

150  
2ej.



**UNIVERSIDAD NACIONAL AUTONOMA DE MEXICO**

**FACULTAD DE CIENCIAS**

**FILOPATRIA Y REPRODUCCION TEMPRANA EN EL  
PAJARO BOBO DE PATAS AZULES Sula nebouxii  
UN ESTUDIO DE CUATRO AÑOS.**

**TESIS DE:**

**MARIA MARCELA OSORIO BERISTAIN**

**PARA OBTENER EL TITULO DE**

**BIOLOGA**

**MEXICO, D. F. 1988**



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.

## INDICE

### RESUMEN

I.- INTRODUCCION -----	4
1.- Filopatría y dispersión natal	
A.- Sistemas de apareamiento y filopatría	
A1.- Patrones de defensa de recursos y pareja	
B.- Endogamia óptima y dispersión natal	
2.- Reproducción temprana	
A.- Edad de la primera reproducción en aves marinas	
A1.- Edad y experiencia en el éxito reproductivo	
B.- Cortejo	
B1.- Función biológica	
II.- FILOPATRIA Y PRIMERA REPRODUCCION EN SULIDOS -----	15
III.- <u>Sula nebouxii</u> (PELECANIFORMES: SULIDAE) -----	17
1.- Descripción	
2.- Distribución geográfica	
3.- Epoca de reproducción	
4.- Sistema de apareamiento y reproducción	
A.- Territorio	
B.- Cortejo	
C.- Nidada	
D.- Fidelidad al sitio de anidación y a la pareja	
IV.- ZONA DE ESTUDIO: ISLA ISABEL -----	21
V.- OBJETIVOS -----	23
1.-Filopatría	
2.-Reproducción temprana	
VI.- METODOS -----	25
1.- Zona de trabajo	
2.- Revisiones	
A.- Recorridos adicionales	

3.- Anillación

- A.- Sistemas de anillación
- A1.- Pérdida de anillos

4.- Conducta prereproductiva

- A.- Observaciones conductuales
- B.- Confiabilidad interobservador

VII.- RESULTADOS ----- 31

1.- Filopatría

- A.- Dispersión natal
- B.- Selección del sitio dentro de la subcolonia
- C.- Influencia del sitio actual de los padres en la primera reproducción
- D.- Dispersión en la segunda reproducción

2.- Reproducción temprana

- A.- Regreso de los jóvenes a la Isla
- A1.- Edad de la primera reproducción
- B.- Tamaño de nidada
- C.- Éxito de eclosión
- D.- Supervivencia de las crías
- E.- Desarrollo de la conducta prereproductiva
- E1.- Conducta prereproductiva territorial
- E2.- Conducta prereproductiva de cortejo
- E3.- Eficacia en el cortejo

VIII.- DISCUSION ----- 46

1.- Filopatría

2.- Reproducción temprana

- A.- Regreso de los jóvenes a la Isla y edad de su primera reproducción
- B.- Tamaño de nidada
- C.- Éxito de eclosión
- D.- Supervivencia de las crías
- E.- Conducta prereproductiva territorial y de cortejo

IX.- Apéndices ----- 55

X.- Literatura citada ----- 62

XI.- Agradecimientos

## RESUMEN

Los patrones de filopatría y dispersión natal predominantes en cualquier población silvestre tienen efectos directos en su estructura genética. En la mayoría de las aves los machos jóvenes son filopátricos y las hembras se dispersan más del área natal. La filopatría y reproducción temprana fueron estudiadas en la colonia del bobo de patas azules Sula nebovicii, ave reportada como monógama y territorial en Isla Isabel, Nayarit, México. Durante 4 temporadas reproductivas (1982 a 1986) se mapeo con precisión el sitio natal de 396 crias marcadas individualmente con anillos de colores.

Hasta 1986 habían regresado a la Isla 11 machos y 13 hembras (6.1%) no reproductivos y 13 machos y 21 hembras (8.6%) reproductivos. Todos ellos se reprodujeron por primera vez en su subcolonia natal, y no se encontraron diferencias significativas en la dispersión natal de machos ( $\bar{x}=29.8$  m) y hembras ( $\bar{x}=40.7$  m) jóvenes. Ambos sexos demostraron una tendencia significativa de seleccionar un sitio cerca del natal.

Machos y hembras jóvenes regresaron a la Isla a edades de 1 a 4 años de edad. Las hembras regresaron a la Isla a edades significativamente más tempranas ( $\bar{x}=2.4$  años) que los machos ( $\bar{x}=2.7$  años), y se reprodujeron significativamente más jóvenes ( $\bar{x}=2.8$  años) que los machos ( $\bar{x}=3.1$  años). No hubo diferencias significativas en el tamaño de nidada de hembras grandes con más de una experiencia reproductiva (rango 1 a 3 huevos,  $\bar{x}=1.6$  huevos) y jóvenes de primera experiencia reproductiva (rango 1 a 2 huevos,  $\bar{x}=1.5$  huevos), aunque puede ser importante que ninguna

hembra joven puso 3 huevos. Los siguientes resultados se obtuvieron comparando aves grandes de ambos sexos contra jóvenes de ambos sexos: a) éxito de eclosión (no. de huevos eclosionados del total de huevos puestos), fué significativamente mayor en aves grandes (64.0%) que en jóvenes (43.4%), b) sobrevivencia de las crias hasta los 28 días, fué significativamente mayor en aves grandes (60.9%) que en jóvenes (39.1%), y c) proporción de nidadas exitosas, fué significativamente mayor en aves grandes (78.6%) que en jóvenes (42.9%). Al parecer la edad del ave y la experiencia reproductiva son un aspecto que influye en su éxito reproductivo.

Se hicieron observaciones de la conducta prereproductiva (hasta la puesta del primer huevo) de cortejo y de territorialidad de aves grandes y jóvenes. Se compararon las tasas de conducta (frecuencias/hora) de las aves grandes y de las jóvenes (machos y hembras por separado). En las hembras aunque no hubo diferencia significativa en las conductas de territorialidad y de cortejo registradas, las grandes tuvieron valores menores (territorialidad  $\bar{x}=1.1$ , cortejo  $\bar{x}=12.9$ ,  $n=4$ ) a las hembras jóvenes (territorialidad  $\bar{x}=2.2$ , cortejo  $\bar{x}=17.9$ ,  $n=4$ ) en las conductas registradas. En los machos tampoco hubo diferencia significativa en las conductas de territorialidad y de cortejo registradas, aunque los grandes tuvieron valores menores (territorialidad  $\bar{x}=3.9$ , cortejo  $\bar{x}=19.2$ ,  $n=5$ ) a los machos jóvenes (territorialidad  $\bar{x}=10.4$ , cortejo  $\bar{x}=32.2$ ,  $n=5$ ), en ambas conductas registradas. Por otro lado el cortejo de los machos grandes fué más eficaz que el cortejo de los jóvenes. Lo

anterior se determinó en base a que las conductas efectuadas por las parejas de los machos grandes en función de sus despliegues (tasa conductual efectuada por la hembra/tasa efectuada por el macho), tuvieron valores significativamente mayores ( $\bar{x}=0.6$ ,  $n=5$ ) que las conductas de cortejo efectuadas por las parejas de los machos jóvenes en función de sus despliegues ( $\bar{x}=0.2$ ,  $n=5$ ).

## INTRODUCCION

Una característica sobresaliente de algunos vertebrados es la dispersión de los juveniles del sitio natal al sitio de primera reproducción (Greenwood, Harvey y Perrins 1979), pero también se ha observado que los juveniles pueden permanecer o regresar al sitio natal para reproducirse (Oring y Lank 1984). Los patrones de dispersión predominantes en cualquier población silvestre, tienen efectos directos en la estructura genética de esa población (Baker y Marler 1980, en Oring y Lank, 1984), y por lo tanto podrían influir de manera importante en su evolución.

### 1.- Filopatría y dispersión natal

En 1980, Greenwood definió filopatría como la tendencia de los organismos juveniles a reproducirse "cerca" del sitio natal, y Shields (1982) propuso que un organismo es filopátrico si se reproduce por primera vez a una distancia menor de 10 ambitos hogareños del sitio natal (basandose para esta definición en un criterio operacional). Sin embargo, la primera definición de filopatría es ambigua, y en la segunda, el ámbito hogareño en algunas especies (p. ej., en aves marinas), puede abarcar varios km, y por más distancia que los individuos se dispersen, siempre se reproduzcan filopátricamente. Por lo tanto, para el presente trabajo se consideró filopátricos a los individuos que regresaron para su primera reproducción a la subcolonia natal (ver secciones IV y VI,1). El término de dispersión natal se define según Greenwood y Harvey (1982) como la distancia entre el sitio natal y el sitio de primera reproducción.



Los primeros estudios de dispersión, centraron su atención en el problema de si los juveniles regresan a su área natal o se dispersan para su reproducción (Packer 1975 y 1979, Waser y Jones 1983, Lincoln 1934 en Greenwood, Harvey y Perrins 1979). En aves, estudios recientes indican que en muchas especies, los machos son relativamente más filopátricos que las hembras, y estas en su primera reproducción, se dispersan más del área natal (Greenwood 1980, Tabla 1). Pero en general las aves marinas coloniales manifiestan una baja proporción de dispersión natal (por ej. Laridae, Austin 1951, Mills 1973, Chabrzyk y Coulson 1976, Diomedidae, Fisher 1971), viven comunmente en medios estables, y según Greenwood (1980), son filopátricas.

Tabla 1  
Resumen de la información sobre dispersión natal en aves.  
Machos (M) y Hembras (H). \* El % restante no se encontró.  
n= número de crías anilladas

Familia	Especie	Localidad	Años de estudio	Sexo que se dispersa más	Apoyo empírico	Fuente
Anatidae	<u>Lagopus lagopus</u>	Isla Tranoy Noruega	1960-69	H	40% M y 20% H - anidaron en su área natal * (n=1 176)	Myrberget (1986)
	<u>Chen c. caeruleascens</u>	Bahia Hudson Canada	1966-71	H	0.10% M y 2.70% H anidaron en colonia natal * (n=7 843)	Cooke y Prevett - (1975)
	<u>Actitis macularia</u>	Isla Little Pelican E.U.A.	1973-80	Ambos	4.1% M y H anidan en su área natal * (n=375)	Oring (1982)
	<u>Centrocerus urophasianus</u>	Monte Cold Spring E.U.A.	1981-84	Ambos	25% M y 25% H - anidaron en una área de aprox.- 7.4 km alejados de la natal * (n=175)	Dunn y Braun (1985)

Tabla 1 (continuación)

Familia	Especie	Localidad	Años de estudio	Sexo que se dispersa más	Apoyo empírico	Fuente
Diomedidae	<u>Diomedea</u> <u>inutabilis</u>	Islas leeward Hawaii	1961-69	H	26.46% M y 9.2% H anidaron cerca de su sitio natal $\bar{x}=18.9$ m y H $\bar{x}=20.0$ m * (n=250)	Fisher (1971)
Laridae	<u>Larus</u> <u>novaeollandiae</u>	Península de Kaikoura, Nueva Zelanda	1958-69	H	5.0% M y 3.0% H anidaron en el área natal, (1-milla aprox.) * (n=23 298)	Hills (1973)
	<u>Larus</u> <u>argentatus</u>	Isla May Reino Unido	1966-74	H	77% M y 54% H - se encontraron en su área natal * (n=13 010)	Chabrzyk y Coulson (1976)
Muscicapidae	<u>Turdus</u> <u>merula</u>	Hertfordshire Reino Unido	1953-75	H	85% M y H anidaron a menos de 3 km de su área natal los H se dispersan menos * (n=225)	Greenwood y Harvey (1976)
Paridae	<u>Parus</u> <u>major</u>	Wythan Reino Unido	1964-75	H	M se dispersan - $\bar{x}=58$ m y H $\bar{x}=879$ m (n=900) *	Greenwood (1979) -
Parulidae	<u>Dendroica</u> <u>kirtlandii</u>	Michigan E.U.A.	1932-65	Ambos	1.1% M y H se vieron en su colonia natal * (n=286)	Berger y Redebaugh (1968)
Scolopacidae	<u>Tringa</u> <u>totanus</u>	Reino Unido	1979-84	Ambos	9.8% M y H anidaron en un área de 1 km del sitio natal * (n=1 277)	Thompson (1986)
	<u>Calidris</u> <u>pusilla</u>	Bahía La Perouse Canada	5 años	M	2.1% M y 2.9% H anidan en su área natal, M $\bar{x}=549$ m, H $\bar{x}=204$ m * (n=375)	Gratto et al (1985)

En años recientes se ha desarrollado gran interés en las diferencias de los patrones de filopatría y dispersión natal de machos y hembras, y se han elaborado diferentes teorías ecológicas y conductuales para explicar dicho sesgo (Greenwood 1980, Greenwood y Harvey 1982, Shields 1982, Moore y Ali 1984, Liberg y Von Schatz 1985, Dobson y Jones 1985).

#### A.- Sistemas de apareamiento y filopatría

Los sistemas de apareamiento son el contexto social en el cual ocurre la formación de pareja (Huntingford 1984), y son clasificados según Barash (1982) en: promiscuidad (machos y hembras se aparean indistintamente con diversos miembros del sexo opuesto); monogamia (unidad reproductiva de un macho y una hembra); poligamia (unidad reproductiva de un individuo de un sexo y varios del opuesto), subdividida en poliandria (hembra con varios machos) y poliginia (macho con varias hembras). Sin embargo, la clasificación anterior no es inflexible, pues en la naturaleza ocurren frecuentes gradaciones en la forma de apareamiento de las especies.

#### A i.- Patrones de defensa de recursos y pareja

En aves, el 91% de las especies tienen un sistema de apareamiento monógamo y territorial (Lack 1967), que se correlaciona con la tendencia en los machos a la filopatría, y siendo las hembras las que se dispersan, con algunas excepciones como en Anatidos y Scolopácidos (Greenwood 1980, Cook y Davies 1983, Anderson 1986). Esta estructura social implica la defensa de recursos por el macho para atraer a su pareja. Si los machos juveniles regresan para su reproducción al sitio natal, tendrán

conocimiento de las condiciones ambientales de esa localidad (incluyendo comida, sitios de resguardo, distribución de depredadores, proximidad a parientes cercanos). De esta manera estarán más adaptados a ella, y será menos costoso conseguir recursos para atraer a la hembra, en términos de mayor facilidad para adquirirlos (Greenwood 1980). En aves poliginicas (p. ej., Galliformes), la filopatría se presenta en los machos, quienes defienden un territorio y están sujetos a fuerte selección sexual por las hembras. En aves poliándricas (p. ej., Phalaropodínidos), son las hembras quienes regresan al área natal y compiten entre sí por acceso a los machos atrayendo a su pareja en parte por las cualidades de su territorio (Oring y Lank 1984).

No existe el suficiente apoyo empírico para explicar la tendencia a la filopatría en los machos o en las hembras. Los diferentes argumentos que se deben considerar son:

a) Ambos sexos probablemente pueden ganar con la familiaridad al sitio. Los posibles beneficios son 1) la relativa facilidad con la que el individuo filopátrico puede adquirir los recursos (incluyendo un territorio de anidación) necesarios para atraer a la pareja, y 2) que en algunos casos el permanecer con parientes cercanos puede ayudar en asegurar un territorio (Greenwood 1980, Woolfenden y Fitzpatrick 1976).

b) El sesgo filopátrico y de dispersión natal hacia uno u otro sexo, está influenciado por el sistema de apareamiento de las especies. Un sistema que involucra la repartición de recursos entre los machos previo a la selección de pareja por las hembras (la mayoría de las aves), resulta en una dispersión natal

de las hembras. Estas normalmente no sufren el costo que implica el establecer un territorio; en lugar de eso, escogen entre los recursos ofrecidos por los diferentes machos. Más aun, cuando las hembras son el sexo limitante su potencial de rechazar a un macho en particular o los recursos que le ofrece, es mayor que el potencial de rechazo de los machos hacia las hembras. El costo de la dispersión de los machos es extremadamente alto (en términos de conseguir sitios reproductivos y pareja) y se espera entonces que las hembras sean las que se dispersen de su sitio natal (Greenwood 1980).

#### B.- Endogamia óptima y dispersión natal

El resultado más obvio de la endogamia (apareamiento entre individuos con ancestros comunes, Falconer 1986) es el incremento en la consanguineidad en los descendientes (compartir muchos alelos idénticos por ascendencia común), lo que favorece la expresión de alelos recesivos letales en la población, además de conducir a la depresión endogámica que reduce su valor de adecuación media de características asociadas con el éxito reproductivo y/o la eficiencia fisiológica (Falconer 1986).

La depresión endogámica es un fenómeno ampliamente conocido por los criadores de animales domésticos, pero la evidencia empírica de su ocurrencia en la naturaleza es particularmente escasa (Bulmer 1973, Greenwood et al 1978), lo que no impide que se considere como un fenómeno que puede ocurrir en cualquier especie con reproducción sexual sujeta a altos niveles de endogamia (Shields 1982). La dispersión natal de uno de los sexos podría ser promovida por selección natural al reducir los

riesgos de la depresión endogámica. Incluso algunos autores proponen que la dispersión natal de uno u otro sexo funciona en parte como un mecanismo para evitar la endogamia (Howard 1960, Lidicker 1962, Greenwood y Harvey 1976).

Sin embargo, la endogamia no siempre resulta ser un fenómeno deletéreo. En teoría, la reproducción endogámica incrementa la probabilidad de que los individuos de la población tengan un mayor número de genes iguales y algunos comportamientos altruistas puedan extenderse al existir interés común en promoverlos (Wade y Breden 1981, Seger en Moore y Ali 1984).

Los procesos de reproducción sexual permiten que los genes de un acervo génico se mezclen en cada generación y se recombinen en diversos arreglos nuevos, produciendo variabilidad genética. La tasa potencial de evolución de una población sexual es mayor que la de un grupo de organismos asexuales. Desde el punto de vista de un individuo, la reproducción sexual es costosa dado que los genes de las células germinales de cada organismo deben mezclarse con los de otro durante la meiosis de la generación filial, y esta por consiguiente es portadora de sólo la mitad de los genes de cada progenitor (Maynard Smith 1978, Pianka 1982). Otra desventaja proviene del costo implicado en la recombinación genética de los alelos parentales, estos se mezclan en la generación filial y forman un nuevo genoma, rompiendo con las combinaciones génicas parentales coadaptadas a diferentes loci y con diferentes historias selectivas. Bateson (1978, 1980) y Shields (1982) propusieron que la endogamia puede ser un fenómeno adaptativo, dado que la reproducción sexual implica costos y

beneficios en términos de lo ya mencionado y la reproducción endogámica puede ser una manera de optimizar la relación costo/beneficio en una población.

Debido a la reproducción sexual endogámica, la semejanza genotípica entre individuos de una población se incrementa. Al tiempo que se evita el "ratchet" de Muller (proceso de acumulación de mutaciones en especies asexuales), se maximiza la conservación y fiel transmisión de los genomas de ambos padres (que al ser endogámicos se incrementa la probabilidad de tener alelos iguales). De esta manera la generación filial hereda alelos probados por selección y coadaptados al medio, disminuyendo el costo de la reproducción sexual al incrementarse su adecuación en un medio estable (Shields 1982).

## 2.- Reproducción temprana

La selección natural favorece a los individuos que transmiten copias de sus genes en mayor cantidad a las generaciones futuras. Esto demanda una distribución apropiada de los recursos entre los requerimientos conflictivos de reproducción y sobrevivencia. El resultado de ésta distribución es la historia de vida de la especie, la cual puede mostrar cambios conductuales, fisiológicos, de desarrollo, o genéticos dependiendo de las condiciones ambientales (Horn y Rubenstein 1984).

### A.- Edad de la primera reproducción en aves marinas

La edad a la cual un ave se reproduce por primera vez es sólo parte de la estrategia seguida durante la historia de vida de la especie. Puede ser variable, aún entre individuos de una

misma especie (Nelson 1983). En general las aves marinas son consideradas de larga vida pudiendo alcanzar edades de más de 20 años (Nelson 1983), y aunque en cada especie, alcanzar la madurez sexual puede tardar varios años, esto puede no ser la limitante principal para empezar a reproducirse. Lo anterior en términos de que las demandas particulares impuestas durante el período reproductivo cómo son: el establecimiento de un territorio, la formación y mantenimiento de la pareja, el cuidado paterno, y el aprendizaje de las técnicas forrajeras de la especie, son las limitantes para que un ave se pueda reproducir (Nelson 1978). Desde el punto de vista del individuo, este debe seguir una estrategia reproductiva que maximice su adecuación de por vida. Por ejemplo, la edad de la primera reproducción es conocida en varias aves pelecaniformes: fragatas, 7 a 11 años, pelicanos 2 a 3 años, cormoranes 2 a 3 años (Nelson 1978).

#### A 1.- Edad y experiencia en el éxito reproductivo

Estudios efectuados en aves de larga vida como son varias especies marinas (p. ej., aves del trópico, gaviotas, pingüinos, etc.), muestran que la edad y experiencia reproductiva de las aves pueden influir marcadamente en su biología reproductiva. Particularmente se ha demostrado que el éxito reproductivo (p. ej., poner nidadas más grandes y obtener más crias hasta la edad de volar) de los individuos de mayor edad y que han tenido la oportunidad de reproducirse en varias ocasiones (aumentando con esto su experiencia reproductiva), es mayor que en aves jóvenes y sin experiencia reproductiva. Lo anterior en términos de que las aves de mayor edad y experiencia, en general tienen más capacidad



para criar a su descendencia que las aves jóvenes (Coulson 1966, Lack 1966, Mills 1973, Ollason y Dunnet 1978).

## B.- Cortejo

En el presente estudio se mantuvo el interés de comparar la conducta de cortejo de aves de primera reproducción y aves con más de una experiencia reproductiva, para conocer el desarrollo de la conducta reproductiva.

El cortejo en aves monógamas es toda la actividad previa a la puesta de huevos que además de coordinar la cópula, ha evolucionado por que promueve la adquisición, selección y retención de la pareja (Hunt 1980). La modalidad sensorial utilizada por las diferentes especies en el cortejo, depende de la naturaleza de su ambiente y de la historia evolutiva de la especie. Las aves tienen el sentido de la vista muy desarrollado y generalmente atraen a su pareja con despliegues conspicuos y/o sonidos (llamados característicos y estereotipados, Hinde 1956).

### B 1.- Función biológica

Los despliegues de cortejo hacen al actor evidente a la pareja. Típicamente los machos son mas activos, y sus despliegues inducen una respuesta sexual en la hembra (Tinbergen 1951). El significado último del cortejo al menos en especies que forman pareja y tienen cuidado parental, involucra una mutua valoración de parte de ambos sexos, y como causa próxima implica un proceso de mutuo convencimiento y superación de la renuencia (Dawkins y Krebs 1978). En aves monógamas de larga vida (p. ej., Rissa tridactyla, Coulson 1966, Puffinus puffinus, Broke 1978, en Greenwood 1980), las parejas permanecen juntas de un año a otro,

aumentando su éxito reproductivo en sucesivas temporadas (Nelson 1978, Lack 1966, Kepler 1969, Mills 1973, Chabrzyk y Coulson 1976, Darley et al 1977, Hunt 1980, Coulson y Thomas 1983).

En los sólidos, como en la mayoría de las aves marinas coloniales, los patrones conductuales de cortejo son ritualizados y altamente estereotipados. Se ha sugerido que la complejidad y las restricciones espaciales involucradas en el estilo de vida colonial, implican una forma de comunicación muy elaborada, que ha evolucionado de patrones preexistentes. Estos se asocian en principio con simples categorías funcionales como: locomoción, movimientos de acomodación, forrajeo, vuelo, despegues y aterrizajes, etc., que se han modificado (en tiempo, forma y plano), combinado y exagerado hasta ser conductas no ambiguas y características durante el cortejo (Van Tets 1965).

## II.- FILOPATRIA Y PRIMERA REPRODUCCION EN SÚLIDOS

En los sólidos la información disponible sobre filopatria y edad de la primera reproducción, es especulativa y poco cuantitativa, y para cubrir estas deficiencias, es necesario, realizar estudios a largo plazo que involucren sistemas de marcaje individual (por ej. anillación). Con estos sistemas, se le otorga una identidad a cada individuo marcado, con la cual se podrá seguir su historia en términos ecológicos y conductuales.

Filopatria. Con los datos que se conocen en los sólidos es difícil interpretar el grado de filopatria existente en las diferentes especies, y más aun si existe sesgo hacia uno u otro sexo. Sin embargo, Nelson (1978) mencionó que en esta familia de aves, en general existe fidelidad al sitio natal (reproducirse cerca del sitio natal), y que pueden ser filopátricos. Con respecto al último punto, sólo aportó algunos datos, p. ej., en Sula bassana, el 95% de los machos y hembras anillados (n=150) que anidaron de 1961 a 1963 en Bass Inglaterra, se reprodujeron en su colonia natal.

Edad de la primera reproducción. La información al respecto está resumida en la tabla 2 y esta basada en Nelson (1978) excepto cuando se especifique otro autor. Los datos obtenidos indicaron que en general la edad de la primera reproducción en los sólidos puede variar de los 2 a los 6 años. Sin embargo, estos resultados no deben tomarse como definitivos pues generalmente se basaron en observaciones poco cuantitativas.

Tabla 2  
Edad de la primera reproducción en sulidos

Espece	Localidad	Año de estudio	Edad de primera reproducción	Comentarios
<u>Sula bassana</u> <u>Bassana</u>	Bass, Inglaterra	1966	4 y 5 años (n=45)	Una alta proporción anidó
<u>Sula bassana</u> <u>capensis</u>	Islas Malagas, Africa	1960's	2 y 3 años (n=28)	Aun con plumaje juvenil
<u>Sula bassana</u> <u>serrator</u>	Islas Kidnappers, Oceania	1950's	5 y 6 años (n=23)	No todos se reproducen (Wodzicki y Stein 1958)
<u>Sula</u> <u>leucogaster</u>	Atolón de Johnston, Inglaterra	1960's	3 años (n=1 M)	La edad fue calculada por el plumaje (Wodzicki 1967)

### III.- ESPECIE ESTUDIADA: Sula neboxii (PELECANIFORMES; SULIDAE)

La información de este capítulo esta basada en Nelson (1978), excepto cuando se especifique otro autor.

#### 1.- Descripción

El bobo de patas azules (Sula neboxii) es una ave de 80 a 85 cm de largo, con pico alargado y puntiagudo, alas largas y angostas, cola larga y patas palmeadas de color azul. El plumaje de la cabeza y del cuello tiene tonos jaspeados cafés y blancos, el pecho y el abdomen son blancos. Los sexos son similares en apariencia, excepto por que la hembra es mayor en tamaño, su pupila aparente es grande y estrellada, y su voz es ronca y fuerte. El macho es más pequeño, su pupila aparente es pequeña y redonda, su voz es un silbido agudo de bajo volumen.

#### 2.- Distribución geográfica

Esta ave se distribuye en Islas del Pacifico tropical americano, en Hawaii y desde el Golfo de California hasta Perú.

#### 3.- Epoca de reproducción

En Isla Isabel, Nayarit, la anidación es de febrero a julio. El inicio del cortejo ocurre en invierno y el periodo de puesta de mayor intensidad es a finales de marzo. En los meses de junio y julio los juveniles ya vuelan. En general la periodicidad promedio con que se reproducen en la Isabel es de 11 meses (rango de 8 a 14 meses, n=26 parejas, Castillo y Chávez-Peón 1983).

#### 4.- Sistema de apareamiento y reproducción

El bobo de patas azules es una ave gregaria y territorial que cria en parejas siendo posiblemente monógama. Anida en

colonias de talla y densidad variables que se subdividen en grupos (subcolonias). En Isla Isabel la colonia del patiazul se encuentra dividida en tres subcolonias claramente identificables; la subcolonia de Costa Fragatas, la del Cerro del Faro y la de Playa de Las Monas (Fig.1).

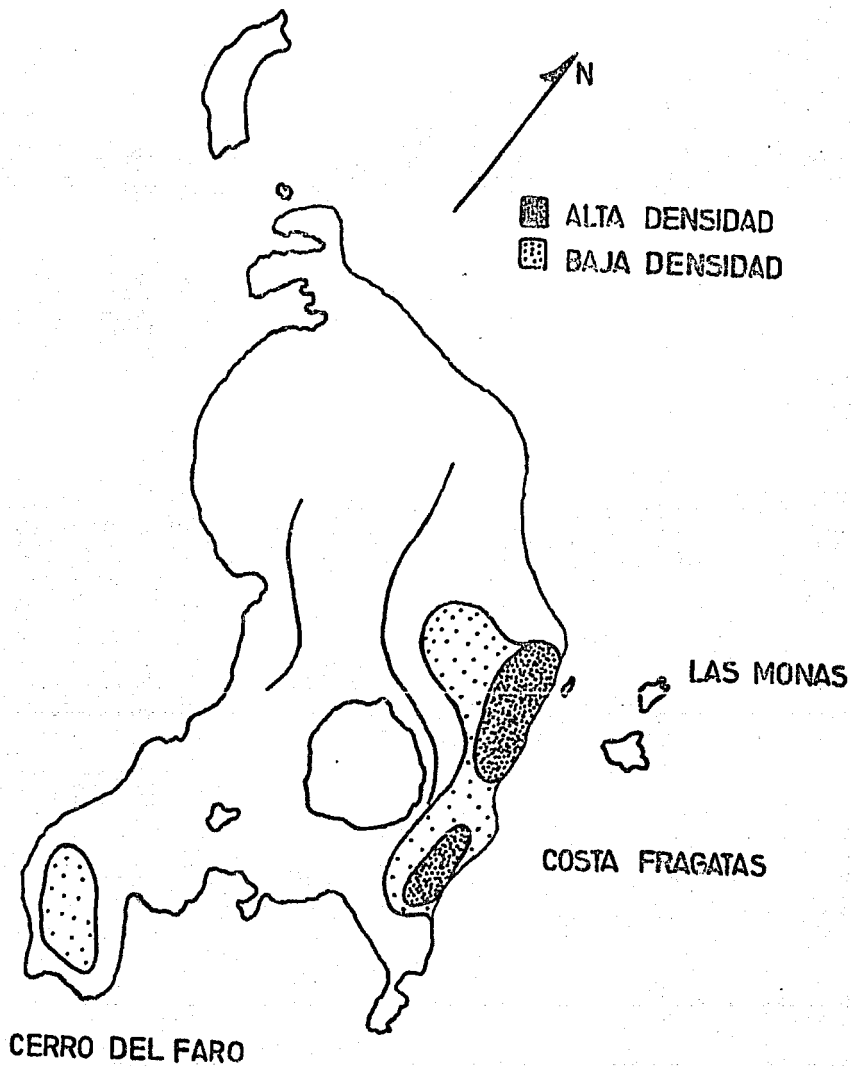
#### A.- Territorio

Al empezar la época de reproducción, el macho adquiere un territorio de anidación en donde posteriormente se incuban los huevos y se crían los pollos hasta poco antes de volar. El territorio (unos cuantos metros cuadrados de suelo o roca alrededor del nido), cuando se establece la pareja es defendido por ambos sexos desde antes de la puesta con despliegues de amenaza ritualizados en los cuales las aves erizan las plumas, extienden y baten ambas alas de manera violenta, lanzan el pico hacia el intruso y agitan vigorosamente la cabeza en sentido vertical. Las disputas territoriales rara vez llegan al contacto físico (González y Osorno 1987).

#### B.- Cortejo

El macho del bobo de patas azules ejecuta despliegues estereotipados al inicio de la temporada reproductiva. Cuando la hembra lo advierte, principian despliegues repetitivos y conspicuos que involucran movimientos exagerados de caminata alrededor del territorio levantando las patas, inclinaciones de cabeza hacia un lado, agitaciones de cabezas dándose mutuos golpeteos. Además posturas como colocar el pico contra el pecho, aletear con la cola levantada y el pico apuntando al cielo con vocalizaciones roncadas (hembra) y silbidos agudos (macho).

FIG. 1  
ZONA DE ANIDACION DEL BOBO DE PATAS  
AZULES



ESCALA 1cm=100m

También movimientos de construcción de nido levantando objetos o plumas con el pico.

### C.- Nidada

Ambos padres participan en la incubación y cuidado de las crias. En Isla Isabel, Castillo y Chávez-Peón (1983) reportaron que el bobo de patas azules pone de uno a tres huevos con intervalos promedio de 5.2 días entre cada uno. Los huevos tardan en promedio 40.9 días en eclosionar.

La incubación comienza desde que es puesto el primer huevo, por lo que las crias de un nido son de diferente edad y tamaño, lo que puede facilitar la eventual reducción adaptativa de la nidada (Drummond et al 1986), que en esta especie se ha reportado como facultativa.

El periodo entre el nacimiento y el vuelo de los juveniles de la Isabel es de 102 días en promedio (rango de 80 a 121 días, n=14, Castillo y Chávez-Peón 1983). La sobrevivencia hasta los 28 días de edad es de 49.3% (n=108 crias), esta edad de sobrevivencia fué utilizada como criterio por que el 95% de muertes de las crias en la subcolonia ocurrieron durante ese intervalo (ver sección VII,2D).

### D.- Fidelidad al sitio de anidación y a la pareja

Definición: tendencia de los organismos a reproducirse cerca del sitio de reproducciones anteriores y con la misma pareja (Greenwood 1982).

En Isla Isabel Castillo y Chávez-Peón (1983) encontraron anidando en un radio de no más de 2 m del nido del año anterior a 8 parejas anilladas, a una pareja, y a 4 hembras y un macho los



vieron anidando entre 5 y 15 m de su sitio de anidación del año anterior. De 50 parejas anilladas en 1981, 10 mantuvieron la misma pareja en la temporada siguiente y el resto de los anillados no se encontró, (posiblemente por pérdida de anillos).

#### IV.- ZONA DE ESTUDIO: ISLA ISABEL

Este capítulo está basado, excepto cuando se especifique otro autor, en las descripciones de Ruiz (1977), y Gaviffo y Uribe (1978).

La Isabel es una pequeña Isla (1.8 km X 0.7 km ) del estado de Nayarit, de origen volcánico reciente (cuaternario). Se localiza a 70 km del puerto de San Blas, a los 21 52' N y a 105 54' O y a 61.5 km de las Islas Marias. Tiene forma irregular, las principales elevaciones son al O el Cerro del Acantilado (85 m), al NE el Cerro de los Pelícanos (75 m), al S el Cerro del Faro (40 m), al NO el Cerro Pelón (semicírculo de material volcánico que está separado de la Isla) y al NE, las Monas dos rocas volcánicas que sobresalen del mar unos 40 m. Las principales planicies son dos depresiones centrales, la Planicie Norte y la Planicie Oriental. La Isla cuenta con 4 playas, siendo la situada frente a Las Monas ("Playa de Las Monas") y la Playa del Campamento Tiburonero las mayores.

El clima, según la clasificación de Koeppen y modificado por García (1983) es tropical con lluvias en verano de mayo a septiembre (Aw).

La Isla se encuentra casi totalmente cubierta por vegetación, principalmente de dos tipos: un bosque extenso y continuo con dos especies arbóreas, ruache (Crataeva tapia) y la Euphorbiacea (Euphorbia schlenchtendalli), y manchones de pastizal pertenecientes a la familia Gramineae y Cyperaceae. La vegetación original ha sido substituida en pequeñas zonas por especies introducidas por el hombre: caña de azúcar, plátano,

limón, piffa, y coco.

La Isla es un importante sitio de anidación de aves marinas reportándose como especies residentes: bobo de patas azules (Sula neboxii), bobo café (Sula leucogaster), bobo de patas rojas (Sula sula), fragata (Fregata magnificens). Las especies migratorias son: pelicano café (Pelecanus occidentalis), gaviota (Larus heermanni), pericota (Sterna fuscata), golondrina café (Anous stolidus), rabijunco (Phaeton aetherus) además de algunas especies terrestres de passeriformes, columbiformes y apodiformes.

Se reportan 5 especies de reptiles, iguana café (Ctenosaura pectinata), iguana verde (Iguana iguana), lagartija espinoza (Sceloporus clarki), lagartija rayada (Cnemidophorus costatus), falso coralillo (Lampropeltis triangulum).

La fauna introducida es el gato domestico (Felis catus) y la rata casera (Rattus rattus).

## V.- OBJETIVOS

### 1.- Filopatría

Determinar si:

1.- el bobo de patas azules es o no filopátrico, registrando si las aves que nacieron en la Isla regresan para reproducirse como adultos jóvenes a la subcolonia natal.

2.- difiere la dispersión natal de los machos y de las hembras adultos jóvenes.

3.- los adultos jóvenes anidan cerca del sitio natal, o al azar en los sitios de anidación disponibles (ver sección VII,1B), analizando machos y hembras por separado.

4.- hay diferencias en la dispersión del sitio natal en el primer año reproductivo con respecto al segundo año.

5.- los adultos jóvenes se reproducen cerca del sitio natal o cerca del sitio de anidación de sus padres en la misma temporada reproductiva, analizando machos y hembras por separado.

### 2.- Reproducción temprana

1.- determinar la edad de la primera reproducción de machos y hembras filopátricos, y si existen adultos jóvenes que regresan a la Isla y no se reproducen.

2.- comparar adultos jóvenes con adultos grandes (aves registradas reproduciéndose en más de una ocasión en las diferentes temporadas de 1982 a 1986) con respecto a:

a.- el tamaño de nidada, en hembras.

b.- el éxito de eclosión (no. de huevos eclosionados del total de huevos puestos).

c.- la sobrevivencia de las crías y el éxito reproductivo.

d.- la conducta prereproductiva (hasta la puesta del primer huevo) de cortejo y territorialidad, analizando machos y hembras por separado.

## VI.- METODOS

### 1.- Zona de trabajo

En 1982, se establecieron 34 cuadrantes contiguos de aproximadamente 20 X 20 m (13 600 m) en la subcolonia del bobo patiazul cerca de la Playa de Las Monas, (Fig.2). Los cuadrantes se numeraron y definieron por árboles numerados en sus esquinas.

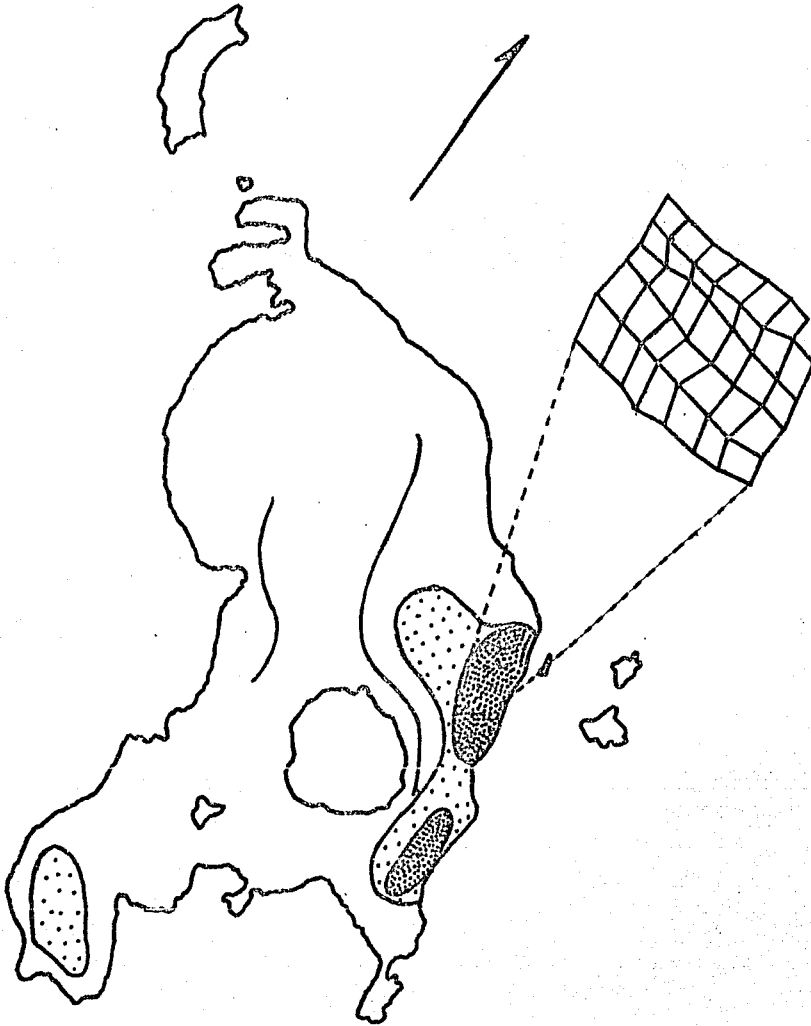
### 2.- Revisiones

Durante las temporadas reproductivas de 1982 a 1986, dos personas hicieron recorridos en la zona de trabajo, cada 3 días en 1982 (de abril a junio) y 1984 (de abril a julio), cada 4 días en 1983 (de marzo a julio), diario en 1985 (de marzo a junio) y cada 6 días en 1986 (de marzo a julio). Se clavó una estaca con un número consecutivo a cada nido, considerado como cualquier sitio ocupado por huevo(s) o cria(s). Se registró la distancia del nido en metros y su desviación angular del Norte con respecto al árbol numerado más cercano o accesible.

Las revisiones empezaron siempre a las 0600 hrs, y en cada nido se registró: a) el número individual del macho y el de la hembra en caso de que tuvieran anillos (ver sección VI,3A); b) el número de huevos y su orden de puesta (1, 2 y 3) pegándoles etiquetas de diferente color; c) el número de crias y su orden de eclosión amarrándoles a la pata un trozo de cable de diferente color. Cuando el grosor de su pata lo permitió (aproximadamente entre las 6 y 7 semanas de edad y, cuando las crias mostraron comienzos de plumas primarias), el cable fué cambiado por anillos permanentes con código individual (ver sección VI,3 y 3A). Un nido se consideró abandonado después de 3 revisiones sin huevo(s)

FIG. 2

AREA DE ESTUDIO  
(PLAYA LAS MONAS)



1: 3217

ESCALA 1cm:100 m.

o cria(s) y en 1986 después de 2.

En estas revisiones, también se incluyeron los nidos encontrados en un radio de aproximadamente 15 m fuera de la zona de trabajo si uno de los adultos tenía anillos.

#### A.- Recorridos adicionales

Durante las temporadas reproductivas que abarcó el estudio (excepto la de 1985), se hicieron recorridos adicionales por la Isla en los cuales se buscaron aves anilladas, anotando su identidad y localización. De 1982 a 1984, los recorridos fueron semanales, y en 1986 cada 3 días.

#### 3.- Anillación

En recorridos de anillación en la zona de trabajo, en las temporadas de 1982 a 1986, dos personas anillaron aves adultas y crias móviles de aproximadamente 6 y 7 semanas de edad (cuyas patas habían alcanzado el tamaño adulto). En 1985 y 1986 únicamente se anillaron crias. Las frecuencias de los recorridos se determinaron en función de la abundancia de aves por anillar.

En 1982 se anillaron un total de 130 crias y 232 adultos; en 1983 (ver año del Niño en González y Osorno 1987) 15 crias y 167 adultos; en 1984, a 194 crias y 23 adultos y en 1985 se anillaron 57 crias.

#### A.- Sistema de anillación

El sistema de anillación se basó en la correspondencia entre un color y un número, usando 3 anillos de plástico (PVC) en cada ave (sellados con pegamento de contacto), dos en la pata izquierda y uno en la derecha. De ésta forma a cada ave se le asignó un número individual entre 001 y 999. Los colores fueron:



0 Blanco	3 Rojo	6 Azul	9 Verde claro
1 Amarillo	4 Café	7 Verde	
2 Naranja	5 Negro	8 Azul claro	

El número de anillo fué leído de arriba hacia abajo, empezando con la pata izquierda. Por ejemplo:

<u>IZQ</u>	<u>DER</u>	<u>IZQ</u>	<u>DER</u>
Verde		Rojo	
Azul	Blanco	Rojo	Rojo
760		333	

Con este sistema se puede identificar al individuo incluso a distancia. Se registró la identidad de los individuos ya anillados, únicamente cuando el observador estaba completamente seguro de los colores, y se verificó en revisiones posteriores.

#### A 1.- Pérdida de anillos

Para el presente trabajo, fué fundamental que las aves conservaran sus 3 anillos, pues solamente así se pudo seguir su registro, y conocer su historia individual desde el momento de su anillación. Sin embargo el sistema que se utilizó no fué infalible, ya que las aves perdieron anillos. Con el objeto de estimar si la pérdida afectó el tamaño de muestra para el presente estudio, se calculó su porcentaje de pérdida. Lo anterior únicamente se realizó para el primer año (1982 a 1983) pues con el sistema de anillación utilizado no se puede saber el año de anillación de un individuo una vez que este perdió cualquier anillo. Debido a esto, únicamente en la temporada de 1983 se supo con seguridad que las aves que perdieron algún anillo, fueron individuos que se anillaron el año anterior. Por otro

lado, el regreso a la Isla en la temporada de anidación es más seguro en aves ya reproductivas que en aves sin previa experiencia en la reproducción, así que en el análisis de pérdida de anillos, únicamente se tomaron en cuenta a las 232 aves adultas que se anillaron en 1982.

En 1983, regresaron a la Isla un total de 185 aves con anillos, estas debieron reunir un total de 555 anillos ( $185 \times 3$ ), sin embargo, 168 aves tuvieron tres anillos y 17 dos anillos (ninguna tuvo un sólo anillo). Así que se perdieron 17 anillos, o un 3.0% del total de anillos que debieron recuperarse. Los resultados obtenidos indicaron que al menos durante el primer año de estudio, la pérdida de anillos fué baja, y aunque seguramente se incrementó en los segundos, terceros y cuartos años de vida del anillo, para los fines del presente estudio, los resultados no fueron afectados como para cambiar las conclusiones. Además en la muestra de anillos perdidos, a ningún individuo le faltaron dos, esto hace suponer que la probabilidad de pérdida de los 3 anillos fué también pequeña o nula. En base a lo anterior, se puede suponer que existen pocas posibilidades de que un individuo no se hubiera tomado en cuenta para la muestra del presente análisis (por haber perdido todos sus anillos) sesgando con ello los resultados.

#### 4.- Conducta prereproductiva

Durante la temporada reproductiva de 1984, diariamente se hicieron recorridos dentro y fuera de la zona de trabajo. Se buscaron individuos con 3 anillos: adultos grandes (aves registradas reproduciéndose en más de una ocasión en la Isla) y

adultos jóvenes (anilladas desde crías) con las siguientes características:

- a.- que mostraran despliegues conductuales de cortejo.
- b.- que no hubieran formado nido (puesta del primer huevo).

De cada individuo se registró: el número (anillos), sexo, año de anillación e identidad. Además se marcó con una estaca numerada el área donde se localizó al anillado. La muestra de adultos grandes fué de 13 machos y 5 hembras, y la de adultos jóvenes fué de 8 machos y 7 hembras (Apéndice A).

#### A.- Observaciones conductuales

Al inicio de la temporada reproductiva (marzo-mayo, 1986), dos observadores sentados discretamente a una distancia entre 10 y 15 m observaron focalmente (Altmann 1974) las frecuencias absolutas en cada hora y anotaron en hojas de registro divididas en periodos de tres minutos los despliegues prereproductivos de cortejo (apuntando al cielo, levantando las patas, volteando hacia un lado, golpeteos mutuos, postura de pelcano, construcción simbólica del nido y cópula, Apéndice B), y de territorialidad (amenaza de pico abierto, movimiento de cabeza de si, batido de alas y golpeteo de picos, Apéndice B).

Durante los primeros dos días de registro se observó de manera continua a 2 adultos jóvenes (macho y hembra) durante las horas de luz (0600-1800), relevandose cada 2 horas. Se obtuvieron curvas de frecuencia de conductas por hora, que a ojo indicaron los periodos de mayor actividad de los anillados (0600-0900 y 1500-1800). A partir de entonces, las observaciones se hicieron en esas horas.

Cada observador registró a dos o tres anillados por un período máximo de 15 días consecutivos, o hasta la puesta del primer huevo, lo que ocurriera primero. En los adultos grandes machos se registró un total de 539 hrs de observación ( $\bar{x}=41.5$ , d.e.=20.3, n=13), en las hembras se observó 188.5 hrs ( $\bar{x}=37.7$ , d.e.=27.9, n=5). En los adultos jóvenes machos se registró un total de 279.5 hrs de observación ( $\bar{x}=34.9$ , d.e.=27.5, n=8), en las hembras se observó un total de 490 hrs ( $\bar{x}=30.1$ , d.e.=27.0, n=7). Si el anillado desaparecía del área de despliegues durante los días de observaciones, su registro se daba por terminado.

#### B.- Confiabilidad interobservador

Se realizaron 15 horas de registros de confiabilidad entre 2 observadores, 8 horas al inicio de la investigación, y 7 horas durante la investigación, repartidas en sesiones de media y una hora a la semana. En estos registros los investigadores observaron simultáneamente las conductas de cortejo y territorialidad de los mismos anillados, anotando en hojas de registro divididas en periodos de tres minutos las frecuencias absolutas de ocurrencia de los despliegues conductuales, comunicándose sus observaciones para establecer criterios. Posteriormente se hicieron registros semejantes sin comunicarse y se compararon los resultados para unificar y asegurar criterios similares y consistentes. En las comparaciones de estas observaciones, se consideró como error a cualquier despliegue conductual territorial y/o cortejo omitido ó registrado en forma distinta por cualquier observador. Los observadores coincidieron en un 93.5% de los despliegues conductuales registrados (n=544).

## VII.- RESULTADOS

### 1.- Filopatría

A.- Dispersión natal. Partiendo de los datos registrados en las revisiones (ver sección VI,2) se obtuvo la ubicación precisa del sitio natal y de primera reproducción de las aves adultas jóvenes que regresaron a la Isla para su reproducción en las diferentes temporadas (1982 a 1986). Mediante un programa computarizado que funcionó transformando las ubicaciones obtenidas en el campo en coordenadas cartecianas y por trigonometría, se obtuvo la distancia en metros que cada anillado se dispersó del sitio natal al sitio de primera reproducción (dispersión natal).

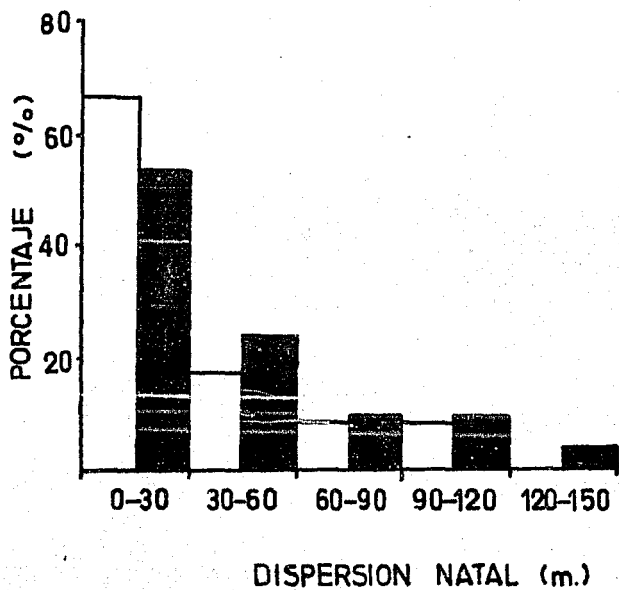
De 396 crias anilladas de 1982 a 1985, el 14.7% (n=58) habían sido observadas como adultos jóvenes en la Isla hasta 1986; 11 machos y 13 hembras no reproductivos (6.1%) y 13 machos y 21 hembras (8.6%) que se reprodujeron por primera vez en su subcolonia natal de Playa de Las Monas (Apéndice C y D).

Los adultos jóvenes que se reprodujeron por primera vez, establecieron su primer nido (sitio de primera reproducción) a distancias cercanas a su sitio natal (Fig.3). Al comparar la dispersión natal de machos ( $\bar{x}=29.8$  m, d.e.=31.3 m, n=12), y de hembras ( $\bar{x}=40.7$  m, d.e.=37.6 m, n=21) no se encontró una diferencia significativa (U de Mann Whitney=99, z=1.01, p>0.1).

B.- Selección del sitio dentro de la subcolonia. Las distancias de dispersión natal encontradas parecen relativamente cortas, sin embargo con esos datos no se puede saber si las aves, simplemente anidaron al azar en cualquier sitio disponible para un adulto joven en la subcolonia o si seleccionaron un sitio

FIG. 3  
DISPERSION NATAL DE HEMBRAS Y MACHOS

COMPARACION DE 12 MACHOS □  
Y 21 HEMBRAS ■



dentro de la subcolonia con tendencia a acercarse al sitio natal.

En todas las temporadas reproductivas de 1983 a 1986, se registró la ubicación de los sitios de anidación de los adultos jóvenes que se reprodujeron por primera vez en la Isla. Suponiendo que cada uno de éstos representó una posibilidad aleatoria de sitio reproductivo disponible para un joven adulto, se calculó para cada adulto joven la "dispersión esperada": el promedio de las distancias de su sitio natal a los sitios donde se reprodujeron todos los demás adultos jóvenes del mismo sexo y en el mismo año (sitio disponible para cada uno de los adultos jóvenes, Apéndice E).

Para determinar si los adultos jóvenes escogen un sitio reproductivo cerca del sitio natal, se comparó la dispersión natal de cada individuo con su dispersión esperada.

En los machos se encontró una diferencia significativa entre la dispersión natal ( $\bar{x}=29.8$  m, d.e.=31.3 m), y la dispersión esperada ( $\bar{x}=45.6$  m, d.e.=9.2 m, Prueba de los signos  $x=2$ ,  $p<0.05$ ,  $n=12$ ). En las hembras la diferencia entre la dispersión natal ( $\bar{x}=40.8$  m, d.e.=37.6 m) y la dispersión esperada ( $\bar{x}=46.4$  m, d.e.=15.6 m), también fué significativa (Prueba de los signos,  $x=6$ ,  $p<0.05$ ,  $n=20$ ). Los machos y las hembras demostraron una leve tendencia de anidar cerca del sitio natal dentro de la subcolonia, y esta tendencia fué más clara en los machos que en las hembras (Fig.4).

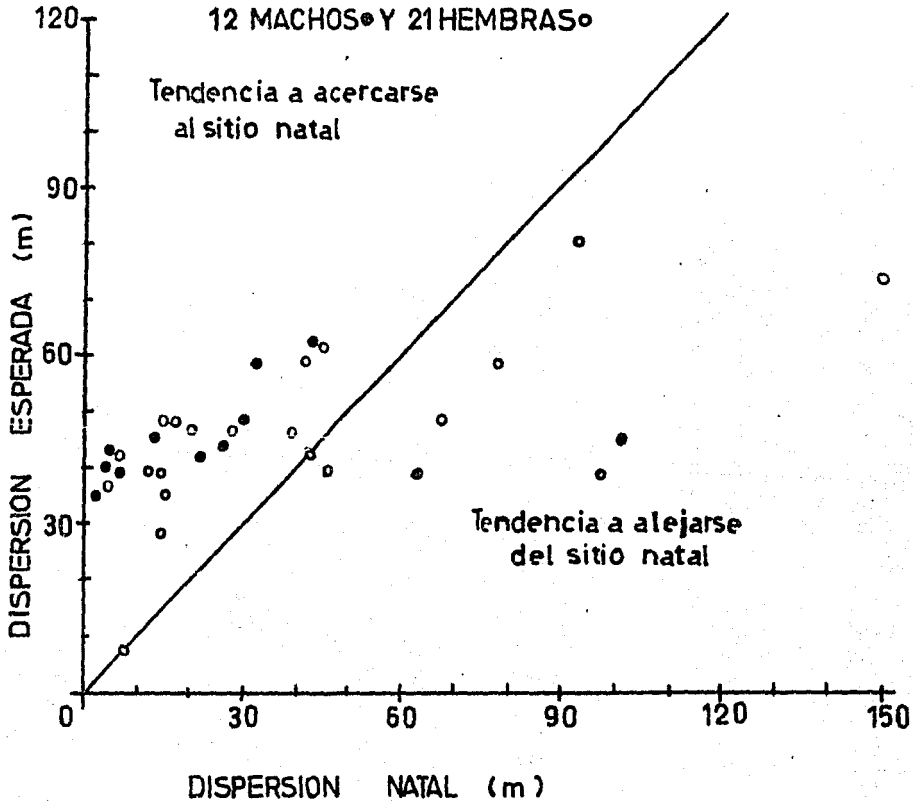
C.- Influencia del sitio actual de los padres en la primera reproducción. Se ha reportado en la Isla (Castillo y Chávez-Pedón 1983), que los adultos grandes se reproducen cerca del sitio de

FIG. 4

SITIO DE PRIMERA REPRODUCCION EN LA  
SUBCOLONIA

COMPARACION DE LA DISPERSION NATAL Y LA DISPERSION  
ESPERADA (PROMEDIO DE LAS DISTANCIAS DEL SITIO NA-  
TAL A LOS SITIOS DONDE SE REPRODUJERON TODOS LOS  
DEMAS ADULTOS JOVENES DEL MISMO AÑO Y SEXO) DE

12 MACHOS  $\bullet$  Y 21 HEMBRAS  $\circ$



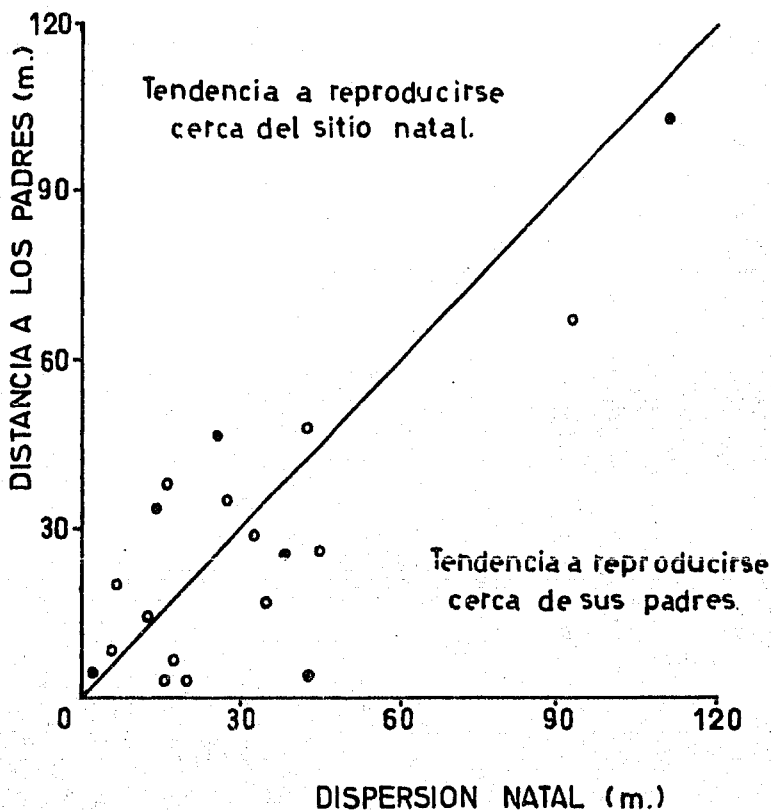


anidación de temporadas anteriores, es decir que existe fidelidad al sitio reproductivo; por lo que la distancia del sitio natal al sitio de primera reproducción (dispersión natal) como la distancia del sitio de primera reproducción al sitio reproductivo de sus padres en la misma temporada (distancia a los padres), son similares. Pudiera suceder que los adultos jóvenes se reprodujeron por primera vez dentro de la subcolonia con tendencia a acercarse al sitio reproductivo actual de sus padres (padre y/o madre), y no al sitio natal.

Para determinar si los adultos jóvenes se reproducen por vez primera más cerca de: a) su sitio natal, o b) del sitio reproductivo actual de sus padres, se obtuvo para 12 hembras y 6 machos adultos jóvenes cuyos padres (padre y/o madre) también anidaron cuando ellos se reprodujeron por primera vez, la distancia entre el sitio de primera reproducción y el sitio reproductivo de sus padres en la misma temporada (machos  $\bar{x}=37.1$  m, d.e.=36.4 m, hembras  $\bar{x}=25.1$  m, d.e.=19.8 m) y esa distancia se comparó con la distancia entre el sitio natal y el sitio de primera reproducción (dispersión natal) de los mismos adultos jóvenes (machos  $\bar{x}=30.1$  m, d.e.=21.6 m, hembras  $\bar{x}=30.4$  m, d.e.=26.8 m, Apendice F). No se encontró diferencia significativa para machos (Wilcoxon T=29, g.l.=6,  $p>0.1$ , Fig.5), ni para hembras (T=3, g.l.=6,  $p>0.1$ , Fig.5). Al parecer no existe una tendencia en los jóvenes de reproducirse más cerca del sitio actual de sus padres, que del sitio natal. Los machos y las hembras se reprodujeron en la subcolonia natal a distancias similares del sitio natal y del sitio reproductivo actual de sus

FIG. 5

INFLUENCIA DEL SITIO ACTUAL DE LOS  
PADRES EN LA PRIMERA REPRODUCCION  
COMPARACION DE LA DISPERSION NATAL Y LA DISTAN-  
CIA A LOS PADRES DE 6 MACHOS ◐ Y 12 HEMBRAS ◑



padres.

D.- Dispersión en la segunda reproducción. Se tiene el registro de la primera y segunda reproducción de 6 hembras (Apéndice C).

Para determinar si en el segundo año reproductivo se conserva el mismo patrón de dispersión que en la primera reproducción, se comparó su dispersión natal (distancia del sitio natal al sitio de primera reproducción,  $\bar{x}=47.9$  m, d.e.=55.0 m), con la dispersión del sitio natal al sitio de anidación en el segundo año reproductivo, ( $\bar{x}=43.4$  m, d.e.=36.2 m). No se encontró diferencia significativa (Wilcoxon T=10, g.l.=6,  $p>0.1$ ). En la segunda reproducción estas hembras se dispersaron del sitio natal, una distancia similar a la dispersión en la primera reproducción. También se comparó la dispersión del sitio natal al sitio de anidación en el segundo año reproductivo ( $\bar{x}=43.4$  m, d.e.=36.2 m) con la dispersión del sitio de primera reproducción y el sitio de segunda reproducción ( $\bar{x}=30.9$  m, d.e.=40.7 m), tampoco se encontró diferencia significativa (Wilcoxon T=3, g.l.=6,  $p>0.1$ ). En el segundo año reproductivo estas hembras se reprodujeron a una distancia similar del sitio natal que del sitio de primera reproducción.

## 2.- Reproducción temprana

A.- Regreso de los jóvenes a la Isla. Hasta 1986 se registraron en la Isla un total de 24 machos y de 34 hembras adultos jóvenes. Los machos y las hembras regresaron por primera vez a edades de 1, 2, 3 y 4 años (Tabla 3). La diferencia fue significativa ( $\chi^2=12.9$ , g.l.=3,  $p<0.01$ ), con las hembras

regresando a edad más temprana ( $\bar{x}=2.4$  años, d.e.=0.9 años) que los machos ( $\bar{x}=2.7$ , d.e.=1.1 años), aunque hay que tomar estos resultados con cautela pues la distribución de los machos es bimodal y por lo tanto difíciles de interpretar. De los adultos jóvenes que regresaron a la Isla, 11 machos y 13 hembras no se reprodujeron (Tabla 3, Apéndice D).

A 1.- Edad de la primera reproducción. Durante los cuatro años del presente estudio, 13 machos y 21 hembras se reprodujeron por primera vez a edades de uno a cuatro años (Fig. 6, Apéndice E). Los machos se reprodujeron en el rango de 2 a 4 años, y las hembras en el de 1 a 4 años (Tabla 3). La diferencia fué significativa, las hembras se reprodujeron a edad más temprana ( $\bar{x}=2.8$  años, d.e.=0.8 años). Sin embargo, la curva de los machos en la Fig. 6, es bimodal, lo cual podría indicar que el resultado significativo de la prueba de significancia, se debe a error de muestreo que no es representativo de la población (Tabla 3).

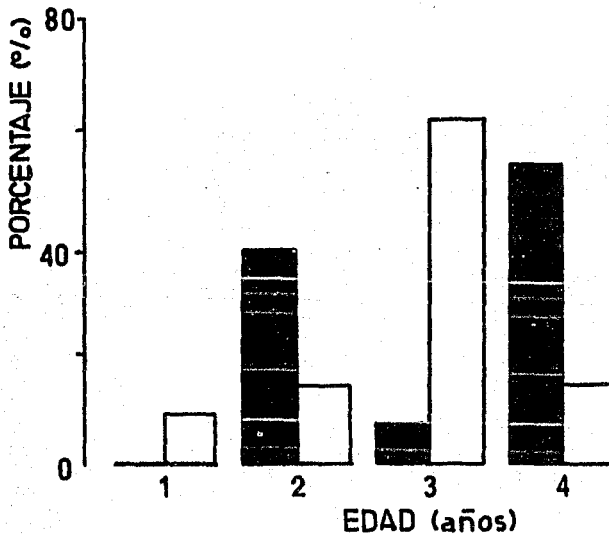
Tabla 3  
Aves jóvenes que regresaron a la Isla a edades de 1 a 4 años

Edad (años) de	Machos (n=24)				Hembras (n=34)			
	1	2	3	4	1	2	3	4
No se reprodujeron	3	6	10	2	4	9	0	0
Se reprodujeron	0	5	1	7	2	3	13	3
Total	3	11	1	9	6	12	13	3

FIG. 6

EDAD DE LA PRIMERA REPRODUCCION

PORCENTAJE DE ADULTOS JOVENES, 13 MACHOS ■ Y 21 HEMBRAS □ QUE SE REPRODUJERON A LAS EDADES DE 1 A 4 AÑOS



B.- Tamaño de nidada. Para determinar si el tamaño de nidada fué más pequeño en adultos jóvenes, se comparó, el número de huevos puestos por hembras adultas grandes, con el de hembras jóvenes. Para el análisis únicamente se tomaron en cuenta los nidos de hembras adultas donde se tuvo el registro de su nidada desde el primer huevo puesto, las 8 hembras jóvenes con esta característica, se reprodujeron en las temporadas de 1985 y 1986. De las hembras grandes que se reprodujeron en esas temporadas, 64 reunieron las característica deseada (Apendice C y G). Para justificar unir las muestras de ambas temporadas, se comparó el tamaño de nidada de las hembras grandes de 1985 (n=24, 13 y 7, pusieron 1, 2 y 3 huevos respectivamente), con el de hembras grandes de 1986 n=9, 10 y 1, pusieron 1, 2 y 3 huevos respectivamente). No se encontró diferencia significativa <sup>2</sup> ( $x = 3.1$ , g.l.=2,  $p > 0.1$ ), el tamaño de nidada de las hembras grandes que se reprodujeron en 1985 fué similar al de las hembras de 1986. Por lo anterior, se unieron las muestras de las hembras grandes de ambas temporadas, y también las muestras de las hembras jóvenes.

El número de huevos puestos por las hembras jóvenes fué de 1 y 2 huevos, y el de las hembras grandes de 1, 2 y 3 huevos (Tabla 4). Sin embargo, no se encontró diferencia significativa en el tamaño de nidada de hembras grandes ( $\bar{x}=1.6$  huevos, d.e.=0.7 <sup>2</sup> huevos) y hembras jóvenes ( $\bar{x}=1.5$  huevos, d.e.=0.5 huevos,  $x = 1.4$ , g.l.=2,  $p > 0.1$ ). Al parecer la edad de las hembras no influyó en el número de huevos puestos, aunque la muestra de hembras jóvenes fué pequeña y podría ser importante que ninguna joven puso 3

huevos.

Tabla 4  
Tamaño de nidada en hembras grandes y jóvenes

No. de huevos	1	2	3
Grandes	33	23	8
Jóvenes	4	4	0

C.- Éxito de eclosión (no. de huevos eclosionados del total de huevos puestos). En la muestra de huevos eclosionados también se incluyeron a los que desaparecieron a la edad de eclosión (en el rango de 39 a 41 días de incubación). Se puede suponer que estos huevos eclosionaron y las crías se perdieron por depredación de culebra falsa coralillo Lampropeltis triangulum.

Para determinar si el éxito de eclosión es diferente dependiendo de la edad del ave, se comparó el éxito de eclosión de adultos grandes con el de jóvenes. Para esta comparación se utilizaron los 34 machos y hembras jóvenes que se reprodujeron y se seleccionó para cada uno de ellos una "pareja" de adulto grande que se consideró comparable; por anidar en el mismo año reproductivo, en una fecha próxima, en un sitio cercano, ser del mismo sexo, y por tener una puesta del mismo número de huevos (Apéndice C y G).

Durante los cuatro años del presente estudio las 34 aves jóvenes que se reprodujeron pusieron un total de 53 huevos, y eclosionaron 23 (43.4%; Tabla 5), 9 de ellos (17.0%), fueron eclosiones no observadas. De los 53 huevos puestos por las 34

aves grandes seleccionadas, eclosionaron un total de 34 (64.0%; Tabla 5), de los cuales 3 (5.7%) fueron eclosiones no observadas. La diferencia fué significativa, los grandes tuvieron mayor éxito de eclosión que los jóvenes ( $g=4.6$ ,  $g.l.=1$ ,  $p<0.05$ , Tabla 5). Sin embargo, al hacer la comparación de los machos y de las hembras por separado, no se encontró diferencia significativa en el éxito de eclosión de los machos grandes y de los jóvenes, aunque sí existió la tendencia en los grandes a tener más número de eclosiones que los machos jóvenes (Tabla 5). En las hembras la diferencia sí fué significativa, al parecer la edad en las hembras es importante para que los huevos puestos lleguen a eclosionar, las grandes tuvieron mayor éxito de eclosión que las jóvenes (Tabla 5).

Tabla 5  
Exito de eclosión en aves grandes y jóvenes

	Eclosionados	No eclosionados	$g$ ( $g.l.=1$ )
<b>Machos</b>			
Grandes	8	8	1.1
Jóvenes	5	11	$p>0.1$
<b>Hembras</b>			
Grandes	26	11	3.5
Jóvenes	18	19	$p<0.05$
<b>Total</b>			
Grandes	34	19	4.6
Jóvenes	30	23	$p<0.05$



D.- Sobrevivencia de las crías. Un criterio apropiado para definir sobrevivencia, es cuando las crías alcanzan la edad a la que se independizan de sus padres. Sin embargo, durante el presente estudio no siempre se siguió el registro de las crías hasta esa edad. Entonces se empleó el criterio de que las crías sobrevivieran hasta los 28 días de edad, dado que el 95% de las muertes de crías ocurren durante los primeros 28 días de edad (Castillo y Chávez-Peón 1983).

Para determinar si la edad (o experiencia) de los adultos influye en la sobrevivencia de sus crías, se comparó: a) la sobrevivencia de las crías (del total de huevos eclosionados) hasta los 28 días de edad de adultos grandes con la de adultos jóvenes, y b) la proporción de nidadas exitosas (por lo menos una cría lograda hasta los 28 días de edad en el nido) con la proporción de nidadas no exitosas (ninguna cría lograda hasta la edad criterio) de adultos grandes y jóvenes.

Para estas comparaciones se utilizaron todos los nidos de adultos jóvenes (n=14, Apéndice C) donde se registró alguna eclosión, incluyendo a las eclosiones no observadas, confrontándolos con nidos de adultos grandes. Para la selección de estos últimos, y con el fin de establecer semejanzas que hicieran legítima la comparación se seleccionó para cada adulto joven una "pareja", siendo esta última un adulto grande que anidó: a) en el mismo año reproductivo y en una fecha próxima, b) en un sitio cercano y c) con el mismo número de eclosiones (Apéndice B).

En adultos grandes el 60.9% de sus crias alcanzó la edad criterio de 28 días, y en jóvenes el 39.0% de sus crias alcanzó la misma edad criterio (n=23 eclosiones en cada grupo de adultos), los adultos grandes lograron significativamente más crias que los adultos jóvenes (g=2.1, g.l.=1 p<0.05, Tabla 6).

Tabla 6  
Sobrevivencia de las crias de aves grandes y jóvenes.  
\*Logradas hasta los 28 días de edad del total de huevos eclosionados

	Crias		
	n	Logradas	No logradas
Grandes	23	14	9
Jóvenes	23	9	14

El 78.6% de las nidadas de aves grandes, tuvieron por lo menos una cría lograda hasta los 28 días de edad, comparado con el 42.9% de de las nidadas de aves jóvenes (n=14 nidos en cada grupo de adultos, Tabla 7). Más adultos grandes que adultos jóvenes lograron al menos una cría hasta la edad criterio (g=3.6, g.l.=1 p<0.05). Al parecer la edad (o experiencia) de los padres es un factor que influyó en la sobrevivencia de las crias, pues los grandes fueron más capaces de criar a su descendencia que los jóvenes.

Tabla 7

Exito en las nidadas de aves grandes y jóvenes.  
 \*Por lo menos una cría lograda hasta los 28 días de edad en el nido

		Nidada		
		n	Exitosa	No exitosa
Grandes	14	11	3	
Jóvenes	14	6	8	

Suponiendo que la edad en la que mueren las crías sea un reflejo de la capacidad de los padres en la crianza de su descendencia, se comparó la edad de muerte en las crías de los adultos jóvenes con las crías de los adultos grandes. Para esto se dividió la edad de muerte en dos etapas, 1) de 0 a 3 días de edad de la cría y 2) después de 3 días de edad. Lo anterior se decidió con el criterio de que las crías nidícolas del patas azules durante los primeros tres días son crías no móviles (González y Osorno 1987), y por su tamaño (62 gr. de peso en el tercer día), vulnerables a la depredación por culebra falsa coralillo (Osorno y Drummond com. pers.), y a morir rápidamente (en menos de un día) de inanición, insolación, frío o aplastadas por los padres (obs. pers.).

De las 14 crías muertas registradas en adultos jóvenes, 10 murieron en la primera etapa (0 a 3 días), y 4 en la segunda (después de 3 días); de las 9 crías muertas registradas en adultos grandes, 8 murieron en la primera etapa, y sólo una en la segunda. No se encontró diferencia significativa ( $g=0.95$ ,

g.l.=1,  $p>0.1$ ), y aunque los adultos grandes criaron mejor a su descendencia, la mortalidad de las crias de ambos grupos fué generalmente en la misma etapa de 0 a 3 dias.

E.- Desarrollo de la conducta prereproductiva. Se registraron los despliegues conductuales prereproductivos de territorialidad y de cortejo (Apéndice B) de 15 adultos jóvenes (8 machos y 7 hembras) y de 18 adultos grandes (13 machos y 5 hembras, Apéndice A). La muestra de aves observadas en conducta no fué homogénea en términos de las variables a comparar que reunieron cada uno de los individuos (p. ej., aves que tardaron diferentes días en poner el primer huevo y aves que nunca pusieron huevo). Se excluyeron del análisis a los individuos que: a) sólo estuvieron entre 1 y 15 días haciendo despliegues y nunca pusieron huevo, y b) a los individuos que sí pusieron huevo pero su registro conductual se inició el mismo día de la puesta (n=2 grandes). Por lo anterior únicamente se tomaron en cuenta a los individuos que pusieron huevo(s), y se analizó el registro conductual de los 5 días previos a la formación del nido (tiempo mínimo registrado entre el inicio de las observaciones y la puesta).

Para determinar si las aves jóvenes y las grandes tuvieron el mismo éxito en llegar a la puesta de huevos, se comparó en los dos grupos de adultos que se registraron en conducta, a las aves que pusieron huevo(s) con las que no pusieron. De las aves registradas: 9 jóvenes llegaron a puesta, y 6 no pusieron, la diferencia no fué significativa ( $g=4.03$ , g.l.=1,  $p>0.01$ ), las aves jóvenes pusieron huevo(s) en proporciones similares (60.0%)

a las grandes (61.1%).

E 1.- Conducta prereproductiva territorial. Para determinar si existe diferencia en la conducta prereproductiva territorial se compararon las tasas (frecuencias totales de los diferentes despliegues/hora) de los machos grandes con las de las jóvenes (n=5 machos de cada grupo), y de las hembras grandes con las de los jóvenes (n=4 hembras de cada grupo). En los machos aunque la diferencia no fué significativa (U de Mann Whitney=17.5,  $p > 0.1$ , Fig.7) los machos grandes tuvieron tasas de conducta menores ( $\bar{x}=3.9$  despliegues/hora, d.e.=5.6) a los machos jóvenes ( $\bar{x}=10.4$  despliegues/hora, d.e.=9.4) en las categorías registradas. En las hembras tampoco hubo diferencia significativa (U=5,  $p > 0.1$ , Fig. 7), y aunque menos marcado, también siguieron el mismo patron que los machos. Las hembras grandes tuvieron tasas de conducta menores ( $\bar{x}=1.1$  despliegues/hora, d.e.=0.9) a las tasas de las jóvenes ( $\bar{x}=2.2$  despliegues/hora, d.e.=1.7) en las categorías registradas .

Seguramente la experiencia sí puede ser un factor importante en la conducta territorial de las aves para la adquisición y retención de un territorio de anidación. Un reflejo de lo anterior, puede ser el hecho de que las aves jóvenes tuvieron la tendencia a realizar mayores tasas conductuales que las grandes durante el mismo periodo prereproductivo.

E 2.- Conducta prereproductiva de cortejo. Para determinar si existen diferencias en la conducta prereproductiva de cortejo, se compararon las tasas (frecuencias totales de los diferentes despliegues/hora) de los machos grandes con las de los jóvenes

(n=5 machos de cada grupo) y de las hembras grandes con las de las jóvenes (n=4 hembras de cada grupo). En los machos la diferencia no fué significativa (U de Mann Whiney=7,  $p>0.1$ , Fig. 7), pero los grandes tuvieron tasas de conducta menores ( $\bar{x}=19.2$  despliegues/hora, d.e.=16.1) a los jóvenes ( $\bar{x}=32.2$  despliegues/hora, d.e.=13.4) en las categorías registradas. En las hembras la diferencia tampoco fué significativa (U=5,  $p>0.1$ , Fig.7), aunque las grandes tuvieron tasas de conducta menores ( $\bar{x}=17.9$  despliegues/hora, d.e.=12.0) a las jóvenes ( $\bar{x}=12.9$  despliegues/hora, d.e.=13.8) en las categorías registradas.

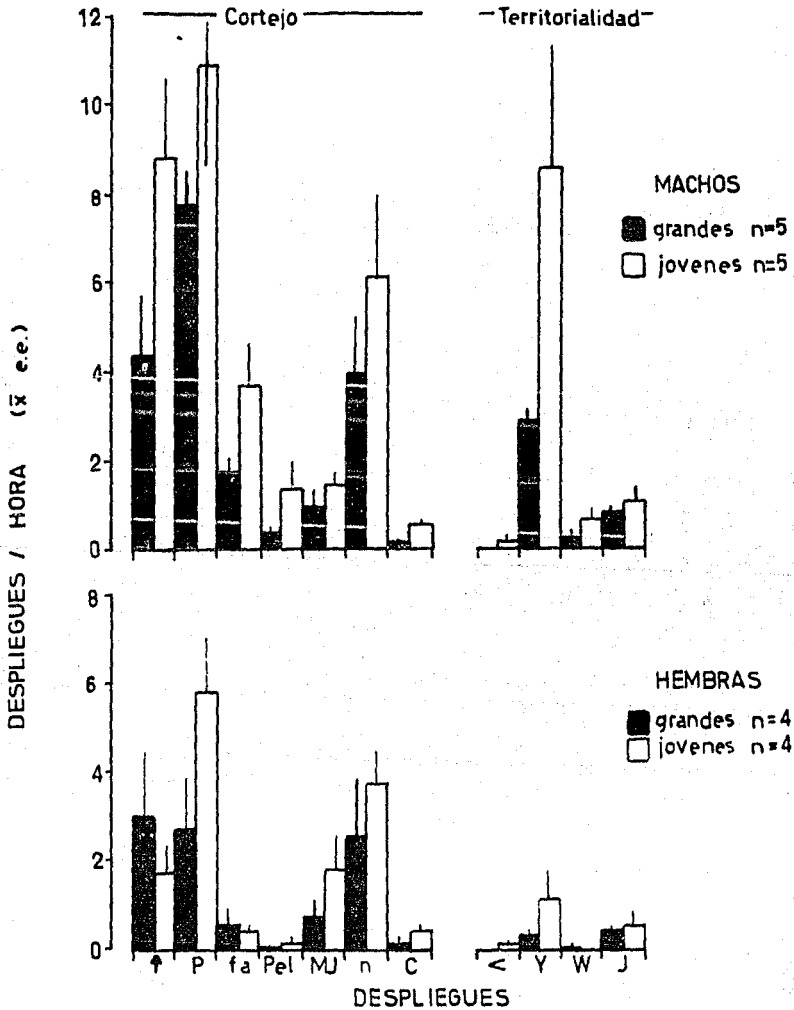
La experiencia de los grandes puede ser un factor importante para atraer y mantener con su cortejo a una pareja de anidación, y tal vez esto se reflejó en el hecho de que los jóvenes realizaron durante su periodo de cortejo mayores tasas conductuales que las aves grandes.

E 3.- Eficacia en el cortejo. Aunque no hubo diferencia significativa en el cortejo realizado por los machos grandes y por los jóvenes, esto no revela que tan eficaz resulta su cortejo. Suponiendo que la eficacia de los machos se pueda medir indirectamente en función de las "respuestas" conductuales de su pareja, se compararon las tasas (frecuencias totales de los diferentes despliegues/hora) de cortejo efectuadas por las parejas de ambos grupos de machos en función de sus tasas de cortejo. Esto es, se dividieron las tasas conductuales de cortejo emitidas por las parejas (durante los cinco días previos a la puesta del primer huevo) entre las tasas conductuales efectuadas por los machos (n=5 parejas de cada grupo de machos).

FIG. 7

DESPLIEGUES PREREPRODUCTIVOS DE CORTEJO Y TERRITORIALIDAD EN AVES ADULTAS GRANDES Y JOVENES

↑=Apuntando al cielo, P=Levantando las patas, FA=Volteando hacia un lado, Pel=Postura de pelícano, MJ=Golpeteos mutuos, N=Construcción de nido, C=Cópula, <=Amenaza de pico abierto Y=Movimiento de cabeza de sí, W=Batido de alas, J=Golpeteo de picos.



Las tasas conductuales de cortejo efectuadas por las parejas de los machos grandes en función de su cortejo, fueron significativamente mayores ( $\bar{x}=0.6$  despliegues/hora, d.e.=0.1) que las tasas conductuales efectuadas por las parejas de los machos jóvenes ( $\bar{x}=0.2$  despliegues/hora, d.e.=0.1) en función de su cortejo (U de Mann-Whitney=0,  $p<0.05$ , Fig.8).

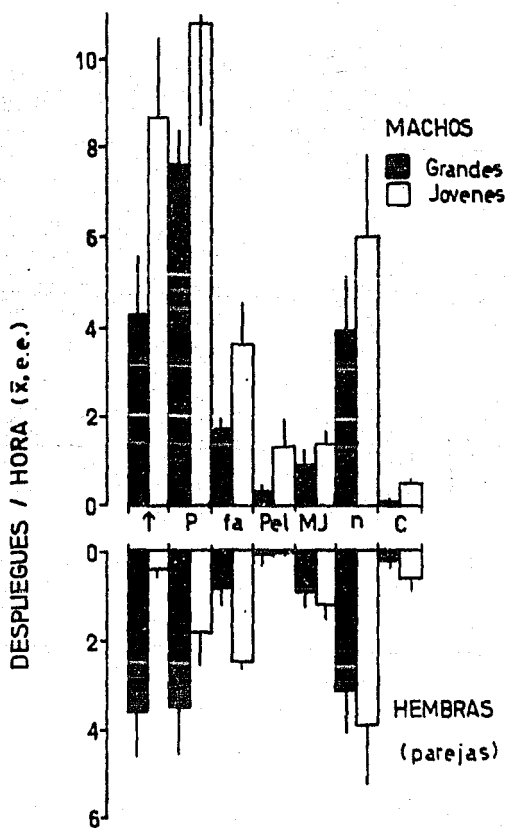
Al parecer, los despliegues de los machos grandes fueron más eficaces para evocar conductas de cortejo en sus parejas que los despliegues de los jóvenes. Lo anterior se reflejó en que las parejas de los machos jóvenes, tuvieron efectivamente tasas conductuales más bajas que las parejas de los grandes.



FIG.8

RELACION ENTRE DESPLIEGUES DE CORTEJO DEL MACHO Y SU PAREJA EN MACHOS GRANDES Y JOVENES.

↑=Apuntando al cielo, P=Levantando las patas, FA=Volteando hacia un lado, Pel=Postura de pelicano, MJ=Golpeteos mutuos, N=Construcción de nido, C=Cópula.



## VIII.- DISCUSION

### 1.- Filopatría

De un total de 396 crias anilladas, hasta 1986 regresaron a la Isla 11 machos y 13 hembras no reproductivos (6.1%) y 13 machos y 21 hembras (8.6%). Todos estos se reprodujeron por primera vez en su subcolonia natal. No se encontraron diferencias significativas entre la dispersión natal de los machos ( $\bar{x}=29.8$  m) y de las hembras ( $\bar{x}=40.7$  m). Ambos sexos demostraron una tendencia significativa de seleccionar un sitio cerca del natal. No existió la tendencia en los jóvenes de seleccionar un primer sitio de anidación más cerca de sus padres (padre y/o madre) que del sitio natal. Las hembras que se reprodujeron por segunda vez en la Isla, lo hicieron conservando el mismo patrón de dispersión que el de su primera reproducción. La distancia a la que se dispersaron del sitio natal en el segundo año reproductivo, fué similar ( $\bar{x}=43.4$  m) a la distancia de la dispersión natal ( $\bar{x}=47.9$  m), y a la distancia existente entre el sitio de primera y el de segunda reproducción ( $\bar{x}=30.9$  m).

Debido a que el sistema de apareamiento del bobo de patas azules el cual se puede considerar monógamo, y que involucra: 1) la adquisición de un territorio de anidación por el macho, 2) la selección de pareja por la hembra, y 3) la participación de ambos sexos en la incubación y cuidado de las crias (Nelson 1978), se espera según la predicción teórica de Greenwood (1980) que sean los machos jóvenes los filopátricos y las hembras las que se dispersen más lejos del área natal, evitando los supuestos

efectos deletéreos de la endogamia. Sin embargo esto no sucede así, ya que ambos sexos del patiazul en la Isabel son filopátricos pues anidaron en su primera reproducción dentro de la subcolonia natal, y seleccionaron un sitio de anidación cerca del natal. Además de esto, todas las evidencias indican que estas aves se reproducen en su subcolonia, y que anidan en el área de temporadas anteriores. Ejemplos de lo anterior son los resultados obtenidos en el trabajo de Castillo y Chávez-Peón (1983, verlo para más detalles), y en el presente trabajo las 6 hembras jóvenes que se reprodujeron por segunda vez. Por otro lado, no se tienen reportes de emigración de estas aves para reproducirse en otras colonias. Los resultados obtenidos implican que el bobo de patas azules en la Isla Isabel esta reproduciendose con algún grado de endogamia.

Considerando al patas azules como filopátrico, seguramente la inmigración de aves a la subcolonia reproductiva es poco frecuente, al igual que la anidación de las aves nativas fuera de la subcolonia. Por lo anterior, el bobo de la Isabel puede tener un alto grado de endogamia aunque no se tiene ninguna medición al respecto. Este hecho podría apoyar a la teoría que resalta que la reproducción endogámica no es tan deletérea para una población como teóricamente se ha manejado (Shields 1982). Aunque se asume que la endogamia es una característica deletérea, son pocos los datos que se conocen en cuanto a 1) los efectos de la endogamia en poblaciones naturales, 2) la relación entre el nivel de la endogamia y la dispersión natal sesgada hacia uno u otro sexo, 3) el costo que implica la reproducción sexual endogámica (Shields

1982), y 4) las preferencias de formar pareja de los individuos en relación a la estructura poblacional (Bateson 1978, 1980, Baker et al 1981, McGregor y Krebs 1982).

Si la colonia del patas azules en la Isabel ha experimentado durante varias generaciones los patrones de filopatría y dispersión natal encontrados, pudiera suceder que haya superado los efectos de la depresión endogámica y los posibles alelos recesivos deletereos que aparezcan en los individuos no se expresen fenotípicamente por la baja probabilidad de ocurrencia de parejas reproduciéndose que sean portadoras del mismo alelo. Esto es, que tal vez la selección natural pudiera haber favorecido la reducción en la frecuencia de alelos recesivos letales; si esos llegaran a expresarse en el fenotipo, disminuirían la adecuación de los individuos afectados, y por ello sería difícil que se extendieran en la población.

Por otro lado en una población endogámica como posiblemente lo es la estudiada, la selección de parentesco podría promover algunos genes que influyan en las interacciones entre parientes cercanos. Se sabe que ambos sexos del patas azules de la Isabel gastan tiempo y energía en interacciones agonísticas con otros miembros de la colonia (González y Osorno 1987). En esta situación resultaría ventajoso entre parientes cercanos el anidar en territorios contiguos si influye en conductas que incrementen la tolerancia y reduzcan las disputas entre ellos. Además se puede suponer que la selección natural hubiera favorecido ciertos procesos conductuales de reconocimiento (p. ej., impronta y aprendizaje) entre las parejas, mediante los cuales las aves

evitarían aparearse entre individuos "muy similares" (ver Bateson 1978, 1980, McGregor y Krebs 1982), lo que reduciría el riesgo de incurrir en altos niveles de endogamia.

También es posible que ambos sexos se beneficien reproduciéndose en la subcolonia natal, pues con la familiaridad al sitio los individuos filopátricos anidan en sitios donde conocen la variación espacial y temporal de los recursos disponibles y con parejas con las que muy probablemente tienen alelos iguales y coadaptados al mismo medio. Lo anterior con toda seguridad sería menos probable si esos individuos anidaran fuera de la subcolonia donde nacieron.

## 2.- Reproducción temprana

A.- Regreso de los jóvenes a la Isla y edad de su primera reproducción. Hasta 1986 se registraron un total de 58 individuos que regresaron a la Isla como adultos jóvenes, 11 machos y 13 hembras no reproductivos y 13 machos y 21 hembras que se reprodujeron por primera vez. Las hembras regresaron a la Isla a edad más temprana ( $\bar{x}=2.4$  años) que los machos ( $\bar{x}=2.7$  años) y se reprodujeron más jóvenes ( $\bar{x}=2.8$  años) que los machos ( $\bar{x}=3.1$  años), sin embargo, hay que tomar los resultados con cautela por la distribución bimodal de los machos.

Las pruebas estadísticas aplicadas en el análisis de los resultados anteriores mostraron diferencias significativas entre machos y hembras en la edad de la primera reproducción y regreso de los juveniles a la Isla. Sin embargo desconocemos en el bobo de patas azules factores que pudieran explicar los patrones observados, por ejemplo: 1) la proporción de sexos al nacer, 2)

la existencia de una mortalidad diferencial en los sexos y 3) la existencia de una maduración gonadal a diferentes edades en machos y hembras.

Por otro lado, el que las hembras posiblemente se reproduzcan antes que los machos hace suponer que existe en los machos una fuerte competencia para adquirir un territorio de anidación y pareja, de manera que aunque los machos regresen a la Isla, sólo se reproducen hasta que tienen la suficiente experiencia como para adquirir los recursos antes mencionados. Las hembras por el contrario (aunque seguramente también requieren de experiencia), tienen oportunidad de reproducirse antes que los machos, ya que es el sexo que tiene la opción de escoger pareja entre los diferentes machos, y seguramente en cuanto maduran sexualmente y regresan a la Isla, se les presenta esa facilidad para su reproducción. Por otro lado, es probable que ambos sexos puedan madurar sexualmente a edades similares, y el que las hembras se reproduzcan más temprano es factor que únicamente está relacionado con las diferentes oportunidades de reproducción a que están sujetos machos y hembras al inicio de cada temporada.

B.- Tamaño de nidada (no. de huevos puestos). No hubo diferencia significativa en el tamaño de nidada de hembras grandes (rango de 1 a 3 huevos,  $\bar{x}=1.6$  huevos) y de las hembras jóvenes (rango de 1 a 2 huevos,  $\bar{x}=1.5$  huevos) .

Lo anterior hace suponer que el tamaño de nidada no es un factor que depende de la edad de la hembra, y el que pongan un cierto número de huevos está determinado genéticamente y por

factores ambientales que afectan por igual a hembras grandes y jóvenes. Sin embargo para poder afirmar lo anterior es necesario ampliar la muestra de aves jóvenes (fué de 8), pues el hecho de que ninguna joven puso 3 huevos puede ser importante. Además se necesitan realizar estudios que correlacionen diferentes variables como son: las diferentes temporadas reproductivas, diferentes fechas reproductivas dentro de una misma temporada, la disponibilidad de alimento, así como estudios que involucren marcaje y seguimiento de los individuos y de su descendencia durante varias generaciones.

C.- Éxito de eclosión (no. de huevos eclosionados del total de huevos puestos). En general las aves grandes (machos y hembras), tuvieron significativamente mayor éxito de eclosión (64.0%) que los jóvenes (43.4%, n=53 huevos puestos por cada grupo de adulto).

Es lógico suponer que la edad de los padres influye para que los huevos puestos lleguen a la edad de eclosión. Se sabe (observ. pers.) que en la Isabel una de las causas de pérdida de huevos es la depredación por gaviotas Larus hermanni, y en este sentido la experiencia de los padres en la defensa del nido contra depredadores pudo ser un factor importante que influyó en los grandes para obtener mayor éxito de eclosión que los jóvenes. También es posible que los adultos grandes hayan tenido mejor cuidado de sus huevos (incubación, conservar la temperatura adecuada, no exponerlos a insolación, etc.), hecho que se vio reflejado en el mayor éxito de eclosión de los adultos grandes.

D.- Sobrevivencia de las crías. La sobrevivencia de las crías hasta la edad criterio de 28 días, en las adultos grandes (machos y hembras), fué significativamente mayor (60.9%) que en los jóvenes (39.1%, n=23 crías eclosionadas en cada grupo de adulto). La proporción de nidadas exitosas (por lo menos una cría lograda hasta los 28 días en el nido), también fué significativamente mayor en adultos grandes (78.6%) que en adultos jóvenes (42.9%, n= 14 nidos registrados en cada grupo de adulto).

Los resultados obtenidos indican que los adultos grandes y con mayor experiencia reproductiva son más capaces de criar a su descendencia que los jóvenes sin experiencia reproductiva. La mayor edad de los padres puede implicar más experiencia en aspectos de cuidado paterno, como habilidad forrajera, alimentación de las crías, defensa de la nidada, etc., aspectos fundamentales para la crianza de una nidada. Sin embargo, aunque se registró menor mortalidad en las crías de los adultos grandes (n=9 de 23) que de los jóvenes (n=14 de 23), en general la etapa más vulnerable para la muerte de las crías de ambos grupos de padres fué la misma (de 0 a 3 días de edad).

E.- Conducta prereproductiva territorial y de cortejo. En los machos, la diferencia en las tasas de conducta territorial y de cortejo no fué significativa entre grandes y jóvenes. Los machos grandes tuvieron tasas menores (territorialidad  $\bar{x}=3.9$ , despliegues/hora, cortejo  $\bar{x}=19.2$  despliegues hora) a los jóvenes (territorialidad  $\bar{x}=10.4$  despliegues/hora, cortejo  $\bar{x}=32.2$  despliegues/hora) en las conductas registradas. Los despliegues



de los machos grandes posiblemente fueron más eficaces para evocar conductas de cortejo en sus parejas, que los despliegues de los jóvenes, pues las parejas de los grandes tuvieron tasas conductuales significativamente mayores ( $\bar{x}=0.6$  despliegues/hora), que las parejas de los machos jóvenes ( $\bar{x}=0.2$  despliegues/hora). En las hembras la diferencia en las tasas conductuales registradas, tampoco fue significativa, y aunque el patrón no fue tan marcado siguieron la misma tendencia que los machos. Las grandes tuvieron tasas menores (territorialidad  $\bar{x}=1.1$  despliegues/hora, cortejo  $\bar{x}=12.9$  despliegues/hora) a las hembras jóvenes (territorialidad  $\bar{x}=2.2$  despliegues/hora, cortejo  $\bar{x}=17.9$  despliegues/hora) en las conductas registradas.

El hecho de no encontrar diferencia significativa en las tasas conductuales de los machos, no indica que la conducta territorial y de cortejo de los grandes y de los jóvenes, sea cualitativamente similar. Lo anterior se pudo reflejar en la tendencia evidente en los jóvenes a realizar mayores tasas conductuales que los grandes, y además con la diferencia significativa encontrada entre el cortejo evocado por las parejas de los machos grandes y de los jóvenes que indicó que los grandes fueron más eficaces en su cortejo. De manera que la tendencia en los jóvenes a realizar mayores tasas conductuales pudo ser un factor resultante de la edad y experiencia reproductiva del ave. Al inicio de cada temporada reproductiva, los machos son el sexo que está sujeto a mayores presiones de selección sexual, pues tienen que adquirir y mantener un territorio de anidación con despliegues agonísticos

territoriales, y además atraer con su cortejo a las hembras. Los machos grandes además de contar con la experiencia adquirida en anidaciones anteriores, tienen la ventaja sobre los jóvenes de que posiblemente adquieren la misma pareja de temporadas anteriores (en esta especie existe fidelidad a la pareja, Drummond datos no publicados), de manera que la eficacia del cortejo se ve aumentada por el conocimiento previo entre los miembros de la pareja. Por otro lado posiblemente existe un rango de edad óptima por debajo y por arriba del cual, la eficiencia del cortejo de los machos disminuye.

Las hembras del patas azules, tienen la opción de "escoger" entre los recursos ofrecidos por diferentes machos, factor que hace suponer que la presión de selección sexual y la de conseguir recursos (pareja y territorio) a la que están sujetas al inicio de cada temporada reproductiva sea menor que en los machos. Por lo anterior es factible pensar que los despliegues conductuales requeridos por las hembras grandes y las jóvenes durante la etapa previa a la puesta sean similares, sin embargo los resultados obtenidos no mostraron tendencias claras en ese aspecto. Posiblemente se requiere de un tamaño de muestra mayor para hacer generalizaciones sobre la población. Seguramente una vez puesto el primer huevo y conforme avanza la edad de la nidada la conducta territorial y de cortejo tendrá variaciones y quizás entonces las conductas sean diferentes en hembras grandes y jóvenes.

Apendice A

Aves registradas en conducta en 1988  
 \* utilizadas en el análisis

Machos		Hembras	
Número	Año de anillación	Número	Año de anillación
Adultos jóvenes			
n=8		n=7	
*038	1983	*209	1982
*299	1984	*401	1982
391	1984	477	1982
*406	1984	*497	1984
413	1982	*502	1982
*427	1982	544	1982
*619	1984	596	1984
687	1984		
Adultos grandes			
n=13		n=5	
005	1982	*201	1982
011	1982	*212	1982
043	1982	*231	1982
067	1982	247	1982
*147	1982	*341	1982
151	1982		
*154	1982		
*179	1984		
*260	1982		
276	1982		
*320	1982		
710	1984		
714	1984		

Apendice B

Despliegues de cortejo y territorialidad descritos por Nelson (1978)

Símbolo	Nombre	Definición
<b>Cortejo</b>		
I	Apuntando al cielo (Sky pointing)	Alargamiento del cuello dirigiendo el pico al cielo, elevación de la cola y giro de las alas extendiéndolas y llevándolas hacia atrás, puede ir acompañado de vocalización
P	Levantando las patas (Parading)	Levantamiento exagerado de las patas caminando -- hacia uno y otro lado
FA	Volteando hacia un lado (Bill up face away)	Posición de la cabeza inclinada hacia un lado y el pico levantado. Puede ir acompañado de sacudidas vigorosas de la cabeza
Pel	Postura de pelicano (Pelican posture)	El pico presionado contra el pecho y la cola levantada
MJ	Golpeteos mutuos (Mutual jabbing)	Mutuos golpeteos continuos con el pico abierto --
N	Construcción simbólica del nido (Showing nest material)	Recoger y presentar a la pareja material de nido depositarlo en el suelo semejando la construcción del nido
C	Cópula (Copula)	La hembra muestra la cloaca al macho, el cual la monta en posición paralela
<b>Territorialidad</b>		
<	Amenaza de pico abierto (Menacing)	Abrir el pico dirigiéndose al intruso, puede ir acompañado de vocalización
Y	Movimiento de cabeza de sí (Yes head shaking)	Movimiento de cabeza rítmico y vertical acompañado de oscilaciones horizontales, ya sea parado o caminando acompañado de vocalización
W	Batido de alas (Wing flailing)	Parado con movimiento de alas sincrónico y violento, puede ir acompañado de carrera
J	Golpeteo de picos (Jabbing)	Golpeteo continuo y vigoroso de picos agitando la cabeza hacia ambos lados. Las plumas del cuello esponjadas

Apendice C

Aves adultas jóvenes que anidaron en la Isla. Fueron anilladas como crías en las temporadas reproductivas (82 a 85) en la subcolonia de Playa de Las Monas. Segunda reproducción. Utilizadas en: \*tamazo de nidada, o sobrevivencia de las crías.

Número	Ubicación del nido							
	Natal				Reproductivo			
	Cuadrante	Arbol	Grados	Año	Cuadrante	Arbol	Grados	Dispersión natal Año (m)
<b>Machos n=13</b>								
038	XXIV	0	47	1983	II	2	76	1986 63.00
299	VII	13	0	1984	IV	9	320	1986 21.90
389	II	2	185	1984	IV	5	200	1986 110.80
391	II	3	217	1984	II	3	164	1986 4.80
405	III	3	0	1982	II	3	150	1986 43.31
406	III	3	0	1982	II	2	56	1986 26.21
413	II	3	40	1982	I	2	195	1986 29.73
423 o	II	3	112	1982	IV	5	270	1986 13.74
427	II	2	34	1982	V	6	68	1986 32.31
454 o	VIII	14	306	1982	-	-	-	1986 -
524 o	XIX	44	170	1982	XIX	44	162	1986 2.01
619	XVIII	9	85	1984	IV	9	284	1986 6.40
687	XVIII	9	320	1984	XVIII	9	300	1986 4.05
<b>Hembras n=21</b>								
209 ** o	Z.C.	48	200	1984	II	2	150	1986 46.20
351 ** o	IV	9	340	1982	VIII	9	33	1985 4.12
356 o	III	9	260	1984	II	2	30	1986 42.45
358 ** o	VII	8	315	1984	XXIX	42	140	1985 97.30
377	IV	4	40	1982	IV	3	340	1985 17.10
"	IV	4	40	1982	III	3	10	1986 18.60
401 o	III	4	192	1982	XVIII	25	246	1986 93.20
410 o	III	4	178	1982	IV	4	220	1985 6.00
"	III	4	178	1982	IV	5	180	1986 20.60
420 **	III	3	90	1982	I	2	200	1985 27.56
430 o	IV	7	142	1982	III	3	30	1985 44.95
447 o	VII	14	208	1982	XIII	15	170	1985 12.35
463	XIV	46	138	1982	XIV	46	300	1984 7.00
"	XIV	46	138	1982	XIV	46	310	1985 7.40
472	XIV	20	192	1982	III	3	345	1985 67.74
"	XIV	20	192	1982	II	9	228	1986 41.10
477 o	XIII	15	84	1982	XIV	15	300	1985 15.23
497 ** o	III	9	115	1984	IV	9	320	1986 14.90
501	XIII	19	320	1982	XIV	15	30	1985 19.84
502	XIII	19	320	1982	VIII	9	278	1985 38.77
"	XIII	19	320	1982	IV	4	50	1986 66.20
510	XI	18	224	1982	XIII	15	210	1985 42.14
511 o	XI	13	164	1982	VI	8	210	1985 16.05
520 **	XIX	44	172	1982	Z.C.	49	270	1985 149.80
"	XIX	44	172	1982	V	7	85	1986 104.60
544 ** o	I	7	278	1982	IX	49	108	1986 78.10
869 **	IV	4	360	1985	IV	5	200	1986 14.60

Apendice D

Aves adultas jóvenes que regresaron sin anidar en la Isla. Fueron anilladas como crias en las temporadas reproductivas (82 a 85) en la subcolonia de Playa de Las Monas.\*Observados en los recorridos adicionales.

Machos n=11

Hembras n=13

Machos n=11			Hembras n=13		
Número	Año de Anillación	*Observación	Numero	Año de Anillación	*Observación
356	1982	1983	286	1984	1986
373	1982	1986	296	1984	1986
386	1984	1986	369	1984	1986
390	1984	1986	384	1984	1986
399	1984	1986	435	1982	1983
408	1984	1986	453	1982	1984
438	1984	1986	493	1984	1986
460	1982	1986	596	1984	1986
679	1984	1986	648	1984	1986
858	1985	1986	797	1984	1986
877	1985	1986	365	1985	1986
			888	1985	1986
			997	1985	1986

Apendice E

Dispersión esperada para adultos jóvenes en la subcolonia natal, bajo la hipótesis nula de que anidan aleatoriamente en uno de los sitios disponibles para los jóvenes.

\* Promedio de las distancias del sitio natal a los sitios donde se reprodujeron todos los demás adultos jóvenes del mismo sexo y en el mismo año

Hembras n=21			Machos n=12		
	*			*	
Número	Dispersión esperada	año	Número	Dispersión esperada	año
209	39.40	1986	038	46.20	1986
351	37.10	1985	299	42.20	1986
356	43.00	1986	389	38.80	1986
358	38.80	1985	391	43.10	1986
377	48.30	1985	405	63.40	1986
401	81.20	1986	406	44.05	1986
410	42.60	1985	413	49.40	1986
420	46.90	1985	423	45.80	1986
430	63.20	1985	427	58.90	1986
447	39.70	1985	524	35.20	1986
463	7.40	1984	619	39.20	1986
472	48.90	1985	687	40.90	1986
477	35.90	1985			
497	39.40	1986			
501	47.30	1985			
502	45.90	1985			
510	58.70	1985			
511	48.50	1985			
520	74.20	1985			
544	58.90	1986			
869	28.90	1986			

Apendice F

Aves jóvenes que anidaron en la Isla y cuyos padres (padre y/o madre) también lo hicieron en la misma temporada. \*Distancia de primera reproducción al sitio reproductivo actual de los padres.

---

	Número	*Distancia (m) a los padres	Dispersión natal (m)
<hr/>			
Machos n=6			
	038	103.15	63.00
	405	4.70	43.31
	406	47.05	13.74
	423	34.14	32.31
	427	28.90	2.01
	524	4.70	26.21
Hembras n=12			
	351	8.90	4.12
	377	7.05	17.10
	401	68.12	93.20
	410	20.70	6.00
	420	35.40	27.56
	430	25.60	44.95
	447	14.80	12.35
	477	3.70	15.20
	501	3.70	19.84
	502	26.30	66.20
	510	48.03	42.45
	511	38.80	16.05

---



Apéndice G

Aves adultas grandes analizadas en las comparaciones con adultas jóvenes

Tamaño de nidada					Exito de Eclósión					Sobrevivencia	
Hembras											
004	113	200	224	646	004	179	004	124	714	037	757
022	113	200	237	006	189	006	143	046			
026	140	206	241	023	206	027	174	047			
030	146	212	243	026	231	035	206	053			
035	155	212	247	027	264	037	247	071			
046	155	215	262	035	307	046	264	113			
053	165	216	262	047	567	047	501	241			
053	176	222	307	053	570	057	554	242			
105	189	223	358	112	717	116	570	554			
107	200	224	646	126	717	116	606	717			
Machos											
				002	217			117			
				011	635			120			
				015	647			260			
				032							
				100							
				101							
				114							
				181							
				217							

## LITERATURA CITADA

Altmann, J. 1974. Observational study of behaviour sampling methods. *Behav.* 49: 227-267.

Anderson, M. 1986. Female biased philopatry in breeding waterfowl (Anatidae). Datos presentados en el XIX Congreso Internacional de Ornitología. Ottawa, Canada.

Austin, O. 1951. Group adherence in the common tern. *Bird Banding* 22: 1-15.

Barash, D. 1982. *Sociobiology and Behavior*. Elsevier Science Company Inc.. Londres.

Baker, C., Spitler, K. y Bradley, D. 1981. Early experience determines song dialect responsiveness of female sparrows. *Science*. 214: 819-821.

Bateson, P. 1978. Sexual imprinting and optimal outbreeding. *Nature* 273: 659-660.

\_\_\_\_\_ 1980. Optimal outbreeding and the development of sexual preferences in Japanese quail. *Z. Tierpsychol.* 53: 231-244.

Berger, A. y Radabaugh, B. 1968. Returns of kirtland's warblers to the breeding grounds. *Bird Banding* 39: 161-186.

Bulmer, M. 1973. Inbreeding in the great tit. *Heredity* 30: 313-325.

Castillo, A. y 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 Isla Isabel, Nayarit. Tesis de Licenciatura, Facultad de Ciencias U.N.A.M.

Chabrzyk, B. y Coulson, J. 1976. Survival and recruitment in the herring gull Larus argentatus. Jour. of Anim. Ecol. 45: 187-203.

Cooke, F., Mac Innes, C. y Prevett, J. 1975. Gene flow between breeding population of lesser snow goose. Auk 92: 493-510.

\_\_\_\_\_ y Davies, J. 1983. Cap. 12. Assortative mating, mate choice and reproductive fitness in snow geese. En Mate Choice. (Ed. por Patrick Bateson). Inglaterra.

Coulson, J. 1966. The influence of the pairbond and age on the breeding biology of the kittiwake gull Rissa tridactyla. Jour. of Anim. Ecol. 35: 269-279.

\_\_\_\_\_ y Thomas, C. 1983. Cap. 16. Mate choice in the kittiwake gull. En Mate Choice. (Ed. por Patrick Bateson). Inglaterra.

Dawkins, R. y Krebs, J. 1978. Cap. 10. Animal signals: Information or manipulation?. En Behavioural Ecology: An evolutionary approach. (Ed. por Krebs y Davies). Oxford, Inglaterra.

Darley, D., Scott, M. y Taylor, N. 1977. Effects of age, sex, and breeding success on site fidelity of gray catbirds. Bird Banding 48: 145-151.

Dobson, F. y Jones, W. 1985. Multiple causes of dispersal. Amer. Nat. 126: 855-858.

Drummond, H., González, E. y Osorno, J. 1986. Parent offspring cooperation in the blue-footed booby Sula nebouxii: social roles in infanticidal brood reduction. Behav. Ecol. and Sociobiol. 19: 365-372.

Dunn, P. y Braun, C. 1985. Natal dispersal and lek fidelity of sage grouse. Auk 102: 621-627.

Emlen, S. 1982. The evolution of helping. I. An ecological constrains model. Amer. Nat. 119: 29-39.

Falconer, D. 1986. Introducción a la genética cuantitativa. C.E.C.C.S.A.. México.

Fisher, H. 1971. Experiments on homing in laysan albatrosses, Diomedea immutabilis. Condor 73: 389-400.

García, E. 1983. Apuntes de climatología. Instituto de Geografía. U.N.A.M.

Gaviffo G. y Uribe, Z. 1978. Algunas observaciones ecológicas en la Isla Isabel, Nayarit con sugerencias para el establecimiento de un parque nacional. Instituto de Biología. U.N.A.M.

González, E. y Osorno, J. 1987. Dinámica de la territorialidad en una colonia de bobo de patas azules Sula nebouxii en Isla Isabel, Nayarit, México. Tesis de Licenciatura, Facultad de Ciencias U.N.A.M.

Gratto, Ch., Morrison, R. y Cooke, F. 1985. Philopatry, site tenacity and male fidelity in the semipalmated sandpiper. Auk 102: 16-24.

Greenwood, P. 1980. Mating systems, philopatry and dispersal in birds and mammals. *Anim. Behav.* 28: 1140-1162.

\_\_\_\_\_ y Harvey, P. 1976. The adaptive significance of variation in breeding area fidelity of the blackbird (*Turdus merula* L.). *Jour. of Anim. Ecol.* 45: 887-898.

\_\_\_\_\_ 1982. The natal and breeding dispersal of birds. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 13: 1-21.

\_\_\_\_\_ y Perrins, Ch. 1978. Inbreeding and dispersal in the great tit. *Nature* 271: 52-54.

\_\_\_\_\_ 1979. The role of dispersal in the great tit (*Parus major*), the causes, consequences and heritability of natal dispersal. *Jour. of Anim. Ecol.* 48: 123-142.

Hamilton, W. y May, R. 1977. Dispersal in stable habitats. *Nature* 269: 578-581.

Harvey, P., Greenwood, P. y Perrins, Ch. 1979. Breeding area fidelity of great tit (*Parus major*). *Jour. of Anim. Ecol.* 48: 305-313.

Hays, W. 1973. *Statistics for the social sciences.* Rinehart and Winston. U.S.A.

Hinde, R. 1956. The biological significance of territories of birds. *Ibis* 98: 340-469.

Horn, H. y Rubenstein, D. 1984. Cap. II. Behavioural Adaptations and life history. En *Behavioural Ecology: An evolutionary approach.* Segunda edición. (Ed. por Krebs y Davies). Oxford, Inglaterra.

Howard, W. 1960. Innate and environmental dispersal of individual vertebrates. Amer. Mid. Natur. 63: 152-161.

Hunt, G. 1980. Mate selection and mating systems in seabirds. En Behavior of Marine Animals. Vol. 4: Marine Birds. (Ed. por J. Burger, L. Dilla y H.E. Winn). Nueva York, U.S.A..

Huntingford, F. 1984. The study of animal behaviour. Chapman y Hall. Londres, Inglaterra.

Kepler, C. 1969. Breeding biology of the blue faced booby Sula dactylatra personata on Green Island, Kure Atoll. (Ed. por The Nutall Ornithological club). No. 8. E.U.A.

Lack, D. 1966. Population studies of birds. Claredon Press. Oxford, Inglaterra.

\_\_\_\_\_ 1967. The natural regulation of animal numbers. Claredon Press. Oxford, Inglaterra.

Liberg, O. y von Schantz, T. 1985. Sex biased philopatry and dispersal in birds and mammals: the oedipus hypothesis. Amer. Nat. 126: 129-135.

Lidicker, W. Jr. 1962. Emigration a a possible mechanism permitting the regulation of population density below carrying capacity. Amer. Nat. 96: 29-33.

McGregor, P. y Krebs, J. 1982. Mating and song types in the great tit. Nature. 297: 60-61.

Maynard Smith. J. 1978. The evolution of sex. Universidad de Cambridge. Cambridge, Inglaterra.

Mills, J. 1973. The influence of age and pair bond on the breeding biology of red billed gull Larus novaehollandiae scupulinus. Jour. of Anim. Ecol. 42: 147-162.

Moore, J. y Ali, R. 1984. Are dispersal and inbreeding avoidance related?. *Anim. Behav.* 32: 94-112.

Myrberget, S. 1986. Natal dispersal in the willow ptarmigan. Datos presentados en el XIX Congreso Internacional de Ornitología. Ottawa, Canada.

Nelson, B. 1970. The relationship between behaviour and ecology in the sulidae with reference to other sea birds.

En Barnes, H. 1970. *Oceanogr. Mar. Biol. Ann. Rev.* 8: 501-574.

\_\_\_\_\_ 1978. *The sulidae: Gannets and boobies.* Universidad de Oxford. Oxford, Inglaterra.

\_\_\_\_\_ 1983. Contrasts in breeding strategies between some tropical and temperate marine pelecaniformes. *Studies in Avian Biology* 8: 95-114.

Ollason, J. y Dunnet, G. 1978. Age experience and other factors affect in the breeding success of the fulmar, Fulmarus glacialis, in Orkney. *Jour. of Anim. Ecol.* 47: 961-975.

Oring, L. 1986. Dispersal of juvenile spotted sandpipers: distance, sex bias and consequences. Datos publicados en el XIX Congreso Internacional de Ornitología. Ottawa, Canada.

\_\_\_\_\_ y Lank, D. 1982. Sexual selection, arrival times, philopatry and site fidelity in the polyandrous spotted sandpiper. *Behav. Ecol. and Sociobiol.* 10: 185-191.

\_\_\_\_\_ 1984. Cap. 10. Breeding area fidelity, natal filopatry, and the social systems of sandpipers. En *shorebirds: Breeding Behavior and Populations.* (Ed. por J. Burger y L. Olla y H.E. Winn). Nueva York, U.S.A..

Packer, C. 1975. Male transfer in olive baboons. Nature 255: 219-220.

\_\_\_\_\_. 1979. Intertroop transfer and inbreeding avoidance in Papio anubis. Anim. Behav. 27: 1-36.

Pianka, E. 1982. Ecología evolutiva. Omega. España.

Ruiz, A. 1977. Algunos aspectos ecológicos de la Isla Isabel, Nayarit. Tesis de Licenciatura, Facultad de Ciencias U.N.A.M.

Shields, W. 1982. Philopatry, inbreeding and the evolution of sex. Universidad de Nueva York. Albany, U.S.A.

Siegel, S. 1985. Estadística no paramétrica aplicada a las ciencias de la conducta. Trillas. México.

Thompson, D., Thompson, P., y Thompson, D. 1986. Fidelity and philopatry in breeding redshanks (Tringa totanus) and greenshanks (Tringa nebularia). Datos presentados en el XIX Congreso Internacional de Ornitología, Ottawa, Canada.

Tinbergen, N. 1951. The study of instinct. Oxford Clarendon Press. Londres, Inglaterra.

Van Tets. 1965. A comparative study of some social communication patterns in the pelecániformes. (Ed. por The American Ornithologist's Union). Ornithological Monographs No. 2.

Wade, M. y Braden, F. 1981. Effect of inbreeding on the evolution of altruistic behavior by kin selection. Evolution. 35: 844-858.

Waser, P. y Jones, W. 1983. Natal philopatry among solitary mammals. Q. Rev. Biol. 58: 355-390.



ESTA TESIS NO DEBE  
SALIR DE LA BIBLIOTECA

Woolfenden, G. y Fitzpatrick, J. 1976. The  
inheritance of territory in group breeding birds. Bioscience 28:  
104-108.