

03058

4
20/



UNIVERSIDAD NACIONAL
AUTÓNOMA DE
MÉXICO

UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MEXICO

INSTITUTO DE ECOLOGIA-UACYP CCH

TACTICAS DE APAREAMIENTO EN AMBOS SEXOS
DEL BOBO DE PATAS AZULES (*Sula nebouxi*).

MARIA MARCELA OSORIO BERISTAIN

DIRECTOR DE TESIS: DR. HUGH DRUMMOND

TESIS DE DOCTORADO
ECOLOGIA

1998

TESIS CON
FALLA DE ORIGEN

265951



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 esta protegido por la Ley Federal del Derecho de Autor (LFDA) de los Estados Unidos Mexicanos (México).

El uso de imágenes, fragmentos de videos, y demás material que sea objeto de protección de los derechos de autor, será exclusivamente para fines educativos e informativos y deberá citar la fuente donde la obtuvo mencionando el autor o autores. Cualquier uso distinto como el lucro, reproducción, edición o modificación, será perseguido y sancionado por el respectivo titular de los Derechos de Autor.

INDICE

Abstract	3-4
Resumen.....	5
Introducción general.....	6-17
Sistema de apareamiento del bobo de patas azules	
Tácticas de apareamiento: predicciones para ambos sexos	
Capítulo Uno.....	18-43
Efecto de la sincronía reproductiva entre vecinos en las tácticas de apareamiento de ambos sexos del pájaro bobo de patas azules	
Capítulo Dos.....	44-60
Efecto del éxito reproductivo de los machos en las tácticas de apareamiento de las hembras	
Capítulo Tres.....	61-89
Male boobies expel eggs when paternity is in doubt	
Conclusión.....	90-93
Agradecimientos.....	94

ABSTRACT

Mating outside of the pair bond is widespread in socially monogamous bird species and represents an arena for sexual conflict over copulations and paternity of offspring. Sexual conflicts are inevitable since males and females differ in the costs and benefits of mating with one other. Pairbonded males and females frequently copulate with other individuals resulting in sperm competition for females fertilisation. The battle for females is seen as waged by the sperm of multiple males rather than occurring solely before mating takes place. This view of multiple mating has greatly increased our understanding of why males mate frequently with the same female, as well other adaptations such as mate guarding by males to avoid female infidelity or the develop of special genital structure in females for controlling inseminations.

In the colonial blue-footed booby (*Sula nebouxii*), I investigated the influence of demographic and social variables over mating tactics in bonded males and females. Particularly, I analysed the influence of breeding synchrony in different densities of bonded pairs over the extra-pair behaviour of both sexes (courtship and copulations), and over the mate guarding by males. In colonial birds clustering and breeding synchrony has been suggested as factors that affect male and female copulations patterns. By continuously observing marked birds in areas with variable number of synchronic neighbours, it was recorded all within-pair and extra-pair copulations, and their timing in relation to the female's fertile period, as well as courtship, and nest attendance. Reproductive synchrony did limit the opportunities for males to engage in extra-pair copulations (EPCs); presumably males face a trade-off between guarding their own fertile partner and performing extra-pair behaviour. Additionally, clustering did promote extra-

pair behaviour for both sexes, probably because it enhanced possibilities to mate with synchronic neighbours. A number of individual social factors may modulate mating behaviour in both sexes. Nevertheless, neither reproductive experience nor reproductive success of males enhanced their success as an extra-pair mate with females neighbours. Finally males' certainty of their paternity (an individual's assessment of its relatedness to offspring) also affects individual mating tactics. By removing males from their female before (control males) and during their supposed fertile period (experimental males), I analysed the effect of increased risk of cuckoldry on male parental investment in eggs. 41% of experimental males expelled the first-laid egg from the nest, whereas no control male did so. Apparently, male boobies drastically reduce parental investment in eggs with a presumed elevated probability of extra-pair fertilisation by destroying them.

RESUMEN

Los apareamientos extra-pareja son comunes en especies de aves socialmente monógamas, lo que trae como consecuencia conflictos de interés entre los sexos por la fertilización y la paternidad de los críos. Los conflictos de interés son inevitables suponiendo que ambos sexos difieren en lo que ganan o pierden por determinados apareamientos. Las hembras al aparearse con más de un macho (su consorte y otro macho) promueven la competencia espermática entre machos por su fecundación. Dada la posibilidad de competencia espermática, es fácil entender porque los machos copulan frecuentemente con la misma hembra, así como otras adaptaciones como el resguardo de pareja para evitar la infidelidad de la hembra, o bien, el desarrollo de estructuras para almacenar espermatozoides en el tracto de las hembras que las posibilita para controlar su fecundación.

En el ave colonial bobo de patas azules (*Sula nebouxi*), investigué la influencia de variables demográficas y sociales en las tácticas de apareamiento de ambos sexos. Particularmente, analicé la influencia de la sincronía reproductiva entre parejas vecinas sobre el comportamiento sexual extra-pareja de machos y hembras, y sobre el resguardo de pareja por el macho. Además analicé la influencia del éxito reproductivo de los machos en su éxito en copular con hembras vecinas, y la influencia de la certeza de paternidad del macho (percepción de paternidad) en su inversión paterna en la puesta. En aves coloniales se ha sugerido que la sincronía reproductiva entre vecinos cercanos promueve las cópulas extra-pareja. En áreas de parejas vecinas sincrónicas y de densidad variable, se registró las frecuencias de cortejo y de cópulas extra-pareja de ambos sexos, y los patrones de resguardo de pareja por los machos (cortejo y cópulas con la consorte). Todas las aves registradas estuvieron anilladas. La actividad extra-pareja por ambos sexos aumentó al incrementarse el número de vecinos sincrónicos del sexo opuesto. Sin embargo, la sincronía reproductiva limitó la oportunidad para los machos de cortejar y copular extra-pareja durante el supuesto período fértil de su consorte (los 5 días previos a la puesta), ya que en éste período aparentemente la resguardaron. Por otro lado, factores como el éxito reproductivo de los machos no se correlacionaron con su éxito para copular extra-pareja con las hembras vecinas. Aunque la certeza de paternidad fue un factor social determinante en la inversión paterna en el primer huevo puesto por la consorte. Se removieron de su hembra a 17 machos experimentales (durante el supuesto período fértil) y a 17 machos control (antes del supuesto período fértil), y el 41% de los machos experimentales eliminaron el primer huevo de su consorte sin incubarlo. Aparentemente los machos redujeron drásticamente la inversión parental del huevo que presumiblemente tuvo elevada probabilidad de haber sido fertilizado por un macho vecino.

INTRODUCCION GENERAL

La variedad de sistemas de apareamiento encontrados en la naturaleza es uno de los aspectos más intrigantes de la conducta animal. Gran parte de ésta diversidad esta siendo entendida actualmente bajo el paradigma de que los sistemas de apareamiento son el reflejo de la conducta de los individuos compitiendo para maximizar su éxito reproductivo (Davies 1992). El conocimiento reciente de la evolución de los sistemas de apareamiento se basa en el análisis de las asociaciones sociales y genéticas entre machos y hembras en diferentes condiciones ecológicas (Thornhill y Alcock 1983; Clutton-Brock 1991; Davies 1991). Partiendo de lo anterior, ahora se sabe que los lazos de pareja macho-hembra no siempre reflejan las combinaciones de apareamiento ni de parentesco entre individuos (Gowaty 1985). Por ejemplo, en muchas especies de aves, un macho y una hembra forman una pareja social para la crianza, y en la misma temporada reproductiva ambos sexos pueden copular con individuos extra además de su pareja social (revisión de Birkhead y Møller 1992). Como consecuencia de lo anterior, en especies de aves con cuidado biparental (el 90% de todas las especies, Lack 1968), se reportan proporciones de nidadas con más de un padre que varían de 0% a 89% en las poblaciones (Birkhead y Møller 1992; Gowaty 1996). Esta variación refleja diferencias individuales de comportamiento y diferencias específicas del ambiente. Esto es, el sistema de apareamiento de una población es el reflejo de las tácticas reproductivas de los individuos, machos y hembras, bajo las restricciones de su ambiente.

A pesar de que los sistemas de apareamiento en aves han sido muy estudiados, todavía faltan datos sobre los factores ecológicos que influyen en las tácticas de

apareamiento de los individuos, y de cual es el sexo que controla el apareamiento. Por ejemplo, se sugiere que la sincronía limita la oportunidad de "buscar" cópulas extra-pareja en los machos. Se argumenta que los machos deberían resguardar a su pareja social durante su período fértil para evitar que otro macho parasite su inversión paterna y así proteger su paternidad (Parker 1970, 1974). Si todas las hembras de la vecindad son fértiles alrededor de las mismas fechas, los machos apareados tendrían poca oportunidad de obtener cópulas extra-pareja fuera del período fértil de su pareja (Westneat et al. 1990). Este argumento es comparable con la hipótesis de Emlen y Oring (1977) que propone que la anidación sincrónica conduce a un sistema socialmente monógamo: si las hembras anidan sincrónicas, se reduce el potencial de los machos de monopolizar a múltiples hembras. Por el contrario, Stutchbury y Morton (1995) sugieren que la anidación sincrónica incrementa en los individuos de ambos sexos la oportunidad para copular extra-pareja. Desde el punto de vista del macho, los beneficios de "buscar" cópulas extra-pareja serán más altos cuando la competencia entre ellos por acceder a hembras sea menos intensa debido a que varias son fértiles alrededor de las mismas fechas. Desde el punto de vista de la hembra, si ésta se beneficia por copular extra-pareja con machos de alta calidad, entonces la anidación densa y sincrónica le ofrece la oportunidad para evaluar a más de un macho simultáneamente mediante comparación directa (Wagner 1992).

Otro factor que influye en las tácticas de apareamiento de los individuos es la calidad de la pareja social relativa a la de los individuos con los que potencialmente se puede copular extra-pareja o formar otro enlace de pareja. De hecho, se sugiere que la evolución de las cópulas extra-pareja descansa en la existencia de variación en la calidad de los individuos de la población y en la existencia de competencia intrasexual

por parejas (Choudhury 1995). La competencia por pareja junto con limitaciones de la ecológica reproductiva, o de habilidades cognoscitivas para discriminar entre alternativas, restringe a los individuos a apareamientos subóptimos (Møller 1992; Choudhury 1995). Los individuos forzados por su situación particular a una posición reproductiva subóptima pueden mejorarla a través de copular extra-pareja con individuos de mayor calidad que su pareja. Esto podría ser particularmente cierto en especies donde las oportunidades de cambiar de pareja o de divorciarse son limitadas por la falta de parejas vacantes. Por ejemplo, en especies marinas con dispersión limitada, fidelidad a la pareja para la crianza, y con baja mortalidad de adultos (Westneat 1990), o donde se requiera la inversión parental de ambos adultos durante toda la temporada reproductiva.

La certeza de paternidad, es decir, la probabilidad de paternidad o la percepción de paternidad de acuerdo a determinado contexto (Swagemeyer y Mock 1995), podría afectar las tácticas de apareamiento en ambos sexos. En la mayoría de las especies de aves, los machos proveen extensivo cuidado paterno (Lack 1968). La cantidad de cuidado paterno dependerá del valor que tiene la nidada para el macho y de la cantidad de cuidado que provee la pareja. El valor de la nidada está influenciada directamente por el parentesco entre las crías y el macho (Trivers 1972). La relación entre la certeza de paternidad e inversión paterna ha atraído considerable atención para estudios empíricos (Møller 1988; Davies 1992). Por ejemplo, experimentos en los que se reduce la certeza de paternidad separando al macho de la hembra en períodos críticos para su resguardo y en los que se miden las tácticas reproductivas de ambos sexos previas y posteriores a la puesta. Particularmente se mide la intensidad de las conductas intra y extra-pareja de los machos relativos al período fértil de las hembras, y la inversión

paterna en alimentación y defensa de las crías. También experimentos naturales en los que se miden las tácticas de apareamiento de los machos cuya pareja tuvo diferente grado de promiscuidad.

El presente trabajo analiza el efecto de tres variables aparentemente determinantes en las tácticas de apareamiento observadas en la naturaleza en los individuos de ambos sexos. Particularmente se determina el efecto de la sincronía reproductiva entre vecinos, la calidad de los machos, y de la certeza de paternidad en las tácticas de apareamiento de ambos sexos del bobo de patas azules *Sula nebouxii*. El trabajo se divide en tres capítulos, cada uno de los cuales investiga el efecto de una de las variables mencionadas. Lo anterior se logró mediante una aproximación de métodos que implicó la observación, manipulación y registro conductual de aves marcadas. El bobo de patas azules que anida en Isla Isabel, es una especie ideal para esta investigación, ya que (1) anida colonialmente lo que facilita la observación conductual de varios individuos vecinos simultáneamente, (2) se tienen marcados a los adultos desde hace 17 años, por lo que las aves se reconocen individualmente, (3) se cuenta con una base de datos sobre la historia de vida de los individuos marcados, por lo que se conoce el éxito reproductivo de las parejas, (4) son fácilmente manipulables, por lo que se pueden atrapar y mantener en cautiverio sin sufrir daño y sin que abandonen la crianza y, (5) un estudio previo describió en detalle los patrones conductuales intra y extra-pareja previo a la puesta en machos y hembras apareados (Osorio-Beristain y Drummond 1998), lo que permitió poner a prueba predicciones específicas sobre las tácticas reproductivas de ambos sexos en periodos particulares relativos al ciclo reproductivo de las hembras.

Sistema de apareamiento del bobo de patas azules (*Sula nebouxi*)

El bobo de patas azules es una especie potencialmente interesante para examinar los conflictos sexuales sobre los apareamientos (Osorio-Beristain y Drummond 1998). Las hembras son 32% más grandes y pesadas que los machos (Castillo y Chávez-Peón 1983; Nelson 1978), lo que les da ventaja física para controlar el acceso sexual y la paternidad de los críos (Osorio-Beristain y Drummond 1998). Las hembras ponen de 1 a 3 huevos sobre la arena, a intervalos de aproximadamente 4-5 días (Castillo y Chávez-Peón 1983; Nelson 1978). En el periodo reproductivo previo a las puestas, cada sexo divide su tiempo entre presumibles viajes de forrajeo que se van haciendo más cortos conforme se acerca el inicio de las puestas en el ciclo de cada pareja, hasta que ambos sexos coinciden durante la mayor parte del día en el sitio de anidación. Las ausencias acumuladas durante el día van de 6.3 h entre 20 y 15 días antes de la puesta, a 2.8 h durante los 5 días previos a la puesta, y en las hembras van de 6.6 h a 3.4 h durante los mismos periodos (Osorio-Beristain y Drummond 1998). Observaciones continuas de aves marcadas individualmente en zonas de alta densidad (0.03 nidos/m²) reportaron que durante los 5 días previos a la puesta, los machos permanecen más tiempo en el sitio de anidación cortejando con su pareja social que en cualquier otro periodo previo a su puesta (Osorio-Beristain y Drummond 1998). Las parejas copulan en promedio desde 29 días antes del inicio de su puesta (n=13 parejas) y esta actividad es máxima durante los 5 días previos a esta ($X=1.7$ cópulas/día), en éste periodo concentran el 38.2% del total de cópulas antes de la puesta ($X=23.6$ cópulas).

El período fértil de los bobos y de la mayoría de las aves es desconocido (Osorio-Beristain y Drummond 1998; Birkhead y Møller 1992). Sin embargo, la ovulación y la fertilización del segundo y tercer huevo en los bobos probablemente ocurre 1-5 días antes de su puesta, asumiendo intervalos entre puestas de 5 días (Drummond et al. 1986); es entonces probable que los primeros huevos sean fertilizados 1-5 días antes de ser puestos. Probablemente las hembras de los bobos sean fértiles 1-5 días antes de la puesta de cada huevo más un período previo no específico que podría durar varias semanas, pues aparentemente las hembras guardan espermatozoides viables dentro de su tracto (Osorio-Beristain datos no publicados; revisión sobre almacén de esperma en aves marinas en Birkhead y Møller 1992).

En ambos sexos existen dos morfos de individuos, machos y hembras fieles e infieles a su pareja social (Osorio-Beristain y Drummond 1998). Las hembras promiscuas copulan con 1-2 machos vecinos apareados (con nido ubicado a menos de 15 m de distancia) y con un rango amplio en la frecuencia de cópulas extra-pareja (de 1-21 cópulas, $X=6.7$, $n=7$ promiscuas de 13 hembras observadas). Los machos promiscuos copulan con 1-3 hembras vecinas apareadas, y el rango en la frecuencia de cópulas extra-pareja, es también amplio (1-20 cópulas, $X=4.9$, $n=7$ promiscuos de 13 machos observados). Todas las cópulas extra-pareja en ambos sexos ocurren antes de la puesta del primer huevo, aunque las hembras aumentan su frecuencia conforme se acerca su puesta y su fertilidad aumenta y los machos concentran esta actividad entre los días 5-15 antes de la puesta de su pareja social y la disminuyen justo cuando su hembra esta próxima a iniciar la puestas (5 días antes de poner).

Tácticas de apareamiento de ambos sexos (en Osorio-Beristain y Drummond 1998). Los machos persiguen una estrategia mixta para aparearse que aparentemente involucra la búsqueda de cópulas con hembras vecinas siempre y cuando, su intensidad no disminuya su paternidad en su propio nido (cf Møller 1994). Los machos aumentan la probabilidad de paternidad resguardando a su hembra cuando aparentemente es más fértil. El resguardo de pareja involucra permanencia del macho en el sitio de anidación y cortejo intra-pareja durante casi todo el día (que es el período de actividad en estas aves diurnas), teniendo el efecto en las hembras de disminuir su actividad extra-pareja. Los machos de otras aves coloniales tienden a incrementar su presencia en el sitio de anidación conforme se aproxima la puesta en su hembra (p. ej., Birkhead et al. 1985; Hatch 1987), lo que se ha interpretado al igual que en bobos como conductas de resguardo de pareja. Extrañamente, los machos no interfieren agresivamente en las cópulas extra-pareja que su pareja social realiza en su presencia, como es común en numerosas aves coloniales como *Bubulcus ibis*, *Eudocimus albus*, *Platalea leucorodia* y *Alca torda* (Aguilera y Alvarez 1989; Frederick 1987; Mckilligan 1990; Wagner 1992). Las hembras buscan cópulas extra-pareja al máximo cuando su fertilidad aparentemente es mayor, y copulan cooperando con el macho, ya que existe cortejo mutuo antes de cada cópula y el macho no forza agresivamente a la hembra para copular, como ocurre en otras aves (revisión en Birkhead y Møller 1992). Sin embargo, las hembras evitan copular con un macho extra en presencia del propio, probablemente evitando la deserción o disminución en la inversión paterna de su pareja social, como efecto de incertidumbre de paternidad (Trivers 1972; cf Gladstone 1979; Gowaty 1995).

Tácticas de apareamiento: predicciones para ambos sexos

Los machos que anidan en colonias presumiblemente tienen alto riesgo de ser parasitados en su paternidad si su pareja social copula extra-pareja. La actividad extra-pareja se facilita al aumentar la densidad de parejas (Westneat et al. 1990), por lo que los machos deberían prevenir las inseminaciones de sus rivales resguardando a su pareja siempre que sea posible (Beecher y Beecher 1979). En aves marinas el macho es limitado por sus viajes de forrajeo para resguardar a su hembra social durante todo su período fértil, por lo que se espera alta frecuencia de cópulas intra-pareja durante el período que la hembra es más fertilizable. Los patrones de resguardo de pareja y de cópulas intra-pareja encontrado en los bobos de patas azules sugieren que los machos probablemente aseguran su paternidad.

Particularmente me interesó conocer cuales son las tácticas utilizadas por ambos sexos para aparearse dependiendo de su contexto ecológico individual. Fue de mi interés probar si la densidad de parejas sincrónicas en la reproducción (con sobrelapamiento de al menos 1 de los 10 días previo a la puesta) aumenta la actividad extra-pareja de ambos sexos. Se predijo mayor proporción de individuos infieles y aumento de las tasas de cortejo y de cópulas extra-pareja de éstos al incrementarse la oferta de aves vecinas sincrónicas. Independientemente de la oferta de hembras vecinas, durante el supuesto período fértil de la consorte se espera que los machos la resguarden y que disminuyan la conducta extra-pareja. Se predijo aumento del resguardo de pareja por el macho (tasas de cortejo y de cópulas con la consorte)

conforme aumenta la densidad de vecinos sincrónicos. Se predijo que la actividad extra-pareja de las hembras estuviera limitada por el resguardo de su consorte.

Las hembras al copular con más de un macho favorecen la ocurrencia de competencia de los espermatozoides de los diferentes machos por fecundarla (Parker 1970, 1974). Sin embargo, la inclinación de las hembras para copular extra-pareja es poco clara debido a que no se espera que éstas incrementen su fecundidad adquiriendo machos extra (Birkhead y Møller 1992). Se sugiere que las hembras que copulan con más de un macho podrían obtener beneficios indirectos si son fertilizadas por un macho de mayor calidad genética que su pareja social (revisión de Birkhead y Møller 1992). Las hembras promiscuas de bobo de patas azules aparentemente obtienen beneficios indirectos por copular extra-pareja, pues a diferencia de otras aves que reciben del macho extra, alimento o cuidado para sus críos, éstas presumiblemente sólo reciben semen. Se probó si las hembras que copulan extra-pareja, lo hacen con machos de mayor calidad que el propio: comparé la intensidad del cortejo, y el éxito reproductivo entre los machos con los que cortejan las hembras.

A pesar de que las hembras ejercen el control sobre las cópulas, podrían tener menos libertad para copular extra-pareja debido a que la presencia de la pareja social inhibe su ocurrencia. Fue de mi interés probar si este control parcial sobre la ocurrencia de las cópulas por los machos afecta su contribución en el cuidado parental. En los machos se sugiere inversión paterna dependiente de la certeza de paternidad medida como la probabilidad de paternidad o la percepción de paternidad (Trivers 1972; Swagemeyer y Mock 1993).

LITERATURA CITADA

- Aguilera E, Alvarez F (1989) Copulations and mate guarding of the spoonbill *Platalea leucorodia* Behaviour 110:1--22
- Beecher MD, Beecher IM (1979) Sociobiology of bank swallows; reproductive strategy of the male. Science 205:1282-1285
- Birkhead TR, Johnson SD, Nettleship DN (1985) Extra-pair matings and mate guarding in the common murre *Uria aalge*. Anim Behav 33:608-619
- Birkhead TR, Biggins (1987) Reproductive synchrony and extra-pair copulations in birds. Ethology. 74:320-334.
- Birkhead TR, Møller AP (1992) Sperm competition in birds. Academic Press, London
- Castillo A, Chávez-Peón C (1983) Ecología reproductiva e influencia del comportamiento en el control del número de crías en el bobo de patas azules (*Sula nebouxii*) en la Isla Isabel, Nayarit. Tesis de licenciatura, Facultad de Ciencias, UNAM
- Clutton-Brock TH (1991) The evolution of parental care. Princeton Univ. Press. Princeton, New Jersey.
- Choudhury S (1995) Divorce in birds: a review of the hypotheses. Anim. Behav. 50:413-429
- Davies ND (1991) Mating systems. En Behavioural ecology: an evolutionary approach. (Krebs JR, Davies ND eds). Blackwell, Oxford.
- Davies ND (1992) Dunnock behaviour and social evolution. Oxford series in ecology and evolution. (eds. R. M., May and P. H., Harvey). Oxford: Oxford Univ. Press.

- Drummond H, González E, Osorno JL (1986) Parent-offspring cooperation in the blue-footed booby (*Sula nebouxii*): social roles in infanticidal brood reduction. *Behav Ecol Sociobiol* 19:365-372
- Emlen ST, Oring LW (1977) Ecology, sexual selection and the evolution of animal mating systems. *Science*. 197:215-223.
- Frederick PC (1987) Response of male white ibises to their mate's extra-pair copulations. *Behav. Ecol. and Sociobiol.* 21: 223-228
- Gladstone DE (1979) Promiscuity in monogamous colonial birds. *Am. Nat.* 114:545-557
- Gowaty, AP (1985) Multiple parentage and apparent monogamy in birds. In *Avian monogamy*. (ed. Gowaty, A. P. y Mock, W.). E.U.A.
- Gowaty PA (1996) Battles of the sexes and origins of monogamy. En *Partnerships in Birds*, (Black J ed), Oxford University Press.
- Hatch SA (1987) Copulation and mate guarding in the northern fulmar. *Auk* 104:450-461
- Lack D (1968) *Ecological adaptations for breeding in birds*. Methuen, London.
- McKilligan NG (1990) Promiscuity in the cattle egret *Bulbulcus ibis* *Auk* 107:334-341
- Møller AP (1988) Paternity and paternal care in the swallow *Hirundo rustica*. *Anim. Behav.* 36: 996-1005.
- Møller AP (1994) *Sexual selection and the barn swallow*. Oxford University Press, Oxford
- Nelson JB (1978) *The Sulidae: gannets and boobies*. Oxford University Press, Oxford
- Osorio-Beristain M, Drummond H (1998) Non-aggressive mate guarding by both sexes of the blue-footed booby; a balance of female and male control. *Behav Ecol and Sociobiol* 43:307-315.

- Parker GA (1970) Sperm competition and its evolutionary consequences in the insects. *Biol. Rev.* 45: 525-567.
- Parker GA (1974) Courtship persistence and female guarding as male time investment strategies. *Behaviour.* 45:157-184
- Stutchbury BJ, Morton ES (1995) The effect of breeding synchrony on extra-pair mating system in songbirds. *Behaviour.* 132: 676-690.
- Schwagmeyer PL, Mock DW(1993) Shaken confidence of paternity. *Anim. Behav.* 46: 1020-1022.
- Thornhill R, Alcock J (1983) *The evolution of insects mating systems.* Harvard Univ. Press. Cambridge, Massachusetts.
- Torres R (1996) Proporción de sexos e inversión parental diferencial en hijos e hijas en el bobo de patas azules. Tesis doctoral, Instituto de Ecología, UNAM.
- Trivers, R. 1972. Parental investment and sexual selection. In *Sexual selection and descent of man.* (ed. Cambell, B.). Aldhine-Atherton, Chicago
- Wagner RH (1992) The pursuit of extra-pair copulations by monogamous female razorbills: how do female benefit? *Behav Ecol Sociobiol* 29: 455-464.
- Westneat DF (1990) Genetic parentage in the indigo bunting: a study using DNA fingerprinting. *Behav Ecol Sociobiol.* 27:67-76
- Westneat DF, Sherman PW, Morton ML (1990) The ecology and evolution of extra-pair copulations in birds. *Curr ornithol Vol 7* (DM Power, ed), Plenum, New York Vol 7 (DM Power, ed), Plenum, New York.

I. EFECTO DE LA SINCRONIA REPRODUCTIVA ENTRE VECINOS EN LAS TACTICAS DE APAREAMIENTO DE AMBOS SEXOS DEL PAJARO BOBO DE PATAS AZULES

Resumen

La actividad extra-pareja (cortejo y cópulas) ocurre aproximadamente en el 50% de las parejas, que anidan en alta densidad en la colonia, del bobo de patas azules (*Sula nebouxii*). Para probar la suposición teórica que la sincronía reproductiva entre vecinos promueve la actividad extra-pareja de los individuos, se examinó si las proporciones de machos y de hembras infieles (de 32 parejas focales), y las tasas de cortejo y de cópulas extra-pareja en ambos sexos varían dependiendo del número de parejas vecinas sincrónicas. Adicionalmente, para detectar si las tácticas de apareamiento intra y extra-pareja de ambos sexos varían dependiendo del período reproductivo de las hembras, se analizó la conducta de cortejo y cópulas en dos períodos reproductivos relevantes para la inseminación de las hembras, y críticos para los machos en el resguardo de su pareja social: el supuesto período fértil (los 5 días previos a su puesta =SPF) y antes de éste período (del día -6 al -10 previos a la puesta). La proporción de machos infieles se correlacionó positiva y significativamente con el número de vecinas sincrónicas. No se detectó variación de la proporción de hembras infieles dependiente del número de vecinos sincrónicos. Antes del SPF de la hembra consorte, los machos infieles (18/32 machos) aumentaron la tasa de cortejo extra-pareja al incrementarse el número de vecinas sincrónicas y, durante el SPF no hubo incremento de esta tasa. En el SPF los machos focales aumentaron la tasa de cortejo intra-pareja (resguardo de pareja) dependiendo del número de vecinos sincrónicos (rivales potenciales), mientras que antes del SPF, este resguardo de pareja no aumentó dependiendo del número de rivales potenciales. Los machos no aumentaron la tasa de cópulas al incrementarse el número de vecinas sincrónicas (cópulas extra-pareja), o el número de rivales potenciales (cópulas intra-pareja) en ningún período analizado. Las hembras infieles (19/32 hembras) antes del SPF, aumentaron las tasas de cortejo y de cópulas extra-pareja al incrementarse el número de machos sincrónicos, y éste incremento en la conducta extra-pareja no ocurrió durante el SPF. La sincronía reproductiva entre vecinos promueve en ambos sexos la actividad extra-pareja. Sin embargo, los machos se encuentran limitados en esta actividad por resguardar a sus consortes durante el SPF, mientras que, las hembras se encuentran limitadas justo por el resguardo ejercido por su pareja. Se evidenció que las tácticas de apareamiento de ambos sexos dependen de la interrelación de variables ecológicas cómo la sincronía de anidación entre vecinos.

INTRODUCCION

La variación en la frecuencia de cópulas extra-pareja es substancial entre individuos, entre poblaciones y entre especies (Westneat y Webster 1994; Gowaty 1996). Aunque algunos patrones emergen de los datos empíricos (p. ej., Westneat y Sherman 1997), la influencia de variables ecológicas y demográficas sobre la variación en los patrones de cópulas extra-pareja todavía esta pobremente entendida (Ims 1990; Kempenaers 1997).

La sincronía reproductiva se ha sugerido como una de las variables que explica la variación en la frecuencia de las cópulas extra-pareja, aunque su efecto en la conducta del individuo es controversial. La sincronía debería influir en los apareamientos extra-pareja si ésta afecta la habilidad de los machos y de las hembras para maximizar sus intereses de apareamientos intra-pareja (Yezerinac y Wheatherhead 1997). Por ejemplo, los machos durante el período fértil de su consorte deberían resguardarla para evitar que otro macho la insemine, y concentrar su actividad extra-pareja cuando el riesgo de perder la paternidad de su nidada sea mínimo (Birkhead y Moller 1992). Si los machos se aparean con otras hembras sólo cuando su consorte no es fértil, entonces el incremento en la sincronía reproductiva podría reducir el número de machos extra potenciales para las hembras y declinar la incidencia de cópulas extra-pareja de ambos sexos (Birkhead y Biggins 1987). Alternativamente, la sincronía reproductiva podría facilitar la interacciones sexuales entre vecinos debido a que concentra a individuos de ambos sexos en arenas para la reproducción (revisión de Birkhead y Møller 1993).

Los machos en aves coloniales tienen un riesgo alto de perder la paternidad de su nidada por la actividad extra-pareja de su consorte. Presumiblemente la

anidación gregaria y sincrónica característica en individuos coloniales les facilita copular extra-pareja (Westneat et al. 1990; Birkhead y Møller 1992; Stutchbury et al. 1994; Gowaty 1996).

En el bobo de patas azules (*Sula nebouxii*) que anida en colonias, examiné si la sincronía reproductiva de 32 parejas con sus parejas vecinas en un radio de 15 m, favorece la actividad extra-pareja de ambos sexos. Observaciones previas reportaron que las interacciones sexuales extra-pareja ocurren entre vecinos dentro de radios de 15 m (Osorio-Beristain y Drummond 1998). Las aves anidan en parches de parejas sincrónicas, aunque sin existir una sincronía extrema, es decir no todas las hembras del parche inician la puesta al mismo tiempo (Obs. per.). Investigué la relación entre la proporción de individuos infieles y el número de parejas vecinas sincrónicas. En ambos sexos examiné la relación entre las tasas de cortejo y de cópulas extra-pareja y el número de vecinos sincrónicos. Así mismo examiné las tasas de cortejo y de cópulas de los machos con su consorte y el número de machos vecinos sincrónicos (o machos rivales potenciales). Las conductas investigadas se analizaron en dos períodos reproductivos previos a la puesta de cada hembra focal: del día 6 al 10 y los 5 días previos a la puesta. Registros previos concluyeron que el período de 5 días previo a la puesta de cada hembra parece clave para la competencia espermática ya que es cuando ocurre la tasa pico de cópulas extra-pareja de las hembras y cuando el macho resguarda a su consorte con mayor intensidad (permanencia en el área reproductiva en combinación con el cortejo mutuo y las cópulas) (Osorio-Beristain y Drummond 1998).

METODOS

Desde el 1° de febrero hasta el 7 de marzo de 1996, se observó la conducta de aves anilladas en dos zonas de alta densidad de parejas de la colonia de bobos de Isla Isabel, Nayarit. En las playas Las Monas y Costa Fraguatas en 5 sitios abiertos, se seleccionaron a todas las parejas con ambas aves anilladas en temporadas previas, que no tuvieran huevo y que eventualmente incubaron una puesta dentro de 15 m del observador (área de observación). Las aves fueron observadas con binoculares y desde adentro de casetas.

Dos aves se consideraron pareja cuando ambas defendieron el mismo sitio, cortejaron mutuamente y eventualmente incubaron la misma puesta. Se registró la conducta de 32 parejas focales con ambas aves marcadas. Se consideró pareja vecina sincrónica a la pareja con territorio dentro de 15 m de distancia del territorio de cada pareja focal, y con solapamiento con ésta de al menos un día de los 10 previos a la puesta del primer huevo en cada nido. Por lo que las parejas focales además fueron vecinas sincrónicas entre ellas. Además, otras 27 parejas con una sola ave marcada o sin aves marcadas también fueron vecinas sincrónicas con las focales. De estas parejas vecinas sólo 7 interactuaron conductualmente con al menos una pareja focal, y sólo se registró su conducta cuando cortejaron o copularon con las aves focales

Se marcó con una estaca numerada el sitio de cada pareja focal y vecina sincrónica (n=59 parejas). Se registró la fecha de puesta de todas las parejas focales y de sus vecinas sincrónicas. Dos veces al día, al inicio y al finalizar los registros conductuales, se revisaron todos los sitios marcados, anotando la presencia o ausencia del primer huevo y la fecha. Adicionalmente si la puesta ocurrió durante las

observaciones conductuales, se registró la fecha y hora de ocurrencia. La puesta del primer huevo se registró con binoculares desde las casetas de observación en 51/59 parejas. El sitio de las parejas restantes (sólo parejas vecinas con una ave anillada o sin anillos) se ubicó fuera del área de observación, y la fecha de puesta se registró acercándose diariamente (\approx hasta 5 m del sitio marcado) y anotando antes de iniciar y al finalizar los registros conductuales la presencia o ausencia del huevo.

Una vez que se registró la fecha de puesta del primer huevo en cada pareja, se hicieron revisiones cada 5-7 días para registrar la presencia de más huevos en el nido. Aproximadamente 7 días después de la puesta del último huevo en cada nido, éste se mapeó con referencia a cuadrantes (de aproximadamente 20 X 20 m) establecidos en 1982 (Drummond et al. 1986). Esta información permitió obtener la distancia entre nidos de las aves focales y sus vecinas con la que cortejaron extra-pareja. Además el mapeo permitió determinar el número de parejas vecinas a cada pareja focal.

Registros Conductuales

Las 32 parejas focales se registraron diario durante los 10 días previos a la puesta del primer huevo de cada hembra. De 0600 a 1800 h, dos observadores por caseta de observación y en relevos de dos horas, registraron simultáneamente hasta 8 parejas focales.

Se siguió la metodología de Osorio-Beristain y Drummond (1998), anotando la frecuencia absoluta de cópulas intra y extra-pareja y, durante intervalos de 15 minutos, sí cada miembro de la pareja cortejó mutuamente con otra ave incluyendo a su pareja (registros uno-cero). Además, cada 15 minutos se anotó la presencia o

ausencia de las aves focales en el área de observación. Las aves vecinas sin anillo, se identificaron con base en el número de estaca asociada, o a la asociación con una pareja anillada.

Se registró cortejo cuando dos aves realizaron mutuamente cualquiera de los siguientes despliegues: sky-pointing, bill-up-face away, parading o symbolic nest-building (Nelson 1978). Se registró cópula cuando el macho subió al dorso de la hembra, y ésta levantó las plumas de la cola, mientras el macho giró y bajó las plumas de la cola y se pudo ver o no el contacto de ambas cloacas.

Definiciones para el análisis

Se definió tasa de cortejo extra-pareja como el número de intervalos de 15 minutos con cortejo entre una ave focal y un vecino, entre el total de intervalos de presencia del ave focal en el área de observación durante cada periodo analizado (del día 6 al 10 antes de la puesta y los 5 días antes de la puesta). La tasa de cópulas extra-pareja fue el número de cópulas de una ave focal con un vecino, entre el total de horas de presencia del ave focal en el área de observación durante cada periodo analizado. La tasa de cortejo intra-pareja fue el número de intervalos de 15 minutos con cortejo intra-pareja, del total de intervalos de presencia del consorte en el área de observación durante cada periodo analizado. También se definió tasa de cópulas intra-pareja como el número de cópulas entre consortes, del total de horas de presencia de la hembra en el área de observación durante cada periodo analizado.

Los días previos al inicio de la puesta (día 0) se expresaron con números negativos. Conociendo la fecha de puesta en el nido de cada pareja se calculó para cada una el periodo del día -6 al -10 y del día -5 al -1.

Las pruebas estadísticas fueron de dos colas, sólo que se especifique lo contrario. Se aplicaron pruebas de correlación de Spearman con las tasas de cortejo y de cópulas transformadas a logaritmo natural +1, y las proporciones con transformación arcoseno debido a que las suposiciones de normalidad y o homoscedasticidad no siempre fueron cubiertas.

Confiabilidad Inter-observadores

Se hicieron pruebas de confiabilidad para cuantificar la magnitud de la discrepancia entre pares de observadores en los registros conductuales. Dos personas registraron independientemente a las mismas aves de manera simultánea y desde el mismo lugar de observación. Se observaron a 17 parejas focales durante 6.15 ± 1.99 h ($X \pm de$, rango=2-8 h). El porcentaje promedio de registros diferentes entre par de observadores fue de 12.9 ± 7.3 % (rango=0-22 %) en la frecuencia de cópulas, de 13.4 ± 7.8 % (rango=5-30 %) en la frecuencia de intervalos con cortejo, de 9.8 ± 5.9 % (rango=3-23 %) en la frecuencia de intervalos de cada 15 minutos con presencia de las aves y finalmente de 8.2 ± 11.1 % (rango=4-25%) en la identidad de las aves.

RESULTADOS

CONDUCTA DEL MACHO

El 56.2% de los 32 machos focales cortejaron extra-pareja durante los 10 días previos a la puesta de su consorte. Este cortejo ocurrió con una a tres vecinas sincrónicas (1.33 ± 0.58 vecinas) que anidaron a 9.38 ± 4.46 m de su propio nido (rango=1.55-14.30 m).

Los machos que cortejaron extra-pareja tuvieron 2.3 veces más vecinas sincrónicas (4.33 ± 1.60 , rango=2-9 vecinas) que los machos fieles (1.86 ± 1.87 , rango=0-4 vecinas; $U=25.5$, $P=0.0001$, U de Mann-Whitney; $n=18$ machos). Sólo 10 de los machos que cortejaron con vecinas sincrónicas lograron copular de una a dos veces (1.40 ± 0.49 cópulas) con alguna de esas vecinas.

Sincronía y Actividad Extra-pareja

La proporción de machos que cortejaron extra-pareja entre 1 y 10 días previos a la puesta de su consorte (18 de 32 machos), se correlacionó positiva y significativamente con el número de vecinas sincrónicas (Fig. 1a). La proporción de machos que copularon extra-pareja (10 de 32 machos), en el mismo período, también se correlacionó con el número de vecinas sincrónicas (Fig. 1b).

Antes del supuesto período fértil de la consorte, se encontró correlación positiva entre la tasa de cortejo extra-pareja de los machos y el número de vecinas sincrónicas (Fig. 2) y durante el SPF no hubo correlación significativa entre las mismas variables ($r=0.41$, $P=0.09$, $gl=16$), e inclusive la tasa de cortejo con las vecinas declinó 1.5 veces respecto al período anterior (Tabla 1).

En ninguno de los periodos analizados hubo correlación significativa entre las tasas de cópulas extra-pareja y el número de vecinas sincrónicas (antes del SPF: $r=-0.06$, $P=0.87$, $gl=8$; en el SPF: $r=0.22$, $P=0.54$, $gl=8$). Además, los machos cópularon extra-pareja a una tasa que no difirió significativamente entre los dos periodos reproductivos de la consorte (Tabla 1, $n=10$ machos).

Resguardo de Pareja

¿Cual es el efecto del aumento de la sincronía entre periodos fértiles de las hembras vecinas sobre las tasas de cortejo y de cópulas extra-pareja de los machos?

Si el macho resguarda a su pareja durante el SPF, se esperó que las tasas de ambas conductas de los machos focales se correlacionaran negativamente con el número de días que se sobrelapa el período fértil de sus consortes con el período fértil de las vecinas (grado de sincronía). No hubo correlación significativa entre el grado de sincronía en el supuesto período fértil entre consorte y vecinas y la tasa de cortejo extra-pareja ($r=0.29$, $P=0.12$, $gl=16$, prueba de una cola), y la correlación fue negativa y significativa con la tasa de cópulas extra-pareja ($r=-0.70$, $P=0.01$, $gl=10$, prueba de una cola).

La tasa de cortejo intra-pareja fue similar entre los 18 machos que cortejaron extra-pareja y los 14 machos fieles en ambos periodos analizados (Tabla 2). Sin embargo, los machos infieles aumentaron 1.1 veces la tasa de cortejo intra-pareja durante el SPF respecto al período anterior, mientras que en los machos fieles no se detectó un aumento significativo (Tabla 2).

Antes del SPF de las consortes de los machos focales ($n=32$ machos) no se detectó correlación significativa entre la tasa de cortejo intra-pareja y el número de

vecinos ($r=0.11$, $P=0.55$, $gl=30$), y por el contrario, durante el SPF la correlación entre las mismas variables fue positiva y significativa (Fig. 3).

La tasa de cópulas intra-pareja de los 10 machos que copularon extra-pareja fue similar a la de los 22 machos que no copularon extra-pareja en los dos períodos analizados (Tabla 2). Además, ambos tipos de macho copularon intra-pareja con una tasa similar en ambos períodos (Tabla 2). No se detectó correlación significativa entre la tasa de cópulas intra-pareja y el número de vecinos sincrónicos (o rivales potenciales) en ninguno de los dos períodos reproductivos de la consorte (antes del spf: $r=0.15$, $P=0.41$, $gl=30$; en el SPF: $r=0.16$, $P=0.40$, $gl=30$).

Se predijó que los machos con consorte infiel deberían de aumentar la tasa de cópulas intra-pareja durante el SPF entre más vecinos sincrónicos tuvieran, sin embargo no hubo correlación significativa entre ambas variables ($r=0.24$, $P=0.32$, $gl=17$, prueba de una cola).

CONDUCTA DE LA HEMBRA

El 59.4 % de las 32 hembras focales cortejaron extra-pareja durante los 10 días previos a su puesta, todas con un solo vecino que anidó a 6.80 ± 3.61 m de su propio nido (rango=2.10 y 14.10 m). El número de vecinos para las hembras que cortejaron extra-pareja fue 1.6 veces mayor (9.54 ± 7.90 , rango=1-26 machos) que para las fieles (5.79 ± 5.71 , rango=1-24 machos), aunque la diferencia no fue significativa ($U=84.0$, $P=0.13$, U de Mann-Whitney). El 50% de las 32 hembras focales copularon de 1 a 4 veces (1.87 ± 0.99 cópulas) con el mismo macho con el que cortejaron.

Sincronía y Actividad Extra-pareja

La proporción de hembras que cortejaron extra-pareja entre 1 y 10 días previos a su puesta (19 de 32 hembras) no se correlacionó positiva y significativamente con el número de vecinos sincrónicos ($r=-0.51$, $P=0.11$, $gl=9$). Lo mismo ocurrió con la proporción de hembras que copularon extra-pareja, en el mismo período (16 de 32 hembras) y el número de vecinos sincrónicos ($r=-0.74$, $P<0.01$, $gl=9$).

Antes del SPF la tasa de cortejo extra-pareja de las hembras se correlacionó positiva y significativamente con el número de vecinos sincrónicos (Fig. 4), y durante el SPF la correlación entre las mismas variables no llegó a la significancia ($r=0.44$, $P=0.06$, $gl=17$). La tasa de cortejo extra-pareja de las 19 hembras fue similar antes del SPF que durante el SPF (Tabla 3).

Antes del SPF se detectó correlación positiva y significativa entre la tasa de cópulas extra-pareja y el número de vecinos sincrónicos (Fig. 5), mientras que, durante el SPF la correlación entre las mismas variables no fue significativa ($r=0.32$, $P=0.18$, $gl=14$). La tasa de cópulas extra-pareja fue similar entre ambos periodos (Tabla 3).

DISCUSIÓN

El aumento de la densidad de vecinos sincrónicos afectó positiva y significativamente la proporción de machos infieles pero no la proporción de hembras infieles. La diferencia del resultado entre sexos, podría explicarse por la ventaja que obtiene cada uno al copular extra-pareja, y porque las hembras tienen substancial habilidad para influir en la ocurrencia de las cópulas, lo que no ocurre con los machos. Con el

aumento del número de vecinos sincrónicos, los machos aumentan la probabilidad de inseminar a más hembras ganando en adecuación, mientras que, las hembras no necesariamente tienen más ganancias en adecuación si son inseminadas por un vecino (ver Trivers 1972). Por lo que los primeros podrían ser menos selectivos e intentar copular con el mayor número de hembras vecinas sin invertir en la crianza, mientras que las hembras deberían de seleccionar al macho con el cual copular, debido a que ellas tendrán que invertir en la crianza. En este estudio, las hembras infieles copularon sólo con un vecino, mientras que los machos lo hicieron con uno a 3 vecinas, lo que apoya la selectividad de machos por parte de las hembras más que en el sentido inverso. Algunas observaciones conductuales han sugerido que las hembras controlan la ocurrencia de las cópulas (Osorio-Beristain y Drummond 1998). El macho está en desventaja en relación a la hembra ya que requiere su cooperación para subir a su dorso y copular. Adicionalmente, las hembras son 30% más grandes y son más agresivas que los machos, lo que les da ventaja sobre ellos para el control físico de las cópulas (Nelson 1978; Osorio-Beristain y Drummond 1998).

En las 32 parejas focales se registró que 56% de los machos y 59% de las hembras cortejaron extra-pareja. Aparentemente la infidelidad de los machos estuvo influenciada por el mayor número de vecinas sincrónicas respecto a los machos infieles (2.3 veces más vecinas). Esta misma explicación no se aplica a las hembras ya que el número de vecinos sincrónicos en las infieles fue similar al de las fieles. Los resultados en las hembras, más bien, parecen apoyar la hipótesis de selectividad de machos por parte de las hembras para copular extra-pareja (Trivers 1972). El control de las cópulas, y la anidación colonial, hace que las hembras puedan potencialmente

seleccionar al macho que las fertilice (Birkhead y Møller 1993; Westneat et al 1990; Wagner 1992).

Los resultados revelan que el número de vecinos sincrónicos promueve tácticas de apareamiento extra-pareja diferentes entre machos y hembras que van de acuerdo con lo sugerido por Parker (1974) sobre conflicto entre sexos por la fecundación, y por Trivers (1972) sobre tácticas de apareamiento de ambos sexos. La tasa de cortejo extra-pareja de los machos aumentó con el número de vecinas sincrónicas sólo antes del SPF de su consorte, posiblemente porque durante el SPF de ésta la resguardaron con decremento en la conducta extra-pareja (n=18 machos). La magnitud de cópulas extra-pareja de los machos no aumentó con el número de vecinas sincrónicas, posiblemente por el resguardo que hacen de su consorte, pero además debido a que las hembras efectivamente controlan la ocurrencia de las cópulas (n=10 machos). En apoyo a la hipótesis de resguardo de pareja es el resultado que los machos únicamente aumentaron la tasa de cortejo intra-pareja durante el SPF de su consorte cuando tuvieron mas vecinos (o rivales potenciales) y no antes de éste período. Además de que durante el SPF los machos disminuyeron la tasa de cópulas extra-pareja 1.5 veces en relación al período anterior.

La sincronía reproductiva entre hembras limita a los machos a copular con las vecinas. Si los machos promiscuos deben resguardar a su consorte durante el supuesto período fértil, y si las hembras vecinas son sincrónicas con su consorte, entonces los machos tienen poca oportunidad de ser infieles (Birkhead y Biggins 1987; Westneat et al. 1990).

Las hembras a diferencia de los machos aumentaron la tasa de cortejo extra-pareja con el número de vecinos sincrónicos en ambos períodos reproductivos (n=19

hembras), mientras que la tasa de cópulas extra-pareja sólo aumentó antes del SPF (n=16 hembras). Presumiblemente el resguardo de las hembras ejercido por su consorte las limitó para copular extra-pareja sólo durante el SPF.

En conclusión en las parejas del bobo de patas azules se aprecia un conflicto entre sexos por el control de las cópulas extra-pareja modulado por la concentración de parejas vecinas. La concentración de vecinos sincrónicos favoreció en ambos sexos la actividad extra-pareja, pero ambos sexos, a su vez estuvieron limitados por su consorte. Los machos resguardaron a su consorte en decremento de su actividad extra-pareja, mientras que el resguardo de pareja ejercido por su consorte limitó la actividad extra-pareja de las hembras.

LITERATURA CITADA

- Birkhead TR, Møller AP (1992) Sperm competition in birds. Academic Press, London
- Birkhead TR y Biggins JD (1987) Reproductive synchrony and extra-pair copulations in birds. *Ethology* 74:320-334
- Birkhead TR, Møller AP (1993) Female control of paternity. *Trends Ecol Evol.* 8: 100-104
- Gowaty PA, Bridges WC (1991) Nestbox availability affects extra-pair fertilisation's and conspecific nest parasitism in eastern bluebirds *Sialia sialis*. *Anim Behav* 41: 661-667
- Gowaty PA (1996) Battles of the sexes and origins of monogamy. En *Partnerships in birds*, (Black J ed), Oxford University Press. pp
- Ims RA (1990) The ecology and evolution of reproductive synchrony *Trends Ecol and Evol* 5: 135-140
- Kempnaers B (1997) Does reproductive synchrony limit male opportunities or enhance female choice for extra-pair paternity? *Behaviour* 134:551-562
- Nelson JB (1978) *The sulidae: Gannets and boobies*. Oxford University Press, Oxford.
- Osorio-Beristain M, Drummond H (1998) Non-aggressive mate guarding by both sexes of the blue-footed booby; a balance of female and male control. *Behav Ecol and Sociobiol* 43:307-315
- Parker GA (1974) Courtship persistence and female guarding as male time investment strategies. *Behaviour* 48: 157-184
- Stutchbury BJ, Rhymer JM, Morton ES (1994) Extrapair paternity in hooded warblers. *Behav Ecol* 5:384-392

- Trivers RL (1972) Parental investment and sexual selection. En Sexual selection and the descent of man. (BG Campbell ed) Aldine Press, Chicago.
- Wagner RH (1992d) Behavioural and breeding-habitat related aspects of sperm competition in razorbills. Behaviour 123: 1-26
- Westneat DF, Sherman, PW, Morton ML (1990) The ecology and evolution of extra- ζ pair copulations in birds. Curr ornithol Vol 7 (DM Power, ed), Plenum, New York. (DM Power, ed), Plenum, New York.
- Westneat DF, Sherman PW (1997) Density and extra-pair fertilizations in birds: a comparative analysis. Behav Ecol Sociobiol 41: 205-215
- Yezerinac SM, Weatherhead PJ (1997) Reproductive synchrony and extra-pair mating strategy in a socially monogamous bird, *Dendroica petechia*. Anim Behav 54:1393-1403.

Tabla 1. Intervalos con cortejo extra-pareja ($X \pm de$, rango) de los machos infieles² y frecuencia de cópulas extra-pareja ($X \pm de$, rango) de los machos promiscuos³ durante los dos períodos analizados.

	n	antes del SPF	durante el SPF	P (T) ¹
Cortejo	18 ²	0.30 ± 0.19 (0.10-0.80)	0.20 ± 0.12 (0.00-0.50)	0.01 (132.0)
Cópulas	10 ³	0.04 ± 0.02 (0.02-0.07)	0.03 ± 0.01 (0.02-0.06)	0.08 (44.5)

¹ Wilcoxon T pareada de dos colas

Tabla 2. Intervalos con cortejo intra-pareja ($X \pm de$, rango) de los machos infieles y los fieles, y frecuencia de cópulas intra-pareja ($X \pm de$, rango) de los machos promiscuos y los no promiscuos durante los dos períodos analizados. Se compara la conducta entre ambos períodos, y además entre ambos tipos de macho.

	n	antes del SPF	durante el SPF	P (T) ¹
<u>Cortejo</u>				
Machos infieles (25.0)	18	0.74 ± 0.11 (0.55-0.90)	0.80 ± 0.07 (0.70-0.90)	0.048
Machos fieles (13.0)	14	0.77 ± 0.07 (0.75-0.90)	0.82 ± 0.10 (0.70-0.92)	0.17
U (P) ²		124.0 (0.95)	0.62 (112.5)	
<u>Cópulas</u>				
Promiscuos (43.5)	10	0.05 ± 0.04 (0.02-0.11)	0.06 ± 0.03 (0.02-0.13)	0.58
No promiscuos (80.0)	22	0.06 ± 0.04 (0.02-0.17)	0.07 ± 0.04 (0.02-0.12)	0.72
P (U) ²		0.51 (93.5)	0.92 (107.0)	

¹ Wilcoxon T pareada de dos colas

² U de Mann-Whitney de dos colas

Tabla 3. Intervalos con cortejo extra-pareja ($X \pm de$, rango) de las hembras infieles² y frecuencia de cópulas extra-pareja de las hembras promiscuas³ durante los períodos analizados.

	n	antes del SPF	durante el SPF	P (T) ¹
Cortejo	19 ²	0.18 ± 0.09 (0.10-0.40)	0.17 ± 0.11 (0.00-0.40)	0.69 (12.5)
Cópulas	16 ³	0.03 ± 0.01 (0-01-0.05)	0.02 ± 0.01 (0.01-0.04)	0.65 (18.0)

¹ Wilcoxon T pareada de dos colas

PIE DE FIGURAS

Figs. 1a, b. Proporción de machos que cortejaron extra-pareja ($n=18/32$ machos) y que copularon extra-pareja ($n=10/32$ machos) en relación al número de vecinas sincrónicas, durante 10 d previos a la puesta.

Fig. 2 Tasa de cortejo extra-pareja de los machos antes del SPF de su consorte en relación al número de vecinas sincrónicas ($n=18$ machos).

Fig. 3. Tasa de cortejo intra-pareja de los 32 machos focales durante el SPF de su consorte en relación al número de vecinos sincrónicos

Fig. 4. Tasa de cortejo extra-pareja de las hembras antes de su SPF en relación al número de vecinos sincrónicos ($n=19$ hembras).

Fig. 5 Tasa de cópulas extra-pareja de las hembras antes de su SPF en relación al número de vecinos sincrónicos ($n=16$ hembras).

Fig. 1a

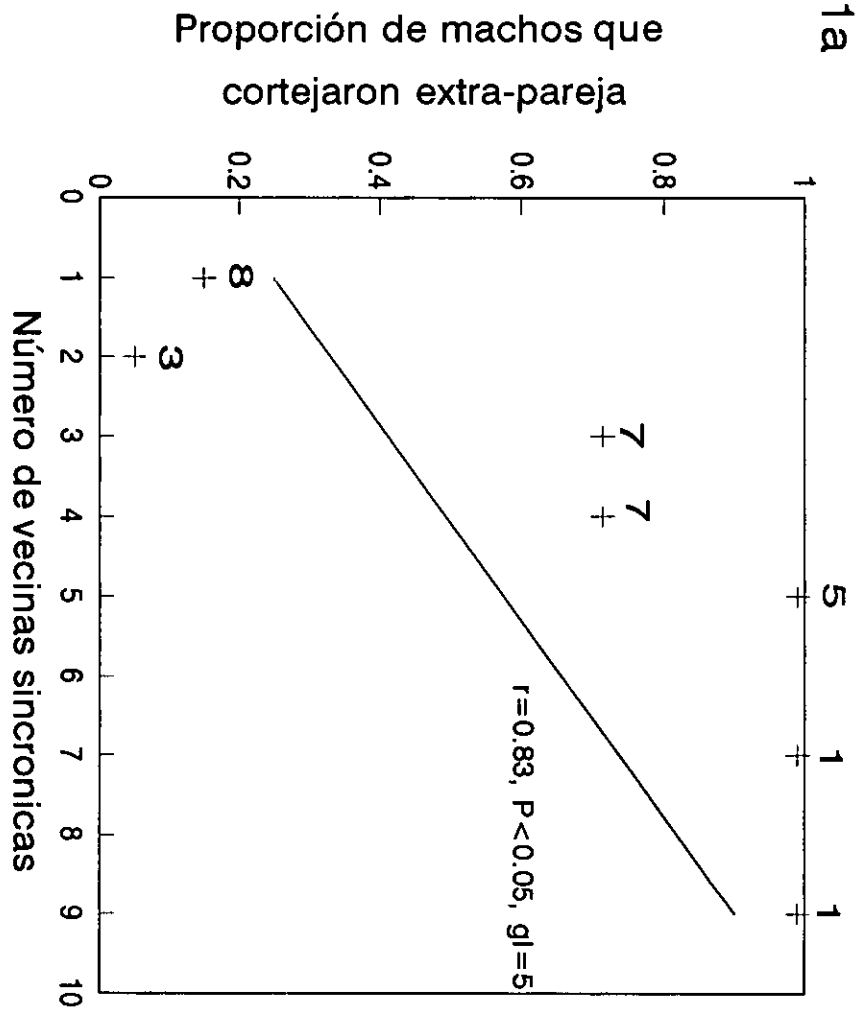


Fig 1b.

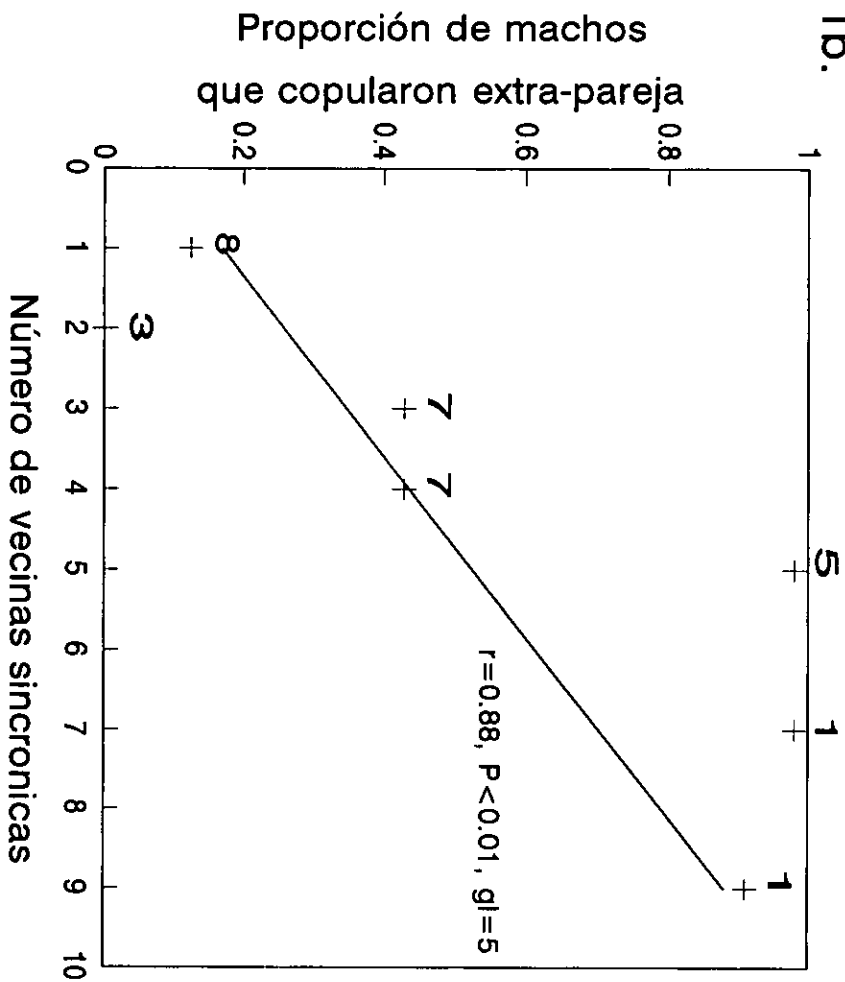


Fig. 2

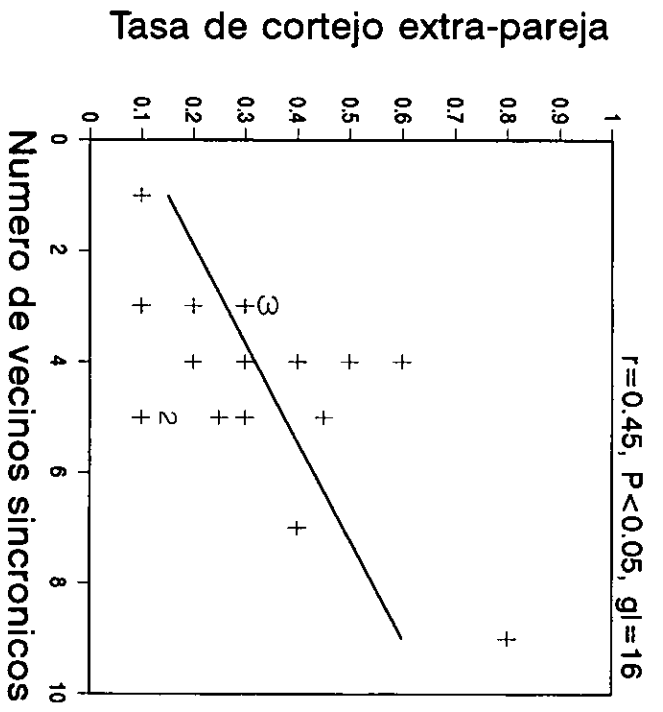


Fig. 3

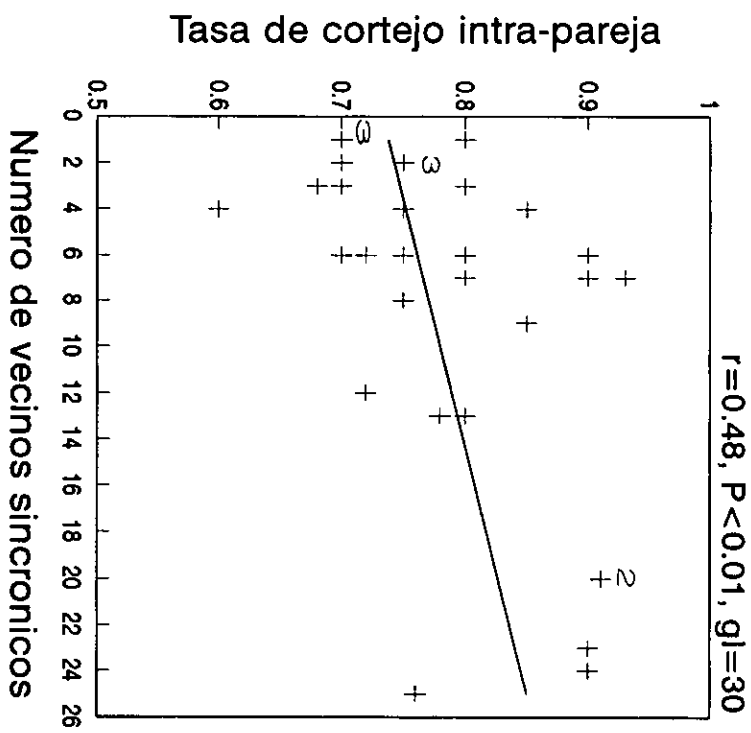


Fig. 4

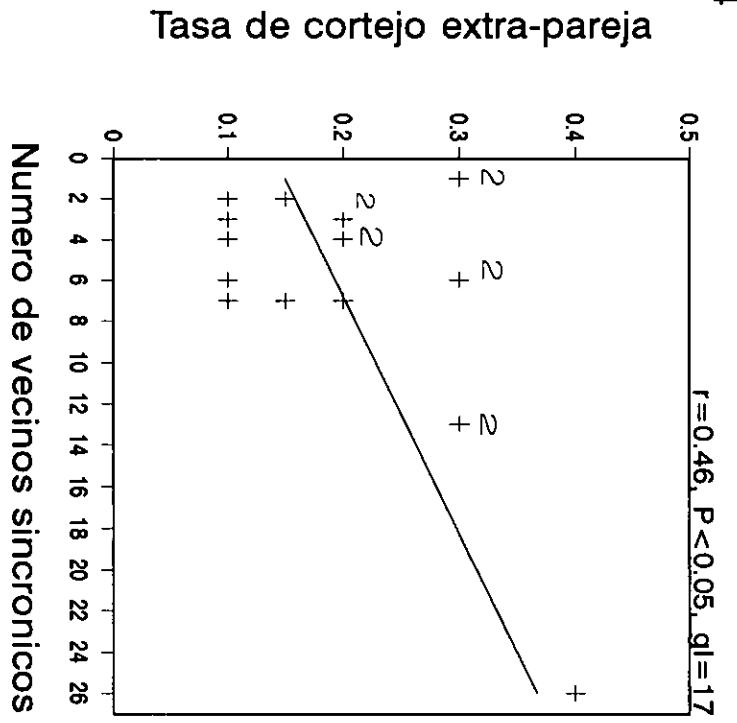
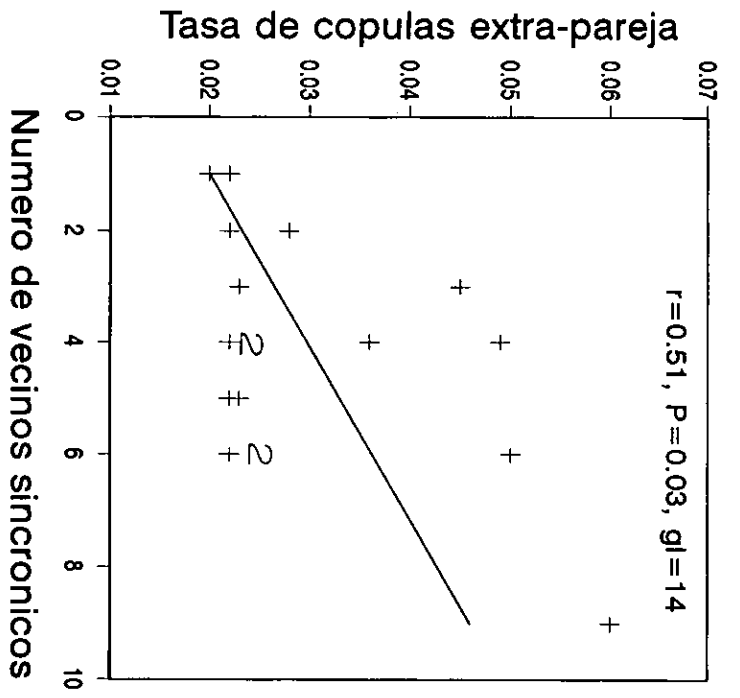


Fig. 5



II. EFECTO DEL EXITO REPRODUCTIVO DE LOS MACHOS EN LAS TÁCTICAS DE APAREAMIENTO DE LAS HEMBRAS

Resumen

En aves se ha documentado elección de machos para copular por parte de las hembras, y el macho elegido suele ser diferente al consorte. La hipótesis de buenos genes predice que las hembras deberían de elegir machos para copular extra-pareja de mayor calidad que su consorte por los beneficios indirectos que podrían obtener para sus críos (p. ej., aumento de la viabilidad y de la sobrevivencia). En las hembras infieles del bobo de patas azules (*Sula nebouxii*), se probó si los machos extra han tenido mayor éxito reproductivo (producción de críos hasta emplumados) que los consortes. Además se registró si las hembras cortejan con mayor tasa con el macho extra que con el consorte. En 23 hembras infieles se registró (durante los 5 d previos a la puesta) la frecuencia de intervalos con cortejo recíproco entre la hembra y cada macho con los que interactuó. Se utilizó una base de datos en la que se ha registrado desde 1989 el éxito reproductivo de todas las aves anilladas que anidan en Isla Isabel. El éxito reproductivo del consorte y del macho extra no difirió significativamente. No hubo diferencia significativa entre la tasa de cortejo recíproco de las hembras con su consorte que con el macho extra. Tampoco hubo diferencia en la eficacia del cortejo de los machos para obtener cópulas (frecuencia de cópulas/tasa de cortejo mutuo) entre ambos tipos de macho. El estudio no puede ser concluyente en cuanto a las variables involucradas en la elección de machos para copular por parte de las hembras.

INTRODUCCION

Se ha propuesto que las hembras que copulan con más de un macho podrían obtener beneficios directos e indirectos de esta conducta (Westneat et al. 1990; Birkhead y Moller 1992). Los beneficios directos incluyen cuidado paterno (Davies 1992), asegurar la fertilización en caso de que la pareja sea infertil o regalos durante el cortejo (Parker 1970). Los beneficios indirectos incluyen el aumento en la diversidad y/o la calidad genética para los críos (revisión de Birkhead y Møller 1992). La diversidad genética en los críos en un ambiente variable podría conferir un aumento en la probabilidad de sobrevivencia (Westneat et al. 1990), aunque también podría ser desventajoso si al disminuir el grado de parentesco entre las crías se incrementa la competencia entre ellas (Sherman 1981).

Existen dos interpretaciones con respecto al atributo genético que buscan las hembras: genes que confieran a los críos resistencia a patógenos, vigor o longevidad (Zahavi 1975; Hamilton y Zuk 1982), y genes que les confieran características sexuales secundarias atractivas (Weatherhead y Robertson 1979). El incremento de la calidad genética de las crías a través de las cópulas extra-pareja supone que los machos de una población varían en calidad y que las hembras pueden detectarla y evaluarla (Clutton-Brock 1988). La evaluación podría estar basada en características fenotípicas del macho que indirectamente "reflejen" su calidad genética. Las hembras pueden elegir a los machos con base a características fenotípicas como el color y la talla; conductuales, como el canto y los despliegues de cortejo; o de historia de vida, como el éxito

reproductivo y la experiencia reproductiva (Clutton-Brock 1988; Anderson 1994; Johnstone 1995 en Kempenaers 1997).

En teoría cada hembra debería intentar formar pareja con el macho que tuviera la mayor calidad genética posible (Pomiankowski 1990). Sin embargo, no todas las hembras logran aparearse con su mejor opción, resultando en apareamientos pobres o incompatibles (Ens et al. 1996). Las hembras podrían modificar su apareamiento pobre copulando extra-pareja o en el extremo cambiando de pareja (Ens et al. 1993; Choudhury 1995; Birkhead y Møller 1996). De hecho, la conducta de copular extra-pareja se ha considerado una forma mediante la cual las hembras podrían “escapar” de las limitaciones de un apareamiento pobre si obtienen ventajas al copular con un macho de mayor calidad que el suyo (por ej., ver Birkhead y Møller 1996; Rusell y Rowley 1996). Por otro lado, si el cambio de pareja es una opción limitada, las cópulas extra-pareja podrían ser la opción más viable para que las hembras modifiquen su condición reproductiva.

Los estudios sobre la función de las cópulas extra-pareja para las hembras son todavía muy preliminares, ya que generalmente no se ha medido la repercusión de ésta conducta en la adecuación de las hembras ni en la calidad de las crías.

El objetivo de este estudio fue determinar si las hembras de bobo de patas azules *Sula nebouxii*, que cortejan extra-pareja (hembras infieles) lo hacen con machos de mayor calidad que el propio. La calidad de los machos se estimó en función de la tasa de cortejo con la hembra y de su éxito reproductivo (en la temporada del estudio y en temporadas pasadas).

El estudio se basó en el conocimiento descriptivo y detallado del sistema de apareamiento del bobo de patas azules de Isla Isabel, Nayarit (Osorio-Beristain y Drummond 1998). La conducta extra-pareja de las hembras, puede explicarse mediante la hipótesis de calidad genética por las razones que a continuación se exponen. El bobo de patas azules es de anidación colonial y su sistema de apareamiento es socialmente monógamo. Típicamente sólo una fracción de hembras copula extra-pareja con uno o dos machos del total de machos potenciales en la vecindad. Por ejemplo, en 1991 y en 1996 sólo el 50 % y el 36 % de las hembras observadas (n=13 y 32 hembras, respectivamente) copularon extra-pareja, mientras que el resto permaneció fiel, a pesar de la presencia de machos en la vecindad. Existe evidencia de que las hembras controlan las cópulas: no se han registrado cópulas forzadas y para hacer contacto de cloacas es indispensable la cooperación de la hembra. Finalmente, la conducta extra-pareja de las hembras no puede explicarse bajo la hipótesis de obtención de beneficios indirectos ya que no reciben ni regalos nupciales, o ayuda para la crianza, ni tampoco protección contra depredadores.

La hipótesis de calidad genética supone que las hembras adoptan conductas que aumentan la probabilidad de ser fertilizadas por el macho de más calidad genética. Por ejemplo, dado que las hembras controlan el número de cópulas podrían potencialmente controlar la cantidad relativa de espermatozoides que reciben de cada macho. Las hembras de los bobos de patas azules cortejan y copulan al máximo durante los 5 días previos a la puesta, es decir, durante el supuesto período fértil (SPF; Osorio-Beristain y Drummond 1998). Por lo tanto, si las hembras eligen para su fertilización en función de la conducta de cortejo de los machos se espera que la preferencia se detecte durante su SPF. Se predijo mayor tasa de cortejo de la hembra con el macho extra que con su

consorte. Se predijo que la eficacia del cortejo de los machos para obtener cópulas (no. de cópulas/tasa de cortejo) sea menor en el consorte que en el macho extra.

Se ha sugerido que los machos solteros, por su misma condición, son de menor calidad que los apareados (Wagner 1992; Kempenaers et al. 1997). Este podría ser el caso en los bobos de patas azules ya que la actividad extra-pareja de las hembras ocurre casi exclusivamente con machos previamente apareados (Osorio-Beristain y Drummond 1998). Por lo tanto, se predijo que las hembras cortejen extra-pareja con menor tasa con los machos solteros que con los machos apareados. Se predijo que la eficacia del cortejo para obtener cópulas extra-pareja sea menor en los machos solteros que en los machos apareados.

El éxito reproductivo de los machos podría ser una medida indirecta de la calidad de los machos (Clutton-Brock 1988). Si éste es el caso en los bobos de patas azules, se predijó mayor éxito reproductivo actual (en el año en que se efectuó el trabajo de campo) y pasado (en los años anteriores al trabajo de campo) en el macho extra, comparado con la pareja social de hembras infieles.

MÉTODOS

El estudio se hizo en sitios de alta densidad de parejas en la playa de Las Monas, al noreste de Isla Isabel, Nayarit. En 1996 se seleccionaron 5 sitios abiertos a orillas del bosque donde pudieran observarse el mayor número de parejas. Del 1 de febrero al 7 de marzo se observaron todas las parejas con ambas aves anilladas que defendían un

espacio común y sin huevo. De las parejas observadas, se seleccionaron para el análisis a las que tuvieron hembras que cortejaron extra-pareja (hembras infieles) durante su SPF. En total fueron 19 parejas con hembras que cortejaron con al menos un macho extra apareado. Adicionalmente, en 1995 del 1 de enero al 15 de marzo, se observaron 4 hembras apareadas que cortejaron extra-pareja, durante su SPF, con un macho apareado y con un macho soltero. Las 4 triadas (hembra y los dos machos extra) tenían anillos, y defendían un espacio en 4 sitios abiertos a orillas del bosque. Los sitios originalmente se seleccionaron para otro estudio (ver capítulo III) y la información de las triadas se reportó en este estudio.

Dos aves se consideraron pareja cuando ambas defendieron el mismo sitio, cortejaron mutuamente y eventualmente incubaron la misma puesta.

Los registros conductuales se hicieron desde casetas de observación y con binoculares. El área de observación, abarcó 15 m a partir de cada caseta. Al inicio del estudio en ambos años, se marcó con una estaca de madera numerada el sitio defendido por las 19 parejas con hembra infiel, y el sitio de las 4 hembras con macho extra apareado y macho extra soltero.

Registros Conductuales

Se analizó la frecuencia de cortejo y de cópulas de las hembras ocurrida los 5 días previos a la puesta de las hembras de ambos años. De las 0600 a las 1800 h (en 1996) y de las 0800 a las 1800 (en 1995), durante intervalos de 15 minutos, se anotó si las hembras cortejaron mutuamente con otra ave incluyendo a su pareja y las frecuencias

absolutas de cópulas intra y extra-pareja. Además, cada 15 minutos se anotó la presencia o ausencia de la hembra en el área de observación. Se anotó la identidad de las aves interactuantes; en dos casos en 1996, los machos extra no tenían anillos por lo que se infirió su identidad basándose en el anillo de la pareja y en la marca del territorio que defendía. Finalmente se registró la fecha de puesta del primer huevo de todas las hembras de la muestra de ambos años.

Se registró cortejo mutuo siempre que dos aves interactuantes realizaron mutuamente cualquiera de los siguientes despliegues sky-pointing, bill-up-face away, parading o symbolic nest-building (Nelson 1978). Se anotó cópula cuando el macho subió al dorso de la hembra, y ésta levantó las plumas de la cola, mientras el macho giró y bajó las plumas de la cola y se pudo ver o no el contacto de ambas cloacas.

Tasa de cortejo mutuo fue el número de intervalos de 15 minutos con cortejo mutuo de un par de aves del tiempo total que la hembra permaneció en el área de observación. Eficacia del cortejo para copular fue el número de cópulas del macho con la hembra del número de intervalos con cortejo mutuo entre el mismo par de aves.

Éxito Reproductivo Actual y Pasado

Para el macho extra y la pareja social de las hembras infieles de 1996, se obtuvo el éxito reproductivo actual y el pasado analizándolos según la definición de Clutton Brock (1988). Para las triadas de 1995, se obtuvo el éxito reproductivo pasado de los machos extra solteros, y los apareados, y no se obtuvo el éxito reproductivo actual debido a que todos los machos perdieron la primera puesta por depredación. El éxito en el nido fue el

número total de críos emplumados en el nido actual (1996) y en el nido de las temporadas pasadas. El éxito de emplumado fue la proporción de críos emplumados del total eclosionados en el nido actual, y el promedio de las mismas proporciones de las temporadas pasadas.

La información de éxito reproductivo se obtuvo de la base de datos del laboratorio de Conducta Animal que, desde 1988, ha mantenido un programa de anillación de adultos y crías y de registro del éxito reproductivo de las aves anilladas (Torres 1996). Sólo se analizaron las temporadas en las que se tuvo registro de reproducción para ambos machos de los pares comparados. De la muestra de 1996, se comparó el éxito reproductivo actual del macho extra con la pareja social de 17 hembras infieles. Dos pares de machos no se compararon porque los machos extra no tenían anillos y no se tiene la certeza de que el mismo individuo que se registró durante el cortejo fuera el que terminó la crianza. Además, se comparó el éxito reproductivo pasado del macho extra con el de la pareja social de 13 hembras infieles. Seis pares de machos no se compararon por carecer de la información en la base de datos. De la muestra de 1995, se comparó el éxito reproductivo pasado entre los 4 pares de machos extra solteros y apareados.

RESULTADOS

Cortejo. No se apoyó la predicción de mayor tasa de cortejo mutuo del macho extra que de la pareja social de las hembras de 1996 (Tabla 1). La eficacia del cortejo mutuo para copular con Del macho extra fue 0.78 veces mayor que con el consorte, aunque la diferencia no fue significativa (Tabla 1).

De la muestra de 1995, la tasa de cortejo mutuo de los machos solteros fue 4.33 veces menor (0.03 ± 0.02) que la de los machos apareados (0.13 ± 0.08), y en todos los pares comparados, el macho soltero cortejó con menor tasa que los apareados ($P=0.03$, prueba de los Signos, $n=4$ pares de machos). La eficacia del cortejo mutuo para copular de los machos solteros fue 7.70 veces menor (0.10 ± 0.24 cópulas/hora de cortejo) que en los apareados (0.77 ± 0.80 , rango=0.20-1.80 cópulas/hora de cortejo; $P=0.03$, prueba de los Signos). La mitad de los machos solteros copularon con la hembra, y uno de ellos ya se había reproducido anteriormente al menos una vez.

Éxito reproductivo. La predicción de mayor éxito reproductivo actual en los machos extra que en la pareja social de 17 hembras infieles (de 1996) no fue apoyada por los datos. El éxito en el nido y el de emplumado fueron similares entre ambos tipos de macho (Tabla 2). La predicción de mayor éxito reproductivo pasado en los machos extra que en la pareja social de 13 hembras infieles (de 1996) tampoco fue apoyada por los datos. Tanto el éxito en el nido como el de emplumado fueron similares en ambos tipos de macho (Tabla 2).

De la muestra de 1995, tres de los 4 machos extra solteros no se habían reproducido en años anteriores al estudio. La edad de los machos sin experiencia

reproductiva fue de 2 y 3 años (2.33 ± 0.47 años). El otro macho soltero se anilló como adulto y se había reproducido al menos una vez en (1993). Los 4 machos extra apareados se habían reproducido al menos una vez entre 1993 y 1994. El éxito en el nido de ambos tipos de macho varió entre 1 y 2 críos (1.66 ± 0.47 críos en los solteros, 1.33 ± 0.47 críos en los apareados). El éxito de emplumado fue de uno en ambos tipos de macho en la temporada de 1994 (1.00 ± 0.00 en los solteros, 1.00 ± 0.00 en los apareados). Por el reducido tamaño de muestra no se aplicó ninguna prueba estadística para comparar el éxito en el nido y el de emplumado entre machos extra solteros y apareados.

DISCUSIÓN

No se probó que los machos extra fueran de mayor calidad que las parejas sociales en las variables conductuales y de éxito reproductivo (actual y pasado) comparadas. Con la comparación de la tasa de cortejo mutuo en el machos extra y la pareja social se pretendió obtener una medida indirecta de la "disposición" de la misma hembra para cortejar con cada macho. Los resultados sugieren que la disposición de la hembra para cortejar con ambos tipos de macho fue similar. Sin embargo, el resultado podría estar obscurecido porque sólo se registró cortejo mutuo, lo que no permitió analizar, y por lo tanto, detectar diferencia en el esfuerzo de los machos para cortejar con la hembra. Por ejemplo, no se registró cortejo del macho sin respuesta de la hembra, ni la frecuencia de las pautas que componen el cortejo, o la posible variación en el esfuerzo requerido para hacerlas. El resultado por lo tanto no es concluyente, es decir, el cortejo mutuo podría ser resultado de la "aceptación" del macho por la hembra, después de haber sido evaluado mediante algún mecanismo que no se midió.

La eficacia del cortejo medida en tasa de cópulas durante el tiempo de cortejo mutuo no difirió entre ambos tipos de macho (extra y pareja social). Este resultado nuevamente no es concluyente, probablemente la discriminación por las hembras entre machos ocurra a nivel del eyaculado (p. ej., mediante competencia espermática), y no en la eficacia del cortejo para producir cópulas. En aves passerinas se encontró variación entre machos en la eficacia de las cópulas para fertilizar debido a diferencias en la densidad de espermatozoides en el eyaculado, y en su movilidad y rapidez para alcanzar el óvulo (Birkhead y Møller 1992). Se sugiere que la calidad de los machos podría medirse a través de la eficacia de fecundación de sus espermatozoides.

Los resultados conductuales sugieren que la calidad de los machos extra solteros fue menor que la de los extra apareados. La tasa de cortejo mutuo y la eficacia del cortejo para copular fueron menores en los solteros que en los machos apareados. La preferencia de las hembras por machos apareados es consistente con un estudio anterior en la misma población (Osorio-Beristain y Drummond 1998). Sin embargo, a pesar de la preferencia de las hembras por los machos extra apareados, en el presente estudio, se detectó que dos machos solteros copularon con la hembra y que uno de éstos machos, se había reproducido anteriormente. Por lo que es posible que, a veces la estrategia reproductiva de machos con experiencia, sea permanecer solteros y obtener cópulas con hembras apareadas, a las que tal vez fertilicen sin invertir en la crianza. Sin embargo, se requiere análisis de paternidad para averiguar si algunos machos solteros ganan la competencia espermática y parasitan la inversión paterna de machos apareados.

El éxito en el nido y el de emplumado son el resultado de la inversión parental de ambos adultos. Por ejemplo, en passerinos, se redujo la contribución del macho en la

crianza en parejas experimentales, y su éxito reproductivo fue similar al de parejas control, donde no se redujo la contribución del macho (Gowaty 1983; Weatherhead 1979). Las hembras experimentales compensaron la baja inversión de su macho contribuyendo más en la alimentación que las hembras control. Un efecto similar pudo ocurrir en las parejas del presente estudio, por lo tanto, para detectar baja calidad del macho y la probable compensación de la hembra es necesario medir directamente la inversión parental de ambos sexos.

Por otro lado, si resulta ventajoso para una hembra copular con otro macho además de su pareja social, los machos apareados podrían ser favorecidos sobre los machos solteros porque han probado su calidad al ser escogidos por otra hembra, probablemente por su calidad genética (Osorio-Beristain y Drummond 1998). Sin embargo, se requiere determinar con precisión los factores que permiten a las hembras la discriminación entre machos.

Finalmente, las hembras infieles disminuyen la certeza de paternidad de su pareja social, y podrían incurrir en el costo de perder el primer huevo por infanticidio (Osorio-Beristain y Drummond sometido). Este costo en la adecuación de las hembras por su actividad extra pareja, sugiere que podría balancearse, si las hembras por esta misma actividad, obtienen beneficios indirectos para sus críos. Sin embargo, para saberlo, es necesario conocer la proporción de nidadas con múltiple paternidad, y si las hembras por ser fecundadas por el macho extra, obtienen mayor calidad genética para sus críos (p. ej., viabilidad) relativa a las hembras fecundadas sólo por su pareja social.

LITERATURA CITADA

- Andersson M (1994) Sexual Selection. Princeton, New Jersey: Princeton Univ. Press.
- Birkhead TR, Moller AP (1992) Sperm competition in birds. Academic Press, London
- Birkhead TR, Moller AP (1996) Monogamy and sperm competition in birds. En Partnership in birds. (Black JM ed). Oxford Ornithology Series. Oxford.
- Clutton-Brock TH (1988) Reproductive success: Studies of Individual Variation in Contrasting Breeding Systems. Univ. Chicago Press. Chicago.
- Choudhury S (1995) Divorce in birds: a review of the hypotheses. Anim. Behav. 50: 413-429
- Davies ND (1992) Dunnock behaviour and social evolution. Oxford series in ecology and evolution. (eds. R. M., May and P. H., Harvey). Oxford: Oxford Univ. Press.
- Ens BJ, Safriel UN, Harris MP (1993) Divorce in the long-lived and monogamous oystercatcher *Haematopus ostralegus*: incompatibility or choosing the better option? Anim. Behav. 45: 1199-1217
- Ens BJ, Choudhury S, Black J (1996) Mate fidelity and divorce in monogamous birds. En Partnership in birds. (Black JM ed). Oxford Ornithology Series. Oxford.
- Gowaty PA (1983) Male parental care and apparent monogamy among eastern blue-birds *Sialia sialis*. Am. Nat. 121:149-157
- Hamilton WD, Zuk M (1982) Heritable true fitness and bright birds: a role for parasites. Science: 218:384-387.

- Kempnaers B, Verheyen GR, Dhondt AA (1997) Extrapair paternity in the blue tit (*Parus caeruleus*): female choice, male characteristics, and offspring quality. *Behav. Ecol. and Sociobiol.* 5:481-492
- Nelson JB (1978) *The sulidae: Gannets and boobies.* Oxford University Press, Oxford
- Osorio-Beristain M, Drummond H (1998) Non-aggressive mate guarding by both sexes of the blue-footed booby; a balance of female and male control. *Behav. Ecol. and Sociobiol* 43:307-315
- Osorio-Beristain M, Drummond H (1998) Male boobies expel eggs when paternity is in doubt. *Behav Ecol*
- Parker GA (1970) Sperm competition and its evolutionary consequences in the insects. *Biol. Rev.* 45: 525-567.
- Pomiankowski A (1990) How to find the top male. *Nature* 347:616-617
- Rusell E, Rowley I (1996) Partnership in promiscuous splendid fairy-wrens. En *Partnership in birds.* (Black JM ed). Oxford Ornithology Series. Oxford.
- Sherman PW (1981) Electrophoresis and avian genealogical analyses. *Auk* 98:419-422
- Torres R (1996) Proporción de sexos e inversión parental diferencial en hijos e hijas en el bobo de patas azules. Tesis de doctorado, Instituto de Ecología, UNAM.
- Wagner RH (1992) The pursuit of extra-pair copulations by monogamous female razorbills: how do female benefit? *Behav Ecol Sociobiol* 29: 455-464.
- Westneat DF, Sherman, PW, Morton ML (1990) The ecology and evolution of extra-pair copulations in birds. *Curr ornithol Vol 7* (DM Power, ed), Plenum, New York. *Vol 7* (DM Power, ed), Plenum, New York.

Weatherhead PJ, Robertson RJ (1979) Offspring quality and the polygyny threshold: the sexy son hypothesis. *Am. Nat.* 113:201-208

Zahavi A (1975) Mate selection: a selection for a handicap. *J. Theor. Biol.* 53:205-214

Tabla 1. Tasa por hora de cortejo mutuo ($X \pm de$, rango) del macho extra y la pareja social del tiempo total de la hembra infiel en el área de observación. Eficacia del cortejo para copular ($X \pm de$, rango) del macho extra y la pareja social.

Macho				
Cortejo	n	extra	pareja	P ¹
Mutuo	19	0.75±0.34, (0-0.97)	0.83±0.08, (0.70-0.95)	0.33
Eficacia ²	19	0.32±0.24, (0-0.73)	0.25±0.19, (0.10-0.70)	0.61

¹= prueba de los Signos de dos colas

²=número de cópulas del macho con la hembra de las horas que cortejaron mutuamente.

Tabla 2. Éxito reproductivo ($X \pm de$, rango) actual (1996) y pasado (entre 1989 y 1995) del macho extra y la pareja social de las hembras infieles.

Macho				
Éxito	n	extra	pareja	p ¹
<u>Actual</u>				
En el nido ²	17	1.47±0.50, (0-3)	1.59±0.49, (0-3)	0.62
De emplumado ³	17	0.90±0.91, (0-3)	0.79±0.23, (0-1)	0.22
<u>Pasado</u>				
En el nido ²	13	1.38±0.92, (0-3)	1.31±0.99, (0-3)	1.00
De emplumado ³	13	0.63±0.39, (0-1)	0.63±0.44, (0-1)	1.00

¹= prueba de los Signos de dos colas

²=número total de críos emplumados

³=proporción de críos emplumados del total eclosionados

running title: Infanticide and uncertainty of paternity

Male boobies expel eggs when paternity is in doubt

Marcela Osorio-Beristain and Hugh Drummond
Instituto de Ecología, Universidad Nacional Autónoma de México,
A.P. 70-275, 04510, D.F., México

Corresponding author:

Marcela Osorio-Beristain, Instituto de Ecología, Universidad
Nacional Autónoma de México, A. P. 70-275, 04510 D.F., México
Phone: 6 22 90 07, Fax: 6228995, E-mail: mosorio@miranda.ecologia.unam.mx

Artículo en revisión en Behavioral Ecology

Abstract

We analyzed the effect of increased risk of cuckoldry on male parental investment in eggs in the colonial blue-footed booby (*Sula nebouxii*). Seventeen experimental males were removed from the nesting territory for 10-12 hours on a single day, 1-5 days before laying (females' supposed fertile period = SFP), and 17 control males were removed for the same amount of time on a single day, 7-29 days before laying (before the SFP). These removals were assumed to simulate extended absence from the nest on a foraging excursion. Female extra-pair courtship and copulation rates did not increase during the removal of the social mate, and there was no evidence that experimental and control males differed quantitatively in incubation or defense of the clutch. However, 41% of experimental males expelled the first-laid egg from the nest, whereas no control male did so. Apparently, male boobies drastically reduce parental investment in eggs with a presumed elevated probability of extra-pair fertilization by destroying them.

Key words Expelling eggs. Infanticide. Paternity uncertainty. Male parental investment.

Male birds of most marine species provide extensive parental care, involving incubation, feeding, and nest defense (Furness and Monaghan, 1987). Such investment may result in long-term reproductive or survival costs to the parent. However, studies of mating behavior and genetic parentage have shown that in most species of marine birds some chicks are not descendants of the male caregiver (Westneat, 1990; Birkhead and Møller, 1992). That is, fertilization of eggs is not usually under the complete control of the male, and selection should therefore lead to the evolution of reproductive tactics where males guard their paternity and also attempt to fertilize the eggs of additional females (Trivers, 1972).

The risk of cuckoldry should result in an evolutionary arms race between the cockolders and males being cuckolded, with females as important participants (Smith, 1988). Potential counter-adaptations include tactics before females lay, including mate-guarding (Parker, 1970, 1974; Osorio-Beristain and Drummond, 1998), frequent copulations to dilute the sperm of other males (Parker, 1974), copulation delay (Erickson and Zenone, 1972), and sperm removal (Davies, 1983). Tactics after females lay include mate desertion and provision of parental care by the male in proportion to relative certainty of paternity (Trivers, 1972; Westneat and Sherman, 1993). Males that desert have less time and opportunity to find a mate and breed during the season and remating would involve additional costs of courtship, copulations, nest building, and territorial defense (Smith, 1988; Westneat and Sherman, 1993). As a result, providing parental care at a level proportionate to the certainty of paternity (perception of paternity, Schwagmeyer and Mock, 1993) could be a less costly tactic than desertion, particularly if the male can reduce its investment in offspring of uncertain paternity early during the period of parental care (i.e., if eggs rather than chicks are removed; Rower, 1986; Robertson, 1990). When their share of paternity is lower, males can also provide less

food to the brood (Dixon et al., 1994). As far as we know, they are not able to discriminate own chicks within a brood and feed them preferentially (Westneat et al., 1995; Westneat and Sargent, 1996).

To test whether males provide care in proportion to their perceived paternity, it is necessary to experimentally manipulate perceived paternity (Kempnaers and Sheldon, 1997). Hitherto, most attempts at doing this by temporarily removing males or females during the presumed fertile period have failed to reveal an effect (reviews in Wright and Cotton, 1994, Westneat and Sargent, 1996, Kempnaers et al., 1998). However, only terrestrial species have been tested, such as barn swallows (Hirundo rustica, Moller, 1988, 1991), tree swallows (Tachycineta bicolor, Whittingham et al., 1993), dunnocks (Prunella modularis, Davies et al., 1992), alpine accentors (P. collaris, Hartley et al., 1995), and acorn woodpeckers (Melanerpes formicivorus, Koenig, 1990). Here, we report the first test using a colonial marine bird.

We tested the prediction that male parental care should decrease as uncertainty of paternity increases in the socially monogamous blue-footed booby (Sula nebouxii). We reduced the certainty of paternity of 17 experimental males by removing them from their mate for 10-12 h, on a single day 1-5 days before laying, and compared their mate guarding, paternity guarding, incubation, and nest defense behavior with 17 control males that were separated from their mates for the same amount of time 7-29 days before laying.

Under natural conditions, during the 1-5 days before female blue-footed boobies begin laying, they exhibit the highest rate of extra-pair copulations in absence of their mates, while their male partners exhibit their highest investment in attendance, intra-pair courtship and intra-pair copulations (Osorio-Beristain and Drummond, 1998). Male attendance is associated with decreased extra-pair activity by their social mates, and

hence probably serves a mate-guarding function, as may their intra-pair courtship (Osorio-Beristain and Drummond, 1998). Frequent copulation by male social mates during the five days before laying could function as a paternity guard. By removing the experimental males during this period, the experiment effectively extended natural male foraging absences that normally would not last more than 3.5 h (Osorio-Beristain and Drummond, 1998), thereby decreasing the opportunity for mate guarding and paternity guarding. We reasoned that increased absence should decrease the perception of certainty of paternity in experimental males more than in control males. In addition, we predicted that female extra-pair behavior (rates of courtship and copulations) should increase in response to decrease in time that males were mate guarding.

Male blue-footed boobies share with their mate all parental care duties from the time the first egg is laid until chicks fledge (Nelson, 1978), and both adults frequently depart from the nest site for presumed foraging trips (Osorio-Beristain and Drummond, 1998). Males and females apparently differ little in their contribution to incubation, brooding, nest attendance and nest defense, although females provide considerably more food than males (Guerra and Drummond, 1995). The incubation period is 40 days and chicks are fed for more than 140 days (Torres and Drummond, submitted), hence successful reproduction requires extensive cooperation and coordination of the sexes.

METHODS

Between January 15 and March 16, 1995, we observed mated pairs of blue-footed boobies nesting in high density areas at the forest edge by the Northeast and Southwest shores of Isla Isabel, Mexico. All birds were individually leg-banded in previous seasons.

We observed 34 focal pairs from 4 canvas blinds. Birds were considered a pair if they courted each other and both defended a territory in which they eventually incubated a clutch. Every territory was marked with a numbered peg when the pair was absent. In each blind, two observers alternated in 2-hour shifts, watching a maximum of 8 focal pairs.

Experimental design

We removed 17 randomly chosen experimental males 1-5 days before their mate laid its first egg ($\bar{X} \pm SD$, 3.65 ± 1.03 days) and also removed 17 randomly chosen control males 7-29 days before laying (15.47 ± 6.49 days). All males were captured between 0600 and 0800 h, and released in the late afternoon after 11.07 ± 0.57 h for experimental males, and 11.12 ± 0.43 h for control males (range = 10-12 h, $n = 34$ experimental and control males). Experimental males were removed when the cloaca of their social partner was open and reddish, indicating proximity of laying of the first egg (personal obs.). Control males were removed when the cloaca of their social partner was closed and not reddish.

All experimental and control males had nested in at least one previous season. Dates of removal for both experimental and control males were similar: from 1 February to 3 March in experimental males, and from 28 January to 8 March in control males ($D = 0.03$, $p = 1.00$, Kolmogorov-Smirnov test, $n = 17$ males of each treatment). To assess the body condition of experimental and control males at the beginning of the reproductive period, we measured body mass (g), and culmen and left ulna length (mm) at the time the birds were captured for removal. There was no significant difference in body condition of experimental and control males (Table 1).

Males were held in individual (70 X 70 cm) floorless metallic cages approximately 100 m from their nesting territory. At this distance, it is unlikely that the males heard their mates during captivity. Each cage was covered with a white cotton cloth to reduce external stimulation. Males spent their captivity apparently relaxed, sleeping and standing on the ground.

Behavioral observations

Daily behavioral observations were made from 0800 to 1800 h. Courtship occurred when two interacting birds performed any of these displays: sky pointing, parading, symbolic nest building or bill-up-face-away (Nelson, 1978). We recorded a copulation whenever a male stood on a female's back and either: the cloaca of the two birds came into contact (or were out of sight) or the female rotated and elevated her tail and the male simultaneously rotated and lowered his tail down to the ground (Osorio-Beristain and Drummond, 1998).

Female promiscuity

We observed the behavior of experimental and control females 7-29 days before laying, during the three days before, during, and after the removal of their mates. We recorded the absolute frequency of copulations, and, during each 15-min interval throughout the observation period, whether the focal female engaged in reciprocal courtship with a male (one-zero record). We compared frequencies during the day that the male was removed with the average of the frequencies on the days before and after removal.

Mate guarding and paternity guarding by males

Each experimental male was observed the day after its removal; each control male was observed from the day after its removal until the day that his mate laid the first egg (explanation in next paragraph). At 15-min intervals throughout the observation period, we noted the presence or absence of both partners of each focal pair, and we also recorded whether the male engaged in reciprocal courtship with his mate (one-zero record), and the absolute frequency of intra-pair copulations.

We analyzed male behavior by matching each experimental male with a control male, and comparing courtship and copulation rates on the same day of the social partner's reproductive cycle, calculated as the number of days prior to the laying of the first egg. The day of comparison was the day after each experimental male's removal. We matched each experimental male with the control male that bred closest in nest location and also closest to the date of laying of the social partner's first egg. In total we matched 12 pairs of experimental-control males. Five pairs of males could not be compared because their mobility prevented us observing them during part of the observation period.

Male parental care

Incubation. We recorded the date and hour that each focal female laid her first egg. We observed male behavior during the first hour of its first incubation shift and we noted if the male covered the first egg, or exhibited any obvious behavior indicating an unwillingness to incubate. Additionally, from the time that the first egg was laid until the third egg was laid (or for 5 days after the second egg was laid if only two eggs were laid), we recorded whether the clutch was covered by the male or by the female at 15-min intervals

throughout the observation periods. For the analysis of incubation periods, we only included clutches of one egg: either the first egg or the second egg in cases where the first had disappeared (by predation or breaking by neighboring birds), and only clutches where the egg survived more than one hour. During the 1995 reproductive season, booby eggs were frequently predated by heermann's gulls (Larus heermanni), probably because of reduction in the availability of marine foods associated with an El Niño Oceanographic event (Trenberth and Hoar, 1996).

Clutch defense. We recorded the intensity of the male's defense of the clutch against a standardized event of human intrusion. Each intrusion was performed when the male was incubating the clutch and his mate was absent. Two people slowly and silently walked toward the clutch in single file, approximately 50 cm apart, looking at the bird's eyes. The second person in line stopped 3 m from the nest and recorded the male's behavior. The first person stopped 30 cm from the nest for 30 s. If the male did not uncover the clutch during this period, then the person gently pushed the bird off the clutch with a stick. We verified that each bird returned and covered the clutch after the test. None of the clutches were lost or abandoned as a result of this test.

The intensity of male defense was ranked in four exclusive categories based on whether the clutch was uncovered while: (1) the intruder walked toward the nest at a distance greater than 30 cm; (2) the intruder stood 30 cm from the clutch during 30 s; (3) the bird was pushed off the clutch without attacking; or, (4) the bird attacked the stick with its beak while being pushed. These categories were, respectively, assigned one, two, three or four points on a scale of increasing intensity.

We performed the intrusion to clutches of 1 and 2 eggs (1.50 ± 0.46 eggs, $n = 10$ experimental males; 1.70 ± 0.50 eggs, $n = 9$ control males; $U = 48$, $p = .23$, Mann-Whitney U test). The age of the first egg in the clutch was similar in experimental (22.33

± 10.37 , range = 8-38 days) and control males (20.9 ± 9.49 , range = 6-34 days; $U = 58$, $p = .92$, Mann-Whitney U test). The time of day during which the probe was made did not differ between experimental (1050 ± 0350 , range = 0801-1733 h) and control males (0918 ± 0243 , range = 0751-1720 h; $U = 39$, $p = .18$, Mann-Whitney U test).

Inter-observer reliability

Tests of inter-observer reliability were carried out throughout the study by having two observers independently record 6 focal pairs during an average of 27.54 h per pair (± 3.54 h). The average difference between two observers was 6.2% for records of copulation frequency ($\pm 8.7\%$, range = 0.0-25.0%), 8.7% for records of courtship during 15 minute intervals ($\pm 3.6\%$, range = 2.5-15.0%) and 4.5% for records of presence/absence of each focal bird ($\pm 5.3\%$, range = 2.2-13.5%).

All statistical tests are two-tailed, and data values given in the text are mean \pm sd.

RESULTS

Female promiscuity

Contrary to our prediction, neither experimental nor control females exhibited higher extra-pair courtship rates on the day their mate was removed than on the average of the days before and after removal (Table 2). Indeed, during the time that males were removed, courtship rates declined 2.7 and 1.2 times in the samples of experimental and control females, respectively, in comparison to periods before and after the removal of their social partners. Extra-pair courtship was performed by 8 of 17 experimental females

and 6 of 17 control females; propensity to perform this activity did not differ between females in the two treatments ($p = .73$, Fisher's exact test).

Neither experimental nor control females exhibited significantly higher extra-pair copulation rates during their mate's removal than they did before and after the removal (Table 2). Extra-pair copulations were performed by 2 of 17 experimental females and 3 of 17 control females; propensity for promiscuity was similar between females in the two treatments ($p = 1$, Fisher exact probability test). Latency to copulate with another male after separation from their mate was similar in experimental females (2.50 ± 0.62 h) and control females (2.96 ± 0.88 h).

Only experimental and control females that had exhibited extra-pair courtship during 1-15 days before the removal of their mate ($n = 14$ females) performed extra-pair courtship during the removal. No experimental or control female that had not exhibited extra-pair courtship on the days before the removal of their mate (10.65 ± 6.11 days of observation, range = 7-29 days; $n = 20$ females) performed extra-pair courtship during his absence.

Mate guarding and paternity guarding by males

Experimental males did not differ significantly from controls in frequency of mate guarding and paternity guarding behaviors (female attendance, intra-pair courtship rate and intra-pair copulation rate) following their return to the nest (Table 3).

Male parental care

Consistent with the prediction that male parental care should decrease in response to increased uncertainty of paternity, 41.2% of 17 experimental males expelled their social partner's first egg from the nest without incubating it while none of 17 control males did so ($p = .007$, Fisher exact probability). Males expelled the egg minutes after they assumed their first incubation shift. The experimental males' first incubation shift occurred 2.23 ± 1.64 h after the first egg was laid (range = 0.25-5.25 h). Infanticidal males carried the egg away from the nest in their mandibles or rolled it out of the nest (to a distance of 30-40 cm from the nest) by pushing with the culmen. After these seven eggs were expelled, three were broken by neighbors, two were predated by gulls, and we collected and preserved the remaining two. In two cases, the female was standing within 1 m of the nest while the male was expelling the egg, but neither female exhibited any obvious behavior to prevent the removal of the egg. In the other five cases, the females were absent from the observation area.

One of 10 experimental females whose social partner did not expel her egg, laid the first egg in a neighboring nest while both members of the neighboring pair were absent. When that pair returned 2.25 h later, they aggressively expelled the female from the nest and both neighboring birds subsequently incubated the egg.

We looked for differences between the 7 experimental birds that ejected eggs and the 10 birds that did not, that might account for the infanticidal behavior. We did not find differences in behavior (intra-pair courtship and copulations), body size (weight, culmen and ulna length) or nesting context (distance between neighbors) (Table 4). Furthermore, the probability of extra-pair activity during the absence of the mate did not differ between experimental females in pairs where the first egg was eliminated (2 of 7 females) and

those in pairs where it was not eliminated (6 of 10 females) ($p = .33$, Fisher's exact test). None the less, in the experimental pairs, the probability of elimination of the first egg was lower when removal of the male was closer to the laying date (Figure 1). Inclusive 5 control males that were removed during 5 days before females partners SFP (7, 8, 9 and 10 days before laying) did not expel the egg.

Incubation. Among experimental males that did not expel the egg, we examined the investment they made in incubation. Experimental and control males incubated the first egg for similar proportions of time (measured as the proportion of the total incubation time contributed by both partners to each clutch): experimental males (0.30 ± 0.17 ; $n = 5$ first egg clutches) and control males (0.34 ± 0.22 ; $n = 8$ first egg clutches) ($U = 11$, $p = .84$, Mann-Whitney U test). Five experimental and 9 control males lost their first egg to gull predation.

We repeated the analysis including the incubation data of the second egg in clutches where the first egg had disappeared due to predation or had been expelled by males.

The analysis included the total period that the single egg (the first or the second) survived alone in the nest. Both experimental and control males incubated clutches of one egg for similar proportions of time: experimental males (0.38 ± 0.11 , $n = 5$ first egg clutches, 8 second egg clutches), and control males (0.32 ± 0.26 , $n = 8$ first egg clutches, 1 second egg clutch; $U = 13$, $p = .79$, Mann-Whitney U test).

Clutch defense. The measure of intensity of nest defense did not differ between experimental males (3.10 ± 1.76 , $n = 10$) and control males (2.42 ± 1.55 , $n = 9$; $U = 46.5$, $p = 0.42$, Mann-Whitney U test).

DISCUSSION

Contrary to our expectations, females did not increase extra-pair behavior during the experimental absence of their social mate. It is noteworthy that only females that had performed copulations or courtship with an extra-pair mate before removal of their social mates (14/34 experimental and control females) performed promiscuous behavior during the 11-hour period of removal. Hence, the selective extra-pair behavior of females (cf., Kempenaers et al., 1992, Sheldon, 1994) was apparently unaffected by the experimental absence of their social mates. This is surprising because extra-pair behavior of female blue-footed boobies generally increases in the absence of the social mate (Osorio-Beristain and Drummond, 1998). Possibly the procedure of capturing males at the nest site disturbed females and somehow discouraged their extra-pair behavior during the rest of the day. In any event, our experimental design did not require increased extra-pair behavior by females, but rather perception by males of increased female opportunity for extra-pair behavior.

Our data support Trivers' (1972) hypothesis that males should adjust their level of parental investment according to their perception of certainty of paternity (see Schwagmeyer and Mock, 1993), although the manner of adjustment was unexpected, drastic and as far as we know unique. Forty-one per cent of 17 experimental males (versus 0% of 17 control males) expelled the first-laid egg. Rather than quantitatively reducing their investment in incubation and defense of the clutch, these males simply eliminated the first egg, thereby terminating their investment in it completely. Subsequently, they defended and incubated the remaining clutch with behavior similar to control male behavior. We think it likely that the first-laid egg is destroyed because of high probability that it was fertilized by an extra male, although this probability is

unknown. Isolating and targetting just the first-laid egg implies that paternity of later-laid eggs was not threatened by female extra-pair copulations in the 5 days before start of laying. This is consistent with the observation that after laying the first egg females continue copulating with their social mates but not their extra mates before laying their next eggs (Osorio-Beristain and Drummond, 1998).

Expulsion of eggs by experimental males but not control males is evidence that the timing of male removal was the critical variable determining expulsion. Descriptive behavioral data are consistent with female fertility being high during the 5 days before laying: apparent mate guarding and paternity guarding by males (attendance combined with courtship and copulation) and extra-pair behavior of females peak then, and females apparently decline to perform extra pair copulations in the social mate's presence (Osorio Beristain and Drummond, 1998). Males destroyed eggs only when their forced absence coincided with the time when their social mates were most vulnerable to fertilization by another male. It could be argued that capture and detention of males induced a pathological destruction of eggs, affecting only experimental males because their social mates laid shortly after the manipulation. This seems unlikely since egg expulsion occurred 3-5 days after the manipulation (giving time for recovery from the trauma of capture) and among experimental males its probability actually declined with proximity to laying. This decline also suggests that female fertility may actually decrease over the 5 days before laying.

Experimental removal of males and females of other species to reduce male certainty of paternity has not been followed by male selective egg destruction. However, in the tested species (dunnocks, alpine accentors, barn swallows, tree swallows and eastern bluebirds) males do not incubate and may have no opportunity to selectively destroy an egg. Maybe this option is available only when males incubate shortly after the laying of

each suspect egg. In the cooperatively breeding acorn woodpecker, males do participate in incubation and are apparently capable of non-selective egg destruction. Two of eight males removed during laying subsequently expelled all eggs from the nest, whereas none of seven control males did so (Koenig and Mumme, 1987).

Infanticidal behavior (of eggs and chicks) by males of other avian species occurred in a mate switching context, where a male was replaced by another male (Pinxten et al., 1991; Crook and Shields, 1985; Freed, 1986, 1987; Robertson and Stutchbury, 1988; Robertson, 1990; Veiga, 1990; review in Smith et al., 1996). Infanticide by the replacement male is clearly adaptive when replacement occurs during the incubation or nestling stages (Robertson and Stutchbury, 1988; Robertson, 1990). Infanticidal egg expulsion by male boobies shows greater behavioral complexity, occurring as it does a few days after an event defined by quantitative features (e.g., timing and duration).

Adaptive reduction of male parental investment when probability of paternity is low depends on the availability of reliable paternity cues to the male. Our results imply that the cues used by male blue-footed boobies involve absence of the male from the nest site and from the social mate, and proximity of the absence to the start of laying. To date, paternity cues have been identified for only two avian species, both of which breed cooperatively: the dunnock, (Prunella modularis, Davies, 1992; Davies et al., 1992) and the accentor (P. collaris, Hartley et al., 1995). Paternity cues in these congeners are related to the amount of time the male spends near the female during her fertile period: in broods where two males provide parental care simultaneously, males care in proportion to their copulatory access time. In all three species the cue utilized may be directly related to the caretaking male's probability of siring the affected offspring. Demonstration of this relationship in blue-footed boobies will require analysis of paternity.

Although our experiment suggests that the male's decision to destroy the first-laid egg depends on its opportunity to guard the social mate when she is most fertile, we should suspect that additional factors are involved. Ten of 17 experimental males did not expel the first-laid egg. There was no evidence that these non-expellers differed from expellers in body condition or in frequency of mate guarding and paternity guarding behavior after removal; nor was there evidence that their social mates were more likely to perform extra-pair activity during experimental removal than the social mates of expellers. Our small samples do not allow us to dismiss these plausible paternity cues, and other cues are also possible.

Selective destruction of the first-laid egg should benefit males only if its probability of extra-pair fertilization is very high or if females respond to destruction by laying a replacement egg with a lower probability of extra-pair fertilization. Unfortunately, we have no information on paternity and the high rates of egg predation by Heermann's gulls during our experiment prevent us analyzing whether replacement eggs were laid.

Do blue-footed booby males destroy eggs in the natural context? We observed two instances in nests observed daily during all daylight hours at the Isla Isabel colony, in 1996 (unpublished data). During the 5 days before start of laying, the females courted with an extra male in their social mates' presence and copulated with the extra male in his absence. In both cases, the male social mate destroyed the first-laid egg at the start of his first incubation stint, one by pushing it out of the nest (where a gull subsequently predated it) and the other by piercing it with the bill. First egg destruction by male boobies is a natural behavior and our experiment shows that it is likely to occur when the male has been extensively absent during precisely the period when females are assumed to be most fertile.

This article is based on M O-B's PhD thesis at the Instituto de Ecología, Universidad Nacional Autónoma de México (UNAM). Field work was supported by UNAM, CONACyT grant 4722-N9407 (to HD), and a student fellowship (to M O-B). We thank A Hernández, E Delgado, L Terrazas, A García and J Martínez for help with field work. The Mexican Navy provided transportation and logistical support. The fishermen of San Blas and Boca de Camichín, Nay. also provided logistical support. M O-B thanks J Martínez, JL Osorno, W Reid, L Eguiarte and C Macías for multiple comments on this work at different stages.

REFERENCES

- Birkhead TR, Møller AP, 1992. Sperm competition in birds: evolutionary causes and consequences. London: Academic Press.
- Crook JR, Shields WM, 1985. Sexually selected infanticide by adult male barn swallows. *Anim Behav* 33:754-761.
- Davies NB, 1983. Polyandry, cloaca-pecking and sperm competition in dunnocks. *Nature* 302:334-336.
- Davies NB, 1992. Dunnock behaviour and social evolution. Oxford series in ecology and evolution. Oxford: Oxford University Press.
- Davies NB, Hatchwell BJ, Robson T, Burke T, 1992. Paternity and parental effort in dunnock Prunella modularis: how good are males chick-feeding rules? *Anim Behav* 43:729-745.
- Dixon A, Ross D, ØMalley SLC, Burke T, 1994. Paternal investment inversely related to degree of extra-pair paternity in the reed bunting. *Nature* 371:698-700.
- Erickson CJ, Zenone PG, 1972. Courtship differences in male ring doves avoidance of cuckoldry? *Science* 192:1353-1354.
- Freed LA, 1986. Territory takeover and sexually selected infanticide in tropical house wrens. *Behav Ecol Sociobiol* 19:197-206.
- Freed LA, 1987. Prospective infanticide and protection of paternity in tropical house wrens. *Am Nat* 130:948-954.
- Furness RW, Monaghan P, 1987. Seabird ecology. New York: Chapman and Hall.
- Guerra M, Drummond H, 1995. Reversed sexual dimorphism and parental care: minimal division of labour in the blue-footed booby. *Behaviour* 132:479-496.

- Hartley LR, Davies NB, Hatchwell BJ, Desrochers A, Nebel D, Burke T, 1995. The polygynandrous mating system of alpine accentor, Prunella collaris L. Multiple paternity and parental effort. *Anim Behav* 49:789-803.
- Kempnaers B, Verheyen GR, Dhondt AA, 1992. Extra-pair paternity in the blue tit (Parus caeruleus): female choice, male characteristics, and offspring quality. *Behav Ecol Sociobiol* 5:481-492.
- Kempnaers B, Sheldon BC. 1997. Studying paternity and paternal care: pitfalls and problems. *Anim Behav* 55:845-860.
- Kempnaers B, Lanctot, RB, Robertson, RJ. 1998. Certainty of paternity and paternal investment in eastern blue birds and tree swallows. *Anim Behav* 53:423-427.
- Koenig WD, Mumme RL. 1987. Population ecology of the cooperatively breeding acorn wood pecker. Princeton, New Jersey: Princeton University Press.
- Koenig WD, 1990. Opportunity of parentage and nest destruction in polyandrous acorn woodpeckers, Melanerpes formicivorus. *Behav Ecol* 1:55-61.
- Møller AP, 1988. Paternity and parental care in the swallow, Hirundo rustica. *Anim Behav* 36:996-1005.
- Møller AP, 1990. Defence of offspring of male swallow, Hirundo rustica, in relation to participation in extra-pair copulations by their mates. *Anim Behav* 42:261-267.
- Nelson J B (1978) The sulidae: gannets and boobies. Oxford: Oxford University Press.
- Osorio-Beristain M, Drummond H, 1998. Non-aggressive mate guarding by the blue-footed booby: a balance of female and male control. *Behav Ecol Sociobiol* 43:307-315.
- Parker GA, 1970. Sperm competition and its evolutionary consequences in the insects. *Biol Rev* 45:525-567.

- Parker GA, 1974. Courtship persistence and female guarding as male time investment strategie. *Behaviour* 48:157-184.
- Pinxten R, Eens M, Verheyen RF, 1991. Responses of male starlings to experimental intraspecific brood parasitism. *Anim Behav* 42:1028-1030.
- Robertson RJ, Stutchbury BJ, 1988. Experimental evidence for sexually selected infanticide in tree swallows. *Anim Behav* 36:749-753.
- Robertson RJ, 1990. Tactics and counter-tactics of sexually selected infanticide in tree swallows. In: *Population biology of passerine birds*, (Blondel JB, Goler, A, Lebreton JD and McCleery, eds) Berlin: Springer-Verlag; 381-390
- Rohwer S, 1986. Selection for adoption versus infanticide by replacement mate in birds. In: *Current Ornithol* 3, (Johnston R, ed). New York : Plenum Press; 353-395.
- Schwagmeyer PL, Mock DW, 1993. Shaken confidence of paternity. *Anim Behav* 46:1020-1022.
- Sheldon BC, 1994. Male phenotype, fertility and the pursuit of extra-pair copulations by female birds. *Proc R Soc Lond B* 257:25-30.
- Smith SM, 1988. Extra-pair copulations in black-capped chickadees: The role of the female. *Behaviour* 107:15-23.
- Smith HG, Wennerberg L, von Schantz T, 1996. Adoption or infanticide: options of replacement males in the european starling. *Behav Ecol Sociobiol* 38:191-197.
- Torres R, Drummond H, (submitted). Does large size make daughters of the blue-footed booby more expensive than sons? *J Anim Ecol*.
- Trenberth KE, Hoar TJ, 1996. The 1990-1995 El Niño-southern oscillation event: longest on record. *Geophysical Research Letters* 23:57-60.

- Trivers R (1972) Parental investment and sexual selection. In: *Sexual selection and the descent of man 1871-1971*, (Cambell B., ed). Chicago: Aldhine;36-179.
- Veiga JP, 1990. Infanticide by male and female house sparrow. *Anim Behav* 39:496-502.
- Westneat DF, Sherman PW, Morton M L,1990. The ecology and evolution of extra-pair copulations in birds. In: *Current Ornithol 7*, (Power MD, ed). New York: Plenum Press; 331-369.
- Westneat DF, Sherman PW, 1993. Parentage and the evolution of parental behaviour. *Behav Ecol* 4:49-60.
- Westneat DF, Clark AB, Rambo KC, 1995. Within-brood patterns of paternity and paternal behavior in red-winged blackbirds. *Behav Ecol Sociobiol* 37:349-356.
- Westneat DF, Sargent RC, 1996. Sex and parenting: the effects of sexual conflict and parentage on parental strategies. *Trends Ecol Evol* 11:87-91.
- Weatherhead PJ et al, 1994. The cost of extra-pair fertilizations to female red-winged blackbird, *Agelaius phoeniceus*. *Anim Behav* 49:21-35.
- Whittingham LA, Dunn PO, Robertson RJ, 1993. Confidence of paternity and male parental care: an experimental study in tree swallows. *Anim Behav* 46:139-147.
- Wright J, Cotton PA. 1994. Experimentally induced sex differences in parental care: an effect of certainty of peternity? *Anim Behav* 47:1311-1322.

Figure legends

Figure 1

Proportion of experimental males that expelled the first egg in relation to the day of removal. 0 = day the first egg was laid. Sample sizes: 3, 8, 4, 1 and 1, respectively, on days -5 through -1.

Table 1

Body condition of 17 experimental and 17 control males when captured for removal

	Males		
	Experimental	Control	$P(t)^1$
Weight (g)	1247.65 ± 52.64	1258.23 ± 80.46	0.66 (0.44)
Ulna length (mm)	197.60 ± 02.57	97.88 ± 02.87	0.76 (0.31)
Culmen length (mm)	107.94 ± 02.90	108.41 ± 03.93	0.70 (0.39)

¹t test, df = 32

Table 2

Extra-pair courtship and extra-pair copulations rates ($\bar{X} \pm sd$) in 17 experimental females and 17 control females on the day of their social mate's removal, and on the average of the days before and after removal

Extra-pair activity	Females					
	Experimental			Control		
	During	Before and after ³	\underline{p} ⁴	During	Before and after ³	\underline{p} ⁴
Courtship ¹	0.06 ± 0.09	0.16 ± 0.11	0.02	0.05 ± 0.10	0.06 ± 0.09	0.48
Copulations ²	0.18 ± 0.39	0.12 ± 0.32	1.00	0.29 ± 0.96	0.06 ± 0.23	0.50

¹Frequency of 15-minute intervals with mutual extra-pair courtship divided by the total frequency of intervals that the female was present.

²Daily frequency of extra-pair copulations.

³Average of the behavior rate on the days before and after removal.

⁴Sign test.

Table 3

Measures of possible mate guarding and paternity guarding in 12 matched pairs of experimental-control males on the same day relative to the reproductive cycle of their social partners

Guarding activity	Males		P (U) ⁴
	Experimental	Control	
Female attendance ¹	0.35 ± 0.42	0.53 ± 0.35	0.23
Intra-pair courtship ²	0.74 ± 0.11	0.73 ± 0.11	1.00
Intra-pair copulations ³	0.58 ± 0.79	0.75 ± 0.75	1.00

¹Frequency of 15-minute intervals with simultaneous presence of male and female divided by the total frequency of intervals that the female was present.

²Frequency of 15-minute intervals with mutual intra-pair courtship divided by the total frequency of intervals that the female was present

³Daily frequency of intra-pair copulations.

⁴Sign test.

Table 4

Comparison of 7 experimental males that expelled the first egg of their mate and 10 control males that did not expel the egg

Males			
Variable	Expellers	Non-expellers	P (test)
<u>Guarding activity</u> ¹			<u>P (U)</u> ⁴
Intra-pair courtship rate ²	0.75 ± 0.51	0.87 ± 0.32	0.25 (20)
Intra-pair copulation rate ³	0.55 ± 0.37	0.67 ± 0.81	0.69 (6)
<u>Nesting context</u>			<u>P (U)</u> ⁴
closest neighbor (m)	2.23 ± 1.52	1.61 ± 0.55	0.54 (25)
<u>Body size</u>			<u>P (t)</u> ⁵
Weight (g)	1260 ± 37.03	1243 ± 42.54	0.50 (0.69)
Ulna length (mm)	198.14 ± 03.04	197.60 ± 02.37	0.39 (0.70)
Culmen length (mm)	109.00 ± 02.27	107.20 ± 02.64	0.39 (0.19)

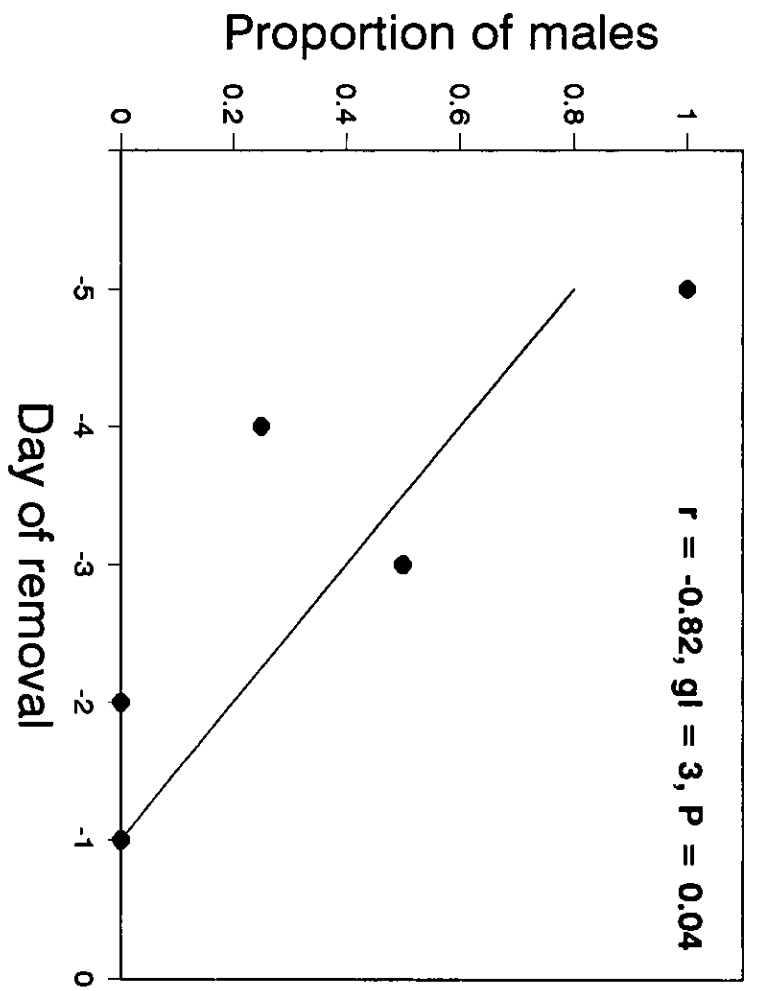
¹ The day after return to the nest.

² Frequency of 15-minute intervals with mutual intra-pair courtship divided by the total frequency of intervals that the female was present.

³ Daily frequency of intra-pair copulations.

⁴ Mann-Whitney U test.

⁵ t test, df = 15



FALTA PAGINA

No. 89

CONCLUSIÓN

Existieron dos morfos de individuos apareados, los fieles a su pareja social, y los infieles (que cortejaron extra-pareja). Las proporciones de individuos infieles variaron entre 0.36 y 0.59 en machos y hembras. La existencia de ambos morfos de comportamiento se reportó con anterioridad en proporciones similares (Osorio-Beristain y Drummond 1998), lo que ha evidenciado la existencia de estrategias conductuales alternativas en la población de ambos sexos.

Tácticas de los Machos.

Se analizó el efecto de la sincronía reproductiva entre vecinos en radios de 15 m sobre la actividad extra-pareja de ambos sexos y sobre el resguardo de pareja por el macho. Se apoyó la hipótesis de que la densidad de vecinos sincrónicos promueve la actividad extra-pareja de los individuos (Westnet y Sherman 1997). La proporción de machos infieles aumentó conforme aumentó la oferta de vecina sincrónicas. La actividad extra-pareja de los machos infieles también se incrementó al aumentar la oferta de vecinas sincrónicas, aunque sólo durante el período que los machos presumiblemente fueron menos vulnerables a ser parasitados en su paternidad por un vecino. Durante el supuesto período fértil de la consorte, los machos incrementaron la tasa de cortejo intra-pareja al aumentar el número de vecinos sincrónicos (rivales potenciales); este resultado apoya la hipótesis de resguardo de pareja por los machos (Osorio-Beristain y Drummond 1998).

Trivers (1972) propuso que los machos deberían de invertir en la crianza en relación a su certeza de paternidad. Se apoyó ésta hipótesis con el experimento en el que se promovió diferente grado de incertidumbre de paternidad (percepción de

paternidad, Swagemeyer y Mock 1995) separando al macho de su hembra antes (machos control) y durante (machos experimentales) su SPF. Esto es, en el período que los machos resguardan a su pareja social con mayor intensidad (Osorio-Beristain y Drummond 1998). La menor certeza de paternidad de los machos experimentales respecto a los control redundó en que los primeros invirtieran menos en la incubación del primer huevo que los segundos. La menor inversión de los machos, se llevó al extremo de eliminar el primer huevo de su pareja social.

La percepción de paternidad de los machos aparentemente estuvo relacionada con la permanencia junto a la pareja social durante el SPF, esta variable se ha detectado anteriormente en gorriones (Davies 1992). Lo anterior se evidenció debido a que el 41% de los machos experimentales y ninguno de los machos control (n=17 machos de cada tratamiento) eliminó el primer huevo de la pareja social. Este es el primer ejemplo en la literatura de infanticidio del macho hacia el primer crío de su pareja social en el contexto de incertidumbre de paternidad.

Tácticas de las Hembras.

Se apoyó la hipótesis de que la proximidad espacial de individuos sincrónicos favorece la actividad extra-pareja. Las hembras infieles aumentaron las tasas de cortejo y de cópulas extra-pareja al aumentar la oferta de vecinos sincrónicos, aunque la tasa de cópulas sólo aumentó antes de su supuesto período fértil, probablemente por la restricción impuesta al ser resguardada por su consorte.

Aparentemente las hembras controlaron la actividad extra-pareja, particularmente las cópulas. Esto se evidenció debido a que las tasas de cópulas extra-pareja e intra-pareja de los machos no se incrementaron al aumentar la oferta de vecinas sincrónicas, ni al aumentar el número de rivales potenciales. El control de las hembras puede ser

físico, ya que se requiere la cooperación de la hembra para que el macho copule (Osorio-Beristain y Drummond 1998).

Con el experimento de separación de machos, no se encontró que las hembras "aprovecharan" la ausencia artificial de su pareja social para aumentar su conducta extra-pareja, hipótesis sugerida por Petrie (1992) (lo que pudo ser efecto de la manipulación durante el experimento). Las hembras cuyo consorte fue separado (11 horas en promedio) antes y durante el supuesto periodo fértil no aumentaron su actividad extra-pareja durante la separación (n=17 hembras de cada tratamiento)

Aparentemente las hembras seleccionan al macho extra-pareja. Esto se evidencio debido que a diferencia de los machos, la proporción de hembras infieles no se correlacionó con la densidad de machos extra potenciales. Este resultado apoyó la hipótesis de Trivers (1972) que propuso que las hembras deberían seleccionar machos para copular extra-pareja de mayor calidad que su consorte. Sin embargo, en el presente estudio las hembras infieles no cortejaron ni copularon con machos extra de mayor calidad (medida en intensidad de cortejo y en éxito reproductivo) que su consorte.

LITERATURA CITADA

- Birkhead TR y Møller AP (1992) Sperm Competition in Birds. Academic Press. EUA
- Osorio-Beristain M, Drummond H (1998) Non-aggressive mate guarding by both sexes of the blue-footed booby; a balance of female and male control. *Behav Ecol and Sociobiol* 43:307-315
- Petrie M (1992) Copulation frequency in birds: why do females copulate more than once with the same male? *Anim Behav* 44:790-792
- Schwagmeyer P L, Mock DW (1993) Shaken confidence of paternity. *Anim. Behav.* 46:1020-1022.
- Trivers RL (1972) Parental investment and sexual selection. En *Sexual Selection and Descent of Man*, (Campbell B ed). Chicago Aldine.
- Westneat DF, Sherman PW (1997) Density and extra-pair fertilizations in birds: a comparative analysis. *Behav Ecol and Sociobiol.* 41:205-215

Agradecimientos

El trabajo doctoral fue financiado por el Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología a través de una beca doctoral, y a través del proyecto #4722-N9407. La Universidad Nacional Autónoma de México a través del Programa de Apoyo de Estudios de Posgrado apoyó el financiamiento para el trabajo de campo y para la presentación del trabajo en los congresos: International Ethological Conference XXV y Sperm Competition and Mating Systems, ambos en Viena, Austria. La Armada de México brindó apoyo logístico al proyecto en el campo. En el laboratorio de Conducta Animal del Instituto de Ecología, UNAM, realicé el trabajo de análisis de datos y redacción del documento de tesis

Agradezco al Dr. Hugh Drummond la dirección de esta tesis. A mi comité tutorial Dr. Luis Eguiarte y Dr. Constantino Macías les agradezco sus comentarios al proyecto durante todo el proceso doctoral. A mis sinodales Dr. José Luis Osorno, Dr. Cesar Domínguez, Dr. William Eberhard, Dra. Robyn Hudson, Dr. Francisco Ornelas, Dr. Luis Eguiarte y Dr. Hugh Drummond les agradezco sus comentarios, pues enriquecieron el trabajo. Agradezco su participación a las personas que me ayudaron en el trabajo de campo: Arturo Hernández, Erika Delgado, Leonardo Terrazas, José Martínez, Adriana García y a los alumnos de la ENEP Iztacala. Agradezco las pláticas con José Martínez, Roxana Torres, José Luis Osorno y Walter Reid que enriquecieron mi trabajo. Agradezco a mi familia y a mis amigos.