

85
204



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTONOMA DE MEXICO

FACULTAD DE CIENCIAS

**DINAMICA DE LA TERRITORIALIDAD EN UNA
COLONIA DE BOBO DE PATAS AZULES
Sula nebouxii EN ISLA ISABEL,
NAYARIT, MEXICO.**

T E S I S

**QUE PARA OBTENER EL TITULO DE
B I O L O G O
P R E S E N T A N :**

**EDDA CAROLINA GONZALEZ DEL CASTILLO
JOSE LUIS JAVIER OSORNO CEPEDA**

MEXICO, D. F.

1987



Universidad Nacional
Autónoma de México



UNAM – Dirección General de Bibliotecas Tesis Digitales Restricciones de uso

DERECHOS RESERVADOS © PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

Todo el material contenido en esta tesis está 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.

RESUMEN

Considerando a la defensa del territorio como una forma de inversión paterna, se analizó la conducta territorial del bobo de patas azules con respecto a la identidad del defensor, la movilidad de las crías, la identidad del intruso y la densidad de anidación durante el periodo de cuidado paterno (desde la puesta del primer huevo, hasta el emplumado de las crías). El periodo de cuidado paterno se dividió en tres etapas: huevo (H), cría no móvil (CNM) desde la eclosión hasta los 30 días, edad en la cual las crías adquieren la capacidad de sostenerse sobre sus patas, y cría móvil (CM) desde los 31 días hasta el emplumado.

El trabajo de campo se llevó a cabo en la Isla Isabel, Nayarit, México, de marzo a julio de 1983, año en que se presentó la alteración atmosférica "El Niño". En la zona de trabajo (15 000 m² al NE de la isla) se mapeó cada nido establecido y su contenido fue revisado cada cuatro días, las crías fueron pesadas y medidas en cada revisión. Se registraron un total de 971 horas de conducta en 36 nidos de las 0600 a las 1800 h.

Nuestros resultados indican un radio de territorio de 1.5 m en promedio, lo que representa un área circular de 7.6 m². La distancia al nido más cercano fue de 2.1 m, y la densidad de anidación de 0.06 nidos por m².

A lo largo del periodo de cuidado paterno aumentaron la frecuencia de interacciones agonísticas y la proporción de conductas de alta intensidad agresiva, así como el tiempo de permanencia simultánea de ambos padres en el territorio, reflejando con ello una creciente inversión paterna en la defensa

de la nidada conforme ésta aumenta su valor reproductivo. El tamaño del territorio fue mayor en nidos con crías móviles que en aquellos con huevos y/o crías recién eclosionadas, probablemente debido a que las crías móviles están más expuestas al ataque de otros individuos. Los machos defendieron territorios significativamente más grandes y realizaron más interacciones agonísticas que las hembras, indicando con ello una mayor inversión paterna por parte de los machos en la defensa territorial. Contra intrusos vecinos se defendió un territorio menor y con conductas de menor intensidad agresiva que contra no vecinos, sugiriendo que la defensa en contiendas contra ambos tipos de intrusos representan diferentes amenazas para la nidada. La densidad de anidación influyó en el tamaño del territorio expandiéndose éste cuando la presión de intrusión de individuos ajenos fue baja. La cantidad y calidad de las interacciones agonísticas no se modificó con la densidad de anidación.

AGRADECIMIENTOS

RESUMEN

INDICE

ABREVIATURAS

1. INTRODUCCION	1
1.1. El fenómeno de la territorialidad	1
1.2. La defensa del territorio	2
1.3. Clasificación y función de los territorios	5
1.4. La territorialidad como una forma de inversión paterna	7
2. ANTECEDENTES	9
2.1. Colonialidad en aves marinas	9
2.2. El fenómeno atmosférico "El Niño" y las aves marinas ..	11
2.3. Territorialidad en aves marinas	12
2.4. Biología y territorialidad del bobo de patas azules ..	14
3. OBJETIVOS	17
4. METODO	19
4.1. Area de estudio	19
4.2. Registros ecológicos	21
4.3. Registro de conducta	22
4.4. Análisis estadísticos	24
5. RESULTADOS	26
5.1. La territorialidad y la inversión paterna	26
5.1.1. La defensa según el sexo del progenitor	26
5.1.2. La defensa a lo largo del desarrollo de la nidada ..	32
5.1.3. La defensa y la identidad del intruso	32
5.1.4. La defensa y la densidad de anidación	35

5.2. Modificación en el tamaño del territorio	38
5.2.1. El tamaño del territorio a lo largo del desarrollo de la nidada	41
5.2.2. El tamaño del territorio según la identidad del intruso	41
5.2.3. El tamaño del territorio según la densidad de anidación	45
6. DISCUSION	41
6.1. La territorialidad según el sexo del defensor	45
6.2. La territorialidad a lo largo del desarrollo de la nidada	46
6.3. La territorialidad y la identidad del intruso	49
6.4. La territorialidad y la densidad de anidación	49
6.5. Consideraciones generales	50
6.6. El fenómeno "El Niño"	52
7. CONCLUSION	52
8. APENDICES	54
APENDICE 1. Permanencia de los padres en el territorio ...	54
APENDICE 2. Frecuencia de interacciones agonísticas	57
APENDICE 3. Frecuencia de conductas de alto y bajo nivel agresivo	59
APENDICE 4. Promedio del radio del territorio	69
9. BIBLIOGRAFIA	71

ABREVIATURAS

- H - nido en la etapa de huevo
- CNM - nido en la etapa de de cría no móvil (0-30 días)
- CM - nido en la etapa de cría móvil (31 días-emplumado)
- \bar{x} - promedio muestral
- d.e. - desviación estándar
- e.e. - error estándar
- n - tamaño de muestra
- p - probabilidad
- α - nivel de confianza
- z - valor estadístico de z (percentil)
- T - valor del estadístico T de Wilcoxon
- r_s - valor del estadístico de correlación no paramétrica de Spearman
- U - valor del estadístico U de Mann-Whitney
- r - valor del coeficiente de correlación de Pearson

1. INTRODUCCION

1.1. El fenómeno de la territorialidad

Es común observar en la naturaleza que los animales coespecíficos sostienen disputas entre sí invirtiendo en ello tiempo y energía. Desde las primeras descripciones sobre este fenómeno, se sabe que las disputas son más frecuentes en ciertas etapas de la vida del animal y en determinados contextos, generalmente involucrados con la sobrevivencia y reproducción, defendiendo recursos como alimento, pareja, lugar de reproducción (apareamiento y anidación) y de descanso (Altum 1868 en Mayr 1935, Moffat 1903, Howard 1920, Nice 1937, Federico II en Wood y Fyfe 1943). La territorialidad fue descrita por primera vez en aves, pero ahora se sabe que el fenómeno es muy extendido entre varios taxa, tales como: invertebrados (Alexander 1961), peces (Van Den Assem 1967), anfibios (Emlen 1968 en Stokes 1974), reptiles (Rand 1965, y referencias citadas por él), mamíferos (Anderson 1961).

El término territorialidad fue utilizado por primera vez por Bernard Altum en 1868 en Alemania, y por C. B. Moffat en 1903 en Irlanda, sin embargo fue Eliot Howard en Inglaterra quien escribió más prolíficamente sobre el fenómeno y estableció una teoría general del territorio publicada en 1920 (Stokes 1974, Wilson 1975).

Dado que los sistemas territoriales descritos hasta la fecha son muy diversos, aun dentro de la clase Aves ha sido difícil ofrecer una definición general. El concepto que hace referencia al elemento básico para cualquier territorio es "cualquier área

defendida", sugerida por Noble en 1937 (Wilson 1975), definición que se adopta en el presente trabajo.

El territorio puede ser concebido como un área defendida y topográficamente localizable, a partir de la cual los rivales se excluyen mediante conductas hostiles que conducen a la evitación. Estas conductas varían en intensidad y pueden ir desde la amenaza hasta el ataque (Brown 1975). Aunque usualmente los más fuertes competidores son individuos coespecíficos, en una minoría de casos los territorios se defienden contra otras especies cercanas (Orlans y Wilson 1964).

Cuando los recursos son espacio-temporalmente inestables y poco accesibles ("económicamente indefendibles"), un exceso de inversión en la defensa de un territorio podría eventualmente ser desventajoso (Brown 1964, Davies y Houston 1984), como consecuencia debe establecerse un balance entre los costos y beneficios (presupuestos de tiempo y energía, oportunidades para el apareamiento y riesgos de depredación). Este balance es modulado por una gran variedad de factores como podrían ser: la densidad de población, limitaciones fisiológicas, requerimientos del sitio de anidación y depredación, entre otros (Brown 1964).

1.2. La defensa del territorio

Desde un punto de vista ecológico Brown (1964) argumentó que si la disponibilidad de un recurso en el medio es limitada para la densidad de la población, se genera una competencia, donde eventualmente el aporte genético de algunos individuos a la siguiente generación podría ser afectado. Una de las formas de competencia entre los animales es la agresión. La competencia no

necesariamente se expresa a través de la agresión, pero la selección natural pueda favorecerla cuando a través de ella se obtiene acceso a los recursos limitantes (Brown 1964). La territorialidad es una forma de competencia por concurso (contest competition) en la cual el animal necesita ganar una contienda sólo una vez o relativamente pocas veces para asegurar el acceso al recurso (Wilson 1975). La defensa exitosa de un territorio da una ventaja selectiva al individuo al incrementar sus oportunidades de ganar un recurso, como puede ser el medio ambiente necesario para el apareamiento de los padres y la sobrevivencia de las crías (Rand 1965).

Los territorios son defendidos contra individuos que potencialmente pueden competir por un recurso limitante, durante el periodo en que las necesidades del individuo aproximan al recurso a un nivel crítico o en el periodo precedente. Si el recurso no puede ser en sí mismo defendido, se defenderá el área que lo contenga (Rand 1965). En este contexto, se puede considerar que el individuo exitoso es aquél capaz de desplazar a sus competidores con respecto de alguna parte del medio para asegurar el recurso (Rand 1965).

Maynard Smith (1978) ha analizado la conducta agresiva de los organismos en conflicto, asignando valores de costo y beneficio a diversas estrategias hipotéticas que un organismo podría seguir durante un combate. Una estrategia será evolutivamente estable bajo circunstancias en que su reutilización sea mayor que las estrategias alternativas y que por lo tanto no pueda ser invadida por otra cuando la mayoría de los miembros del grupo la hayan adoptado. En conflictos

simétricos ambos contendientes son similares, pudiendo diferir en la estrategia de lucha. En tanto que en conflictos asimétricos existen diferencias entre los contendientes en el tiempo de llegada a un lugar, en cuánto puede obtener de ganancia en la lucha y en el tamaño o estructuras de combate. La defensa territorial puede ser considerada una estrategia asimétrica evolutivamente estable, donde para cada individuo, esto significaría aferrarse a un pedazo de tierra, abandonarlo lo menos posible y defenderlo (Dawkins 1975).

El tamaño óptimo de un territorio será aquel en donde la relación de costo y beneficio sea más redituable (Davies y Houston 1984, Huntingford 1984). Los valores de los parámetros que definen el tamaño de territorio óptimo pueden modificarse y se ajustan durante el ciclo de vida de la mayoría de los animales (Wilson 1975). Cuando el animal puede acumular energía por encima de sus necesidades o cuando puede acumularla en alguna otra forma como huevos o crías, los beneficios adecuativos de la territorialidad se incrementan con el área del territorio, para este caso, el tamaño del territorio óptimo es más grande a altos niveles del recurso siempre que la defensa sea económica (Huntingford 1984). Los territorios son dinámicos, cambian de tamaño y forma a través del tiempo y con la edad de los animales; asimismo, el patrón de utilización cambia cuando el territorio es comprimido o relajado (Wilson 1975).

Los propietarios usualmente prevalecen en los encuentros territoriales respecto de los intrusos (Maynard Smith 1978, Morse 1980). Aunque en principio la asimetría entre ser o no propietario de un territorio no es obvia (Dawkins 1975), es

posible proponer que ésta puede ocurrir debido a que el propietario está más familiarizado con el sitio, ha desarrollado relaciones estables con sus vecinos, y se encuentra más motivado que el intruso (Morse 1980). Por otro lado se especula que los vecinos no representan una amenaza igual que los no vecinos y que los vecinos pudieran beneficiarse después de llegar a un acuerdo en las fronteras territoriales (Fisher 1954 en Wilson 1975). Este fenómeno ha sido llamado "el enemigo querido", los mecanismos que lo hacen posible son la habituación, la fijación sin reforzamiento y la comunicación (Wilson 1975).

1.3. Clasificación y función de los territorios .

Para fines prácticos los territorios de las aves han sido clasificados según las actividades que en ellos se realizan, Hinde (1956) los sintetizó de la siguiente manera:

Tipo A: Grandes áreas reproductivas en donde se busca la pareja, corteja, copula, anida, y donde ocurre la búsqueda de la mayoría del alimento.

Tipo B: Grandes áreas reproductivas en donde no se obtiene la mayoría del alimento.

Tipo C: Territorios de anidación de aves coloniales, una pequeña área alrededor del nido.

Tipo D: Territorios de búsqueda de pareja y/o cópula. Pequeñas áreas no usadas para anidar tales como los territorios de búsqueda de pareja en gaviotas y los territorios de cópula.

Brown (1964) utilizó una clasificación esencialmente similar a la anterior, en la cual agrupó los territorios A y B en un gran territorio de uso múltiple. Existen otras clasificaciones pero en general todos los territorios podrían quedar incluidos en la de Hinde (ver Wilson 1975, Pettingell 1985, Barash 1982).

Es común considerar que la función del territorio es cualquier consecuencia ventajosa que resulte de la unión al sitio, sin embargo, la función en términos biológicos debe ser atribuida solo a aquellas consecuencias que tienen un efecto medible en la adecuación de los individuos, esto es, aquellos actos sobre los cuales puede actuar la selección natural. Desde este punto de vista, no todas las consecuencias benéficas son necesariamente funciones (Hinde 1956). Los datos cuantitativos para interpretar las relaciones entre el éxito reproductivo y las características del territorio aún son escasos, por ello las funciones atribuidas al territorio siguen siendo objeto de controversia. Existen trabajos que han demostrado algunas funciones del territorio y sus variaciones están correlacionadas con la ecología particular de cada especie, por ejemplo: ventajas contra la depredación (Tinbergen *et al.* 1967), o asegurar la fuente de alimento (Simon 1975).

Una función atribuida a la territorialidad que ha cobrado particular relevancia es su influencia en el control del tamaño de las poblaciones (Howard 1920, Moffat 1903 *en* Stokes 1974). Wynne-Edwards (1964) llegó a la misma conclusión, su interpretación fue que la selección natural actúa sobre la territorialidad a nivel de grupos para evitar la sobreexplotación de los recursos. Actualmente aunque las evidencias siguen siendo

indirectas, la mayoría de los autores acepta que en algunos casos una consecuencia de la territorialidad es la regulación poblacional, pero siempre bajo el criterio de que el territorio ha evolucionado como resultado de las ventajas acumuladas por los individuos territoriales (Rand 1965, Brown 1969, Krebs 1971, Wilson 1975, Begon y Mortimer 1981, Birkhead y Furness 1985).

1.4. La territorialidad como una forma de inversión paterna

El esfuerzo reproductivo se define como la proporción del total de energía durante un intervalo de tiempo que un organismo dedica a la reproducción (Barash 1982). La inversión paterna es una parte del esfuerzo reproductivo de los padres dirigida hacia una cría de su descendencia que aumenta en ésta sus probabilidades de sobrevivencia a costa de la capacidad del padre de invertir en otra progenie (Trivers 1972 en Dawkins y Carlisle 1976). Tanto el esfuerzo reproductivo como la inversión paterna contribuyen positivamente a la adecuación del individuo, pero sólo la segunda implica un costo en el valor reproductivo paterno. Barash (1982) expone que actividades como el cortejo o el establecimiento de un territorio están incluidas en el esfuerzo reproductivo, pero que no son inversión paterna debido a que la nidada no está presente.

En las aves marinas la defensa del territorio donde ha de desarrollarse la descendencia es una forma de inversión paterna, ya que la inversión hecha en cada encuentro territorial exitoso no sólo implica el beneficio de la sobrevivencia de la cría, sino que también implica un probable costo en el desgaste y riesgo físico del progenitor. Cada sexo busca promover su propia

adecuación; cuando un macho y una hembra tienen una cría en común sus intereses reproductivos se superponen, pero no necesariamente en su totalidad, ya que cualquiera de los padres puede disminuir su inversión o incluso desertar si con ello aumenta su adecuación. La estrategia (rol particular) de cada sexo en cuanto al patrón temporal del tamaño del territorio y la intensidad de las conductas asociadas a su defensa son parámetros particulares en cada especie y en cada situación. La selección natural favorecerá aquella estrategia de los padres que maximice el número de crías que pudieran ser producidas o bien, favorecerá en la población las copias de genes relacionados con esta estrategia. Por ello, una vez que los padres han hecho una gran inversión en su progenie, uno supondría que el individuo está comprometido a una inversión futura en la cría, no por lo que ha invertido previamente, sino porque ello incrementa la probabilidad de que sus crías lleguen a reproducirse (Dawkins y Carlisle 1976, Maynard Smith 1977).

Varios trabajos sobre inversión paterna en la defensa contra depredadores han reportado un aumento en la defensa de las crías conforme éstas se desarrollan (Greig-Smith 1980, Birmann y Robertson 1981, Shields 1984), sin embargo no hay datos que sugieran una explicación para tal aumento. El desarrollo teórico sobre la inversión paterna ofrece dos explicaciones esencialmente similares al aumento en la defensa, tomando como base la adecuación paterna. Una sugiere que la tendencia paterna a invertir en un tiempo se asocia directamente con el valor reproductivo de su descendencia e inversamente al valor reproductivo de los padres (Barash 1982). El valor reproductivo

de un individuo es el número de crías que pudiera tener en cualquier edad, multiplicado por la probabilidad de sobrevivir hasta esa edad, menos el efecto del número de competidores de la población en ese intervalo de edades expresado en crías. El valor reproductivo de un huevo o una cría en el nido incrementa con el tiempo, dado que aumenta su probabilidad de sobrevivencia (Horn y Rubenstein 1984). La otra explicación asume que los animales jóvenes están más expuestos a depredación y falta de alimento, y por tanto la probabilidad de sobrevivencia de los padres hasta la siguiente época reproductiva es más alta que la de las crías durante su primer año de vida. En ambos casos, al encarar un ataque a las crías en cualquier momento, los padres pueden maximizar su adecuación al responder con el nivel óptimo de defensa. Este nivel de defensa, calculado de la relación de probabilidades de sobrevivencia para padres y crías es mayor conforme progresa la temporada reproductiva (Anderson et al. 1980). El modelo predice que el máximo de defensa se presenta en el periodo precedente a la independencia de las crías, por ello entre aves precoces la intensidad de la defensa es mayor al eclosionar las crías, en tanto que para aves altricias el pico de defensa se presenta justo antes del emplumado de éstas.

2. ANTECEDENTES

2.1. Colonialidad en aves marinas

Las aves marinas son aquellas que dependen del mar para su alimentación por lo menos en una etapa de su vida (Buckley y Buckley 1980). Anidan en bancos de arena, islas o acantilados, y

en general sitios que dificultan el acceso a los depredadores terrestres (Crook 1965).

A la mera asociación de individuos (gregarismo) se le conoce como colonialidad pasiva, en tanto que en la colonialidad activa, los individuos, típicamente de una sola especie, se reúnen para reproducirse. En las colonias las parejas defienden activamente su nido y un área alrededor de él, el territorio (Nelson 1970). En términos generales las aves que anidan densamente tienden a formar grandes colonias. Existen evidencias de que el tamaño de una colonia está en función del patrón de espaciamiento, el espacio disponible y la abundancia de alimento (Nelson 1970, Birkhead y Furness 1985). En las colonias reproductivas el patrón de espaciamiento está influido por la topografía, la disponibilidad de sitios de anidación adecuados, el grado de perturbación y la atracción social en conflicto con la repulsión producida por las interacciones agonísticas, entendidas éstas como el complejo de agresión, amenaza, apaciguamiento y conducta de evitación que frecuentemente ocurren durante encuentros entre miembros de la misma especie (Nelson 1970). Se ha sugerido que la colonialidad acarrea ventajas como la defensa comunal contra los depredadores, la sincronía de las actividades de apareamiento, limitando la extensión en tiempo de las mismas y reduciendo los riesgos de depredación (Nelson 1970). También se ha sugerido que las colonias funcionan como centros de información, donde la búsqueda de alimento se optimiza a través de "líderes" que localizan una fuente de alimento (Waltz 1982).

2.2. El fenómeno atmosférico "El Niño" y las aves marinas

En aves marinas se han reportado fracasos reproductivos asociados con alteraciones oceanográficas drásticas, tal es el caso del fenómeno "El Niño" u "Oscilación Meridional El Niño" que se presenta en el Océano Pacífico Central, llamado así porque su ocurrencia anual coincide con la temporada navideña. En el medio científico se emplea el término "El Niño", sólo para aquellos años de consecuencias particularmente fuertes cuyas repercusiones afectan también zonas geográficamente distantes. Este fenómeno produce una alteración del reciclaje normal de las aguas cálidas superficiales. Cuando la corriente cálida permanece en la superficie, disminuye la productividad primaria mermando en consecuencia las poblaciones de anchovetas y sardinas que sustentan las poblaciones de mamíferos y aves marinas. El primer estudio formal de "El Niño" data de 1953, posteriormente se ha reportado para 1957-58, 1965, 1972-73, 1976-77 y más recientemente en 1982-83 (Ramage 1986).

Schreiber y Schreiber (1984) reportaron para la Isla Navidad al Este del Océano Pacífico central, que durante 1982-83 la temperatura del mar se elevó más de 7 grados centígrados sobre lo normal, presentándose intensas lluvias que inundaron los nidos y afectaron el éxito reproductivo de las aves. El bobo enmascarado (Sula dactylatra) presentó alta deserción de nidos; los nidos del bobo de patas rojas (S. sula) y el bobo café (S. leucogaster) fueron destruidos por la lluvia; la fragata (Fregata minor) presentó alta mortandad de adultos; el ave del trópico de cola roja (Phaethon rubicaudata) logró reproducirse en números muy

bajos reportándose baja de peso y emplumado tardío de las crías. En general el reporte de 1983 indica el fracaso reproductivo más grande para esta comunidad de aves marinas.

En otro estudio en las costas de Africa del Sur, Duffy et al. (1984) también reportaron fracaso reproductivo por influencia de una corriente cálida al parecer atmosféricamente relacionada con el fenómeno de las costas de Perú para el mismo año, aun cuando el impacto registrado para Africa fue menor comparado con los millones de aves afectadas en Perú.

En las islas del Pacífico Mexicano, las aves marinas también resintieron el fenómeno "El Niño" en 1983, por ejemplo en Isla Rasa en el Mar de Cortés, la gaviota parda (Larus heermanni) presentó alta mortandad de las crías (Urrutia, comunicación personal). En Isla Isabel la pericota (Sterna fuscata) llegó a la isla para anidar como de costumbre, pero no se reprodujo, desertando a los pocos días; el bobo de patas azules tuvo un bajo éxito reproductivo, ya que en el área donde en años normales se han emplumado más de 100 crías (de una a tres por nido), en 1983 sólo se emplumaron 10 (en nidos de una sola cría; Drummond, datos no publicados).

2.3. Territorialidad en aves marinas

Los trabajos sobre la territorialidad en aves marinas son escasos y básicamente todos ellos son estudios descriptivos, realizados principalmente en gaviotas.

La mayoría de las descripciones coinciden en que, en aves marinas el tamaño del territorio se modifica dependiendo de la etapa del ciclo reproductivo (Burger 1980) creciendo al pasar

del periodo de pre al de post-eclosión y coincidiendo con el aumento en la movilidad de las crías (Hunt y Hunt 1975, Butler y Butler 1982, Opp 1983), quizá en relación a un cambio en los patrones de utilización del territorio por parte de las parejas reproductivas y con la posible función de disminuir las probabilidades de depredación intraespecífica (Hunt y Hunt 1975, 1976, Burger 1980). El hecho de que la expansión del territorio se dé hacia espacios no utilizados, sugiere que esta expansión quizá responda a variaciones en la presión externa de intrusión al territorio (Hunt y Hunt 1976, Burger 1980, Butler y Butler 1982). En un análisis de las variaciones del tamaño del territorio de la gaviota occidental (Larus occidentalis) Ewald et al. (1980) concluyeron que cuando la presión de intrusión es baja el costo de defender un gran territorio es superado por el beneficio de un decremento en la depredación intraespecífica. Si la presión de intrusión es alta el costo de la defensa de un gran territorio es más grande que el beneficio de una depredación reducida. Aunque se ha reportado que en territorios grandes el éxito de emplumado es mayor y la mortalidad de las crías es baja (Hunt y Hunt 1975, 1976, Ewald et al. 1980), no siempre resulta rentable sostener territorios amplios.

Sobre las conductas involucradas en la defensa del territorio, se ha encontrado un aumento en la frecuencia de interacciones agonísticas post-eclosión (Hunt y Hunt 1975, 1976), en la cantidad de conductas de bajo nivel agresivo al aumentar la movilidad de las crías (Butler y Butler 1982) y un considerable aumento de conductas de vigilancia (Opp 1983). Sin embargo la calidad de las interacciones agonísticas no varía

significativamente entre las etapas de pre y post eclosión (Butler y Butler 1982).

Existen evidencias de que algunos parámetros de la defensa territorial se modifican respecto al tipo de intruso (vecino o no vecino), por ejemplo el tamaño del territorio (Burger 1980) o la frecuencia de interacciones agonísticas: Butler y Butler (1982) reportaron para la gaviota de dorso oscuro (L. marinus) que contra los individuos vecinos se empleó una mayor proporción de conductas de bajo nivel agresivo que contra los no vecinos.

En cuanto a la defensa territorial en relación al sexo del defensor, Kinkel (1981) reportó para gaviotas de pico anillado (L. delawarensis) que los machos jugaron en general un papel más agresivo en la defensa del territorio que las hembras, aunque ambos padres permanecieron tiempos casi iguales en el territorio.

2.4. Biología y territorialidad del bobo de patas azules

El bobo de patas azules (Sula nebouxi Milne-Edwards) está ubicado taxónomicamente dentro de la Familia Sulidae, en el Orden de los Pelecaniformes. Es un ave marina de tamaño relativamente grande (92-106 cm de longitud, Nelson 1978), su cola y alas son largas, agudas y de color café, sus patas son robustas, totipalmadas de cuatro dedos y de color azul turquesa intenso, su pico es recto, delgado y largo con una pequeña curvatura hacia abajo en la punta. Los nostrilos exteriores están ausentes y su saco gular es muy pequeño (Pattingill 1985). Ambos sexos tienen el plumaje similar, jaspeado en tonalidades pardas y el vientre blanco. La hembra es más grande que el macho, su pupila es más grande con apariencia estrellada y tiene una voz ronca y fuerte,

en tanto que el macho emite un silbido de baja intensidad, debido a una diferencia estructural en la tráquea y la siringe (Murphy 1936 en Palmer 1962).

El bobo de patas azules se distribuye sólo en el Pacífico entre los trópicos, cerca de corrientes de alta productividad. Existen dos subespecies: *S. n. nebouxii* en el Mar de Cortés asociado a la Corriente de California y en las costas de Perú cerca de la Corriente de Humboldt, y *S. n. excisa* en el archipiélago de las Galápagos, también cerca de la Corriente de Humboldt (Palmer 1962). Esta especie se reproduce exclusivamente en islas, anida sobre suelo plano o en pendientes moderadas con poca o ninguna vegetación, constituyendo colonias pequeñas o medianas de densidades variables (Nelson 1978). En la Isla Isabel esta especie anida de manera agregada en áreas despejadas o bajo árboles (Castillo y Chávez-Peón 1983). El nido es una depresión en tierra blanda que la pareja apisona con las patas al tiempo que simbólicamente se acarrea e intercambia material para su construcción. Sin embargo nunca se construye un nido propiamente dicho, por lo que el acarreo e intercambio de material es considerado como una conducta vestigial.

Para la población de Isla Isabel, Castillo y Chávez-Peón (1983) encontraron que esta ave deposita de uno a tres huevos de tamaño similar, siendo usualmente dos ($\bar{x} = 1.82$, d.e.=0.66, n=279), con un intervalo promedio de puesta entre ellos de 5.23 días (d.e.=1.83, n=177); la incubación dura en promedio 40.09 días (d.e.=1.47, n=44) y con la puesta del primer huevo se inicia la incubación, como consecuencia los huevos eclosionan asincrónicamente con un intervalo menor que el de la puesta ($\bar{x} =$

3.91, d.e.=1.88, n=33). La incubación y cuidado de las crías es compartida por ambos padres. El ciclo reproductivo completo toma de 32 a 34 semanas. Los datos obtenidos en la Isla Isabel son parecidos a los reportados por Nelson para las Islas Galápagos (Castillo y Chávez-Peón 1983).

No existe información cuantitativa sobre la territorialidad en esta ave, la mayor parte de la información disponible en la literatura proviene de trabajos realizados en las Islas Galápagos (Nelson 1970, 1978).

El territorio es establecido por el macho, pero una vez formada la pareja ambos adultos participan en su defensa. Las parejas dividen su tiempo entre 1, 2, 3 o 4 territorios hasta que, después de la puesta, solamente se mantiene uno. Se defiende un área donde se establece la pareja, corteja y copula; después de la puesta de los huevos se defiende el nido y un área alrededor de él mediante despliegues y raramente por combate directo. Un delgado anillo de guano rodea el nido, y se ha sugerido que este anillo delimita el territorio exclusivo defendido contra cualquier intruso y bajo cualquier circunstancia (Gould 1982).

En términos funcionales la conducta territorial de esta especie consiste en: a) prospección, b) contienda y c) mantenimiento del sitio por combate y despliegue más o menos ritualizado. En el establecimiento, los machos buscan un sitio por reconocimiento aéreo y usan el vuelo territorial (flighting), como medio para patrullar su propiedad (Nelson 1978).

Según Nelson (1987) la conducta agresiva del bobo de patas azules en orden descendente de intensidad incluye: el combate

directo, el cual es casi ausente en esta especie, el aleteo (wing flailing), golpeteo de picos (jabbing), amenaza con el pico abierto (menacing) y el movimiento de cabeza de "sí" (yes head shaking) como despliegue agresivo ritualizado (Tabla 1).

Al comenzar a desplazarse las crías, el territorio abarca un área mayor y los adultos lo conservan después del emplumado de las crías por un período desconocido (Nelson 1978).

3. OBJETIVOS

3.1. Considerando a la frecuencia e intensidad de las interacciones agresivas y al tiempo de permanencia de los padres en el territorio como una forma de inversión paterna y, asumiendo que el valor reproductivo de los huevos y crías aumenta conforme éstos se desarrollan, nos planteamos las siguientes preguntas:

3.1.1. ¿Existe en el bobo de patas azules (Sula nebouxi) una inversión paterna diferencial por sexos?

3.1.2. ¿Aumenta la defensa territorial a lo largo del desarrollo de la nidada?

3.1.3. ¿Defienden las aves de manera diferente el territorio cuando el intruso es vecino o no vecino?

3.1.4. ¿Varía la defensa del territorio en relación a la densidad de anidación?

3.2. Dado que el territorio en aves marinas es el área exclusiva para el desarrollo de la nidada en donde se evita la interferencia de coespecíficos en las actividades de

Tabla 1. Categorías conductuales involucradas en la defensa del territorio en el bobo de patas azules (Nelson 1978).

nombre	definición
amenaza de pico abierto (menacing)	El ave abre el pico dirigiéndose al intruso, puede ir acompañado de vocalización
movimiento de cabeza de "sí" (yes head shaking)	Movimiento de la cabeza rítmico vertical con oscilaciones horizontales, ya sea parado o caminando, va acompañado de vocalización
batido de alas (wing flailing)	Parado, con movimiento de las alas sincrónico y violento, puede ir acompañado de carrera
golpeteo de picos (jabbing)	Golpeteo continuo y vigoroso de los picos de los rivales, agitando la cabeza hacia ambos lados. Las plumas del cuello esponjadas
picotazo *	Movimiento rápido y dirigido de la cabeza con el pico cerrado de un individuo a otro haciendo contacto con éste

* Basado en Castillo y Chávez-Peón (1983)

reproducción, y considerando que los riesgos de interferencia varían con la identidad del intruso, la densidad de anidación y los patrones de utilización del área, nos preguntamos:

3.2.1. ¿Existe alguna relación entre la movilidad de las crías y el tamaño del territorio?

3.2.2. ¿Difiere el tamaño del territorio defendido contra intrusos vecinos o no vecinos?

3.2.3. ¿Existen variaciones en el tamaño del territorio según la densidad de anidación?

4. METODOS

4.1. Area de estudio

La Isla Isabel está localizada a 28 Km de la costa del Estado de Nayarit, a 21° 52' N, 105° 54' O y 61.5 Km al NE de las Islas Marías. La Isla es de forma irregular con una orientación NO-SE, cubriendo un área aproximada de 9.83 Hectáreas (Gaviño y Uribe 1978). Las aguas que rodean la isla tienen una profundidad promedio de 50 m a 70 m (Ruiz 1977). Se encuentra en una zona de gran productividad, debido a las surgencias provocadas por la corriente marina de California y los vientos que fluyen de marzo a julio a lo largo de la costa.

La Isla Isabel es de origen volcánico, surgió de fracturas ocasionadas por movimientos tectónicos. Se considera originada en tiempo geológico reciente, probablemente del Periodo Cuaternario (Mertens 1935 y Larsons et. al. 1968, en Ruiz 1977).

Tiene clima tropical con lluvias en verano según la

clasificación de Koeppen modificada por García (1970), ya que está influido por la masa continental (Ruiz 1977). La isla está cubierta en 70% por bosque tropical decíduo, con una altura que va de 2.5 m a 9 m con frondosidad variable, constituido principalmente por 2 especies arbóreas: Crataeva tapia y Euphorbia schlechtendalli (Rezedouzki y Mc. Vaugh 1966), 30% de su superficie corresponde a pastizal (principalmente de las Familias Gramineae y Ciperaceae) y zonas cultivadas, éstas últimas debidas a que en algunas partes la vegetación original ha sido sustituida por manchones dispersos de especies introducidas por el hombre, como caña de azúcar, plátano, limón, piña, coco y papaya, entre otras (Gaviño y Uribe 1978, Canela 1985).

Su fauna más conspicua son aves marinas, reportándose un mínimo de 463 000 individuos (incluyendo crías) de 9 especies: ave del trópico (Phaeton aethereus), pelicano café (Pelecanus occidentalis), bobo de patas azules (Sula nebouxii), bobo café (S. leucogaster), bobo de patas rojas (S. sula), fragata (Fregata magnificens), gaviota parda (Larus heermanni), pericota (Sterna fuscata) y gaviota boba de mar (Anous stolidus) (Gaviño y Uribe 1978, Canela 1985). Existen 5 especies de reptiles: falsa coralillo (Lampropeltis triangulum nelsoni), lagartija rayada (Cnemidophorus costatus huico), lagartija espinosa (Sceloporus clarki boulengeri), iguana verde (Iguana iguana) e iguana café (Ctenosaura pectinata). En época de lluvias se encuentran sapos (Bufo mazatlanensis) en las charcas temporales (Canela 1985). La fauna introducida desde hace varias décadas es: el gato doméstico (Felis catus) y rata casera (Rattus rattus; Gaviño y Uribe 1978).

Desde 1926 Hanna (en Ruiz 1977), reporta la presencia de

pescadores, quienes hasta la fecha utilizan la isla como base de su actividad. Los pescadores tienen una permanencia irregular dependiendo de las condiciones de la pesca y las facilidades climáticas para navegar. A la isla también llegan turistas tanto nacionales como extranjeros, principalmente entre diciembre y mayo (Canela 1985).

Dada la importancia biológica y cultural de la Isla Isabel, el gobierno mexicano decretó, en diciembre de 1980, su estatus de área protegida con la categoría de Parque Nacional, pero los intentos de manejo y protección han sido insuficientes hasta la fecha.

4.2. Registros ecológicos

El área de trabajo comprendió 15 000 m² de bosque al NE de la isla. La zona quedó limitada al N por pastizal, al E por playa y al S y O por bosque de pendiente pronunciada y topografía irregular. La zona fue dividida en 34 cuadrados de aproximadamente 20 m X 20 m, delimitados en sus esquinas por árboles marcados.

Cada nido establecido con huevos y/o crías dentro de la zona de trabajo fue ubicado en metros y grados con respecto al Norte, tomando como referencia los árboles marcados. Los nidos fueron revisados cada tres días desde su primer registro hasta el emplumado de las crías o hasta que después de tres registros sin contenido se consideraron abandonados. En cada revisión se registró el número de huevos y/o crías presentes en cada nido, de estas últimas su peso en gramos (con dinamómetros "Pesola" de 300 g [\pm 0.5 g] y 2000 g [\pm 25 g] de capacidad) y su largo de pico y

ulna (en mm).

4.3. Registro de conducta

Para el muestreo se utilizó un método transversal (cross-sectional), que consistió en muestrear diferentes nidos en diferentes momentos del desarrollo. El propósito de este método fue tener representadas el mayor número de edades de las crías a lo largo del cuidado paterno en diferentes situaciones de densidad y acceso dentro de la zona de trabajo, de marzo a julio de 1983. Se registraron un total de 971 horas de conducta en 86 nidos, 34 con huevo y 52 con cría (33 con crías no móviles y 19 con crías móviles). Setenta y tres nidos se registraron durante 12 horas y 13 un promedio de 7.4 horas (rango 4.5-10 horas) debido a perturbación en la colonia.

Para la elección en el campo de los nidos por observar, se representó en un mapa a escala la posición de los nidos y se determinaron "a ojo" zonas de alta y baja densidad, en estas zonas se eligieron grupos de nidos accesibles a la observación. A medida que se fueron acumulando los registros nos concretamos a cubrir los nidos de las edades menos representadas hasta entonces en la muestra y por razones prácticas los nidos cercanos a éstos.

Un observador registró conducta en grupos no mayores de 4 nidos de 0600 a 1800 horas, con relevos de observador cada 2 horas, tres días a la semana. Los observadores estuvimos ocultos en una pequeña caseta (de 1 m de diámetro por 1.5 m de altura) a una distancia aproximada de 4 m del grupo de nidos. Nuestra ubicación procuró no obstruir las áreas de acceso ni los centros de actividad de las aves. Los datos fueron colectados en cédulas

de registro con capacidad para 30 min de registro.

Se consideró una interacción a cualquier agresión entre el individuo focal y un individuo intruso. El intruso fue considerado como toda aquella ave a quien se dirigió una agresión. Se distinguió entre 2 tipos de intrusos: vecino, entre cuyo nido y el nido del individuo focal no cabía estimativamente otro nido, y no vecino, cualquier otro. Se consideró que una interacción inició cuando se registró la primera agresión del propietario, y se consideró terminada cuando alguno de ellos asumió una actividad incompatible con la lucha (alejarse o iniciar alguna otra interacción con otro individuo).

Dado que el territorio no tiene una forma fija en tiempo y espacio, éste se consideró como un área circular alrededor del nido cuyo radio fue estimado como la distancia entre el centro del nido y el intruso al inicio de cada interacción agonística en nidos con huevos o crías no móviles, y entre el intruso y las crías en nidos con crías móviles.

Se registraron todas las interacciones territoriales en los nidos focales, anotando:

- a) La identidad del defensor: macho o hembra.
- b) La identidad del intruso: vecino o no vecino, macho, hembra, juvenil o adulto.
- c) Las conductas defensivas emitidas por el residente (Tabla 1) en secuencia de presentación, registrando su ocurrencia y no su frecuencia.
- d) La distancia estimada entre el intruso y la nidada al inicio

de la interacción.

Además, se registró la presencia de los padres en el territorio al inicio de cada periodo de 30 min, así como la hora de sus llegadas y salidas del territorio.

Antes de iniciar cualquier registro formal realizamos pruebas de confiabilidad interobservador, registrando simultáneamente el mismo fenómeno sin consultarnos y discutiendo posteriormente las diferencias hasta unificar criterios. Estas pruebas se aplicaron a todos los registros conductuales y ecológicos durante varios días al inicio del trabajo, y posteriormente una vez por mes; obteniendo en las pruebas de estimación de distancias una precisión de ± 0.30 m. En los registros de conducta se consideró error de desacuerdo a cualquier conducta omitida o registrada de forma distinta por cualquier observador. De un total de 383 conductas registradas en 67.5 horas/nido, 21 % fueron errores de desacuerdo interobservador.

4.4. Análisis estadísticos

La "edad de los nidos" corresponde a la edad de su cría o su huevo más desarrollado. Todos los nidos de la muestra tuvieron una sola cría, lo cual eliminó una fuente importante de posible varianza. La edad de los huevos o crías fue calculada desde la puesta del huevo, considerando día 0 a la mitad del intervalo entre una revisión sin contenido y la fecha del primer registro. Para todos aquellos nidos en que se desconocía la fecha de puesta del huevo, la edad fue calculada retrospectivamente a partir de

la eclosión y considerando un periodo de incubación de 40 días (Castillo y Chavez-Peón 1983).

En los análisis de tamaño de territorio, se trabajó con promedios, asignando un promedio por nido por día para cada variable por comparar (macho, hembra, vecino o no vecino), o un valor promedio global por nido.

Entre etapas de desarrollo, se realizaron comparaciones planeadas derivadas del análisis de Kruskal Wallis (Gibbons 1976). El propósito de esta prueba es la evaluación de una suposición previa a través de comparaciones seleccionadas de "tratamientos". La prueba siempre se aplicó con un nivel de confianza global (α) de 0.1 para dos comparaciones, lo cual rinde un α de aproximadamente 0.05 para cada comparación (recomendado por Gibbons, 1976). Para evitar dependencia entre los datos, cuando un nido fue registrado más de un día en una misma etapa, se usó el promedio de los días.

En el caso de pruebas entre variables dependientes (Wilcoxon y prueba del signo), los tamaños de muestra efectivos con que se realizaron las pruebas variaron en función del número de empates, ya que éstos se eliminan de la prueba.

Para el análisis de las interacciones agonísticas se trabajó con las frecuencias absolutas de las variables por comparar (número de conductas emitidas durante el día; macho, hembra, vecino o no vecino), y sólo se usaron los datos de los nidos registrados durante 12 h (n=73).

5. RESULTADOS

5.1. La territorialidad y la inversión paterna

5.1.1. La defensa según el sexo del progenitor

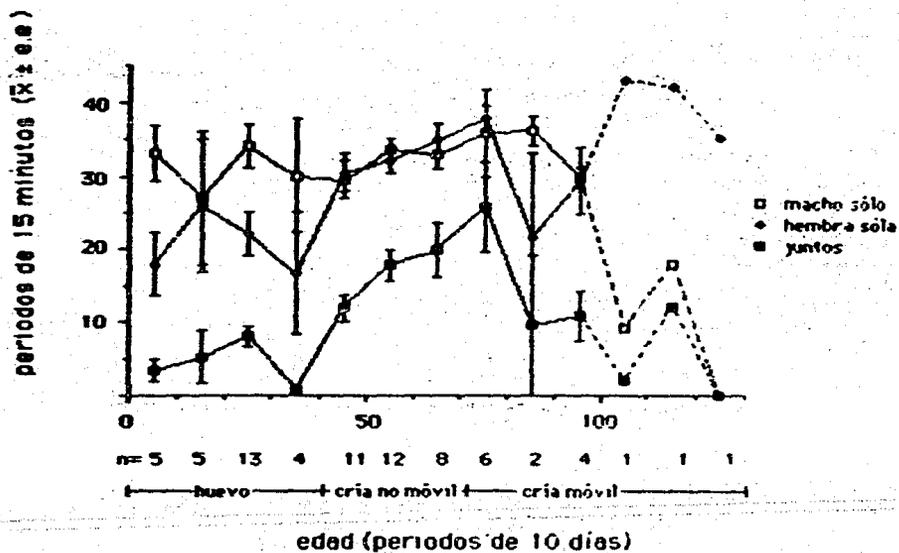
Con el propósito de contrastar la conducta involucrada en el mantenimiento del territorio con la predicción de que la inversión de cada sexo en la defensa de la nidada aumenta conforme ésta se desarrolla, se realizaron los siguientes análisis.

Los datos fueron agrupados de dos maneras:

- 1) En cada nido se contó la frecuencia total de periodos de 15 min que cada padre permaneció en el territorio durante las horas de registro. Los análisis se hicieron comparando los sexos durante el periodo de cuidado paterno y por etapas.
- 2) Se contó la frecuencia de periodos de 15 min que ambos padres permanecieron simultáneamente en el territorio, agrupando los datos por etapas.

Durante el cuidado paterno ambos padres permanecieron en el territorio por un tiempo total similar y con una correlación significativa entre ellos (Wilcoxon $T=-631$, $z=-0.96$, $p>0.15$, $n=73$; $r=0.51$, $z=-4.67$, $p<0.001$, $n=73$). Sin embargo, durante la etapa de ^shuevo el macho permaneció en el territorio más tiempo que la hembra (Wilcoxon $T=-111$, $z=-1.87$, $p<0.05$, $n=27$), mientras que en la etapa de cría no móvil y cría móvil ambos padres permanecieron en el territorio tiempos totales similares (Wilcoxon CNM, $T=235$, $z=0.041$, $p>0.05$, $n=30$; Wilcoxon CM, $T=71.5$, $z=0.653$, $p>0.05$, $n=15$; Figura 1).

Figura 1. Permanencia de los padres en el territorio en función de tres etapas del cuidado paterno



Para probar si el tiempo de permanencia en el territorio considerado como una forma de inversión paterna aumenta con la edad de las crías, se comparó esta variable en la etapa de huevo (H) con la de cría (CNM+CM) y luego entre progenie no móvil (H+CNM) y móvil (CM), encontrándose que la permanencia simultánea de los padres en el territorio aumentó marcadamente entre las etapas de huevo y cría no móvil, no así entre cría no móvil y cría móvil (Tabla 2, a).

Los machos realizaron en promedio 20% más interacciones agonísticas que las hembras (Wilcoxon $T=750$, $z=-35.39$, $p<0.001$, $n=75$; Figura 2), y entre ambos sexos hubo una fuerte correlación significativa ($r=0.54$, $z=4.65$, $p<0.001$, $n=75$).

En cuanto a la intensidad de la defensa, cada interacción agonística se clasificó según la categoría conductual más intensa. Las conductas se clasificaron como de baja o alta intensidad agresiva tomando como criterio el contacto físico entre los contendientes: conductas de bajo nivel agonístico (no contacto), amenaza con el pico abierto, movimiento de cabeza de "sí", aleteo; conductas de alto nivel agresivo (contacto), golpeteo de picos y picotazo.

Para conocer el nivel de interacción agresivo más común en la defensa, se comparó la proporción del total de interacciones de baja y alta intensidad, encontrándose que las primeras fueron significativamente más frecuentes; este resultado apoya la suposición de que la agresión en esta especie es muy ritualizada, evitando contacto físico (Nelson 1978; Wilcoxon $T=54$, $z=-6.79$, $p<0.001$, $n=69$; Figura 3).

Ambos sexos emplearon una proporción parecida de

Tabla 2. Comparaciones planeadas de Kruskal-Wallis entre etapas del cuidado paterno para seis variables.

variables	etapas			comparaciones significativas
	1 H	2 CNN	3 CM	
(a)				
tiempo de permanencia simultánea de los padres en el territorio (periodos de 15 min)	-			
x	5.54	16.67	15.40	
e.e.	0.99	2.83	3.58	1 VS 2+3
n	28	30	15	
(b)				
interacciones agonísticas (frecuencia)	-			
x	9.67	23.00	36.7	
e.e.	0.13	0.33	0.73	1 VS 2+3
n	23	25	11	1+2 VS 3
(c)				
interacciones de alto nivel agresivo (proporción)	-			
x	0.06	0.22	0.23	
e.e.	0.02	0.04	0.06	1 VS 2+3
n	28	29	14	1+2 VS 3
(d)				
radio del territorio defendido (m)	-			
x	1.46	1.47	2.03	
e.e.	0.10	0.13	0.26	1+2 VS 3
n	27	25	14	
(e)				
radio del territorio defendido en baja densidad (m)	-			
x	1.72	1.84	2.03	
e.e.	0.18	0.17	0.31	
n	15	12	11	
(f)				
radio del territorio defendido en alta densidad (m)	-			
x	1.15	1.11	1.92	
e.e.	0.12	0.14	0.61	
n	14	13	3	

Para cada variable se comparó H VS CNM+CM y H+CNM VS CM a un nivel de significancia global (α) de 0.1 (Gibbons 1976).

Figura 2. Frecuencia de interacciones agonísticas según el sexo del progenitor.

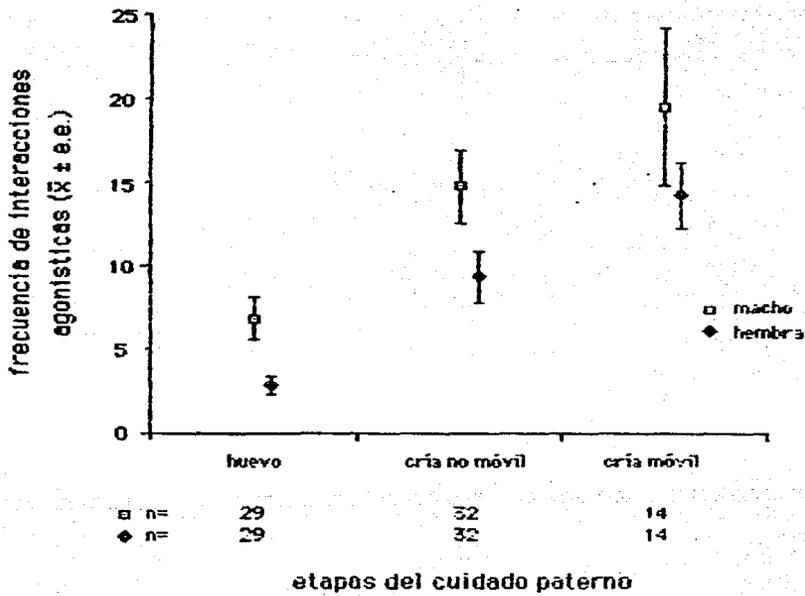
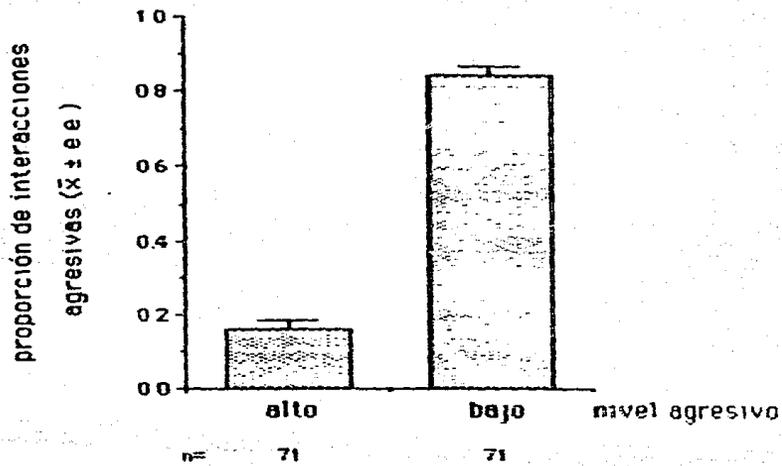


Figura 3. Proporción de interacciones de alto y bajo nivel agresivo



interacciones de alto nivel agresivo (prueba del signo, $p > 0.05$, $n=40$; Figura 4).

5.1.2. La defensa a lo largo del desarrollo de la nidada

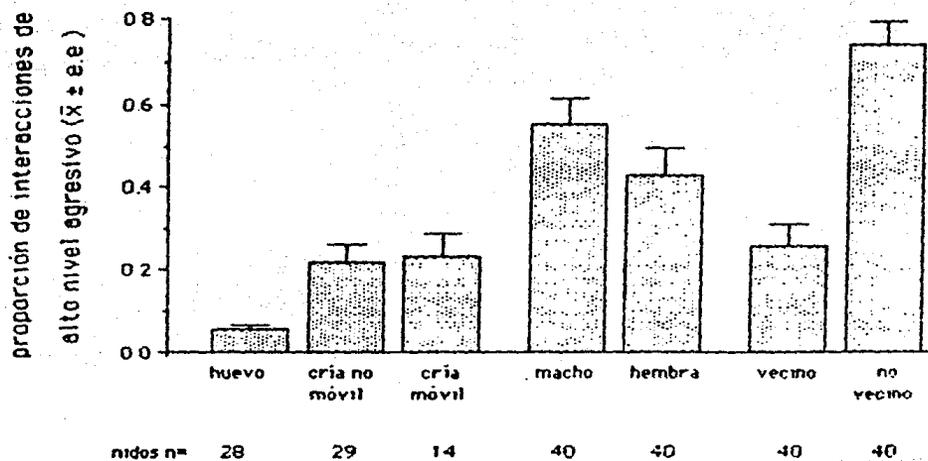
La correlación entre la frecuencia de interacciones agonísticas y la edad del nido fue positiva y significativa (Pearson $r=0.43$, $p < 0.001$, $n=54$), reflejando con ello que la defensa de la nidada aumenta progresivamente con la edad de las crías. Para probar si la tasa de defensa aumenta más cuando las crías se acercan al emplumado (Anderson *et al.* 1980), realizamos dos comparaciones planeadas entre la frecuencia de interacciones agonísticas y las etapas del cuidado paterno. Ambas comparaciones resultaron significativas, lo cual indica un aumento progresivo en la agresión, que se duplicó aproximadamente de una etapa a la siguiente (Tabla 2,b; Figura 5).

Asumiendo que las conductas que presentan contacto físico implican mayor inversión de los padres y para probar si éstos invierten más en crías más grandes, realizamos dos comparaciones planeadas de Kruskal-Wallis agrupando H VS CNM+CM y H+CNM VS CM. La proporción de interacciones de alto nivel agresivo aumentó significativamente al transcurrir las etapas (Tabla 2, c; Figura 4) lo que también sugiere un aumento en la inversión paterna.

5.1.3. La defensa y la identidad del intruso

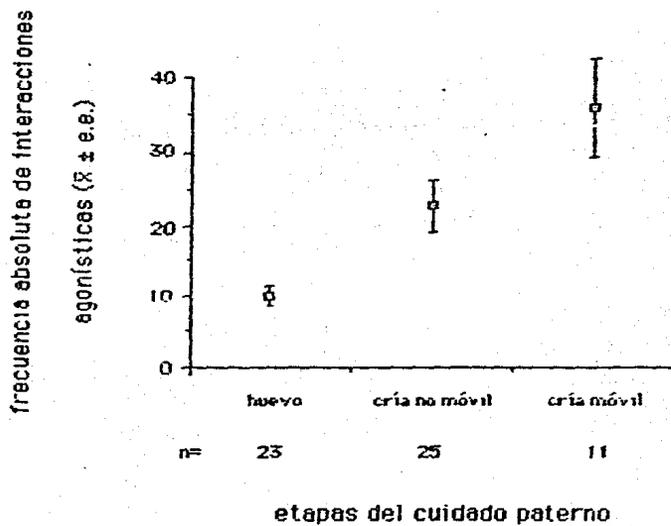
Para evaluar la responsividad del bobo de patas azules frente a intrusos vecinos y no vecinos, se hicieron las comparaciones de la cantidad y calidad de las interacciones agonísticas con respecto a la identidad del intruso.

Figura 4 Proporción de interacciones de alto nivel agresivo en función de tres etapas del cuidado paterno*, el sexo del progenitor y la identidad del intruso



* datos calculados con la proporción de conductas de alto nivel agresivo

Figura 5. Frecuencia absoluta de interacciones agonísticas en función de tres etapas del cuidado paterno.



Se encontró que la frecuencia de interacciones agonísticas así como la proporción de conductas de alto nivel agresivo contra los no vecinos fueron mayores que las mismas realizadas contra los vecinos (Wilcoxon $T=1350.5$, $z=64.72$, $p<0.001$, $n=73$; figura 6; prueba del signo, $p<0.001$, $n=29$, Figura 4), demostrando una agresión más intensa contra los individuos no vecinos.

5.1.4. La defensa y la densidad de anidación

Dado que en 1983 hubo una alta deserción de nidos e intentos de repuesta, la densidad de anidación fue calculada independientemente para cada nido en el día de registro de conducta para poder clasificar a los nidos como ubicados en alta o baja densidad. Se tomó cada nido registrado como centro de áreas circulares de 2, 3, 4, 5 y 8 m de radio, anotando la frecuencia de nidos en cada área (Figura 7). Para áreas pequeñas el número de nidos fue bajo, siendo el caso límite el nido en cuestión. A medida que se aumentó el área, el número de nidos también aumentó, observándose que entre 3 y 5 m, a variaciones pequeñas del área corresponden variaciones grandes en la frecuencia de nidos (Figura 7). Suponemos que esta discontinuidad está dada por la separación entre los grupos de nidos, debido a que la distribución de los nidos en la zona de trabajo no fue homogénea, sino agregada (Castillo y Chávez-Peón 1983).

A partir de la gráfica de la Figura 7, se eligió un radio de 4 m alrededor de cada nido como la unidad de área de mejor resolución para el cálculo de la densidad de anidación promedio en la zona de trabajo, siendo ésta de 0.06 nidos por m²

Figura 6 Frecuencia de interacciones agonísticas según la identidad del intruso en función de tres etapas del cuidado paterno

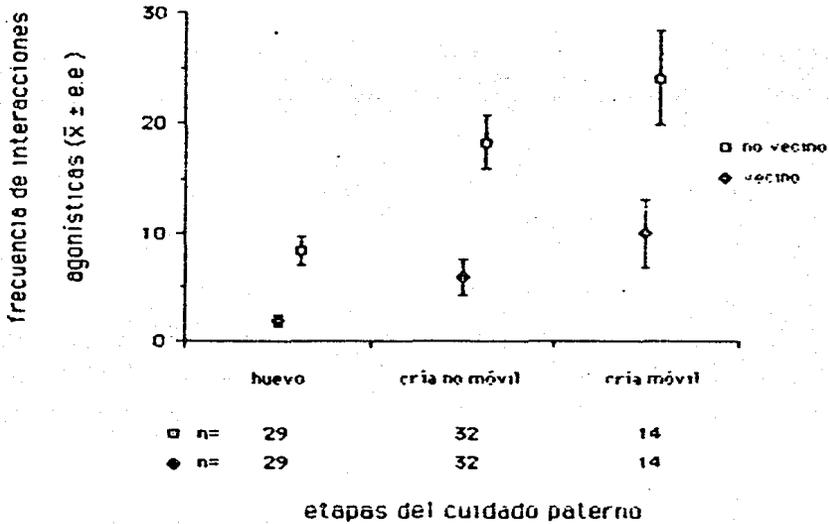
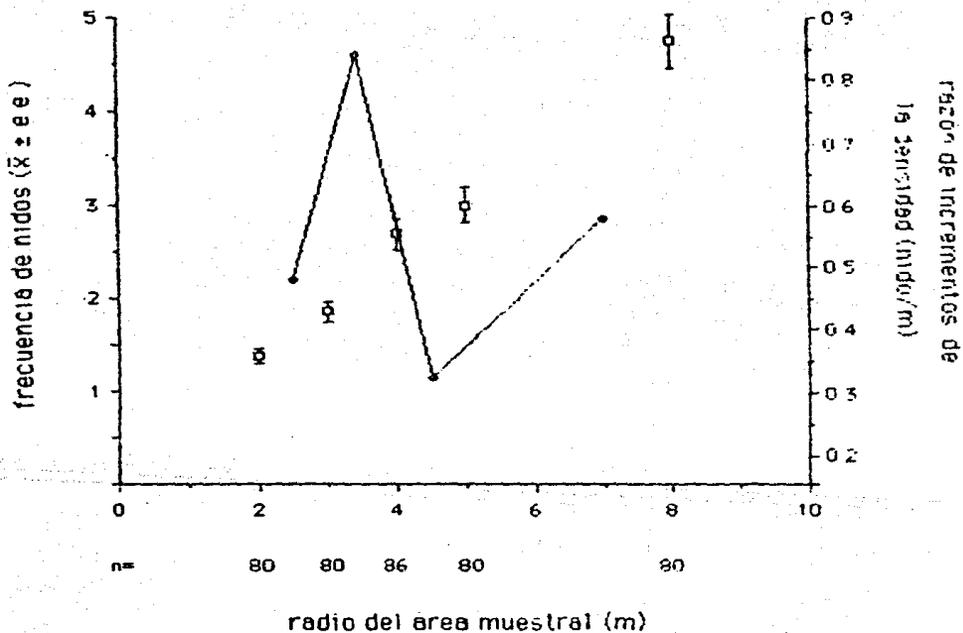


Figura 7 Variación de la densidad de anidación y razón del cambio en la frecuencia de nidos, en función del área muestral



(d.e.=0.0077, n=66) con una distancia promedio al nido más cercano de 2.11 m (d.e.= 0.87, n=66). Los casos cuyo nido más cercano excedió la unidad de área muestral, no fueron considerados para este cálculo (n=20). Los nidos ubicados en una densidad local mayor que la media fueron clasificados como de alta densidad (n=37), en tanto que los nidos ubicados en una densidad local menor que la media fueron clasificados como de baja densidad (n=49).

Para analizar el efecto de la densidad de anidación sobre las variables involucradas en su defensa, se comparó entre nidos de alta y baja densidad, la frecuencia de interacciones agonísticas y la proporción de interacciones de contacto y no contacto.

Las interacciones agonísticas no presentaron diferencias significativas en cantidad (Mann-Whitney $U=600$, $z=-1.03$, $p>.1$, $n=75$; Figura 8) ni en calidad (bajo nivel agresivo $U=710.5$, $z=0.99$, $p>0.05$, $n=71$; alto nivel agresivo $U=544$, $z=0.98$, $p>0.05$, $n=71$) al comparar los nidos de alta y baja densidad.

5.2. Modificación en el tamaño del territorio

El promedio general del radio estimado del territorio en todas las situaciones fue de 1.56 m (d.e.=0.77, n=66) lo que representa un área circular de terreno de 7.64 m².

El macho defendió un territorio significativamente mayor que la hembra (Wilcoxon $T=614.5$, $z=-18.76$, $p<0.001$, $n=64$; Figura 9), con una fuerte correlación entre ambos sexos ($r_s=0.76$, $z=6.17$, $p<0.001$ n=66), y la diferencia aunque significativa no es sustancial.

Figura 8. Frecuencia de interacciones agonísticas según la densidad de anidación, en función de tres etapas del cuidado paterno

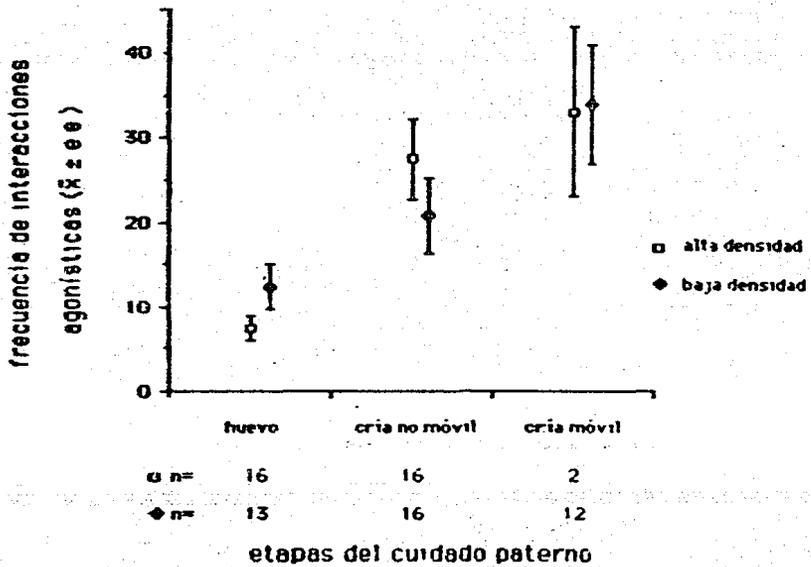
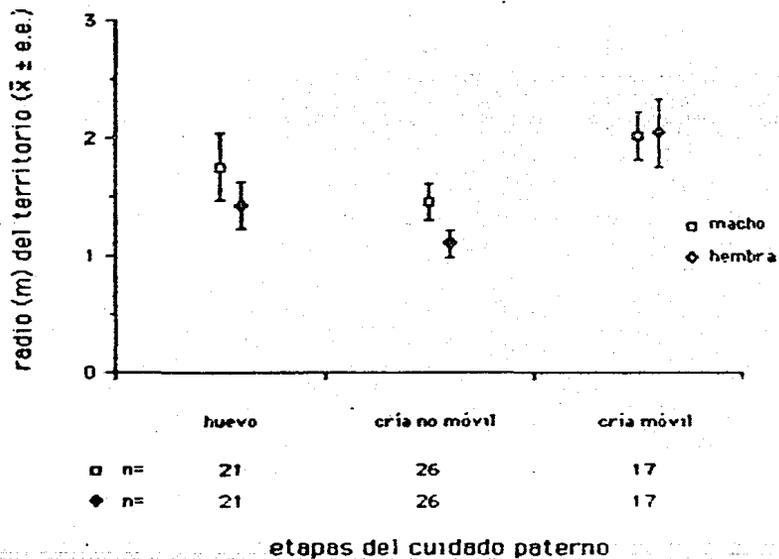


Figura 9 Radio del territorio según el sexo del progenitor en función de tres etapas del cuidado paterno



5.2.1. El tamaño del territorio a lo largo del desarrollo de la nidada

La correlación del radio del territorio con la edad del nido aunque baja, fue positiva y significativa (Pearson, $r=0.38$, $p<0.001$, $n=86$), lo cual explica sólo una pequeña porción de la varianza. Para evaluar la hipótesis de que las modificaciones en el tamaño del territorio tienen relación con el inicio de la movilidad de las crías, se hicieron dos comparaciones H+CNM VS CM y H VS CNM+CM. La comparación entre progenie fija y progenie móvil fue significativa, en tanto que la hipótesis de que los cambios ocurren entre huevo y cría (H VS CNM+CM) no lo fue (Tabla 2, d), lo que indica que el territorio crece con el inicio de la movilidad de la cría, como lo señala la Figura 10.

5.2.2. El tamaño del territorio según la identidad del intruso

La defensa evocada por los intrusos no vecinos se dio en promedio a una distancia mayor (Wilcoxon $T=762$, $z=2.17$, $p<0.05$, $n=52$) que la estimulada por los vecinos a lo largo del cuidado paterno (Figura 11). En la defensa contra ambos tipos de intruso hubo una correlación significativa ($r=0.63$, $z=4.5$, $p<0.001$, $n=52$).

5.2.3. El territorio según la densidad de anidación

El tamaño de los territorios ubicados en baja densidad fue mayor que el de los ubicados en alta densidad (Mann-Whitney $U=457$, $z=-3.92$, $p<0.001$, $n=86$; Figura 12), y en general los territorios establecidos en baja densidad mantuvieron constante

Figura 10. Radio del territorio en función de tres etapas del cuidado paterno.

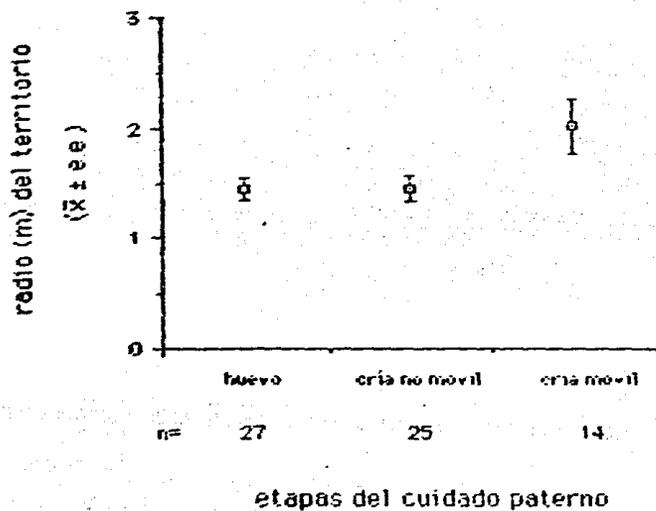


Figura 11 Radio del territorio defendido según la identidad del intruso, en función de tres etapas del cuidado paterno

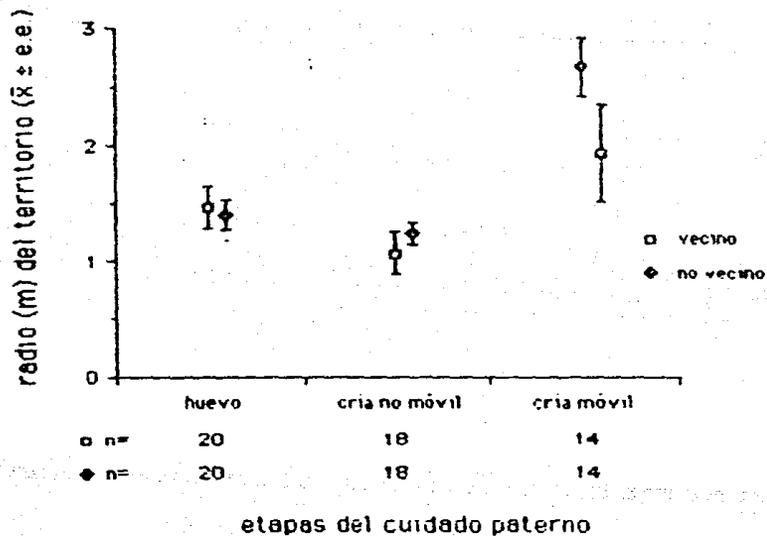
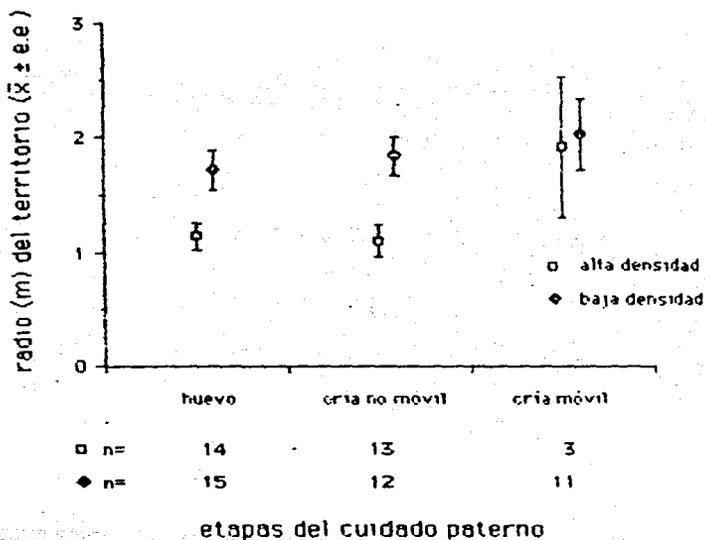


Figura 12. Tamaño del territorio según la densidad de anidación, en función de tres etapas del cuidado paterno



su tamaño a lo largo del cuidado paterno (Tabla 2, e). En alta densidad el tamaño del territorio pareció aumentar cuando la cría fue móvil, sin embargo la diferencia no fue significativa ($X^2 = 8.35$, $gl=2$, $p < 0.02$, $n=86$; Tabla 2, f; Figura 12)., quizá debido a que la muestra fue pequeña en esta etapa, ya que ésta no fue homogéneamente distribuida entre las etapas.

6. DISCUSION

Una componente que contribuye al éxito reproductivo de los individuos en competencia es la agresión. La agresión es una forma de inversión paterna cuando va encaminada a promover la sobrevivencia de las crías a través de la defensa contra depredadores o la defensa de un territorio a un costo en el valor reproductivo para los padres. La defensa de un área evita la interferencia de individuos coespecíficos en las actividades reproductivas disminuyendo el riesgo de daño a la nidada. El nivel de defensa y el tamaño del área, aunque íntimamente relacionados son influidos de manera diferente bajo diferentes situaciones de valor de la nidada, amenaza y riesgo. Aunque en el territorio del bobo de patas azules se desarrollan actividades de cortejo, cópula y cuidado de las crías, la inversión paterna se inicia con la incubación inmediatamente después de la puesta y termina después del emplumado de las crías, cuando éstas dejan de ser alimentadas por los padres.

6.1. La territorialidad según el sexo del defensor

El hecho de que durante el periodo de incubación el macho permaneciera más tiempo que la hembra en el territorio y que en

general defendiera con mayor frecuencia un territorio poco más grande (Figuras 1, 2 y 9), sugiere una diferencia en los roles de atención y defensa del territorio, en donde el macho invierte más que la hembra en la defensa territorial, pero no debe perderse de vista que esto es sólo un componente de la inversión paterna, y sería necesario considerar todos las componentes posibles para evaluar los roles sexuales en la inversión paterna, por ejemplo Drummond y Guerra (en preparación) encontraron en otro estudio con la misma especie que en cuanto a la alimentación de las crías, la hembra invierte en general más que el macho. En términos de causa próxima Nelson (1978) sugirió que esto tiene que ver con las diferencias morfológicas entre los sexos.

6.2. La territorialidad a lo largo del desarrollo de la nidada

El aumento progresivo en la frecuencia e intensidad de las interacciones agonísticas (Figuras 5 y 4), así como el aumento progresivo en el tiempo de permanencia simultánea de ambos padres en el territorio en función de la edad de las crías (Figura 1), sugieren que los padres están dispuestos a aumentar su inversión en la defensa de la nidada a medida que ésta se desarrolla. Un posible reclutamiento de nuevos individuos a la colonia a lo largo de la temporada reproductiva pudiera ser la causa del aumento en la frecuencia de defensa territorial. Nosotros no medimos esta variable, sin embargo el hecho de que la proporción de conductas de alto nivel agresivo también aumentara con el desarrollo de las crías (figura 4), nos sugiere que el aumento en la inversión paterna se refleja realmente en la defensa del territorio. Por otro lado, aunque el aumento en la permanencia

simultánea de ambos padres en el territorio pudiera deberse a que al desarrollarse las crías, éstas requieran de un aumento progresivo en la atención y la frecuencia de alimentación, existen datos de campo en esta especie que indican que la frecuencia de alimentaciones disminuye conforme las crías se desarrollan (Drummond et al. 1986).

El que el tamaño del territorio, así como la intensidad de las conductas involucradas en su defensa aumentasen en relación al desarrollo de la movilidad de las crías, sugiere una explicación próxima para el aumento en la inversión en la defensa de su nidada. El hecho de que el tamaño del territorio no se modificara significativamente entre la etapa de huevo y cría no móvil (Figura 10), puede deberse a que las necesidades de espacio en ambas etapas son similares, huevos y crías no móviles requieren de regulación de la temperatura por parte de los padres y ello ocurre en un área restringida del territorio. En términos de causa última, cuando las crías empiezan a desplazarse en actividades de juego y exploración o termorregulación (búsqueda de sol o sombra), aumentan sus probabilidades de riesgo al ataque de los vecinos u otros individuos de la colonia, entonces los padres favorecerían su adecuación al defender un área mayor, y con un incremento en la frecuencia e intensidad de la defensa. Existen evidencias de que en los ajustes espaciales de la colonia cuando las crías empiezan a desplazarse, se dan fuertes peleas por el espacio entre vecinos territoriales donde las crías corren el riesgo de morir picoteadas por los adultos vecinos (Drummond, datos no publicados).

El modelo de Anderson et al. (1980) explica que la defensa

Óptima de la nidada aumenta debido a que la diferencia en las probabilidades de sobrevivencia entre padres y crías se va haciendo menor. La propuesta asume que la probabilidad de sobrevivencia para todos los individuos es igual después de su primera reproducción, y que la probabilidad de sobrevivencia de los padres es mayor que la de las crías hasta la primera reproducción de éstas. En el bobo de patas azules, Castillo y Chávez-Peón (1983) reportaron que la tasa de mortalidad de las crías fue menor conforme éstas se desarrollaron, disminuyendo por tanto, las diferencias de la probabilidad de sobrevivencia entre padres y crías. La principal predicción de este modelo es consistente con nuestros resultados, pues éstos reflejan que la defensa aumenta conforme las crías se desarrollan. Una propuesta esencialmente similar a la anterior, es la de Barash (1982) quien sugirió que la defensa de la nidada aumenta conforme el valor reproductivo de las crías se va haciendo mayor. Debido a la íntima relación que existe entre el valor reproductivo y la probabilidad de sobrevivencia en un individuo, esta hipótesis también es consistente con nuestros resultados.

Algunos trabajos en aves sobre inversión paterna en la defensa contra depredadores (generalmente humanos), reportan un aumento en la defensa de las crías conforme éstas se desarrollan. Los autores interpretan sus resultados como consecuencia de que las crías representan mayor probabilidad de éxito reproductivo que los huevos, y que por tanto se defiende más a camadas que a nidadas (Greigh-Smith 1980, Birmann y Robertson 1981, Shields 1984). Sin embargo Knight y Temple (1986), encontraron que el aumento en la agresión pudiera ser un artefacto de las constantes

visitas del observador a los nidos, a través de un mecanismo de habituación de las aves, lo cual implica un decremento en la responsividad. Las consideraciones de Knight y Temple no son aplicables a nuestros resultados debido a que por un lado, nuestro método de muestreo fue transversal superando un posible efecto de habituación y por otro, nosotros no registramos la respuesta de las aves a nuestra presencia, sino únicamente las interacciones entre individuos coespecíficos.

6.3. La territorialidad y la identidad del intruso

El tamaño del territorio y la frecuencia e intensidad de las interacciones agonísticas fueron menores contra individuos vecinos que contra individuos no vecinos (Figuras 11, 6 y 4). Una posible explicación a nivel evolutivo es que los vecinos y no vecinos representan diferentes amenazas para la nidada. Los individuos vecinos, presumiblemente en condiciones equiparables de valor de la nidada, requerimiento de espacio y riesgo de daño o pérdida, se benefician mediante un "acuerdo" en las fronteras territoriales al tener un gasto energético bajo (hipótesis del "enemigo querido", Fisher 1954 en Wilson 1975). Contra individuos no vecinos en donde el riesgo de pérdida de crías sólo existe para el propietario, los padres pudieran beneficiarse al ahuyentar a estos intrusos a mayor distancia y en forma más intensa.

6.4. La territorialidad y la densidad de anidación

La densidad de anidación influyó en el tamaño del territorio, no así en la cantidad y calidad de las interacciones

agonísticas (Figura 12). A bajas densidades de anidación se defendieron territorios mayores que no cambiaron significativamente su tamaño a lo largo del cuidado paterno (Figura 10), debido quizá a que cuando la presión de intrusión de individuos ajenos al territorio es baja, resulta redituable defender un territorio grande, mientras que en altas densidades, el costo-beneficio de defender un área mayor, pudiera ser poco redituable (Ewald *et al.* 1980, Norton *et al.* 1982; Figura 10), y por tanto se defiende un territorio chico.

6.5. Consideraciones generales

Las comparaciones entre variables que pudieran ser influidas por el tiempo de permanencia de los padres son confiables, ya que machos y hembras permanecieron en el territorio en promedio tiempos totales similares (Figura 1). Este resultado es consistente con lo reportado por Castillo y Chávez-Peón (1983) para la misma población.

La distancia promedio al nido más cercano en 1983 fue igual a la reportada por Castillo y Chávez-Peón para 1981 en la misma zona de trabajo. Sin embargo las densidades reportadas para los mismos años difirieron sustancialmente, esto puede deberse a la diferencia en el método empleado para la estimación (Tabla 3) o a una variación anual en la densidad.

Gould (1982) propuso que en el bobo de patas azules la frontera territorial es "un círculo invisible ubicado en medio del anillo de guano que rodea al nido", de donde son excluidos todos los individuos bajo cualquier circunstancia aun cuando se trate de su propia cría. Sin embargo la variación en el tamaño del

Tabla 3. Distancia al nido más cercano y densidad de anidación del bobo de patas azules. Datos de las temporadas reproductivas de 1981* y 1983 en la misma zona de trabajo.

año	distancia al nido más cercano en metros ($\bar{x} \pm \text{d.e.}$)	densidad de anidación nidos/m ($\bar{x} \pm \text{d.e.}$)	método de muestreo
1981	2.11 \pm 0.83	0.032 \pm 0.004	cuadrantes de 5x5 m al azar en zonas de alta densidad
1983	2.11 \pm 0.87	0.06 \pm 0.077	áreas circulares de 4 m de radio con centro en cada nido registrado

* Castillo y Chávez-Peón 1983

territorio en relación a la densidad de anidación y la movilidad de las crías no pueda explicarse con la propuesta que Gould ofrece. Es probable que coincidentemente en los territorios no móviles el área defendida no exceda los límites del anillo de guano. Pensamos que la presencia de un anillo de guano es una consecuencia de la poca movilidad de los miembros del territorio, pero que no tiene un significado territorial per se.

6.6. El fenómeno "El Niño".

No fue posible evaluar el efecto de las variables territoriales con respecto al éxito reproductivo, debido a una alta mortalidad de crías (Tabla 4). Las causas más importantes de mortalidad fueron el robo de huevos por la gaviota parda (L. heermanni) y la depredación sobre las crías recién eclosionadas por la culebra falsa coralillo (L. t. nelsoni). Este fracaso reproductivo parece haber sido influido por el fenómeno atmosférico "El Niño" que afectó profundamente a las poblaciones de aves marinas en el Pacífico en 1983 (ver introducción).

7. CONCLUSION

En el bobo de patas azules el macho defendió con mayor frecuencia un territorio poco más grande que la hembra. La inversión paterna en la defensa del territorio parece estar más relacionada al valor reproductivo de la nidada, en tanto que el tamaño del área que se defiende depende en cada momento de las necesidades de la familia reproductiva y la presión de intrusión de individuos ajenos al territorio. Los intrusos vecinos y no vecinos representan amenazas distintas para la nidada.

Tabla 4. Variación anual en la reproducción del bobo de patas azules en Isla Isabel. Datos de las temporadas reproductivas de 1982, 1983 (año de "El Niño") y 1984 en la misma zona de trabajo.

año	nidos establecidos	crías eclosionadas	crías emplumadas
1982	382	164	108
1983	449	94	10
1984	491	211	152

8. APENDICES

APENDICE 1

Permanencia de los padres en el territorio
(periodos de 15 minutos)(1-41 días: etapa de huevo, 42-71 días: etapa de cría no móvil,
72-126 días: cría móvil)

nidos registrados menos de 12 horas	nido	edad (días)	macho	hembra	ambos
*	173	1	40	9	-
	163	2	35	21	8
	144	5	29	23	4
	138	9	42	5	0
	168	9	38	12	1
	134	10	21	29	4
	118	11	36	11	0
*	329	12	9	18	-
	196	15	11	45	8
	142	17	42	24	18
	133	17	0	48	0
	144	18	46	2	0
*	182	20	20	0	-
	182	21	17	35	5
	213	21	43	10	5
	122	21	45	11	9
	138	22	24	40	14
*	239	23	0	40	-
	50	24	31	23	6
	409	25	42	15	9
	407	25	39	9	0
	132	25	45	16	13
	134	26	48	13	12
	43	27	32	28	12
	206	28	20	29	0
	206	30	27	28	7
	163	30	30	30	12
	53	34	9	39	1
	269	34	44	5	1
*	88	37	25	20	-
	82	37	29	20	1
*	165	37	40	36	-
	122	40	38	3	0
	137	41	13	40	5
	142	42	33	39	24
	211	42	28	36	16
	428	44	40	24	16
	163	46	44	16	12
	132	46	20	35	7
	129	46	32	26	10

continuacion

nidos
registrados
menos de
12 horas

	nido	edad (dias)	macho	hembra	ambos
	150	46	26	32	10
*	118	46	0	20	-
	118	47	33	20	6
	281	47	26	41	19
	129	48	29	26	7
	287	51	43	20	15
	412	52	33	39	24
	282	54	38	30	20
	428	55	39	36	26
	74	56	30	31	13
	429	56	24	25	2
	419	56	26	31	9
	24	56	36	28	16
	79	57	32	41	26
	56	57	32	39	24
	287	58	34	33	20
	281	60	36	32	19
	425	63	37	39	29
	55	63	23	25	0
	55	65	30	32	12
*	87	67	13	26	-
	429	67	40	33	25
	44	68	29	37	19
	59	68	35	31	19
	16	69	42	38	32
	429	70	27	44	23
	425	71	33	34	20
	290	73	48	40	40
	429	75	36	31	19
*	13	75	29	33	-
	84	78	47	42	41
	290	79	42	39	33
	103	80	9	40	2
	16	84	34	33	19
*	74	88	6	20	-
	74	89	38	10	0
*	24	91	19	9	-
	24	92	33	20	4
	59	94	28	37	16
	18	95	27	37	17
	79	98	31	23	6
*	56	106	18	18	-
	103	108	9	43	2

continuacion

nidos
registrados
menos de
12 horas

	nido	edad (dias)	macho	hembra	ambos
*	44	111	33	27	-
	59	115	18	42	12
	59	126	0	35	0
promedio			29	27	10
d.e.			13	12	10
n			86	86	86

APENDICE 2

Frecuencia de interacciones agonisticas

(1-41 dias: etapa de huevo, 42-71 dias: etapa de cria no movil,
72-126 dias: etapa de cria movil)

alta densidad	nido	edad (dias)	macho		hembra	
			vecino	no vecino	vecino	no vecino
	173	1	0	1	0	0
*	163	2	5	14	0	5
*	144	5	1	5	1	4
*	138	9	2	0	1	0
*	168	9	2	10	0	1
*	134	10	2	3	1	3
	118	11	0	4	0	1
*	329	12	0	0	0	3
	196	15	0	4	0	6
	142	17	0	33	1	3
*	133	17	0	0	0	2
*	144	18	0	2	0	0
	182	20	2	1	0	0
	182	21	1	2	0	0
	213	21	0	6	0	3
	122	21	1	7	0	3
*	138	22	1	3	5	4
*	239	23	0	0	0	6
	50	24	1	14	0	1
*	409	25	1	4	1	3
*	407	25	2	1	0	1
*	132	25	0	10	0	0
*	134	26	0	3	0	1
	43	27	0	5	0	2
*	206	28	0	1	1	1
*	206	30	0	0	2	1
	163	30	3	13	0	10
	53	34	1	6	1	1
	269	34	1	6	0	0
	88	37	0	3	0	7
*	82	37	1	1	0	1
	165	37	11	2	0	3
*	122	40	1	5	0	0
	137	41	0	6	0	5
*	142	42	7	37	4	2
	211	42	1	16	0	9
*	428	44	2	8	0	3
	163	46	5	13	2	4
*	132	46	0	8	1	10
	129	46	0	11	0	0
*	150	46	0	6	0	1
	118	46	0	0	0	1
	118	47	0	0	0	2
*	281	47	5	3	4	1

continuacion

alta densidad	nido	edad (dias)	macho		hembra	
			vecino	no vecino	vecino	no vecino
	129	48	0	10	0	0
*	287	51	2	13	0	3
*	412	52	13	15	0	6
*	282	54	2	8	0	26
*	428	55	0	22	1	16
	74	56	0	1	0	4
*	429	56	0	0	0	1
*	419	56	0	0	2	0
	24	56	2	18	1	3
	79	57	0	9	0	3
	56	57	0	3	0	4
*	287	58	0	17	0	5
*	281	60	2	24	4	20
*	425	63	17	22	8	23
	55	63	0	0	0	3
	55	65	0	2	0	9
	87	67	0	3	0	6
	429	67	14	1	18	2
	44	68	0	33	0	11
*	59	68	1	11	2	16
*	16	69	4	14	9	8
	429	70	15	18	7	6
	425	71	17	17	14	14
	290	73	18	45	5	14
	429	75	23	24	11	19
	13	75	0	2	0	3
*	84	78	9	6	26	2
	290	79	5	27	4	11
	103	80	0	7	0	11
*	16	84	8	3	0	12
	74	88	2	0	5	0
	74	89	3	1	1	5
	24	91	5	1	0	0
	24	92	6	1	4	6
	59	94	3	24	2	13
	18	95	0	16	1	3
	79	98	3	12	1	17
*	56	106	3	3	5	3
	103	108	0	6	0	12
	44	111	4	9	0	9
	59	115	2	21	0	8
	59	126	0	0	0	11
promedio			2.72	8.57	1.75	5.31
d.e.			4.71	9.42	4.04	5.71
n			86	86	86	86

APENDICE 3

Frecuencia de conductas de alto y bajo nivel agresivo

(1-41 días etapa de huevo, 42-71 días: etapa de cría no móvil, 72-126 días: etapa de cría móvil)

categoria conductual	alta densidad	nido	edad (días)	macho		hembra	
				vecino	no vecino	vecino	no vecino
amenaza		173	1	0	0	0	0
de pico	*	163	2	0	2	0	2
abierto	*	144	5	0	1	0	4
	*	168	9	1	1	0	0
	*	138	9	2	0	1	0
	*	134	10	1	3	1	2
		118	11	0	1	0	0
	*	329	12	0	0	0	1
		196	15	0	0	0	3
	*	133	17	0	0	0	0
		142	17	0	11	0	3
	*	144	18	0	2	0	0
		182	20	0	0	0	0
		182	21	0	1	0	0
		122	21	0	1	0	0
		213	21	0	0	0	0
	*	138	22	0	0	3	1
	*	239	23	0	0	0	3
		50	24	0	5	0	1
	*	407	25	2	0	0	1
	*	132	25	0	1	0	0
	*	409	25	1	4	0	0
	*	134	26	0	1	0	0
		43	27	0	0	0	0
	*	206	28	0	0	1	0
	*	206	30	0	0	0	0
		163	30	0	4	0	6
		53	34	0	0	1	0
		269	34	0	0	0	0
	*	82	37	1	0	0	1
		88	37	0	0	0	7
		165	37	0	0	0	0
	*	122	40	0	1	0	0
		137	41	0	1	0	0
		211	42	0	1	0	3
	*	142	42	0	8	1	2
	*	428	44	1	2	0	2
	.	163	46	0	3	0	1

continuacion

categoria	alta conductual densidad	nido	edad (dias)	macho		hembra	
				vecino	no vecino	vecino	no vecino
*		132	46	0	5	0	3
		129	46	0	2	0	0
*		150	46	0	0	0	0
		118	46	-	-	-	-
		118	47	0	0	0	0
*		281	47	1	1	4	0
		129	48	0	1	0	0
*		287	51	0	5	0	3
*		412	52	6	4	0	3
*		282	54	1	0	0	8
*		428	55	0	3	0	10
		24	56	0	0	0	1
		74	56	0	0	0	2
*		429	56	-	-	-	-
*		419	56	0	0	0	0
		79	57	0	5	0	3
		56	57	0	0	0	3
*		287	58	0	2	0	2
*		281	60	0	7	1	7
		55	63	0	0	0	3
*		425	63	2	6	3	7
		55	65	0	0	0	2
		87	67	1	0	0	3
		429	67	1	0	6	2
*		59	68	0	0	0	5
		44	68	0	1	0	5
*		16	69	2	1	0	1
		429	70	3	4	1	4
		425	71	3	6	3	3
		290	73	3	15	0	6
		429	75	-	-	-	-
		13	75	0	0	0	0
*		84	78	0	0	4	0
		290	79	0	3	1	3
		103	80	0	0	0	2
*		16	84	0	1	0	2
		74	88	0	0	0	0
		74	89	0	1	0	0
		24	91	0	0	0	0
		24	92	1	0	0	2
		59	94	0	0	0	1
		18	95	0	1	0	1
		79	98	0	0	0	0
*		56	106	0	0	0	0
		103	108	0	1	0	2
		44	111	0	0	0	1
		59	115	0	0	0	1
		59	126	0	0	0	2

continuacion

categoria conductual	alta densidad	nido	edad (dias)	macho		hembra	
				vecino	no vecino	vecino	no vecino
movimiento de cabeza de "si"		173	1	0	1	0	0
*		163	2	4	9	0	1
*		144	5	1	4	0	0
*		168	9	1	9	1	0
*		138	9	0	0	0	0
*		134	10	1	0	0	0
		118	11	0	3	0	0
*		329	12	0	0	0	1
		196	15	0	3	0	3
*		133	17	0	0	0	2
		142	17	0	20	0	0
*		144	18	0	0	0	0
		182	20	2	1	0	0
		182	21	1	1	0	0
		122	21	1	6	0	3
		213	21	0	6	0	2
*		138	22	1	3	2	3
*		239	23	0	0	0	1
		50	24	1	9	0	0
*		407	25	0	0	0	0
*		132	25	0	7	0	0
*		409	25	0	0	0	0
*		134	26	0	2	0	0
		43	27	0	5	0	1
*		206	28	0	1	0	1
*		206	30	0	0	2	1
		163	30	1	3	0	1
		53	34	1	6	0	0
		269	34	1	5	0	0
*		82	37	0	1	0	0
		88	37	0	3	0	0
		165	37	5	2	0	0
*		122	40	1	4	0	0
		137	41	0	5	0	1
		211	42	0	15	1	1
*		142	42	6	23	0	0
*		428	44	1	3	0	0
		163	46	3	10	2	2
*		132	46	0	3	1	0
		129	46	0	9	0	0
*		150	46	0	6	0	1
		118	46	-	-	-	-
		118	47	0	0	0	2
*		281	47	2	1	0	0
		129	48	0	9	0	0
*		287	51	1	7	0	0

continuacion

categoria	alta densidad	nido	edad (dias)	macho		hembra	
				vecino	no vecino	vecino	no vecino
*		412	52	2	8	0	1
*		282	54	1	1	0	0
*		428	55	0	7	1	1
		24	56	2	12	0	2
		74	56	0	1	0	1
*		429	56	-	-	-	-
*		419	56	0	0	0	0
		79	57	0	3	0	0
		56	57	0	2	0	0
*		287	58	0	7	0	1
*		281	60	2	13	1	4
		55	63	0	0	0	0
*		425	63	5	9	1	0
		55	65	0	2	0	6
		87	67	1	0	0	3
		429	67	5	1	1	0
*		59	68	1	8	2	11
		44	68	0	19	0	2
*		16	69	2	9	4	4
		429	70	4	4	2	1
		425	71	0	6	6	2
		290	73	1	2	2	0
		429	75	-	-	-	-
		13	75	0	1	0	2
*		84	78	2	1	5	2
		290	79	0	1	0	0
		103	80	0	7	0	3
*		16	84	3	2	0	7
		74	88	2	0	5	0
		74	89	2	0	1	4
		24	91	4	1	0	0
		24	92	4	1	1	4
		59	94	3	13	2	7
		18	95	0	8	1	1
		79	98	3	8	1	9
*		56	106	3	2	3	2
		103	108	0	3	0	6
		44	111	1	2	0	2
		59	115	0	15	0	0
		59	126	0	0	0	2
batido de alas							
		173	1	0	0	0	0
*		163	2	0	2	0	2
*		144	5	0	0	1	0
*		168	9	0	0	0	0
*		138	9	0	0	0	0
*		134	10	0	0	0	0

continuacion

categoria conductual	alta densidad	nido	edad (dias)	macho		hembra	
				vecino	no vecino	vecino	no vecino
		118	11	0	0	0	0
*		329	12	0	0	0	0
		196	15	0	1	0	0
*		133	17	0	0	0	0
		142	17	0	0	0	0
*		144	18	0	0	0	0
		182	20	0	0	0	0
		182	21	0	0	0	0
		122	21	0	0	0	1
		213	21	0	0	0	0
*		138	22	0	0	0	0
*		239	23	0	0	0	0
		50	24	0	0	0	0
*		407	25	0	0	0	0
*		132	25	0	1	0	0
*		409	25	0	0	0	0
*		134	26	0	0	0	0
		43	27	0	0	0	1
*		206	28	0	0	0	0
*		206	30	0	0	0	0
		163	30	1	0	0	0
		53	34	0	0	0	0
		269	34	0	0	0	0
*		82	37	0	0	0	0
		88	37	0	0	0	0
		165	37	0	0	0	1
*		122	40	0	0	0	0
		137	41	0	0	0	0
		211	42	0	0	0	2
*		142	42	1	5	0	0
*		428	44	0	1	0	0
		163	46	2	0	0	0
*		132	46	0	0	0	0
		129	46	0	0	0	0
*		150	46	0	0	0	0
		118	46	-	-	-	-
		118	47	0	0	0	0
*		281	47	0	0	0	0
		129	48	0	0	0	0
*		287	51	0	1	0	0
*		412	52	0	2	0	0
*		282	54	0	2	0	0
*		428	55	0	3	0	0
		24	56	0	6	0	0
		74	56	0	0	0	1
*		419	56	0	0	0	0
*		429	56	-	-	-	-
		79	57	0	1	0	0

continuacion

categoria conductual	alta densidad	nido	edad (dias)	macho		hembra	
				vecino	no vecino	vecino	no vecino
		56	57	0	0	0	0
*		287	58	0	2	0	0
*		281	60	0	2	2	0
		55	63	0	0	0	0
*		425	63	0	6	0	0
		55	65	0	0	0	0
		87	67	1	0	0	0
		429	67	0	0	0	0
*		59	68	0	3	0	0
		44	68	0	12	0	4
*		16	69	1	3	2	2
		429	70	0	0	0	0
		425	71	0	1	0	0
		290	73	0	14	0	2
		429	75	-	-	-	-
		13	75	0	1	0	1
*		84	78	2	5	0	0
		290	79	1	4	0	2
		103	80	0	0	0	4
*		16	84	2	0	0	3
		74	88	0	0	0	0
		74	89	0	0	0	1
		24	91	0	0	0	0
		24	92	1	0	2	0
		59	94	0	10	0	5
		18	95	0	1	0	0
		79	98	0	4	0	5
*		56	106	0	0	2	0
		103	108	0	0	0	1
		44	111	0	5	0	2
		59	115	1	6	0	5
		59	126	0	0	0	5
golpeteo de picos							
		173	1	0	0	0	0
*		163	2	1	1	0	0
*		144	5	0	0	0	0
*		168	9	0	0	0	0
*		138	9	0	0	0	0
*		134	10	0	0	0	0
		118	11	0	0	0	0
*		329	12	0	0	0	0
		196	15	0	0	0	0
*		133	17	0	0	0	0
		142	17	0	2	1	0
*		144	18	0	0	0	0
		182	20	0	0	0	0
		182	21	0	0	0	0

continuacion

categoria conductual	alta densidad	nido	edad (dias)	macho		hembra	
				vecino	no vecino	vecino	no vecino
		122	21	0	0	0	0
		213	21	0	0	0	0
*		138	22	0	0	0	0
*		239	23	0	0	0	0
		50	24	0	0	0	0
*		407	25	0	1	0	0
*		132	25	0	1	0	0
*		409	25	0	0	1	0
*		134	26	0	0	0	0
		43	27	0	0	0	0
*		206	28	0	0	0	0
*		206	30	0	0	0	0
		163	30	1	1	0	2
		53	34	0	0	0	0
		269	34	0	0	0	0
*		82	37	0	0	0	0
		88	37	0	0	0	0
		165	37	6	0	0	1
*		122	40	0	0	0	0
		137	41	0	0	0	0
		211	42	0	0	0	2
*		142	42	0	1	2	0
*		428	44	0	1	0	1
		163	46	0	0	0	0
*		132	46	0	0	0	5
		129	46	0	0	0	0
*		150	46	0	0	0	0
		118	46	-	-	-	-
		118	47	0	0	0	0
*		281	47	1	0	0	0
		129	48	0	0	0	0
*		287	51	1	0	0	0
*		412	52	0	1	0	0
*		282	54	0	5	0	11
*		428	55	0	8	0	3
		24	56	0	0	0	0
		74	56	0	0	0	0
*		419	56	0	0	2	0
*		429	56	-	-	-	-
		79	57	0	0	0	0
		56	57	0	0	0	1
*		287	58	0	6	0	0
*		281	60	0	2	0	1
		55	63	0	0	0	0
*		425	63	1	0	4	1
		55	65	0	0	0	0
		87	67	0	0	0	0
		429	67	6	0	10	0

continuacion

categoria	alta conductual densidad	nido	edad (dias)	macho		hembra	
				vecino	no vecino	vecino	no vecino
*		59	68	0	0	0	0
		44	68	0	0	0	0
*		16	69	0	0	3	1
		429	70	7	4	1	0
		425	71	10	3	6	8
		290	73	11	7	1	2
		429	75	-	-	-	-
		13	75	0	0	0	0
*		84	78	3	0	14	0
		290	79	2	18	2	4
		103	80	0	0	0	1
*		16	84	3	0	0	0
		74	88	0	0	0	0
		74	89	1	0	0	0
		24	91	1	0	0	0
		24	92	0	0	0	0
		59	94	0	0	0	0
		18	95	0	1	0	0
		79	98	0	0	0	0
*		56	106	0	0	0	0
		103	108	0	0	0	3
		44	111	3	1	0	1
		59	115	0	0	0	0
		59	126	0	0	0	2
picotazo							
		173	1	0	0	0	0
*		163	2	0	0	0	0
**		144	5	0	0	0	0
**		168	9	0	0	0	0
*		138	9	0	0	0	0
*		134	10	0	0	0	1
		118	11	0	0	0	0
*		329	12	0	0	0	1
		196	15	0	0	0	0
*		133	17	0	0	0	0
		142	17	0	0	0	0
*		144	18	0	0	0	0
		182	20	0	0	0	0
		182	21	0	0	0	0
		122	21	0	0	0	0
		213	21	0	0	0	0
*		138	22	0	0	0	0
*		239	23	0	0	0	0
		50	24	0	0	0	0
*		407	25	0	0	0	0
**		132	25	0	0	0	0
**		409	25	0	0	0	2

continuacion

categoria conductual	alta densidad	nido	edad (dias)	macho		hembra	
				vecino	no vecino	vecino	no vecino
*		134	26	0	0	0	1
		43	27	0	0	0	0
*		206	28	0	0	0	0
*		206	30	0	0	0	0
		163	30	0	0	0	0
		53	34	0	0	0	0
		269	34	0	1	0	0
*		82	37	0	0	0	0
		88	37	0	0	0	0
		165	37	0	0	0	1
*		122	40	0	0	0	0
		137	41	0	0	0	0
		211	42	0	0	0	1
*		142	42	0	1	0	0
*		428	44	0	0	0	0
		163	46	0	0	0	1
*		132	46	0	0	0	1
		129	46	0	0	0	0
*		150	46	0	0	0	0
		118	46	-	-	-	-
		118	47	0	1	0	0
*		281	47	1	0	0	1
		129	48	0	0	0	0
*		287	51	0	2	0	0
*		412	52	4	0	0	0
*		282	54	0	1	0	5
*		428	55	0	0	0	2
		24	56	0	0	0	0
		74	56	0	0	0	0
*		419	56	0	0	0	0
*		118	56	-	-	-	-
		79	57	0	1	0	0
		56	57	0	0	0	0
*		287	58	0	1	0	2
*		281	60	0	0	0	8
		55	63	0	0	0	0
*		425	63	9	1	0	15
		55	65	0	0	0	0
		87	67	0	0	0	0
		429	67	2	0	1	0
*		59	68	0	0	0	0
		44	68	0	0	0	0
*		16	69	0	0	0	0
		429	70	2	7	2	0
		425	71	5	0	0	0
		290	73	3	7	2	4
		429	75	-	-	-	-
		13	75	0	0	0	0

continuacion

categoria conductual	alta densidad	nido	edad (dias)	macho		hembra	
				vecino	no vecino	vecino	no vecino
*		84	78	2	0	2	0
		290	79	2	0	1	2
		103	80	0	0	0	1
*		16	84	0	0	0	0
		74	88	0	0	0	0
		74	89	0	0	0	0
		24	91	0	0	0	0
		24	92	0	0	1	0
		59	94	0	1	0	0
		18	95	0	1	0	0
		79	98	0	0	0	0
*		56	106	0	1	0	1
		103	108	0	2	0	0
		44	111	0	0	0	1
		59	115	1	0	0	0
		59	126	0	0	0	1

APENDICE 4

Promedio del radio del territorio (m)

(1-41 dias: etapa de huevo, 42-71 dias: etapa de cria no movil,
72-126 dias: etapa de cria movil)

alta densidad	nido	edad (dias)	macho		hembra		promedio por nido
			vecino	no vecino	vecino	no vecino	
	173.00	1.00	0.00	1.00	0.00	0.00	1.00
*	163.00	2.00	0.90	0.99	0.00	1.96	1.17
*	144.00	5.00	2.00	1.54	1.50	0.58	1.22
*	138.00	9.00	0.50	0.00	1.20	0.00	0.73
*	168.00	9.00	1.10	1.74	0.00	0.70	1.56
*	134.00	10.00	0.85	0.50	0.50	0.65	0.62
	118.00	11.00	0.00	1.57	0.00	1.80	1.61
*	329.00	12.00	0.00	0.00	0.00	0.53	0.53
	196.00	15.00	0.00	2.73	0.00	2.85	2.80
	142.00	17.00	0.00	0.95	1.10	0.77	0.93
*	133.00	17.00	0.00	0.00	0.00	1.20	1.20
*	144.00	18.00	0.00	0.40	0.00	0.00	0.40
	182.00	20.00	1.50	2.20	0.00	0.00	1.73
	182.00	21.00	1.50	1.20	0.00	0.00	1.30
	213.00	21.00	0.00	2.06	0.00	1.73	1.95
	122.00	21.00	0.40	1.95	0.00	1.90	1.79
*	138.00	22.00	1.80	3.86	2.22	0.72	2.10
*	239.00	23.00	0.00	0.00	0.00	1.55	1.55
	50.00	24.00	2.30	1.12	0.00	0.50	1.15
*	409.00	25.00	1.10	1.37	1.20	1.13	1.24
*	407.00	25.00	0.50	0.70	0.00	0.60	0.57
*	132.00	25.00	0.00	1.30	0.00	0.00	1.30
*	134.00	26.00	0.00	0.66	0.00	0.90	0.72
	43.00	27.00	0.00	2.44	0.00	3.50	2.74
*	206.00	28.00	0.00	3.00	0.50	1.50	1.66
*	206.00	30.00	0.00	0.00	2.55	2.00	2.36
	163.00	30.00	1.70	0.84	0.00	0.85	0.94
	53.00	34.00	3.00	1.37	1.00	1.10	1.48
	269.00	34.00	1.80	0.88	0.00	0.00	1.01
	88.00	37.00	0.00	6.30	0.00	1.45	2.90
*	82.00	37.00	0.80	0.60	0.00	0.70	0.70
	165.00	37.00	2.43	2.95	0.00	2.50	2.50
*	122.00	40.00	1.00	1.52	0.00	0.00	1.43
	137.00	41.00	0.00	1.22	0.00	1.32	1.26
*	142.00	42.00	1.46	1.33	1.33	0.50	1.31
	211.00	42.00	2.70	1.89	0.00	0.48	1.43
*	428.00	44.00	1.15	1.46	0.00	0.28	1.14
	163.00	46.00	1.42	1.54	2.10	1.25	1.51
*	132.00	46.00	0.00	1.03	1.30	0.49	0.79
	129.00	46.00	0.00	1.76	0.00	0.00	1.76
*	150.00	46.00	0.00	2.32	0.00	1.50	2.20
	118.00	46.00	0.00	0.00	0.00	2.70	2.70
	118.00	47.00	0.00	0.00	0.00	3.20	3.20
*	281.00	47.00	1.26	0.93	0.42	0.20	0.85

continuacion

alta densidad	nido	edad (dias)	macho		hembra		promedio. por nido
			vecino	no vecino	vecino	no vecino	
	129.00	48.00	0.00	1.78	0.00	0.00	1.78
*	237.00	51.00	0.50	0.99	0.00	0.60	0.87
*	412.00	52.00	0.58	0.76	0.00	0.73	0.68
*	282.00	54.00	1.00	0.66	0.00	0.46	0.53
*	428.00	55.00	0.00	0.98	1.00	0.44	1.04
	74.00	56.00	0.00	2.50	0.00	2.28	2.32
*	429.00	56.00	0.00	0.00	0.00	1.20	1.20
*	419.00	56.00	0.00	0.00	0.80	0.00	0.80
	24.00	56.00	1.76	2.14	2.50	1.70	2.06
	79.00	57.00	0.00	1.39	0.00	1.63	1.45
	56.00	57.00	0.00	1.73	0.00	1.50	1.59
*	287.00	58.00	0.00	1.45	0.00	0.84	1.31
*	281.00	60.00	1.45	1.06	0.73	0.57	0.85
*	425.00	63.00	0.45	0.96	0.56	0.44	0.61
	55.00	63.00	0.00	0.00	0.00	1.00	1.00
	55.00	65.00	0.00	3.50	0.00	2.00	2.27
	87.00	67.00	0.00	3.00	0.00	2.33	2.55
	429.00	67.00	0.69	1.10	0.76	0.55	0.72
	44.00	68.00	0.00	2.23	0.00	1.74	2.10
*	59.00	68.00	2.50	2.43	2.10	1.33	1.82
*	16.00	69.00	1.32	1.77	1.46	2.05	1.71
	429.00	70.00	0.57	1.01	0.58	0.92	0.78
	425.00	71.00	0.53	0.87	0.80	0.68	0.71
	290.00	73.00	1.07	1.05	0.86	1.04	1.04
	429.00	75.00	0.52	1.90	0.43	0.84	0.70
	13.00	75.00	0.00	1.70	0.00	1.30	1.46
*	84.00	78.00	0.81	1.83	0.63	1.35	0.86
	290.00	79.00	1.10	1.43	0.83	0.80	1.19
	103.00	80.00	0.00	1.06	0.00	1.07	1.07
*	16.00	84.00	2.33	2.00	0.00	1.65	1.93
	74.00	88.00	2.75	0.00	2.84	0.00	2.80
	74.00	89.00	1.93	1.20	1.50	1.98	1.83
	24.00	91.00	3.04	7.00	0.00	0.00	3.70
	24.00	92.00	2.58	2.30	2.53	3.72	2.95
	59.00	94.00	1.56	2.01	1.60	2.07	1.97
	18.00	95.00	0.00	3.87	2.00	2.17	3.43
	79.00	98.00	2.10	2.18	2.00	2.38	2.27
*	56.00	106.00	2.03	4.03	2.90	3.03	2.98
	103.00	108.00	0.00	1.55	0.00	1.50	1.51
	44.00	111.00	2.12	2.54	0.00	4.67	3.34
	59.00	115.00	3.90	3.44	0.00	3.06	3.37
	59.00	126.00	0.00	0.00	0.00	1.94	1.94
promedio			0.81	1.55	0.52	1.21	1.55
d.e.			0.96	1.25	0.81	0.98	0.82
n			86.00	86.00	86.00	86.00	86.00

9. BIBLIOGRAFIA

- Alexander, R. D. (1961) Aggressiveness, territoriality, and sexual behavior in field crickets (Orthoptera: Grillidae). En: Stokes, A. W. (ed) (1974) Territory. Dowden, Hutchinson & Ross, Inc. Pa.
- Anderson, M., Wilklund, Ch. G. & Rundgren, H. (1980) Parental defence of offspring: a model and an example. Anim. Behav., 28, 536-542
- Anderson, P. K. (1961) Density, social structure, and nonsocial environment in house mouse populations and the implications for regulation of numbers. En: Stokes, A. W. (ed) (1974) Territory. Dowden, Hutchinson & Ross, Inc. Pa.
- Barash, D. P. (1982) Sociobiology and Behavior. Elsevier Science Publishing Co., Inc. London
- Begon, M. & Mortimer, M. (1981) Population Ecology: A Unified Study of Animals and Plants. Blackwell Scientific Publications. Oxford
- Biermann, G. C. & Robertson, R. J. (1981) An increase in parental investment during the breeding season. Anim. Behav., 29, 487-489
- Birkhead, T. R. & Furness, R. W. (1975) Regulation of seabird populations. En: Sibly, R. M. & Smith R. H. (eds) (1985) Behavioural Ecology: Ecological Consequences of Adaptive Behaviour. Blackwell Scientific Publications. Oxford
- Brown, J. L. (1964) The evolution of diversity in avian

- territorial systems. *Wilson Bull.*, 76, 160-169
- (1969) Territorial behavior and population regulation in birds. *Wilson Bull.*, 81, 293-329
- (1975) *The Evolution of Behavior*. Norton, New York.
- Buckley, F. G. & Buckley, P. A. (1980) Habitat selection and marine birds. En: Burger, J., Olla, B. L. & Winn, H. E. (eds) (1980) *Behavior of Marine Animals: Current Perspectives in Research*. Volmen 4: Marine Birds. Plenum Press. New York-London
- Burguer, J. (1980) Territory size differences in relation to reproductive stages and type of intruder in herring gulls (*Larus argentatus*). *Auk*, 97, 733-741
- Butler, R. G. & Janes-Butler, J. (1982) Territoriality and behavioral correlates of reproductive success of great black-backed gulls. *Auk*, 99, 58-66
- Canela, R. J. (1985) Informe de los programas de manejo realizados de enero 1984 a junio 1985 en la Reserva Ecológica Isla Isabel, Nay. Méx. Trabajo interno SEDUE
- Castillo, A. & Chávez-Peón C. (1983) Ecología reproductiva e influencia del comportamiento en el control del número de crías en el bobo de patas azules *Sula nebouxii* en la Isla Isabel, Nayarit. Tesis de licenciatura, Facultad de Ciencias, UNAM
- Crook, J. H. (1965) The adaptative significance of avian social organizations. En: Stokes A. W. (ed) (1974) *Territory*. Dowden, Hutchinson & Ross, Inc. Pa.
- Dawkins, R. & Carlisle, T. R. (1976) Parental investment, mate desertion and fallacy. *Nature*, 262, 131-133

- Davies, N. B. & Houston, A. I. (1984) Territory economics. En: Krebs, J. R. & Davies, N. B. (eds) (1984) Behavioural Ecology and Evolutionary Approach. Blackwell Scientific Publications. Oxford
- Dawkins, R. (1985) El Gen Egofsta: Las Bases Biológicas de Nuestra Conducta. Biblioteca Científica Salvat. Salvat Editores, S. A. Barcelona
- Drummond, H., González, E. y Osorno, J. L. (1986) Parent-offspring cooperation in the blue-footed booby (Sula nebouxii): social roles in infanticidal brood reduction. Behav. Ecol. Sociobiol., 19, 365-372
- Duffy, D. C., Berruti, A., Randall, R. M. & Cooper, J. (1984) Effects of the 1982-83 warm water event on the breeding of South American seabirds. South African Journal of Science, 80, 65-68
- Edwald, P. W., Hunt, G. L. & Warner, M. (1980) Territory size in Western Gulls: importance of intrusion pressure, defense investments, and vegetation structure. Ecology, 61, 80-87
- García, E. (1964) Modificaciones al Sistema de Clasificación Climática de Koeppen (para adaptarlo a las condiciones de la República Mexicana). García (ed), México
- Gaviño, G. & Uribe, A. (1978) Algunas observaciones ecológicas en la Isla Isabel, Nayarit con sugerencias para el establecimiento de un parque nacional. Instituto de Biología, UNAM
- Gibbons, J. D. (1976) Nonparametric Methods for Quantitative Analysis. Maple Press. New York

- Gould, S. J. (1982) The guano ring. *Nat. Hist.*, 91, 12-19
- Greig-Smith, P. W. (1980) Parental investment in nest defence by stonechats (*Saxicola torquata*). *Anim. Behav.*, 28, 604-619
- Hinde, R. A. (1956) The biological significance of territories of birds. *Ibis*, 98, 340-469
- Horn, H. S. & Rubenstein, D. I. (1984) Behavioural adaptations and life history. Ed: Krebs, J. R. & Davies, N. B. (1984) *Behavioural Ecology: An Evolutionary Approach*. Blackwell Scientific Publications. Oxford, London
- Howard, R. E. (1920) *Territory in Bird Life*. Atheneum. New York
- Hunt, G. L. Jr., & Hunt, M. W. (1975) Reproductive ecology of the Western Gull. The importance of nest spacing. *Auk*, 92, 270-279
- (1976) Gull chick survival: The significance of growth rates, timing of breeding and territory size. *Ecology*, 57, 62-75
- Huntingford, F. (1984) *The Study of Animal Behaviour*. Chapman and Hall. London
- Kinkel, S. L. (1981). Sex-related differences in territorial aggression by Ring-billed gulls. *Auk*, 98, 179-181
- Knight, L. R. & Temple A. S. (1986) Why does intensity of avian nest defense increase during the nesting cycle?. *Auk*, 103, 318-327
- Krebs, J. R. (1971) Territory and breeding density in the Great tit, *Parus major*. *Ecology*, 52, 2-22
- Maynard Smith, J. (1977) Parental investment: a prospective analysis. *Anim. Behav.*, 25, 1-9

- Maynard Smith, J. (1978) The evolution of behavior. Sci. Am., 9, 92-101
- Mayr, E. (1935) Bernard Altum and the territory theory. En: Stokes, A. W. (ed) (1974) Territory. Dowden, Hutchinson & Ross, Inc. Pa.
- Moffat, C. B. (1903) The spring rivalry of birds. Some views on the limit to multiplication En: Stokes, A. W. (ed) (1974) Territory. Dowden, Hutchinson & Ross, Inc. Pa.
- Morse, D. H. (1980) Behavioral Mechanisms in Ecology. Harvard University Press. Cambridge, Massachusetts and London
- Nelson, J. B. (1970) The relationship between behaviour and ecology in the Sulidae with reference to other seabirds. En: Barnes, H. (ed) (1970) Oceanogr. Mar. Biol. Ann. Rev., 8, 501-574. George Allen and Urwin Ltd. London
- (1978) The Sulidae: Gannets and Boobies. Oxford University Press. London
- Nice, M. N. (1937) Studies in the life history of the song sparrow I. En: Stokes, A. W. (ed) (1974) Territory. Dowden, Hutchinson & Ross, Inc. Pa.
- Norton, M. E., Arcese, P. & Ewald, P. W. (1982) Effect of intrusion pressure on territory size in black chined hummingbirds (Archilochus alexandri). Auk, 99, 761-764
- Orians, G. H. & Wilson, M. F. (1964) Interspecific territories of birds. Ecology, 45, 736-745
- Opp, M. R. (1983) Diary and seasonal activity patterns and spatial utilization of territory by Glaucous-Winged Gulls (Larus glaucescens). Unpublished MSc Dissertation. Walla Walla College

- Palmer, R. S. (1962) Handbook on North American Birds. Vol. I.
Yale University Press. New Haven
- Pettingill, O. S. Jr. (1985) Ornithology in Laboratory and
Field. Academic Press, Inc
- Ramage, C. S. (1986) El Niño. Sci. Am., Junio, 76-83
- Rand, A. S. (1965) The adaptative significance of territoriality
in iguanid lizards. En: Milstead, W. W. (ed) Lizards
Ecology: A Symposium (1965) University of Missouri
Press. Columbia-Missouri
- Rezedowski, J. & Mc. Vaugh, R. (1966) La Vegetación de La Nueva
Galicia. Contrib. Univ. Michigan Her., 9, 1, 1-123
- Ruiz, A. (1977) Algunos aspectos ecológicos de la Isla Isabel,
Nay. Tesis de licenciatura, Facultad de Ciencias, UNAM
- Schreiber, R. W. & Schreiber, E. A. (1984) Central Pacific
seabirds and the El Niño Southern Oscillation: 1982 to
1983 perspectives. Science, 225, 713-715
- Shields, W. M. (1984) Barn swallow mobbing: self-defence,
collateral kin defence, group defence, or parental
care?. Anim. Behav., 32, 132-148
- Simon, C. A. (1975) The influence of food abundance on territory
size in the iguanid lizard *Seloporus Jarrovi*. Ecology,
56, 993-998
- Stokes, A. W. (1974) Territory. Dowden, Hutchinson & Ross, Inc.
Pa.
- Tinbergen, N., Impekoven, M. & Frank. (1976) An experiment of
spacing-out as a defence against predation. Behav.,
28, 307-321
- Van Den Assen, J. (1967) Territory in the tree-spined stickleback

- Gasterosteus aculeatus 1.: An experimental study in intra-specific competition. Ed: Stokes, A. W. (ed) (1974) Territory. Dowden, Hutchinson & Ross, Inc. Pa.
- Waltz, E. C. (1982) Resource characteristics and evolution of information centers. Am. Nat., 119, 73-70
- Wilson, E. O. (1975) Sociobiology: The New Synthesis. The Belknap Press of Harvard University Press, Cambridge
- Wood, C. A. & Fyfe, F. M. (trans. y eds.) (1943) The Art of Falconry of Frederik II of Hohenstaufen. Stanford University Press. Stanford California
- Wynne-Edwards, V. C. (1964) Population control in animals. Sci. Am. Reprint 192