

00361
24
2eje



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTONOMA DE MEXICO

FACULTAD DE CIENCIAS

DIVISION DE ESTUDIOS DE POSGRADO

SISTEMA DE APAREAMIENTO EN EL
PAJARO BOBO DE PATAS AZULES
(Sula nebouxii)

T E S I S
QUE PARA OBTENER EL GRADO DE
MAESTRO EN CIENCIAS (BIOLOGIA)
P R E S E N T A
MARIA MARCELA OSORIO BERISTAIN

Director de Tesis: Dr. Hugh Drummond Durey

MEXICO, D. F.

TESIS CON
FALLA DE ORIGEN

1994



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

Introducción.....1-10

Objetivos.....11-13

Metodos.....14-17

Resultados.....18-23

Discusión.....24-31

Bibliografía.....32-37

Pies de figura

Figuras

Agradecimientos

RESUMEN

Las hembras de las aves "monogamas" copulan intra y extra-pareja. Lo anterior puede dar como resultado nidadas con paternidad múltiple y al mismo tiempo, evolucionar en los machos estrategias para ganar la competencia espermática intra utero. En el bobo de patas azules (*Sula nebouxi*) se describen los patrones de cópulas intra y extra-pareja de cada sexo en relación al supuesto período fértil de la hembra. Para cada sexo, se pusieron a prueba predicciones particulares de las hipótesis sobre las estrategias reproductivas generadas para las aves. En 13 parejas marcadas individualmente, se cuantificó la ocurrencia de cópulas durante las horas de luz de diciembre a marzo de 1990-91. El 54% de las hembras observadas copularon extra-pareja, este tipo de cópulas representó el 20% del total registradas en las hembras promiscuas. Las hembras copularon extra-pareja en presencia y en ausencia de su macho con frecuencias similares, excepto durante su supuesto período fértil en el cual evitaron copular con un macho ajeno mientras el propio estuvo presente. Los machos no evitaron que su pareja fuera promiscua, ni agredieron al macho ajeno, de hecho, ellos estuvieron presentes en el 19% del total de cópulas extra-pareja registradas en las hembras (n=47 cópulas). El 54% de los machos observados fueron promiscuos. Sin embargo, durante el supuesto período fértil en su pareja estos machos copularon casi exclusivamente intra-pareja y evitaron cortejar a otras hembras. Del total de cópulas realizadas por los machos con hembra promiscua, sólo el 4% fueron extra-pareja. Sin embargo, la frecuencia de cópulas intra-pareja fué baja, incluso durante el supuesto período fértil de la hembra. Aunque las últimas dos cópulas registradas en las hembras antes de sus puestas fueron con su pareja. La estrategia reproductiva de las hembras podría estar dirigida a promover la competencia espermática copulando con más de un macho, mientras disminuyen el riesgo de que su macho deserte en la crianza, al copular extra-pareja durante el supuesto período fértil sólo en ausencia de éste. Los machos a pesar de la competencia espermática, posiblemente fertilizan a su hembra al ser los últimos en copular antes de la puesta. Si es así, ellos lo logran disminuyendo el posible costo implicado en agredir a los machos ajenos y en copular frecuentemente con su hembra.

INTRODUCCION

El sistema de apareamiento de una especie comprende la manera en que los individuos obtienen pareja, lo que incluye el número de parejas obtenidas, el tipo de unión que se establece entre las parejas y la manera en que cada sexo realiza el cuidado paterno (Emlen y Oring 1977). Lack (1968) sugirió que el 91% de las especies de aves eran monógamas. La monogamia en aves se entiende como la asociación de un macho y una hembra durante el cortejo, las cópulas, la incubación y la crianza, formando la unidad reproductiva denominada pareja (Lack 1968). Se propuso que la evolución de la monogamia se ha favorecido en las aves porque se requiere del cuidado de ambos sexos para que los crios sobrevivan (Orians 1969; Trivers 1972) y porque si ambos sexos se unen para la crianza, en promedio podrán dejar más descendientes que si no se unen (Lack 1968).

Actualmente, la evidencia proveniente de estudios conductuales rigurosos y de reportes anecdóticos en decenas de especies de aves indica que en una pareja "monógama", cada sexo puede copular con un individuo diferente a su pareja (cópulas extra-pareja o CEP; ver revisiones en Gladstone 1979; Ford 1983; McKinney et al. 1984; Westneat 1987; Birkhead 1987; Westneat 1990). Al patrón que tiene cada sexo, de copular intra y extra-pareja además de unirse con un miembro del sexo opuesto para la crianza, se le ha denominado sistema de apareamiento aparentemente monógamo (Gowaty 1985).

Las cópulas extra-pareja se han cuantificado en diferentes especies que varían desde aves que anidan solitarias o en grupo,

hasta en las de anidación colonial. Se ha sugerido que las cópulas extra-pareja pueden ser más frecuentes en las aves coloniales que en las solitarias, debido a que la alta densidad de individuos en sus áreas de anidación favorece los encuentros extra-pareja (Birkhead 1979; Gladstone 1979). Por ejemplo, Moller (1991) encontró que la proporción de hembras de golondrinas (*Hirundo rustica*) que realizaron cópulas extra-pareja fué mayor al aumentar la densidad de la colonia.

El momento en el que un macho copula intra o extra-pareja en relación al período fértil de la hembra es un factor que puede determinar que los huevos sean fertilizados (Birkhead y Moller 1992). El período fértil de una hembra es el tiempo durante el cual una inseminación es potencialmente capaz de fertilizar a uno o a más de sus huevos (Sturkie 1965; Birkhead y Moller 1992).

La relevancia de las cópulas extra-pareja radica en que con ellas los huevos pueden ser fertilizados. Hay estudios de paternidad con base en DNA, electroforesis de proteínas y de características fenotípicas heredables que han mostrado que las cópulas extra-pareja fertilizan a los huevos, y originan nidadas con más de un padre (Gowaty 1985; Westneat 1987).

El período fértil de las hembras se desconoce en la mayoría de las aves silvestres (Burke y Ogasawara 1969; Sturkie 1965; Birkhead 1979; Birkhead y Moller 1992). Sin embargo, los patrones temporales de las cópulas con respecto al ciclo reproductivo de la hembra pueden servir para estimar el período fértil. La frecuencia de cópulas varía durante el ciclo

reproductivo de las hembras. Por ejemplo, Birkhead y Moller (1992) reportaron que en una muestra de 30 especies, las cópulas ocurrieron con mayor frecuencia durante un periodo promedio de 3 días antes de la puesta.

El periodo fértil se ha estimado indirectamente en las aves con la frecuencia de ocurrencia de las cópulas. En general en aves se estima como periodo fértil el periodo en el ciclo reproductivo de las hembras durante el cual ellas copulan con mayor frecuencia, hasta el momento de la última puesta (Birkhead 1979).

En 22 especies de aves aparentemente monógamas, se encontró una tasa promedio de dos cópulas diarias durante el periodo fértil de la hembra (Birkhead et al. 1987). Debido a lo anterior, se considera que una especie tiene una tasa alta de cópulas si en promedio las hembras realizan al menos dos cópulas diarias durante su periodo fértil (Birkhead et al. 1987). En las 12 especies en las que se han reportado hasta ahora los porcentajes de cópulas, se estimó que en promedio el 97% del total de las intra-pareja y el 96% del total de las extra-pareja ocurrieron durante su presumible periodo fértil (ver revisión de Birkhead y Moller 1992).

Durante el periodo fértil existe un momento que se le denomina ventana de fecundación en el cual una hembra ovula y tiene la mayor probabilidad de ser fecundada (Sturkie 1965; Howart 1971, en Birkhead y Moller 1992). El periodo entre la ovulación y la puesta en aves de granja como en los guajolotes (Melagris gallopavo) y en las gallinas (Gallus domesticus) ocurre en promedio durante un intervalo de 24 a 36 horas (Sturkie 1965).

Sin embargo, la ventana de fecundación sólo dura de 15 a 30 minutos (Howarth 1971, en Birkhead y Moller 1992). Después de ese tiempo, el huevo es cubierto en el infundíbulo por una capa de albúmina que los espermatozoides no pueden penetrar (Sturkie 1965; Birkhead y Moller 1992). A pesar del corto tiempo durante el cual un huevo puede ser fertilizado, las hembras copulan varios días e incluso semanas antes de la ventana de fecundación (aunque con una frecuencia variable) y pueden almacenar espermatozoides en su oviducto manteniéndolos viables hasta la ventana de fecundación (McKinney 1986).

En las aves en las que se ha encontrado que almacenan espermatozoides en el oviducto, se ha visto que esto ocurre en micro invaginaciones tubulares localizadas entre el útero y la vagina (cf. en Shugart 1988). Se especula que los espermatozoides pueden mantenerse viables porque se "nutren" de polisacáridos que son secretados en el útero (Gilbert 1979).

El intervalo de tiempo en que las hembras pueden mantener viables a los espermatozoides varía desde una semana en Galliformes (5 especies, Burke y Ogasawara 1969) hasta 8 semanas en Columbiformes (una especie, Zenone et al. 1979). En aves marinas se ha reportado la capacidad de almacenar espermatozoides en Procellariiformes (en 2 especies) y Charadriiformes (en una especie, Hatch 1983), los que aparentemente pueden mantenerlos viables por más de 30 días (Imber 1976, en Hatch 1983; Hatch 1987).

Las hembras al copular intra y extra-pareja pueden almacenar espermatozoides de más de un macho con lo cual favorecen la

competencia espermática por fertilizar a sus óvulos. Parker (1984) definió competencia espermática como la competencia del esperma (con espermatozoides) de más de un macho por fertilizar a los óvulos de una hembra.

El mecanismo de competencia espermática que se ha sugerido por los estudios realizados con aves de granja (Gallus gallus) es la estratificación pasiva de espermatozoides (Birkhead et al. 1988). Los espermatozoides que son inyectados dentro del oviducto de la hembra con la primera cópula, entran a las micro invaginaciones del útero-vagina, y posteriormente se sobreponen los espermatozoides de las cópulas subsecuentes (Compton et al. 1978). Se sugiere que los espermatozoides superficiales son los que se "desprenden" primero de las micro invaginaciones y se mueven al infundíbulo en donde el huevo es fertilizado (Compton et al. 1978). En Anátidos, Cheng et al. (1983), reportaron que si las cópulas ocurren en un intervalo de 4 h o más, entonces los espermatozoides del macho que copuló al final son los que fertilizan a la mayoría de los huevos. Lo anterior implica que existe precedencia espermática del último macho que copula con una hembra antes de la puesta (Birkhead et al. 1988, 1989; Birkhead y Hunter 1990). Si los intervalos entre cópulas son menores a 4 h, entonces los espermatozoides de ambas cópulas se mezclan antes de entrar a las invaginaciones y la probabilidad de cada macho de fertilizar a los huevos depende de la proporción de sus espermatozoides en la mezcla (Martin et al. 1974).

Las hembras al favorecer la competencia espermática copulando con más de un macho, y tal vez decidiendo con cuáles y cuándo copular, son potencialmente capaces de controlar la

fertilización de sus óvulos. Un estudio reciente con alcas (Alca torda) demostró que las hembras pueden controlar potencialmente la cantidad relativa de esperma que reciben de los diferentes machos con los que copulan (Wagner 1992). Además, las hembras son capaces de aceptar o negarse a copular con los machos (Wagner 1991, en Wagner 1992), ejerciendo el control sobre la proporción del esperma que ellas reciben de su macho con respecto al de otros machos (Wagner 1992).

La existencia de cópulas extra-pareja en aves aparentemente monógamas, sugiere que los individuos participantes deberían obtener más beneficios que los costos asociados a su conducta. Existen varias hipótesis sobre los beneficios y los costos para los machos y para las hembras que copulan extra-pareja. Los machos, por los altos beneficios de fertilizar a los huevos de otra hembra y parasitar el cuidado paterno de otro macho, deberían copular extra-pareja, adoptando una estrategia reproductiva mixta (Trivers 1972). Al mismo tiempo, por el costo implicado en la crianza, los machos deberían evitar ser parasitados en su paternidad previniendo que otro copule con su hembra (Trivers 1972).

La conducta de cuidado de pareja es la que realiza el macho para evitar que otro fertilice a su hembra (Parker 1984; Birkhead 1979; Birkhead y Lesells 1989; Birkhead et al. 1985). Con esta conducta el macho intenta asegurar su paternidad. El cuidado de la pareja puede expresarse en los machos de diferentes maneras:

- (1) con agresión directa hacia otro macho (Birkhead 1979, 1982),
- (2) permaneciendo junto a su hembra y evitando con esto que otro

macho se le acerque (Moller 1991), (3) encubriendo el periodo fértil de su hembra con las cópulas intra pareja anteriores a la ventana de fecundación (Birkhead 1979), (4) removiendo el esperma del otro macho con picotazos en la cloaca de su hembra (Davies 1983) y (5) "diluyendo" el esperma de otro macho en el propio a través de un incremento de la frecuencia de cópulas intra-pareja (Mckinney et al. 1983; Birkhead et al. 1987).

Los machos también pueden asegurar su paternidad disminuyendo su inversión en la crianza o abandonando o agrediendo a la hembra cuando ella copula fuera de la pareja. En un estudio con palomas de collar (Streptopelia risoria), se encontró que el macho cortejó menos y agredió más a su hembra cuando ella había sido expuesta a otro macho que cuando no había sido expuesta (Zenone et al. 1979). La agresión y falta de cortejo del macho en las palomas de collar, retrasa la ovulación de las hembras. Debido a que la hembra guarda espermatozoides viables sólo por 6 días, el macho puede incrementar la certeza de su paternidad retrasando la ovulación hasta que la hembra no tenga espermatozoides viables del otro macho y copulando después de esto (Zenone et al. 1979).

Una razón poderosa para que existan las cópulas extra-pareja, es el interés que tienen las hembras de las especies aparentemente monógamas para que ocurran. Existen estudios que demuestran que las hembras cooperan e incluso solicitan cópulas extra-pareja (Frederick 1987; Hatch 1987; Moller 1988). Los beneficios materiales que potencialmente podrían adquirir las hembras al copular extra-pareja son varios. (1) obtención de recursos (alimento, material para el nido) por parte de los

machos con los que copulan (Thornill 1984). (2) Asegurar la fertilización de los huevos por si su pareja no lo logra (McKinney et al. 1984). (3) Asegurar el cuidado paterno de un macho en caso de que su pareja muera, deserte de la crianza (Hatch 1987) o para reproducirse en un futuro (Colwell y Oring 1989). Existen dos tipos de beneficios genéticos que las hembras pueden obtener al copular extra-pareja. (1) Incremento de la diversidad genética de la nidada (si son fecundadas por más de un macho) con lo cual podrían aumentar la probabilidad de que ellos sobrevivan en ambientes adversos (Knowlton y Greenwell 1984). Este beneficio genético no necesariamente explica por qué las hembras copulan con más de un macho. Durante la meiosis y la recombinación genética de las células germinales se obtiene suficiente diversidad genética (Williams 1975). Por lo que las hembras al ser fecundadas por varios machos no incrementan la diversidad genética de sus crías mucho más que la que se incrementa al ser fecundadas por un sólo macho (Birkhead y Moller 1992). Además el posible beneficio de diversidad genética, se puede disminuir por el posible costo implicado al incrementarse la competencia entre crías medias hermanas por compartir menos genes en común que los hermanos completos (Trivers 1972). (2) Obtener calidad genética para las crías, lo que involucra que las hembras sean fecundadas por machos de mejor calidad genética que su pareja. Con lo anterior las crías tienen la posibilidad de heredar las características de los diferentes machos (Gladstone 1979; Wittenberg 1981; Buitron 1983; McKinney et al. 1984, 1986; Knowlton y Greenwell

1984). Por ejemplo, las crías pueden heredar caracteres sexuales secundarios que son atractivos para las hembras (Fisher 1930), o genes que les confieran resistencia a parásitos y vigor (Hamilton y Zuk 1982).

A pesar del interés por investigar el patrón de cópulas intra y extra-pareja en las aves, son pocos los estudios que involucran observación continua de los individuos antes y durante las puestas. Hasta ahora sólo existen dos estudios en aves silvestres que reportan la proporción de cópulas intra y extra-pareja de machos y hembras (Birkhead y Moller 1992).

En este estudio se describen los patrones de cópulas intra- y extra-pareja en relación al momento de las puestas en una ave colonial aparentemente monógama, el bobo de patas azules (Sula nebouxi).

El bobo de patas azules es un Pelecaniforme colonial que anida en islas del Pacífico (Nelson 1978). En la isla Isabel en Nayarit la colonia de esta ave, incluye cerca de 400 parejas en dos subcolonias (Osorio-Beristain y Drummond 1993). En las zonas de la isla de mayor densidad existen 0.4 nidos por m² y la distancia promedio entre nidos es de sólo 2 m (Castillo y Chávez-Peón 1983; Osorio-Beristain y Drummond 1993). Los individuos son filopátricos y tienen una dispersión reproductiva limitada (Osorio-Beristain y Drummond 1993).

Cada pareja de bobo de patas azules defiende uno o más territorios durante el cortejo, y se establece en uno para la incubación y la crianza (Nelson 1978). El cortejo en los bobos de la isla Isabel se inicia en diciembre y las puestas ocurren en enero. Las puestas en promedio son de 2 huevos (rango 1 a 3

huevos) con 5.2 días de diferencia entre cada uno (Castillo y Chávez-Peón 1983). La incubación se inicia cuando ponen el primer huevo y dura en promedio 40.1 días (Castillo y Chávez-Peón 1983). La incubación y la crianza siempre se realiza intra-pareja (Nelson 1978), y las cópulas son intra y extra-pareja (Obs. per.). Las cópulas ocurren en el territorio reproductivo. Para copular la hembra se mantiene inmóvil en posición horizontal y alarga la cabeza; el macho se sube al dorso de la hembra y paralelo a ella gira las plumas de la cola en sentido contrario a las de la hembra y hace contacto de cloacas (Nelson 1978).

OBJETIVOS

Se describen los patrones de cópulas intra y extra-pareja de cada sexo en el bobo de patas azules (*Sula nebouxii*). De las hipótesis que se han generado para cada sexo en las aves (cf. Trivers 1972; Parker 1984; Gowaty 1985; y Birkhead y Moller 1992) se hacen predicciones particulares para los bobos.

Predicciones para los machos

Los machos deberían adoptar una estrategia reproductiva mixta y copular extra-pareja para fertilizar a más de una hembra sin invertir en los crios engendrados por esa vía (Trivers 1972). Al mismo tiempo, los machos deberían evitar ser parasitados en su paternidad, cuidando a su pareja (Birkhead y Lesells 1989) y cuidando su paternidad (Birkhead 1982).

Dadas las condiciones ecológicas del bobo de patas azules (anidación en colonias, sincronía reproductiva, y forrajeo en el mar lejos de la hembra), los machos con pareja deberían:

1. copular extra-pareja en especial con sus vecinas (facilitado por la cercanía).
2. permanecer junto a su hembra más tiempo durante el periodo fértil que antes de éste y copular y cortejar extra-pareja a menor tasa durante el periodo fértil que antes de éste (por estar más con su hembra).
3. agredir al macho que corteja o intenta copular con su pareja.
4. copular intra-pareja a una alta tasa diaria de cópulas (según la definición de Birkhead et al. 1987). Copular intra-pareja cada que regrese junto a su hembra (por que no puede permanecer siempre con su hembra).

5.- Si los machos tienen forma de medir que tan promiscua fué su pareja, deberían de invertir el tiempo de incubación de manera inversamente proporcional a su incertidumbre de paternidad.

Predicciones para las hembras

En las aves aparentemente monógamas las hembras deberían favorecer la competencia espermática a través de copular con más de un macho (Parker 1984; Gowaty 1985; Birkhead y Moller 1992).

Dadas las condiciones ecológicas del bobo de patas azules (anidación en colonias, crianza en parejas, forrajeo del macho en el mar lejos de la hembra, sincronía reproductiva entre vecinos), las hembras con pareja deberían:

1. copular extra-pareja, en especial con sus vecinos (facilitado por la cercanía).
2. copular extra-pareja en ausencia de su macho, para evitar que éste deserte en la crianza, disminuya su cuidado paterno o la agrede por su incertidumbre de paternidad.
3. favorecer la competencia espermática concentrando sus cópulas intra y extra-pareja durante su período fértil.

MÉTODOS

El estudio se realizó en la Isla Isabel localizada a 28 Km de la costa del estado de Nayarit a los 21° 52' N y 105° 54' W, particularmente en la playa Noreste de la Isla.

Las observaciones se hicieron de diciembre a marzo de 1990 y 1991. Se colocaron 2 casetas para que los observadores se mantuvieran ocultos y pudieran registrar a las aves sin causarles interferencia en su conducta. Se registró la presencia de todas las aves que se pudieran observar e identificar desde cada caseta. La distancia a la que se pudieron observar fué desde 0 a 15 m. Las aves se identificaron por medio de anillos numerados o coloreados que fueron colocados en el tarso de las aves en temporadas reproductivas anteriores a la del estudio. También se registró la presencia de las aves que no tenían identificación pero que pudieron observarse desde la caseta.

En total se registró a 30 machos y 20 hembras que se pudieron identificar. De todas las aves identificadas, 14 machos anillados formaron pareja con 14 hembras anilladas. El resto de las aves (16 machos y 6 hembras) formaron pareja con aves sin identificación. De las 14 parejas anilladas que se formaron se eliminó a una de ellas para los análisis que se reportan en el estudio. El macho de la pareja eliminada murió una semana antes de las puesta de su hembra.

Un macho y una hembra se definieron como pareja cuando ambos llegaron a un territorio de anidación al que ambos defendieron y en el que cortejaron diariamente y durante al menos una semana. Todas las parejas que así se definieron criaron en

el territorio que inicialmente defendieron.

Durante 84 días consecutivos, de 3 a 4 personas en relevos de dos horas, observaron a las aves desde las casetas de 0600 a 1830 h. Las observaciones de las aves abarcaron el periodo de formación de pareja y cortejo, el de cópula, el de puestas y un promedio de 15 días incubación.

Para facilitar la localización de cada ave anillada que estuvo en observación, se colocó una estaca de madera numerada en cada territorio. La estaca fué colocada en ausencia de las aves para evitar perturbarlas.

En cada caseta se observaron focalmente a 8 y 5 parejas respectivamente. Para cada ave se registró: (1) la frecuencia, hora y fecha de sus cópulas; (2) la identidad del individuo con el que copuló. Para las hembras se registró (3) la presencia/ausencia de su pareja mientras ellas copularon extra-pareja y (4) la fecha y la hora de cada puesta. Para los machos se registró (5) la ocurrencia de agresión al macho ajeno mientras éste cortejo o copuló con su hembra. Cada 15 minutos se hicieron observaciones de barrido y de cada ave se registró: (1) su presencia o ausencia en el área reproductiva y (2) el sexo que incubaba.

Cada 3 o 4 días y en la misma hora de los registros de conducta, se hicieron recorridos fuera del área de observación para buscar sistemáticamente si las aves del estudio se encontraban cortejando, copulando o anidando con una ave no vecina. Se sabe con certeza si las aves que se observaron en el estudio anidaron en un sitio diferente al de su observación o

con otra pareja. Para otro estudio de ecología reproductiva en los bobos, se monitorearon todos los nidos que aparecieron en el área reproductiva y con ésto se registró la identidad de todas las aves que anidaron. Cada 2 días y cuando las aves del estudio habían volado fuera del área de observación, se hicieron recorridos por los acantilados de la Isla para asegurarse de que ahí no estuvieran cortejando, aunque Nelson (1978) mencionó que los bobos sólo cortejan y copulan en su área de reproducción.

Para este trabajo se definieron las siguientes conductas:

Cópula, cuando se observó el contacto de cloacas del macho y de la hembra. Además, se registró cómo cópula cuando no se vió el contacto de cloacas (por la posición de las aves), pero se observó al macho sobre el dorso de la hembra y a ésta girar y alzar hacia un extremo las plumas de la cola, y al macho girar y bajar hacia el otro extremo las plumas de su cola e inmediatamente bajarse de la hembra.

Cuidado de pareja, cuando la hembra no copuló extra-pareja como un resultado de las agresiones de su macho (físicas o vocalizadas) dirigidas al otro macho.

Pareja vecina, a toda pareja cuyo territorio se encontró dentro de un radio de 15 mts de distancia del territorio de cada una de las 13 parejas en observación focal.

Periodo fértil de las hembras, desde 5 días antes de la puesta del primer huevo hasta la puesta del último huevo. Las hembras deben de ovular y por lo tanto ser fertilizadas dentro de un intervalo promedio de 5 días antes de cada puesta dado que éste es el intervalo promedio entre puestas.

En la sección de resultados, el día en que es puesto el primer huevo será referido como día 0, los días anteriores a la primera puesta serán referidos con números reales negativos, y los días posteriores serán números positivos.

Tasa alta de cópulas, un promedio de dos o más cópulas diarias durante el período fértil de la hembra (según definición de Birkhead et al. 1987).

RESULTADOS

Periodicidad y frecuencia de las cópulas: descripción general

Las 13 parejas observadas copularon en promedio desde 29.4 días antes de la puesta (d.e.=8.8, rango=10-41 d), durante el cual tuvieron un promedio de 23.6 cópulas (d.e.=7.1, rango=12-34 cópulas. Después de la puesta del primer huevo, las parejas copularon en promedio durante 5.4 días (d.e.=6.0, rango=0-19 d) durante el cual tuvieron un promedio de 8.1 cópulas (d.e.=5.0, rango=1-20 cópulas).

El periodo fértil abarcó en promedio 10 días (d.e.=3, rango=5-22 d), 5 días antes de la puesta y en promedio 5 días entre la primera y la última puesta (d.e.=3, rango=0-17 d).

La frecuencia de cópulas intra-pareja aumentó progresivamente conforme se acercó el periodo fértil y disminuyó una vez que ocurrió la puesta (Fig.1). Durante el periodo fértil ocurrió el mayor porcentaje relativo de cópulas intra-pareja. De hecho durante los 5 días anteriores a la primera puesta ocurrió en promedio el 27% de las cópulas (d.e.=0.07, rango=10-41%), y entre la primera y la última puesta en promedio ocurrió el 18% de las cópulas (d.e.=11, rango=0-46%).

De los 13 machos y 13 hembras observadas, un total de 7 aves de cada sexo copularon extra-pareja (54%). Todas las cópulas extra-pareja en ambos sexos ocurrieron antes de la puesta. Los machos copularon extra-pareja en promedio desde 21.6 días antes de la puesta de su hembra (d.e.=12.4, rango=2-38 d), durante el cual tuvieron un promedio de 4.9 cópulas (d.e.=6.4, rango=1-20

cópulas). La frecuencia máxima de éstas cópulas ocurrió antes del periodo fértil de su hembra (8 días antes), disminuyó durante el periodo fértil y desapareció en el momento de la puesta (Fig.2a). Las hembras copularon extra-pareja en promedio desde 20 días antes de su puesta (d.e.=7.3, rango=10-29 d) durante el cual tuvieron un promedio de 6.7 cópulas (d.e.=7.9, rango=1-21 cópulas). La frecuencia de estas cópulas aumentó progresivamente conforme se acercó el periodo fértil (la máxima ocurrió en el periodo fértil) y desapareció en el momento de la puesta (Fig.2b).

Debido a que ambos sexos sólo copularon extra-pareja antes de la puesta, de aquí en adelante, cuando se mencione periodo fértil se estará refiriendo sólo a los 5 días antes de la puesta excepto cuando se indique lo contrario.

Conducta de los machos

1. Los 7 machos promiscuos sólo copularon extra-pareja con hembras vecinas apareadas en un radio menor de 15 m.

2. Durante el periodo fértil, los 13 machos aumentaron el tiempo que permanecieron con su hembra. Ellos permanecieron con su pareja un tiempo significativamente mayor durante el periodo fértil ($X=31.5$, d.e.=5.3, rango=20.5-42 h) que 5 días antes de este periodo ($X=28.2$, d.e.=5, rango=22-36.3 h; Wilcoxon t pareada de una cola $T=19$, $P=0.03$). Los mismos machos dejaron de cortejar extra-pareja durante el periodo fértil, mientras que si lo hicieron durante los 5 días anteriores a éste ($X=0.08$, d.e.=0.11, rango=0-0.35 frecuencia de cortejo/d).

Los 7 machos promiscuos mantuvieron una tasa diaria de cópulas extra-pareja que no difirió significativamente durante el periodo fértil ($X=0.007$, d.e.=0.17, rango=0-0.06 cópulas/d) y durante los 5 días anteriores a éste periodo ($X=0.03$, d.e.=0.06, rango=0-0.10 cópulas/d; Wilcoxon t pareada de una cola $T=1$, $P=0.1$). Aunque durante el periodo fértil los machos copularon casi exclusivamente intra-pareja, dado que de todas las veces que copularon en este periodo, sólo el 4% correspondieron a cópulas extra-pareja (d.e.=7.2, rango=0-20%).

3. Los 7 machos con hembra promiscua nunca agredieron a los machos que copularon con su hembra. De hecho, ellos estuvieron presentes en promedio en el 19.4% de las veces en que su hembra copuló extra-pareja (d.e.=33.9, rango=0-23.8% de las veces, $N=47$ cópulas).

4. La tasa promedio de cópulas intra-pareja durante el periodo fértil, fué de 1.92 cópulas al día (d.e.=0.52, rango=0.08-2.10 cópulas/d, $N=13$ parejas) y ésta se consideró baja según la definición de Birkhead et al. (1987). Sin embargo, esta tasa fué significativamente mayor a la ocurrida durante los 5 días anteriores al periodo fértil ($X=1.29$, d.e.=0.55, rango=0.6-2.4 cópulas/d, $N=13$ parejas; Wilcoxon t pareada de una cola $T=12.5$, $P=0.01$).

Considerando sólo a los 7 machos con hembra promiscua, se encontró que la tasa promedio de cópulas intra-pareja durante el periodo fértil fué de 1.77 cópulas al día (d.e.=0.70, rango=1-2.1 cópulas/d) y ésta, también fué baja utilizando el criterio de Birkhead et al. (1987).

Si los machos con pareja promiscua intentaron asegurar su paternidad copulando con mayor frecuencia, se espera que hubieran copulado intra-pareja a mayor tasa que los machos con hembra no promiscua. Sin embargo, la diferencia entre la tasa de cópulas de los primeros durante el periodo fértil no difirió significativamente de los machos con hembra no promiscua ($X=0.26$, d.e.=0.61-1.82, rango=0.13-0.40 cópulas/d; U de Mann-Whitney de una cola $U=20$, $P=0.5$).

Los machos no copularon intra-pareja justo al reunirse con su hembra y una vez que ésta permaneció sola en el área reproductiva. Durante el periodo fértil el tiempo de latencia desde que el macho regresó con su hembra hasta que copuló intra-pareja en promedio fué de 10.0 horas (d.e.=6, rango=3-12.1 h). Durante los 5 días anteriores al periodo fértil el tiempo de latencia en promedio fué de 11.2 horas (d.e.=7.5, rango=2-8.3 h). La diferencia entre los tiempos de latencia durante el periodo fértil y antes de éste no fué significativa (Wilcoxon t pareada de una cola $T=1$, $P=0.1$).

Si los machos con hembra promiscua detectaron si su hembra fué promiscua mientras la dejaron sola en el área reproductiva, se espera que al reunirse con ella, la probabilidad de copular intra-pareja hubiera sido mayor cuando fué promiscua que cuando no lo fué. Sin embargo, la probabilidad promedio no difirió significativamente cuando ella fué promiscua ($X=0.43$, d.e.=0.33, rango=0-1) que cuando no lo fué ($X=0.57$, d.e.=0.33, rango=0-0.66; Wilcoxon t pareada de una cola $T=5.5$, $P=0.6$, $N=7$ machos).

5. Si los machos tuvieron incertidumbre en la paternidad del primer huevo de la puesta debido a que su hembra sólo copuló extra-pareja antes del primero. Se espera que los machos con hembra promiscua hubieran incubado menos que su pareja y menos que los machos con hembra no promiscua. Seis de los 7 machos con hembra promiscua incubaron al primer huevo menos tiempo que su pareja ($X=31\%$, d.e.=15%, rango=14-52% del tiempo), pero la diferencia no fué significativa ($X=68\%$, d.e.=15%, rango=50-86% del tiempo; Prueba de los Signos de una cola, $P=0.1$). Tampoco existió diferencia entre los tiempos de incubación de 7 machos con hembra promiscua ($X=31\%$, d.e.=15, rango=14-52% del tiempo) y 4 machos con hembra no promiscua ($X=45\%$, d.e.=8%, rango=32-54% del tiempo; U de Mann-Whitney de una cola $U=7.5$, $P=0.1$). No se registró el tiempo de incubación de 2 machos con hembra promiscua.

Conducta de las hembras

1. Las 7 hembras promiscuas copularon extra-pareja sólo con machos vecinos apareados en un radio menor a 15 m. Estas hembras cortejaron con el macho ajeno antes de cada cópula extra-pareja.

2. Antes del período fértil todas las hembras promiscuas copularon extra-pareja mientras su macho estuvo presente. De hecho estas hembras mantuvieron una tasa de cópulas extra-pareja que no difirió significativamente cuando su macho estuvo presente ($X=0.01$, d.e.=0.01, rango=0-0.03 cópulas/d) de la tasa cuando estuvo ausente ($X=0.03$, d.e.=0.04, rango=0-0.1 cópulas/d; Prueba de los signos de una cola, $P=0.06$). Excepto durante el período fértil que aunque las hembras también copularon

extra-pareja, nunca lo hicieron en presencia de su macho. De hecho la diferencia en el número de hembras que cópularon extra-pareja en presencia de su macho durante el periodo fértil (0 de 7 hembras) y 5 días antes de éste (7 de 7 hembras) fué significativa (Prueba de Fisher de una cola $P=0.0003$).

Si la presencia del macho en el área reproductiva limitó a las hembras no promiscuas para copular extra-pareja. Se espera que del total de tiempo que las hembras permanecieron en el área reproductiva antes de la puesta las no promiscuas hubieran estado menos tiempo sin su macho que las hembras promiscuas. Sin embargo, la proporción de tiempo que las hembras no promiscuas ($X=0.14$, d.e.=0.04 rango=0.10-0.20) y promiscuas ($X=0.14$, d.e.=0.06, rango=0.07-0.27) estuvieron solas no difirió significativamente (U de Mann-Whitney de una cola $U=18$, $P=0.4$).

3.- Las hembras promiscuas desde el inicio de sus cópulas hasta que pusieron su primer huevo, tuvieron una distribución de cópulas intra y extra-pareja similar (Kolmogorov Smirnov de dos colas $D=0.3$, $P=0.05$, Fig.3). Estas hembras concentraron respectivamente el 45% (d.e.=23.7, rango=0-50% de cópulas) y el 21% (d.e.=21, rango=0-50% de cópulas) del total de cópulas intra y extra-pareja respectivamente durante el periodo fértil. Ellas también distribuyeron ambos tipos de cópulas de manera similar durante los 5 días anteriores a la puesta (Kolmogorov-Smirnov, $D=0.0000$, $P=0.5$).

Si las hembras promiscuas favorecieron a su pareja en la competencia espermática durante el periodo fértil, se espera que hubieran copulado más con su macho que con otros. Lo

anterior suponiendo que la probabilidad de paternidad es proporcional al número de espermatozoides de cada macho en el tracto de la hembra (cf. Martin et al. 1974). También se espera que la última cópula que realizaron las hembras promiscuas antes de la puesta hubiera sido con su macho. Lo anterior suponiendo que existe precedencia espermática (cf. Birkhead et al 1988, 1989; Birkhead y Hunter 1990). La tasa promedio de cópulas intra-pareja fué significativamente mayor ($X=1.77$, d.e.=0.70, rango=1-3 cópulas/d) a la de las cópulas extra-pareja (0.63, d.e.=0.76, rango=0-2 cópulas/d; Wilcoxon t pareada de dos colas $T=10.5$, $P<0.05$). Las últimas dos cópulas de las hembras promiscuas antes de poner su primer huevo fueron con su macho. De hecho, la última cópula intra pareja de las hembras promiscuas ocurrió en promedio 11.1 h antes de la primera puesta (d.e.=14.4, rango=0.4-43.2 h), mientras que la última cópula extra-pareja ocurrió en promedio 78.0 h antes de la puesta (d.e.=101, rango=17.1-240 h). Aunque ésta diferencia no fué significativa (Wilcoxon t pareada de dos colas, $T=5$, $P=0.12$, $N=7$ hembras).

DISCUSION

Conducta del macho

Los bobos de patas azules machos adoptaron una estrategia reproductiva mixta de cópulas intra y extra-pareja (Trivers 1972; Moller 1991). Los machos promiscuos copularon y criaron con su pareja y posiblemente parasitaron la inversión paterna de otro macho al copular extra-pareja con hembras vecinas apareadas.

1. Cópulas con vecinos. La anidación gregaria en el bobo de patas azules (0.04 nidos por m², Osorio-Beristain y Drummond 1993) y la sincronía reproductiva entre las aves, posiblemente facilitaron los encuentros y la disponibilidad entre vecinos para copular extra-pareja. Gowaty y Bridges (1991) encontraron que los azulejos (*Sialia sialis*) copulaban más extra-pareja cuando la densidad de anidación era mayor. En aves marinas coloniales como las alcas (*Alca torda*), se ha reportado que las hembras copulan extra-pareja 3 veces más en áreas de alta que en las de baja densidad (Wagner 1992).

2. Durante el supuesto periodo fértil (los 5 días anteriores a la puesta) todos los machos permanecieron junto a su hembra más tiempo que antes de éste (del día 6 al 10 antes de la puesta). La interpretación de lo anterior como cuidado de pareja es dudosa porque los machos al estar con su hembra no impidieron que ésta copulara extra-pareja. De hecho fué durante el periodo fértil que las hembras promiscuas realizaron el 21% del total de las cópulas extra-pareja. Por otro lado, durante el periodo fértil los machos promiscuos dejaron de cortejar extra-pareja y copularon casi exclusivamente intra-

pareja. Sólo el 4% de las cópulas que realizaron los machos durante el periodo fértil fueron extra-pareja. Wesneat et al. (1990) sugirieron que los machos de poblaciones sincrónicas no pueden combinar el cuidado de la pareja con las copulas (y el cortejo) extra-pareja. Para el bobo, donde la sobrevivencia de las crías depende de la inversión paterna de ambos padres (Drummond y Guerra en prep.), un macho ganará si al abandonar el cortejo y las cópulas extra-pareja puede dedicarse a asegurar la paternidad de los pollos que va a criar. El estar más tiempo junto a su hembra durante el periodo fértil en los machos, podría ser una conducta dirigida a reconocer el momento en que una cópula puede ser eficaz para fecundarla.

3. Los machos con pareja promiscua estuvieron presentes en el 19% de las veces en que ella fué promiscua y nunca agredieron al macho que copuló con su hembra. Sin embargo, todas las veces en que los machos estuvieron presentes mientras su hembra copulaba con otro fueron antes del periodo fértil. Si en los bobos existe precedencia espermática del último macho que copuló antes de la puesta (cf. Birkhead et al. 1988, 1989; Birkhead y Hunter 1990) parecería que el macho de las hembras promiscuas puede ser capaz de asegurar su paternidad. Los machos de todas las hembras promiscuas realizaron las dos últimas copulas antes de la puesta. En gallinas (Callus domesticus, Compton et al. 1978), en guajolotes (Melagris gallopavo, Payne y Kahrs 1961 en Birkhead et al. 1989) y en patos (Anas platyrhynchos, Cheng et al. 1983) se encontró que la paternidad es determinada por un mecanismo de precedencia espermática del último macho. En el

ave marina y colonial fulmar del norte (Fulmarus glacialis), las hembras copularon extra-pareja y a pesar de ésto no se encontró paternidad múltiple en las nidadas (Hunter et al. 1992). Lo anterior se interpretó como que los machos aseguraron su paternidad mediante un mecanismo de precedencia espermática ya que fueron los últimos en copular con su hembra antes de la puesta.

4. En las aves marinas coloniales que forrajejan fuera del área reproductiva, y por lo tanto no pueden cuidar a su pareja, se espera que las cópulas intra-pareja sean frecuentes y que los machos copulen con su hembra al reunirse con ella (Birkhead 1987). De las aves marinas coloniales en las que se han cuantificado las cópulas, consistentemente se reportan frecuencias altas de cópulas intra-pareja. En las alcas (Alca torda), los machos copularon con su pareja 2.7 veces al día (Wagner 1992). Los bobos parecen ser especiales, ya que los machos copularon intra-pareja con una tasa promedio baja (menos de 2 copulas diarias durante el período fértil) de acuerdo a la definición de Birkhead (1987). Los machos con pareja promiscua tampoco copularon intra-pareja al reunirse con la hembra ni cuando ella fué promiscua mientras estuvieron ausentes. Incluso los machos con pareja promiscua copularon intra-pareja a una tasa similar a la de los machos con hembra no promiscua. Sin embargo, aunque todos los machos mantuvieron una tasa baja de cópulas intra-pareja durante el período fértil de la hembra, esta tasa fué significativamente mayor a la tasa a la que habían copulado antes del período fértil.

Es posible que los machos reconozcan el momento en el que

ocurre la ventana de fecundación y que logren copular intra-pareja en el periodo en que la hembra es más susceptible de ser fecundada. La última cópula intra-pareja de los machos ocurrió en promedio 11 horas antes de la puesta de su hembra. Posiblemente con la última cópula los machos inyectaron el número máximo de espermatozoides por eyaculado dentro del tracto reproductivo de la hembra y probablemente aseguraron su paternidad sin tener que copular a una tasa alta, sin cuidado de su pareja y sin agresión al otro macho.

5. Los machos con hembra promiscua incubaron igual que su pareja e igual que los machos con hembra no promiscua. Si con la última cópula intra-pareja, los machos reducen el riesgo de ser parasitados en su paternidad, no tiene por qué existir una presión de selección en contra de la inversión paterna en la incubación.

Por otro lado, el costo de las cópulas extra-pareja puede ser tan bajo (más bajo que el beneficio) que explica por sí mismo la persistencia en los machos de su estrategia reproductiva mixta (copular intra y extra-pareja) a pesar de que su posibilidad de fertilizar a los huevos de más de una hembra también sea baja. Es necesario un análisis de paternidad para dilucidar si las cópulas extra-pareja fertilizan a los huevos y en qué proporción ocurre. Si los machos permiten ser parasitados en su paternidad por las aves vecinas, podría deberse a la relación genética que guardan con el macho vecino y con la cría ajena. Para corroborar esta hipótesis, se requiere conocer el grado de endogamia entre aves vecinas.

Conducta de la hembra

1. Las hembras promiscuas copularon extra-pareja con machos vecinos apareados. Lo anterior implica que esos machos a su vez fueron capaces de obtener un territorio y una pareja para la crianza. Lo anterior es consistente con la hipótesis de que las hembras copulan extra-pareja con machos de buena calidad genética dado que ellos ya se han apareado (Mckinney et al. 1983 y Moller 1988). También es consistente con la hipótesis de que las hembras al copular extra-pareja con sus vecinos pueden reducir la agresión de los machos vecinos hacia sus crías o cooperar en su crianza por la posibilidad que tienen de ser los padres (Davies 1991). Se sabe que entre los bobos hay pollos que son criados por adultos vecinos (Drummond datos no pub.), lo cual podría ser una forma de cooperación para la crianza.

En el bobo, las hembras son el sexo que controla la ocurrencia de las cópulas. Los argumentos que apoyan lo anterior son los siguientes. Aparentemente ninguna cópula extra-pareja fué forzada, ya que las hembras promiscuas cortejaron con el macho antes de cada cópula. La talla y peso del macho con respecto a la hembra le resta posibilidades para forzarla a copular. En promedio, los machos son 20% más pequeños y menos pesados que las hembras (Castillo y Chávez-Peón 1983). Para hacer contacto de cloacas, el macho requiere de la cooperación de la hembra. La hembra debe adoptar una posición horizontal con el cuello estirado a la misma altura de su dorso, y mover las plumas de la cola para permitir el contacto de cloacas.

El control de la ocurrencia de las cópulas por parte de las hembras es una característica que posiblemente les permite "seleccionar" a los machos con los cuales van a copular. La selección puede estar dirigida a evaluar al macho con el que van a criar y al macho que las va a fecundar.

2. En algunas especies, al copular extra-pareja las hembras tienen el riesgo de que su macho las abandone o disminuya el cuidado paterno (Trivers 1972; Stacey 1979; Joste et al. 1982; Moller 1988; Gowaty 1991). En el ave colonial pato pico de cuchara (Platalea leucorodia) se encontró una correlación inversamente proporcional entre la frecuencia de alimentaciones que los machos dan a las crías y la frecuencia de cópulas extra-pareja (Aguilera 1990). En aves marinas nunca se ha medido el costo para las hembras que copulan extra-pareja, pero en los bobos es posible que éstas pierdan más si son abandonadas cuando están a punto de poner y durante la incubación que antes de esto. La inversión paterna del macho y de la hembra para que las crías logren sobrevivir es intensa, pues implica 40 días de incubación y más de 90 días de crianza (Castillo y Chavez-Peón 1993). Las hembras promiscuas evitaron copular extra-pareja en presencia de su macho cuando el riesgo de deserción de éste era máximo (durante el período fértil anterior y posterior a la puesta).

Probablemente las hembras en los bobos decidan copular extra-pareja en función de la relación costo/beneficio de hacerlo y ésta podría ser diferente para cada una de ellas. Si lo anterior es cierto, explica el hecho de que no todas las

hembras copularon extra-pareja a pesar de que tuvieron la oportunidad.

3. La competencia espermática ocurre cuando el esperma de 2 o más machos compiten por la fertilización de un huevo dentro del tracto reproductivo de una hembra (Parker 1984). La conducta de las hembras promiscuas antes y durante su período fértil, promovió la competencia espermática. Es posible que las cópulas anteriores al período fértil (más de 20 días antes cf. Fig. 1 y 2) estuvieran relacionadas principalmente con la unión de pareja, o con la posible estimulación sexual requerida para la ovulación. Sin embargo, si las hembras fueron capaces de guardar a los espermatozoides de más de un macho viables dentro de su útero, por definición éstos siempre estuvieron en una situación de competencia espermática.

En el bobo, aún no se tiene la certeza de que las hembras tengan en su útero túbulos para guardar espermatozoides viables, pero la posibilidad es grande, ya que se han reportado en diferentes grupos de aves, incluyendo a una especie de ave marina colonial. En el fulmar del norte (Fulmarus glacialis) se encontró que las hembras pueden mantener espermatozoides viables incluso por más de 30 días (Hatch 1987).

El patrón de cópulas intra y extra-pareja indicó una distribución similar de ambos tipos de cópulas, con un aumento de la frecuencia conforme se acercó el período fértil hasta alcanzar la frecuencia máxima justo en este período. Aunado a lo anterior, la última cópula intra y extra-pareja de las hembras promiscuas en promedio ocurrió respectivamente 11.1 y 78 h antes de la primera puesta. Esto dejó claro que la

competencia espermática en las hembras promiscuas ocurrió durante su supuesto período fértil. Si las hembras guardaron espermatozoides viables en su útero, la competencia espermática se pudo mantener durante las puestas a pesar de que ellas dejaron de copular extra-pareja en cuanto pusieron el primer huevo. Sin embargo, se requiere saber el mecanismo de competencia espermática y analizar la paternidad en las nidadas para dilucidar si a pesar de que las últimas dos cópulas antes de la puesta fueron intra-pareja y de que la frecuencia de éstas fue mayor a la de las extra-pareja, las hembras tuvieron crías con más de un padre.

BIBLIOGRAFIA

- Aguilera E., y F., Alvarez. 1990. Copulations and mate guarding of the spoonbill (Platalea leucorodia). Behav. 110:1-4
- Birkhead, T. 1979. Mate guarding in the magpie Pica pica. Anim. Behav. 27:866-874.
- Birkhead, T. 1982. Timing and duration of mate guarding in magpies Pica pica. Anim. Behav. 30:277-283
- Birkhead, T., S.D., Johnson, y D. N. Nettleship. 1985. Extra-pair matings and mate guarding in the common murre Uria aalge. Anim. Behav. 33:608-619.
- Birkhead, T. 1987. Prolonged sperm storage duration in domesticated canaries. Auk. 104:770-771.
- Birkhead, T., L. Atkin y A.P. Moller. 1987. Copulation behaviour of birds. Behav. 101:101-138.
- Birkhead, T., K., Clarkson y R., Zann. 1988. Extra pair courtship copulations and mate guarding in wild zebra finches Taeniopygia guttata. Anim. Behav. 35:1853-1855.
- Birkhead, T., M. Hunter, J. Pellat. 1989. Sperm competition in Zebra finch Taeniopygia guttata. Anim. Behav. 38:935-950.
- Birkhead, T. y C.M., Lesells. 1989. Copulation Behaviour of the osprey Pandion haliaetus. Anim. Behav. 36:1672-1682
- Birkhead, T. y F. Hunter. 1990. Mechanisms in sperm competition. Trends Ecol. Evol. 5:48-52.
- Birkhead, T. and P. Moller 1992. Sperm competition in birds. Evolutionary causes and consequences. Academic Press. New York. E.U.A.

- Buitron, D. 1983. Extra pair courtship in black-billed magpies. *Anim. Behav.* 31:211-220.
- Burke, W., y F., Ogasawara. 1969. Presence of spermatozoa in utero vaginal fluids of hen at various stages of the ovulatory cycle. *Poultry Sci.* 48:408-413.
- Castillo A., y C., Chávez-Peón. 1983. Ecología reproductiva e influencia del comportamiento en el control del número de crias en el bobo de patas azules Sula nebouxii en Isla Isabel, Nayarit. Tesis de Licenciatura. Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México.
- Colwell M.A., y G., Oring. 1989. Extra pair mating in the spotted sandpiper; a female mate acquisition tactic. *Anim. Behav.* 38:675-684.
- Compton, M.M., H.P., Vankrey y P.B., Siegel. 1978. The filling and emptying of the utero-vaginal sperm-host in the domestic hen. *Poultry Sci.* 57:1696-1700.
- Cheng, K.M., J.T. Burns y F. Mckinney. 1983. Forced copulation in captive mallards. III. Sperm competition. *Auk.* 100:302-310.
- Davies, N. 1983. Poliandry, cloaca-pecking and sperm competition in dunnocks. *Nature, Lond.* 302:334-336.
- Davies, N. 1991. Mating systems. En *Behavioural Ecology: An evolutionary Approach*. J.R. Krebs y N.B. Davies (eds.). Blackwell Scientific Publications, Oxford. Inglaterra.
- Emlen, S.T., y W. Oring. 1977. Ecology, sexual selection and the evolution of mating systems. *Science.* 197:215-223.

- Fisher, R.A. 1930. The genetical theory of natural selection. Claredon Press, Oxford. Inglaterra.
- Frederick, P. 1987. Extra pair copulations in the mating systems of the white ibis Endocinus albus. Behav. 100:170-210.
- Ford, N. 1983. Variation in mate fidelity in monogamous birds. En Current Ornithology. (Johnston R. ed.). E.U.A.
- Gilbert, A.B. 1979. Female genital organs. In form and function in birds. Vol.1: Academic Press. New York. E.U.A.
- Glastone, D. 1979. Promiscuity in monogamous colonial birds. The American Naturalist. 114:545-557.
- Gowaty, P. 1985. Multiple parentage and apparent monogamy in birds. En Avian Monogamy. (Gowaty, P. Mock, W. ed.) E.U.A.
- Gowaty, P. y W.C., Bridges. 1991. Nest-box availability effects, extra-pair fertilizations and conspecific nest parasitism in eastern blue-birds, Sialia sialis. Anim. Behav. 41:661-675.
- Hamilton, W. D. y M. Zuk. 1982. Heritable true fitness and bright birds: a role for parasites? Science. 218:384-387.
- Hatch, S. 1983. Mechanisms and ecological significance of sperm storage in the northern fulmar Fulmarus glacialis with reference to its occurrence in other birds. Auk. 104:593-600.
- Hatch, S. 1987. Copulation and mate guarding in the northern fulmar. Auk. 104:450-461.
- Hunter, F.M., T.A., Burke y S.E., Watts. 1992. Frequent copulation as a method of paternity assurance in the northern fulmar. Anim. Behav. 44:149-156.

- Knowlton, N. y S.R., Greenwell. 1984. Male sperm competition avoidance mechanisms: the influence o female interests. En Sperm Competition and the evolution of Animal Mating Systems. (R.L. Smith ed.). Academic Press, Orlando. E.U.A.
- Lack, D. 1968. Ecological adaptations for breeding in birds. Mathuen, Londres, Inglaterra.
- Martin, P. A., T. J., Reimers, J. R., Lodge, P. J., Dziuk. 1974. The effect of ratios and numbers of spermatozoa mixed from two males on proportions of offspring. J. Reproduc. Fert. 39:251-258.
- McKinney, F. M., M., Cheng, y J., Bruggers. 1984. Sperm competition in apparently monogamous birds. En Sperm competition and the evolution of animal mating systems. (Smith, R.L. ed.). Academic Press. Orlando. E.U.A.
- McKinney, F. M. 1986. Mate guarding and the confidence of paternity in waterfowl. En Acta XIX Congressus Internationalis Ornithologici. Vol 1. Canada National Museum. Canada.
- Moller, P. 1985. Mixed reproductive strategy and mate guarding in a semi-colonial passerine, the swallow Hirundo rustica. Behav. Ecol. Sociobiol. 17:401-408.
- Moller, A.P.. 1987. House sparrow Passer domesticus communal displays. Anim. Behav. 35:203-210
- Moller, A.P. 1988. Female choice selects for male sexual tail ornaments in the monogamous swallow. Nature, Lond. 322: 640-642.

- Moller, A.P. 1991. Defence of offspring by male swallows, Hirundo rustica, in relation to participation in extra-pair copulations by their mates. Anim. Behav. 42:261-267.
- Nelson, B. 1978. The sulidae: Gannets and boobies. Oxford Univ. Press. Oxford. Inglaterra.
- Orians, G.H. 1969. On the evolution of mating systems in birds and mammals. The American Naturalist. 103:589-603.
- Osorio-Beristain M, y H. Drummond. 1993. Natal dispersal and deferred breeding in the blue-footed booby. Auk. 110:234-239.
- Parker, G. 1984. Sperm competition and the evolution of animal mating strategies. En Sperm competition and the evolution of animal mating systems. (R.L. Smith ed.). Academic Press. Orlando. E.U.A.
- Shugart, G.W. 1988. Uterovaginal sperm-storage glands in sixteen species with comments on morphological differences. Auk. 105:79-384.
- Stacey, P.B. 1979. Kinship, promiscuity, and communal breeding in the acorn woodpecker. Behav. Ecol. and Sociobiol. 6:53-66
- Sturkie, P. 1965. Reproduction in the female and egg formation. En Avian Physiology. Cornell Univ. Press. E.U.A.
- Thornhill, R. 1984. Alternative hypotheses for traits belived to have evolved by sperm competition. En Sperm Competition and the evolution of animal mating systems. (R.L. Smith ed.). Academic Press. Orlando. E.U.A.
- Trivers, R. 1972. Parental investment and sexual selection. En Sexual selection and descent of man. Cambell Press. E.U.A.

- Wagner, R. 1992. Extra-pair copulations in a lek: the secondary mating system of monogamous razorbills. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 31:63-71.
- Wesneat, D. 1987. Extra pair fertilization in a predominantly monogamous bird: observations of behaviour. *Anim. Behav.* 35: 865-876.
- Wesneat, D. 1990. Genetic parentage in the indigo bunting: a study using DNA fingerprinting. *Behav. Ecol. and Sociobiol.* 27:67-76
- Williams, G.C. 1975. Sex and evolution. Princeton Univ. Press. Princeton. E.U.A.
- Wittenberg, J.F. 1981. Male quality and polygyny threshold: "the sexi son hypothesis". *The American Naturalist.* 117:329-342
- Zenone, P.G., M. E. Sims, y C.J. Erickson. 1979. Male ring dove behaviors an the defense of genetic paternity. *The American Naturalist.* 114: 616-626.

PIES DE FIGURA

Fig.1 Distribución de las cópulas intra-pareja en periodos de 5 días con respecto a la primera puesta. El número de parejas se indica sobre la barra.

Fig.2a Distribución diaria de las cópulas extra-pareja en los machos promiscuos con respecto a la primera puesta de su hembra. El número de machos se indica arriba y se mantiene constante a partir del día -25.

Fig.2b Distribución diaria de las cópulas extra-pareja en las hembras promiscuas con respecto a su primera puesta. El número de hembras se indica arriba y se mantiene constante a partir del día -10.

Fig.3 Distribución de las cópulas intra y extra-pareja en periodos de 5 días de las hembras promiscuas con respecto a su primera puesta. El número de hembras se indica arriba.

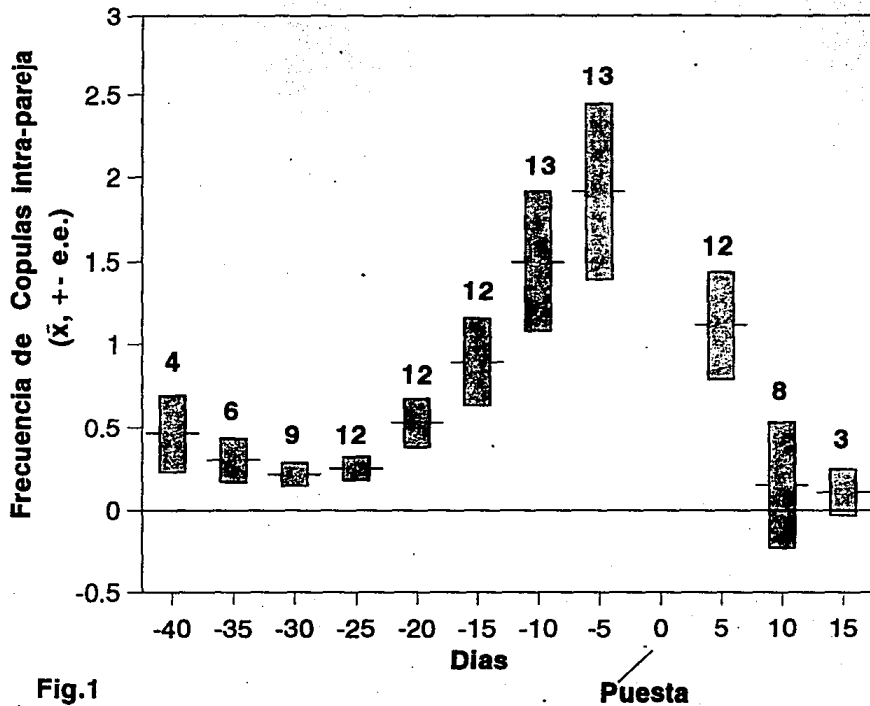
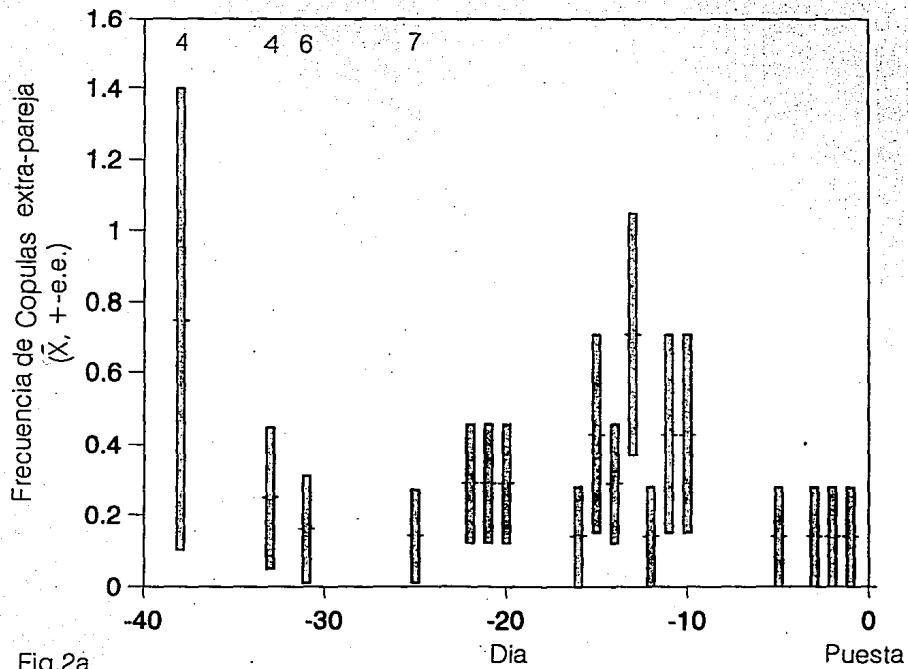


Fig.1



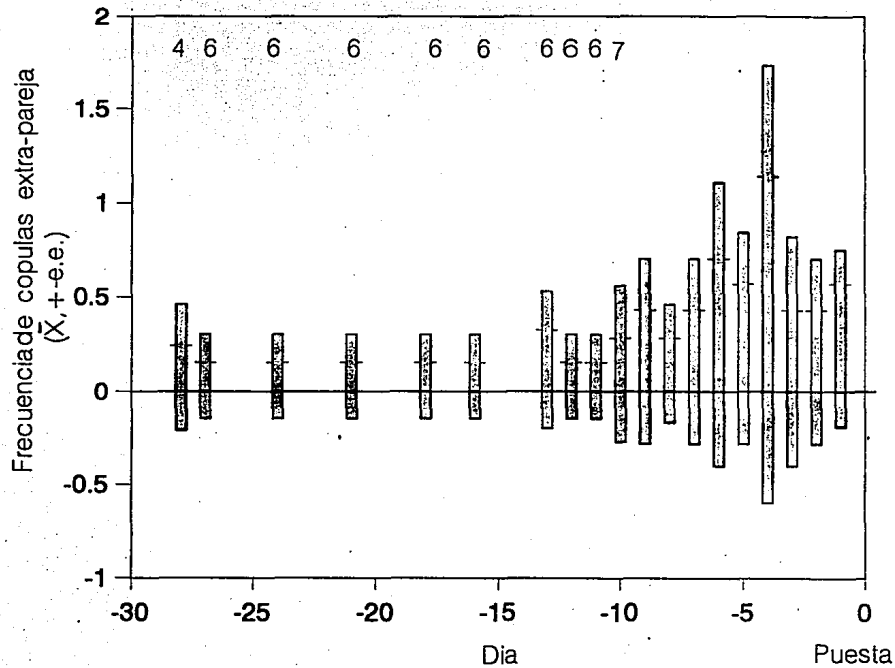


Fig.2b

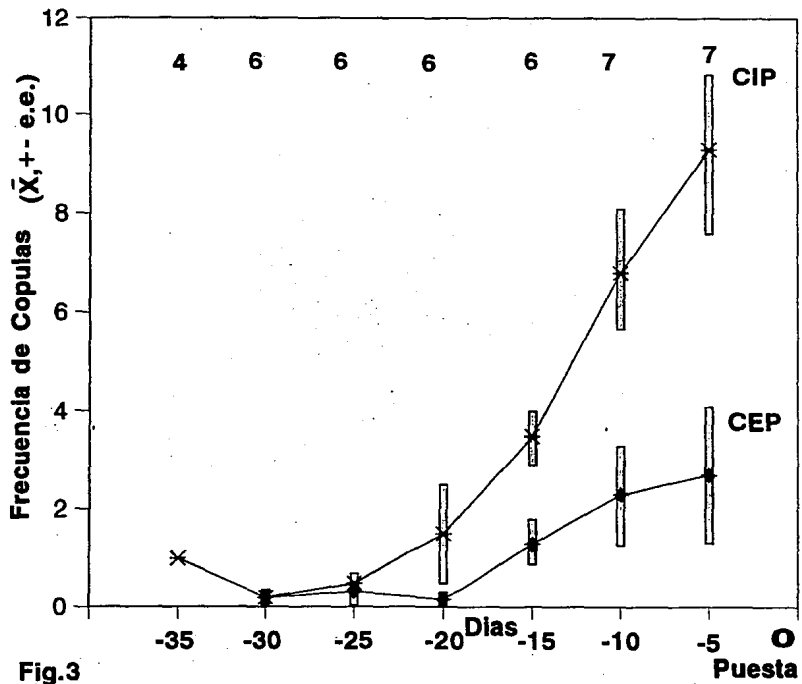


Fig.3

AGRADECIMIENTOS

Particularmente les agradezco a mis padres la beca incondicional paterno-materna que me ofrecieron durante el trabajo de campo, el análisis y la escritura de la tesis.

Agradezco la ardua intervención durante el trabajo de campo de Hilda Martínez y Javier López. Además fué muy importante para el trabajo la participación de Gerardo Susan, Ietza, Ramón Martínez, y de Hector López. También agradezco la participación de los pescadores de San Blas.

Le agradezco a Roxana Torres su ayuda para atrapar bobos y sus comentarios al manuscrito de tesis.

A José Luis Osorno le agradezco sus comentarios durante el análisis y escritura de la tesis.

La llegada a la isla Isabel de José Martínez fué fundamental, y además me salvó de que se descongelaran las muestras de sangre para mi fallido análisis hormonal cuyos datos no incluyo en esta tesis. A José le agradezco en especial sus críticos comentarios a mi trabajo.

Al Dr. Hugh Drummond le agradezco su amplia, aguda y dura asesoría.

Al Dr. Constantino Macias le agradezco los comentarios al manuscrito de tesis durante todo el proceso de su elaboración.

Al Dr. Cesar Domínguez le agradezco la minuciosa revisión y valiosos comentarios del manuscrito de tesis. A la Dra. Miriam Benabib le agradezco la detallada revisión de mi tesis y sus comentarios. Al Biol. Carlos Cordero, a la Dra. Patricia Escalante y al M. en C. Enrique González, les agradezco el haber revisado y comentado mi tesis.

El trabajo de campo también fué apoyado por el CONACyT mediante el proyecto #D112-903581 del Dr. Drummond y por la Universidad Nacional Autónoma de México.

El laboratorio de Conducta Animal del Centro de Ecología, U.N.A.M mediante el Dr. Drummond me apoyó con el equipo e infraestructura necesaria para el trabajo de campo, el análisis y la escritura de la tesis.

La SEDESOL otorgó el permiso para realizar el trabajo en isla Isabel.