesantes hallazgos, y considerando que la Cotorra Argentina es una especie socialmente monógama pero sexualmente polígama en su hábitat nativo (Martínez et al. 2013), es importante determinar la existencia o no de dicromatismo sexual y qué implicancia tiene en el sistema social y sexual conjuntamente.

Con el modelo de visión aviar se pudo determinar objetivamente la existencia de un sutil dicromatismo sexual en la Cotorra Argentina. Las distancias cromáticas obtenidas entre machos y hembras fueron levemente significativas para las cobertoras primarias y la corona (Fig. 3). Mientras que las distancias acromáticas entre ambos sexos fueron solamente significativas para las cobertoras primarias (Fig. 4). Interpretar estos resultados aisladamente nos llevaría a pensar que en ambas situaciones una cotorra podría distinguir machos de hembras en relación a las regiones mencionadas, y son los machos los que estarían sufriendo una presión de selección, ya que la distancia energética entre ellos (cromática y acromática) es menor que la presentada entre hembras. Es decir, estas últimas pueden permitirse presentar variaciones cromáticas en las cobertoras primarias y la corona, mientras que los machos, curiosamente, presentan valores muy similares. El mismo razonamiento es aplicable a distancias acromáticas en cobertoras azules.

Pero ¿Es relevante biológicamente este dicromatismo sexual observado en la Cotorra Argentina? Particularmente, ¿qué rol ocupa en la selección sexual el dicromatismo sexual en cobertoras primarias (azules)? Esta pregunta tiene lugar considerando que las plumas azules solo quedan expuestas durante el vuelo; cuando el ave está en reposo o caminando no son visibles, entonces ¿cómo se diferencian machos de hembras en esos momentos? ¿es debido al dicromatismo que presentan en la corona o por otras variables no contempladas en este estudio? Es interesante notar que machos y hembras se diferencian cromáticamente en relación a la corona, y esta zona ha sido asociada a procesos de selección sexual (Andersson et al. 1998; Bennet et al. 1997; Delhey et al. 2003). Precisamente, en la Cotorra Argentina podría tener relevancia en este aspecto dado que todos los machos presentan un valor medio

de distancia cromática inferior a 1 JND, es decir que parece haber una presión de selección dirigida a los machos que determina la presencia de un específico color gris en la corona de estos.

Para interpretar los resultados contextualmente es necesario mencionar información relevante que se tiene hasta ahora. De la investigación realizada por Gonçalves da Silva y colaboradores (2010) se sabe que la relación de parentesco que se esperaría por monogamia entre los adultos y pichones de *M. monachus* es menor en el sitio nativo (Argentina) en comparación con sitios donde la especie se comporta como invasora (Estados Unidos). Sumado a esto, Martínez y colaboradores (2013) demostraron que en Argentina existen cópulas extra-par y un grado de parentesco en las camadas que va desde: totalmente hermanos, medios hermanos hasta individuos no relacionados con el resto de los pichones. Este último caso representa el hecho de parasitismo intraespecífico. Además un estudio posterior de Bucher y colaboradores (2016) indica que hay un grado de endogamia significativamente mayor al esperado por apareamientos al azar, en los sitios nativos. Todo esto parece ser resultado de la alta densidad y baja dispersión (2 km aprox.) que presenta la especie en nuestra localidad (Martin y Bucher 1993; Bucher y Aramburú 2014; Bucher et al. 2016).

La evidencia nos indica que la Cotorra Argentina estaría seleccionando en gran proporción aparearse con individuos relacionados genéticamente, entonces ¿qué relevancia tienen nuestros resultados en esta situación? Es decir, ¿tiene más peso la selección por parentesco que la posible selección por color?. ¿O es que acaso la selección sexual basada en coloración se da solamente en situaciones particulares (lo que llevaría al bajo dicromatismo obtenido)?. Este último caso sería el de cópulas extra-par, donde no se cuenta con información respecto al parentesco de los individuos que se juntan. Y si por el contrario, en ningún momento los individuos basan la elección de su pareja en el color exhibido por cobertoras primarias y corona ¿como se eligen? más bien, ¿como se diferencian sexualmente? Es posible que en esta situación contribuyan variables como vocalización y/o conducta, o que incluso estas aporten conjuntamente con el dicromatismo a la selección sexual. Para poder responder estas preguntas es necesario profundizar en investigaciones futuras y así obtener datos más sólidos, ya sea: analizando el dicromatismo entre generaciones (ver si se mantiene o es 'diluido' por efecto de endogamia); evaluando el dicromatismo y la relación genética dentro de cada pareja de cotorras; o analizando en conjunto el dicromatismo de dos poblaciones, en un sitio nativo y otro exótico, para ver si es inherente a la selección sexual de

la especie o solo el resultado de una estrategia que busca reducir el efecto negativo de endogamia producida por alta densidad.

Considerando los datos obtenidos por Owens y Hartley (1998) tras analizar 73 especies de aves, en los que sugieren que el dicromatismo sexual para la coloración estructural está asociado primariamente con la frecuencia de cópulas extra-par más que con el sistema de apareamiento social, podemos coincidir y encontrar coherencia en los resultados obtenidos en este estudio. Pero lo que no sabemos es en qué grado este nivel de cópulas extras podría explicar el sutil dicromatismo obtenido. Podría ser que el plumaje exhibido por los individuos analizados sea resultado de la combinación de selección natural que favorece la crípsis para el cuidado biparental y una ligera selección sexual en cópulas extra-par que favorece el dicromatismo, pero con la información actual no podemos concluir esto.

Aunque la explicación precisa a este sutil dicromatismo sexual obtenido en la Cotorra Argentina no se conoce, es un ejemplo más que contribuye al creciente número de psitácidos (y aves en general) que fueron considerados tradicionalmente monocromáticas pero que resultan ser dicromáticos cuando se realiza un estudio objetivo (espectrofotometría) de la coloración del plumaje. Otro ejemplo de esto es el de *Cyanoliseus patagonus*, comúnmente conocido como “loro barranquero”, que presenta dicromatismo sexual oculto a la visión humana (Masello et al. 2009). A diferencia de la Cotorra Argentina, esta especie es genéticamente monógama (Masello et al. 2002) y parece ser que la selección sexual es mutua y relacionada al parche abdominal rojo (coloración basada en psittacofulvina). El cual es un buen indicador de la condición del individuo (Masello et al. 2004). Estos resultados están en línea con lo sugerido por Owens y Hartley (1998) si consideramos que las especies genéticamente monógamas deberían presentar, como máximo, un leve dicromatismo sexual.

Al obtener un grado bajo de dicromatismo sexual en los individuos estudiados es necesario considerar qué otras variables podrían estar contribuyendo a que machos y hembras se distingan entre sí con el fin de aparearse. Por ejemplo, se sabe que en *Melopsittacus undulatus*, además de presentar dicromatismo en la cera que se encuentra sobre el pico (Whitaker 1990) también hay diferencias sexuales en las vocalizaciones (Farabaugh et al. 1992) y el comportamiento de cortejo (Brockway 1964). Lamentablemente, en el caso de la especie que nos interesa no contamos con tanta información. Respecto a vocalizaciones se han identificado once tipos de llamados que intervienen en comportamientos de contacto, alerta y agregación entre individuos pero sin asociarlo a posibles diferencias sexuales (Martella y Bucher 1990). Sin embargo, Eberhard (1998) ha podido registrar ciertas diferencias entre machos y hembras durante la conducta que precede a la cópula. En el 73%

de los episodios observados los machos comenzaban sacudiendo la cabeza, y algunas veces se pavoneaban de un lado a otro con pasos deliberados, mientras que las hembras sacudían la cabeza en un 40% de los casos. Estos resultados no indican grandes diferencias en el comportamiento de ambos sexos, asique es lógico pensar que podría existir una combinación de conductas con vocalizaciones que contribuyen a que las cotorras puedan diferenciarse entre sí y aparearse, a lo que podría sumarse el sutil dicromatismo sexual obtenido.

Finalmente, se puede concluir que la Cotorra Argentina presenta un sutil dicromatismo sexual del plumaje en dos regiones corporales (corona y cobertoras primarias). Pero la importancia de estos resultados en la selección sexual requiere más estudios.

6. Agradecimientos

Quiero agradecer a mi madre y toda mi familia, por el apoyo incondicional. Al Dr. Gerardo Leynaud, director del Centro de Zoología Aplicada, por permitirme contar con las instalaciones del establecimiento. Gracias también a la Dra. Alicia Sérsic y el Dr. Andrea Cocucci, del Instituto Multidisciplinario de Biología Vegetal (IMBIV – CONICET – UNC), por el préstamo del espectrofotómetro. Al Sr. Luis Ricardo Valdez, por la ayuda otorgada para la construcción de la trampa. Gracias al Zoológico de Córdoba por permitirme realizar el muestreo en esa zona. Y finalmente agradecer a Deysi Gigena, por la ayuda que me proporcionó durante el muestreo y sexado de los individuos.

7. Bibliografía

- Andersson, M. B. (1994). *Sexual selection*. Princeton University Press.
- Andersson, S., Örnborg, J., & Andersson, M. (1998). Ultraviolet sexual dimorphism and assortative mating in blue tits. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences*, 265(1395), 445-450.
- Arnold, K. E., Owens, I. P., & Marshall, N. J. (2002). Fluorescent signaling in parrots. *Science*, 295(5552), 92-92.
- Badyaev, A. V., & Hill, G. E. (2003). Avian sexual dichromatism in relation to phylogeny and ecology. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 34(1), 27-49.
- Bennett, A. T. D., Cuthill, I. C., & Norris, K. J. (1994). Sexual selection and the mismeasure of color. *The American Naturalist*, 144(5), 848-860

- Bennett, A. T., & Cuthill, I. C. (1994). Ultraviolet vision in birds: what is its function?. *Vision research*, 34(11), 1471-1478.
- Bennett, A. T., Cuthill, I. C., Partridge, J. C., & Lunau, K. (1997). Ultraviolet plumage colors predict mate preferences in starlings. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 94(16), 8618-8621.
- Boles, W. E. (1990). Glowing parrots—need for a study of hidden colours. *Birds Int*, 3, 76-79.
- Boles, W. E. (1991). Black-light signature for the birds? *Australian Natural History* 23, 752.
- Bowmaker, J. K., Heath, L. A., Wilkie, S. E., & Hunt, D. M. (1997). Visual pigments and oil droplets from six classes of photoreceptor in the retinas of birds. *Vision research*, 37(16), 2183-2194.
- Brockway, B. F. (1964). Ethological studies of the budgerigar: reproductive behavior. *Behaviour*, 23(3), 294-323.
- Bucher, E. H., & Aramburú, R. M. (2014). Land-use changes and monk parakeet expansion in the Pampas grasslands of Argentina. *Journal of Biogeography*, 41(6), 1160-1170.
- Bucher, E. H., Martínez, J. J., & de Aranzamendi, M. C. (2016). Genetic relatedness in Monk Parakeet breeding trios. *Journal of ornithology*, 157(4), 1119-1122.
- Bucher, E. H., & Bedano, P. E. (1976). Bird damage problems in Argentina. *International studies on Sparrows*, 9(1), 3-16.
- Bucher, E. H. (1984). Las aves como plaga en la Argentina.
- Butcher, G. S., & Rohwer, S. (1989). The evolution of conspicuous and distinctive coloration for communication in birds. In *Current ornithology* (pp. 51-108). Springer, Boston, MA.
- Bucher, E., Gómez, E., Di Tada, I., & Reati, G. (1977). Ecología de la reproducción de la paloma *Zenaida auriculata*. Variaciones estacionales en peso corporal, gónadas, reservas de lípidos y muda. *Ecosur*, 4(7), 47-67.
- Carrete, M., & Tella, J. (2008). Wild-bird trade and exotic invasions: a new link of conservation concern?. *Frontiers in Ecology and the Environment*, 6(4), 207-211.
- Cuthill, I. C. (2006). Color perception. In 'Bird Coloration. Vol. 1. Mechanisms and Measurements'. (Eds G. E. Hill and K. J. McGraw.) 3–40.

- Cuthill, I. C., Bennett, A. T. D., Partridge, J. C., & Maier, E. J. (1999). Plumage reflectance and the objective assessment of avian sexual dichromatism. *The American Naturalist*, 153(2), 183-200.
- Da Silva, A. G., Eberhard, J. R., Wright, T. F., Avery, M. L., & Russello, M. A. (2010). Genetic evidence for high propagule pressure and long-distance dispersal in monk parakeet (*Myiopsitta monachus*) invasive populations. *Molecular Ecology*, 19(16), 3336-3350.
- Darwin, C. (1871). The descent of man, and selection in relation to sex. col II.
- de Kloet, R. S., & de Kloet, S. R. (2005). The evolution of the spindlin gene in birds: sequence analysis of an intron of the spindlin W and Z gene reveals four major divisions of the Psittaciformes. *Molecular phylogenetics and evolution*, 36(3), 706-721.
- Delhey, K., Johnsen, A., Peters, A., Andersson, S., & Kempenaers, B. (2003). Paternity analysis reveals opposing selection pressures on crown coloration in the blue tit (*Parus caeruleus*). *Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences*, 270(1528), 2057-2063.
- Doucet, S. M., & Montgomerie, R. (2003). Multiple sexual ornaments in satin bowerbirds: ultraviolet plumage and bowers signal different aspects of male quality. *Behavioral Ecology*, 14(4), 503-509.
- Dyck, J. (1971). Structure and spectral reflectance of green and blue feathers of the rose-faced lovebird (*Agapornis roseicollis*). *Biol. Skr.*, 18(2), 1-67.
- Eberhard, J. R. (1998). Breeding biology of the Monk Parakeet. *The Wilson Bulletin*, 463-473.
- Farabaugh, S. M., Brown, E. D., & Dooling, R. J. (1992). Analysis of warble song of the budgerigar *Melopsittacus undulatus*. *Bioacoustics*, 4(2), 111-130.
- Forshaw, J. (1978). Parrots of the world. Melbourne, Lansdowne Editions.
- Forshaw, J. M. (1989). Parrots of the World., 3rd edn.(Lansdowne Editions: Sydney.).
- Hackett, S. J., Kimball, R. T., Reddy, S., Bowie, R. C. K., Braun, E. L., Braun, M. J., Chojnowski, J. L., and Cox, W. A., et al. (2008). A phylogenomic study of birds reveals their evolutionary history. *Science* 320, 1763–1768.
- Hart, N. S. (2001). The visual ecology of avian photoreceptors. *Progress in retinal and eye research*, 20(5), 675-703.
- Harvey, P. H. (1991). Sexual selection. *Behavioural ecology: an evolutionary approach*.

- Hatchwell, B. J. (2009). The evolution of cooperative breeding in birds: kinship, dispersal and life history. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 364(1533), 3217-3227.
- Hausmann, F., Arnold, K. E., Marshall, N. J., & Owens, I. P. (2003). Ultraviolet signals in birds are special. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, 270(1510), 61-67.
- Heath, L. A., Wilkie, S. E., Bowmaker, J. K., & Hunt, D. M. (1997). The rod and green cone opsins of two avian species, the budgerigar, *Melopsittacus undulatus*, and the mallard duck, *Anas platyrhynchos*. *Gene*, 204(1), 121-126.
- Heinsohn, R., Legge, S., & Endler, J. A. (2005). Extreme reversed sexual dichromatism in a bird without sex role reversal. *Science*, 309(5734), 617-619.
- Hoglund, J. (1989). Size and plumage dimorphism in lek-breeding birds: a comparative analysis. *The American Naturalist*, 134(1), 72-87.
- Hunt, S., Bennett, A. T., Cuthill, I. C., & Griffiths, R. (1998). Blue tits are ultraviolet tits. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, 265(1395), 451-455.
- Joseph, L., Dolman, G., Donnellan, S., Saint, K. M., Berg, M. L., & Bennett, A. T. (2008). Where and when does a ring start and end? Testing the ring-species hypothesis in a species complex of Australian parrots. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*.
- Joseph, L., Toon, A., Schirtzinger, E. E., & Wright, T. F. (2011). Molecular systematics of two enigmatic genera *Psittacella* and *Pezoporus* illuminate the ecological radiation of Australo-Papuan parrots (Aves: Psittaciformes). *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 59(3), 675-684.
- Juniper, A. T., & Parr, M. (1998). *Parrots: A Guide to Parrots of the World*, (Yale University Press: New Haven, CT.).
- Kruckenberg, C. F. W. (1882). Die Federfarbstoffe der Psittaciden. *Vergleichend-physiologische Studien Reihe 2*, 29–36.
- Lind, O., Chavez, J., & Kelber, A. (2014). The contribution of single and double cones to spectral sensitivity in budgerigars during changing light conditions. *Journal of Comparative Physiology A*, 200(3), 197-207.
- Maia, R., Eliason, C. M., Bitton, P. P., Doucet, S. M., & Shawkey, M. D. (2013). Pavo: an R package for the analysis, visualization and organization of spectral data. *Methods in Ecology and Evolution*, 4(10), 906-913.

- Martella, M. B., & Bucher, E. H. (1990). Vocalizations of the monk parakeet. *Bird Behavior*, 8(2), 101-110.
- Martín, L. F., & Bucher, E. H. (1993). Natal dispersal and first breeding age in monk parakeets. *The Auk*, 930-933.
- Martínez, J. J., de Aranzamendi, M. C., Masello, J. F., & Bucher, E. H. (2013). Genetic evidence of extra-pair paternity and intraspecific brood parasitism in the monk parakeet. *Frontiers in zoology*, 10(1), 68.
- Masello, J. F., Sramkova, A., Quillfeldt, P., Epplen, J. T., & Lubjuhn, T. (2002). Genetic monogamy in burrowing parrots *Cyanoliseus patagonus*?. *Journal of Avian Biology*, 33(1), 99-103.
- Masello, J. F.; Lubjuhn, T.; Quillfeldt, P. (2009). Hidden dichromatism in the Burrowing Parrot (*Cyanoliseus patagonus*) as revealed by spectrometric colour analysis. *Hornero* 024 (01) : 047-055.
- McGraw, K. J. (2006). Mechanics of uncommon colors: pterins, porphyrins, and psittacofulvins. *Bird coloration*, 1, 354-398.
- McGraw, K. J., & Nogare, M. C. (2004). Carotenoid pigments and the selectivity of psittacofulvin-based coloration systems in parrots. *Comparative Biochemistry and Physiology Part B: Biochemistry and Molecular Biology*, 138(3), 229-233.
- McGraw, K. J., & Nogare, M. C. (2005). Distribution of unique red feather pigments in parrots. *Biology Letters*, 1(1), 38-43.
- Møller, A. P. (1986). Mating systems among European passerines: a review. *Ibis*, 128(2), 234-250.
- Møller, A. P., & Birkhead, T. R. (1994). The evolution of plumage brightness in birds is related to extrapair paternity. *Evolution*, 48(4), 1089-1100.
- Navarro, J. L.; Martín, L. F.; Bucher, E. H. (1992) El uso de la muda de remiges para determinar clases de edad en la cotorra (*Myiopsitta monachus*). *Hornero* 013 (03) : 261-262.
- Nemésio, A. (2001). Colour production and evolution in parrots. *International Journal of Ornithology*, 4, 75-102.
- Oakes, E. J. (1992). Lekking and the evolution of sexual dimorphism in birds: comparative approaches. *The American Naturalist*, 140(4), 665-684.
- Ödeen, A., & Håstad, O. (2003). Complex distribution of avian color vision systems revealed by sequencing the SWS1 opsin from total DNA. *Molecular biology and evolution*, 20(6), 855-861.

- Pearn, S. M., Bennett, A. T., & Cuthill, I. C. (2001). Ultraviolet vision, fluorescence and mate choice in a parrot, the budgerigar *Melopsittacus undulatus*. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, 268(1482), 2273-2279.
- Pearn, S. M., Bennett, A. T., & Cuthill, I. C. (2003). The role of ultraviolet–A reflectance and ultraviolet–A induced fluorescence in the appearance of budgerigar plumage: insights from spectrofluorometry and reflectance spectrophotometry. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, 270(1517), 859-865.
- Pearn, S. M., Bennett, A. T., & Cuthill, I. C. (2003). The role of ultraviolet-A reflectance and ultraviolet-A-induced fluorescence in budgerigar mate choice. *Ethology*, 109(12), 961-970.
- Pruett-Jones, S., & Tarvin, K. A. (1998). Monk parakeets in the United States: population growth and regional patterns of distribution.
- Prum, R. O. (2006). Anatomy, physics, and evolution of structural colors. In ‘Bird Coloration. Vol. 1. Mechanisms and Measurements’. (Eds G. E. Hill and K. J. McGraw.) 295–353.
- Prum, R. O., Torres, R., Williamson, S., & Dyck, J. (1999). Two-dimensional Fourier analysis of the spongy medullary keratin of structurally coloured feather barbs. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences*, 266(1414), 13-22.
- Ribot, R. F., Berg, M. L., Buchanan, K. L., Komdeur, J., Joseph, L., & Bennett, A. T. (2009). Does the ring species concept predict vocal variation in the crimson rosella, *Platycercus elegans*, complex?. *Animal Behaviour*, 77(3), 581-593.
- Santos, S. I. O., Elward, B., & Lumeij, J. T. (2006). Sexual dichromatism in the Blue-fronted Amazon Parrot (*Amazona aestiva*) revealed by multiple-angle spectrometry. *Journal of Avian Medicine and Surgery*, 20(1), 8-14.
- Savalli, U. M. (1995). The evolution of bird coloration and plumage elaboration. In *Current ornithology* (pp. 141-190). Springer, Boston, MA.
- Schweizer, M., Seehausen, O., & Hertwig, S. T. (2011). Macroevolutionary patterns in the diversification of parrots: effects of climate change, geological events and key innovations. *Journal of Biogeography*, 38(11), 2176-2194.
- Schweizer, M., Seehausen, O., Güntert, M., & Hertwig, S. T. (2010). The evolutionary diversification of parrots supports a taxon pulse model with multiple

trans-oceanic dispersal events and local radiations. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 54(3), 984-994.

- Sheldon, B. C., & Burke, T. (1994). Copulation behavior and paternity in the chaffinch. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 34(2), 149-156.
- Sheldon, B. C., Andersson, S., Griffith, S. C., Örnborg, J., & Sendecka, J. (1999). Ultraviolet colour variation influences blue tit sex ratios. *Nature*, 402(6764), 874.
- Spreyer, M.F. & Bucher, E.H. (1998) Monk parakeet (*Myiopsitta monachus*). *Birds of North America*, 322, 1–23
- Stradi, R., Pini, E., & Celentano, G. (2001). The chemical structure of the pigments in *Ara macao* plumage. *Comparative Biochemistry and Physiology Part B: Biochemistry and Molecular Biology*, 130(1), 57-63..
- Taylor, M. A., and Warner, C. (1986). ‘Genetics for Budgerigar Breeders.’ 2nd edn. (The Budgerigar Society: Northampton, UK.)
- Team, R. C. (2014). R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. 2013.
- Tokita, M., Kiyoshi, T., & Armstrong, K. N. (2007). Evolution of craniofacial novelty in parrots through developmental modularity and heterochrony. *Evolution & development*, 9(6), 590-601.
- Valdez, D. J., & Benitez-Vieyra, S. M. (2016). A Spectrophotometric Study of Plumage Color in the Eared Dove (*Zenaida auriculata*), the Most Abundant South American Columbiforme. *PloS one*, 11(5), e0155501.
- Völker, O. (1936). Über den gelben federfarbstoff des Wellensittichs (*Melopsittacus undulatus* (Shaw)). *Journal für Ornithologie*, 84(4), 618-630.
- Völker, O. (1937). Über fluoreszierende, gelbe Federpigmente bei Papageien, eine neue Klasse von Federfarbstoffen. *Journal für Ornithologie*, 85(1), 136-146.
- Völker, O. (1942). Die gelben und roten federfarbstoffen der papageien. *Biologisches Zentralblatt* 62, 8–13.
- Vorobyev, M. (2003). Coloured oil droplets enhance colour discrimination. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, 270(1521), 1255-1261
- Whitaker, B. I. (1990). *Hormonal Modulation of Reproductive Behavior, Cere Color and Female Social Preference in the Budgerigar: (Melopsittacus undulatus)* (Doctoral dissertation, Rutgers University).

- Wilkie, E. S., Vissers, P. M., Debipriya, D. A. S., DeGrip, J. W., Bowmaker, K. J., & Hunt, M. D. (1998). The molecular basis for UV vision in birds: spectral characteristics, cDNA sequence and retinal localization of the UV-sensitive visual pigment of the budgerigar (*Melopsittacus undulatus*). *Biochemical Journal*, 330(1), 541-547.
- Wright, T. F., Schirtzinger, E. E., Matsumoto, T., Eberhard, J. R., Graves, G. R., Sanchez, J. J., et al. (2008). A multilocus molecular phylogeny of the parrots (Psittaciformes): support for a Gondwanan origin during the Cretaceous. *Molecular biology and evolution*, 25(10), 2141-2156.

Anexo:

- Para comprender mejor la aplicación del Modelo de Visión Aviar se sugiere consultar la siguiente cita: Maia, R., Eliason, C. M., Bitton, P. P., Doucet, S. M., & Shawkey, M. D. (2013). Pavo: an R package for the analysis, visualization and organization of spectral data. *Methods in Ecology and Evolution*, 4(10), 906-913.

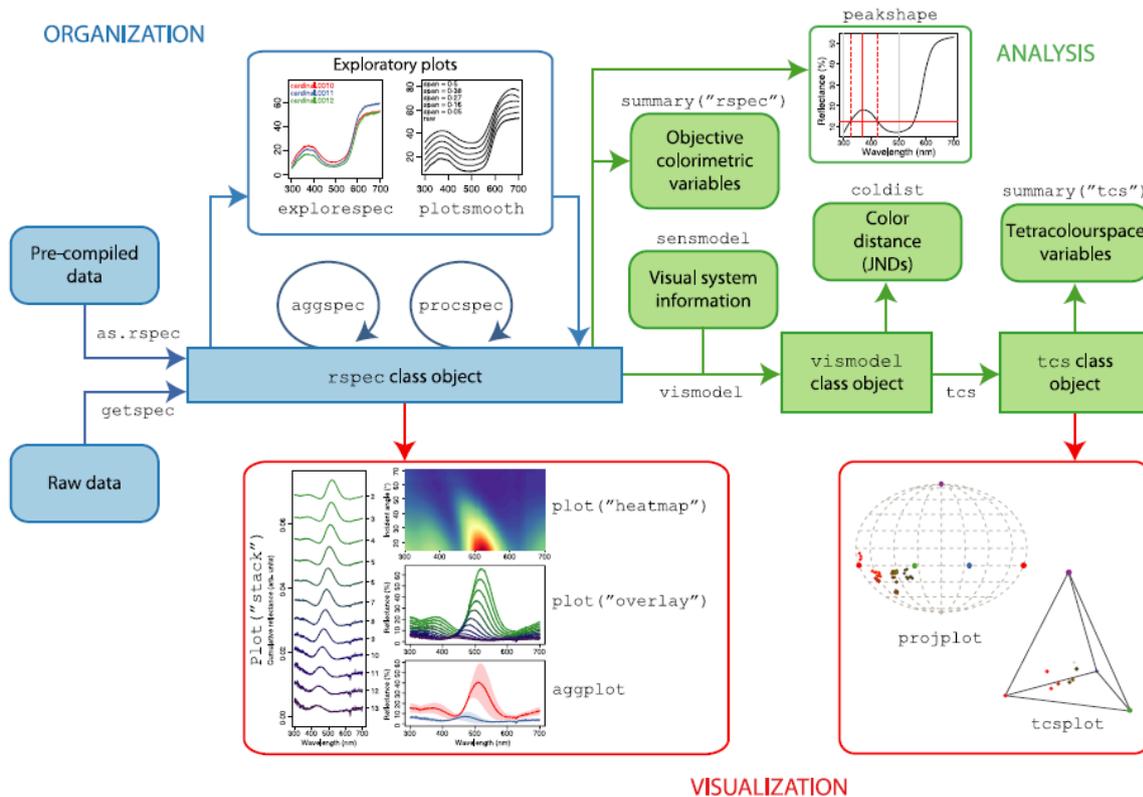


Fig. 1. Example pavo workflow, highlighting its main functions and plotting capabilities.

© 2013 The Authors. *Methods in Ecology and Evolution* © 2013 British Ecological Society, *Methods in Ecology and Evolution*, 4, 906–913