

116



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTONOMA DE MEXICO

FACULTAD DE CIENCIAS

"FIDELIDAD Y DIVORCIO EN EL PAJARO BOBO DE PATAS AZULES (*sula nebouxii*)".

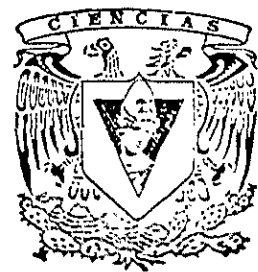
299345

T E S I S
QUE PARA OBTENER EL TITULO DE
B I O L O G A
P R E S E N T A
M A R I A I S A B E L L O P E Z R U L L

ASESOR DE TESIS: DRA. ROSANA TORRES AVILES



FACULTAD DE CIENCIAS
SECCION ESCOLAR





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.



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO

M. EN C. ELENA DE OTEYZA DE OTEYZA
Jefa de la División de Estudios Profesionales de la
Facultad de Ciencias
Presente

Comunicamos a usted que hemos revisado el trabajo de Tesis:

"Fidelidad y Divorcio en el pájaro bobo de patas azules (Sula nebouxii)"

realizado por **María Isabel López Rull**

con número de cuenta 9550359-2 , pasante de la carrera de **Biología**

Dicho trabajo cuenta con nuestro voto aprobatorio.

Atentamente

Director de Tesis
Propietario

Dra. Roxana Torres Avilés *Roxana Torres Avilés*

Propietario

Dr. Constantino Macías García *Const. Macías García*

Propietario

Dra. Marcela Osorio - Beristain

Suplente

Dr. Carlos Cordero Macedo *CC*

Suplente

Dr. Rogelio Macías Ordoñez *Rogelio Macías Ordoñez*

FACULTAD DE CIENCIAS
U N A M.

Consejo Departamental de Biología

[Signature]



Dra. Patricia Ramos Morales

DEPARTAMENTO
DE BIOLOGIA

*A mis papás María Isabel y Gonzalo
y a mi hermano Enrique por
acompañarme siempre.*

*A mis abuelos: Mamabel y Papi,
y Elena y Enrique, allá donde estén.*

*A mi tío Mariano por
su apoyo, su impulso y su cariño.*

Agradecimientos

Desde el primer semestre de la carrera estoy pensando qué poner en los agradecimientos, primero porque es la única parte de la tesis que todo el mundo lee, y segundo porque quisiera decirle algo especial a todas las personas que han estado cerca de una o de otra manera. Pero supongo que como siempre pasa, los agradecimientos se escriben hasta el final, cuando la prisa de la imprenta nos va pisando los talones y la inspiración y las frases bonitas se apelotonan en la cabeza. Por suerte, y para no variar por Sabina, el otro día oí decir que uno debe sacarse a borbotones todo lo que lleva dentro, así que a borbotones, a prisas y con cariño muchas gracias a todos.

Al laboratorio de Conducta Animal por el equipo y la información prestada.

A la UNAM por la beca para tesis de licenciatura y por financiar mi proyecto.

A la Administración del Parque Nacional Isla Isabel por los permisos otorgados para realizar mi trabajo de campo y por el apoyo logístico recibido.

A la Armada de México por el apoyo logístico recibido.

De manera muy cariñosa quiero agradecer a Roxana por todas sus asesorías, su paciencia y su buen humor. Gracias por empujarme siempre un poquito más y por compartir juntas toda la emoción de este proyecto.

A mis sinodales Constantino, Marcela, Carlos y Rogelio les agradezco mucho su cuidadosa revisión y todos sus comentarios a este trabajo. Y a mi casi-sinodal Jose Luis, muchas gracias por tanto apoyo e interés en el proyecto, por enseñarme a ser un poco más bióloga y por transmitirme todo ese gusto y esa curiosidad por LA pregunta, ya lo voy entendiendo.

A toda la gente que disfrutó conmigo el trabajo de campo en Isla Isabel: Jimena, Ágeda, Katia, Alinka, Irene, Paco, Daniel, Claudia, Isadora y Esteban. Gracias por su ayuda y su compañía.

A los pescadores de Isla Isabel por hacer tan agradable nuestra estancia allí. Gracias por todo su apoyo en el trabajo y en el campamento, por sus pláticas, por sus zarandeos y por sus frijolitos de olla. En especial, gracias al Abuelo, al Bolillo, a Emilio, a Pilar, a Poli y su familia, al Yamaha y a Martín.

A los lunáticos por todas sus aportaciones y por ayudarme a empezar la semana con la barriga llena y una buena dosis de ciencia. A todos los mis cuates del laboratorio, especialmente a Vero, Cinthia, Mariana y Liliانا por todas las truculencias juntas.

A la Fac y por supuesto a todas las florecitas: Lorenza, Bárbara, Liliانا, Paloma, Adriana, Mariela y Tathali. Gracias por compartir juntas tantas tazas de café, libros y desveladas. A Gabo, Carlos, Juan, Tuchick, Luis, Javier, Christian, Omar y el Chac, dos besos, uno por mejilla!

A mis amigos de siempre Paz, Santiago y Elisa sabiendo que el corazón no se pasa de moda y que quedan muchos veranos por venir.

A Santiago por las risas compartidas, y por todas las que nos faltan. Gracias por tu apoyo, por tu alegría y por echar pa'lante tantos sueños allá donde el mar no se puede concebir (pongamos que hablo de Madrid).

A toda mi familia, desde Chachá hasta Paula. A mis papás, a mi hermano y su equipo de fútbol, a Herme, a mis abuelos, a la Tata y a la Tita y al edificio completito incluyendo perros y gatos.

Gracias a todos!!!

Y siguiendo la voz del instinto me lanzo a buscar...

J. Sabina

No quiero convencer a nadie de nada. Tratar de convencer a otra persona es indecoroso, es atentar contra su libertad de pensar o de creer o de hacer lo que le dé la gana. Yo sólo quiero enseñar, dar a conocer, mostrar, no demostrar. Que cada uno llegue a la verdad por sus propios pasos y que nadie le llame equivocado o limitado. ¿Quién es quién para decir "esto es así", si la humanidad no es más que una historia de contradicciones, y de tanteos y de bisquedas?

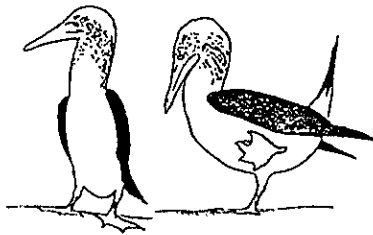
J. Sabines

Hace millones de años que las flores tienen espinas y hace también millones de años que los corderos, a pesar de las espinas, se comen las flores. ¿Es que no es cosa seria averiguar por qué las flores pierden tanto tiempo fabricando unas espinas que no les sirven para nada?

El Principito

Índice

Resumen	2
Introducción	
a) Monogamia social.....	3
b) Hipótesis de la Familiaridad	5
c) Los divorcios como estrategias adaptativas.....	10
d) El bobo de patas azules	15
Objetivos.....	18
Métodos	
a) Sitio de estudio y trabajo de campo	20
b) Definiciones operativas de las conductas	22
c) Confiabilidad de las observaciones	23
d) Análisis de datos.....	24
Resultados	28
Discusión	48
Conclusiones.....	64
Bibliografía.....	65



Resumen

Aunque existen beneficios asociados a permanecer con una pareja conocida durante varias temporadas reproductivas (Hipótesis de la Familiaridad), la duración del lazo de pareja en aves socialmente monógamas varía mucho entre especies y entre individuos de una misma población. La Hipótesis de la Incompatibilidad propone que aunque las características de cada miembro de una pareja no son per se negativas, la pareja en su conjunto tiene bajo éxito reproductivo.

En este trabajo evaluamos los beneficios de la fidelidad y exploramos si la Hipótesis de la Incompatibilidad explica la causa de divorcio en el bobo de patas azules. Se observó la conducta de 53 parejas focales y se monitoreó el éxito reproductivo de otras 68. Adicionalmente se utilizó la base de datos del laboratorio de Conducta Animal para saber las historias de vida de los individuos observados. Nuestros resultados apoyaron parcialmente las ventajas esperadas por la Hipótesis de la Familiaridad. Las parejas fieles pusieron el primer huevo en promedio 8 días antes que las parejas divorciadas. Aunque las diferencias en el tamaño de puesta no fueron significativas, el éxito de eclosión fue en promedio 32% mayor para las parejas fieles que para las divorciadas. No se encontraron diferencias en el número de crías emplumadas de parejas fieles y divorciadas ni tampoco una correlación positiva entre la duración del lazo de pareja y el número de crías emplumadas, sin embargo, la proporción de divorcios disminuyó con la duración del lazo de pareja.

Las predicciones de la Hipótesis de la Incompatibilidad no fueron apoyadas por nuestros resultados. El éxito reproductivo previo no afectó la probabilidad de divorcio en el 2000 y en las parejas divorciadas no se encontraron diferencias significativas en el éxito reproductivo en el año antes y después del divorcio.

Los datos conductuales mostraron que durante los cinco días previos a la puesta, las parejas fieles copularon en promedio 1.57 veces más que las parejas divorciadas. Sin embargo, no se encontraron diferencias en el tiempo de permanencia en el territorio ni en la frecuencia de conductas de cortejo y agresión. Se registraron conductas extra pareja en 3 parejas divorciadas y 2 parejas fieles. En cuanto a los cambios de pareja en la misma temporada, en una muestra de 53 parejas focales se registraron 18 cambios. El 61% de los individuos que cambiaron de pareja fueron de primera reproducción, el resto divorciados.

Introducción

Aproximadamente el 90% de las especies de aves son monógamas (Lack 1968). Durante muchos años, las referencias a un sistema de apareamiento monogámico suponían la exclusividad de cópulas entre los miembros que conforman la pareja (Wittenberg y Wilson 1980 en Birkhead y Møller 1996), *sin embargo, recientes estudios conductuales y moleculares (revisión en Birkhead y Møller 1992)* mostraron que tanto hembras como machos pueden incurrir en cópulas extra-pareja, y que la fertilización fuera de la pareja ocurre de manera frecuente. En este contexto, es importante distinguir la monogamia social de la monogamia sexual. La monogamia social se define como la asociación entre una hembra y un macho que se aparean y crían conjuntamente la nidada durante una temporada reproductiva (Birkhead y Møller 1996, Gowaty 1996). La monogamia social no implica exclusividad de cópulas entre los miembros de la pareja pero sí cierto grado de cuidado biparental conjunto (Wickler y Seibt 1983, Birkhead y Møller 1996, Gowaty 1996).

Aunque la monogamia social es el sistema de apareamiento más frecuente en aves, existe una gran variación en la duración de los lazos de pareja (asociación reproductiva hembra-macho) tanto en las diferentes especies como en los individuos. Por ejemplo, el ganso *Branta leucopsis*, mantiene contacto con su pareja todos los días del año durante todos los años de su vida (Black *et al.* 1996), mientras que las pardelas de cola corta, *Puffinus tenuirostris*, permanecen juntas sólo un par de horas al año (Woolley y Bradley 1996). *En medio de estos dos ejemplos extremos, la duración del lazo de pareja se distribuye como un gradiente.* Esta variación sugiere que la relación entre los miembros de una pareja es dinámica, y que ambos sexos eligen y evalúan constantemente a su consorte (Black 1996). Bajo

este concepto, los lazos de pareja deben entenderse como asociaciones reproductivas flexibles que pueden terminar cuando surge una mejor opción (Black 1996).

La mayoría de las aves longevas socialmente monógamas tienen más de una pareja durante su vida adulta. La elección de pareja es el mecanismo conductual central en la teoría de la selección inter-sexual propuesta por primera vez por Darwin (1859, Halliday 1983). Dado que los individuos varían en su calidad como parejas, es de esperarse que se favorezcan mecanismos selectivos que aseguren que el establecimiento de la pareja ocurra con los individuos de la mayor calidad posible dada la situación individual (Halliday 1983). Existen al menos dos interpretaciones con respecto al atributo genético que buscan los individuos en el sexo opuesto: genes que confieran a las crías resistencia a patógenos, vigor o longevidad (Hamilton y Zuk 1982), y genes que confieran a las crías características sexuales secundarias atractivas (Weatherhead y Roberson 1979). La evaluación podría estar basada en características fenotípicas, conductuales o de historia de vida (edad, experiencia reproductiva, éxito reproductivo) de los individuos, que indirectamente reflejen su calidad genética y/o para la crianza (Clutton-Brock 1988).

En teoría, cada individuo debería aparearse con la pareja de mayor calidad posible (Pomiankowsky 1990, Gibson y Langen 1996), sin embargo, no todos lo logran. Para compensar estos apareamientos subóptimos, e incrementar su éxito reproductivo, los individuos pueden incurrir en cópulas extra pareja o en el extremo, divorciarse (Choudhury 1995, Birkhead y Møller 1996). El término divorcio es comúnmente utilizado en los estudios de sistemas de apareamiento en aves para referirse a los casos en que ambos miembros de una pareja se registran vivos y al menos uno de ellos

abandona a su pareja y se re-aparea con otro individuo (Choudhury 1995, Black 1996).

Cada temporada reproductiva muchas especies de aves se enfrentan a la decisión de re-aparearse con su pareja anterior (permanecer fieles) o bien divorciarse. Puesto que los sistemas de apareamiento son el reflejo de la conducta de los individuos compitiendo para maximizar su éxito reproductivo (Davies 1992), la fidelidad debería estar asociada a una serie de ventajas reproductivas (Hipótesis de la Familiaridad), y los individuos deberían divorciarse cuando los beneficios de cambiar de pareja sean mayores que los costos (Choudhury 1995). De esta manera, una clave para ayudar a entender por qué algunos individuos permanecen con su pareja y otros no, estriba en determinar los posibles costos y beneficios de los individuos que permanecen fieles y los que se divorcian.

Hipótesis de la Familiaridad

Esta hipótesis propone que los principales beneficios derivados a permanecer con una pareja conocida son (1) la reducción en los costos de elección de nueva pareja o nuevo territorio y (2) el incremento en el éxito reproductivo como efecto de la coordinación reproductiva de las dos aves.

1) Reducción en los costos de elección de pareja/territorio

Los individuos que se re-aparean con una pareja conocida pueden beneficiarse al ahorrar tiempo y energía en la búsqueda, selección y cortejo de una nueva pareja, y por lo tanto iniciar su reproducción al principio de la temporada. La importancia de lograr puestas tempranas varía en las diferentes especies (revisión en Rowley 1983). En especies

árticas las condiciones ambientales son más propicias para la supervivencia de las crías al principio de la temporada que al final. Por ejemplo, en los pingüinos del género *Aptenodytes*, las puestas tardías invariablemente fracasan, ya que al haber poca disponibilidad de alimento las crías eclosionadas no tienen suficiente tiempo para almacenar reservas antes del invierno austral (Bried *et al.*, 1999). En especies que tienen más de una puesta por temporada reproductiva, como el herrerillo gris *Parus major* y la golondrina de mar *Sterna hirundo*, las parejas "tempraneras" tienen mayor posibilidad de establecer una segunda puesta (Van Noorwijk y Van Balen 1988, Gónzales-Solís *et al.*, 1999). En especies coloniales en las que la calidad del territorio afecta el éxito reproductivo de las parejas, como el carricero toréal *Acrocephalus arundinaceus*, los individuos que se establecen antes en la temporada aseguran territorios/parejas de mayor calidad (Bensch y Hasselquist 1991). Re-aparearse con una pareja conocida también puede reducir los costos en la selección de un nuevo territorio (Cézilly *et al.* 2000), y cuando el éxito reproductivo de los individuos mejora con la habituación al territorio, las parejas fieles y filopátricas podrían beneficiarse al ocupar cada temporada el mismo espacio (Cézilly *et al.* 2000).

2) Incremento en el éxito reproductivo como efecto de la coordinación reproductiva.

La "familiaridad" entre los miembros de una pareja se refiere a la idea de que, a medida que aumenta el número de años que una pareja permanece junta, su éxito reproductivo también incrementa como efecto de una mayor coordinación durante la reproducción. La coordinación reproductiva podría expresarse tanto en patrones fisiológicos (estimulación de mecanismos endócrinos en las distintas etapas reproductivas; Sclinger *et al.*, 2001, R. Hudson comunicación personal)

como en pautas conductuales (sincronía durante el cortejo, la incubación y el cuidado parental) ambos reflejados en el éxito reproductivo de los individuos (Black 1996). La sincronía en los despliegues conductuales podría resultar benéfica cuando éstos estimulan mecanismos endócrinos que provocan que ambos individuos coincidan en la sucesión de procesos fisiológicos reproductivos.

La idea de la familiaridad con la pareja ha estado intuitivamente presente desde un estudio clásico de Nelson (1965 en Black 1996) en el que sugirió que en los súlidos, la familiaridad con la pareja influía en la calidad de los despliegues de cortejo y por lo tanto en la fecha de establecimiento del nido. De acuerdo con Nelson, en las parejas recién formadas, los despliegues no estaban sincronizados y por lo tanto las dos aves "practicaban" su cortejo durante más tiempo antes de aparearse que las parejas establecidas en temporadas anteriores cuyos cortejos eran más cortos y coordinados. De manera similar, Pickering (1989) y Chardine (1987 en Black 1996) mostraron que, en el albatros *Diomedea exulans*, y en las gaviotas patinegras *Rissa tridactyla*, las parejas recién formadas destinaban más tiempo a conductas de cortejo antes de aparearse que las parejas fieles, y que conforme los individuos de las parejas nuevas fueron familiarizándose entre sí su tasa de cortejo disminuyó. En realidad, ninguno de estos trabajos muestra evidencia de que los años que una pareja pasa junta incrementan la coordinación conductual de pareja, ya que no excluyen la posibilidad de que otras variables (como la edad, la experiencia reproductiva, o la calidad de las aves) sean las responsables de este incremento.

En cuanto al éxito reproductivo, en especies marinas como el bobo enmascarado *Sula dactylatra*, el págalo *Stercorarius parasiticus* y las

gaviotas *Rissa tridactyla* y *Larus novaehollandiae*, se ha reportado que las parejas fieles producen más crías emplumadas (43, 27, 26 y 12% más crías respectivamente) que las parejas recién formadas (revisión en Rowley 1983). Sin embargo, estas ventajas reproductivas asociadas con la retención de la pareja deben interpretarse con cautela ya que en ninguno de los casos mencionados se consideró la variación debida a la edad y la experiencia reproductiva de los individuos. Existe evidencia (revisión en Rowley 1983) de que la edad y/o la experiencia afectan el éxito reproductivo de los individuos (Clutton-Brock 1988). Por ejemplo, Perrins y McCleery (1985) demostraron que en el herrerillo *Parus major*, las hembras de mayor edad tienen fechas de puesta más tempranas y tamaños de puesta mayores que las hembras jóvenes, y que la edad de los machos tiene un efecto positivo en el número de crías emplumadas. Scott (1988) mostró que en el cisne *Cygnus columbianus*, el porcentaje de crías emplumadas aumenta durante los primeros diez años de edad de 0 a 0.5% y posteriormente disminuye a 0.25% en el año 11, para aumentar nuevamente a 0.35% en la etapa final de la vida reproductiva de ambos sexos. Emslie y su grupo (1992) demostraron que en el alcuela oscura *Ptychoranphus aleuticus*, la experiencia reproductiva (estimada como número de años reproductivos) tiene un efecto positivo en el éxito de eclosión durante los primeros cuatro años reproductivos en ambos sexos y después de este tiempo, decrece en los machos (quizás por senectud reproductiva) y se mantiene estable en las hembras. Aunque varios trabajos han explorado el efecto de los años que una pareja pasa junta en relación con su éxito reproductivo (Callam y Coulson 1998, Ollason y Dunnet 1978, Woolfedden y Fitzpatrick, 1988, Bradley et al. 1990, Wienecke y Wooler 1996), el estudio de Emslie et al. (1992) es el único que ha explorado el efecto de los años que una pareja pasa junta en relación con su éxito reproductivo controlando la variación debida a la experiencia

reproductiva. Emslie y sus colaboradores obtuvieron que en una muestra de 270 alcuelas oscuras, el éxito de eclosión de las hembras no se correlacionó con la duración del lazo de pareja. Sin embargo en los machos, el éxito de eclosión, aumentó durante los tres primeros años que las parejas pasaron juntas, y decreció pasado este tiempo. La explicación que ofrecen al respecto es que durante la incubación, la duración del lazo de pareja parece beneficiar a los machos pero no a las hembras (Emslie *et al.* 1992). Por su parte, el éxito de emplumado aumentó en ambos sexos durante los primeros cuatro años juntos y pasado este tiempo se mantuvo estable en ambos sexos, lo cual indica una clara ventaja asociada con la retención de la pareja en esta especie.

Hasta aquí se han presentado las posibles ventajas de permanecer con una pareja conocida, sin embargo, la fidelidad a una pareja a través de las temporadas reproductivas también conlleva costos (Choudhury 1995, Rowley 1983, Black 1996). Las variables que podrían afectar la decisión de que los individuos de una pareja sean fieles o no, son: la probabilidad de sobrevivencia entre temporadas reproductivas, la dispersión diferencial de sexos y el grado de mantenimiento del lazo de pareja fuera de la temporada reproductiva (Choudhury 1995, Rowley 1983, Black 1996). En especies que viven pocos años y que tiene baja probabilidad de que los dos miembros de una pareja sobrevivan a la siguiente temporada reproductiva, la fidelidad no sería favorecida por la selección natural. La razón es que, al haber una alta disponibilidad de parejas potenciales (individuos viudos), los beneficios de divorciarse sobrepesan los costos de esperar a la pareja anterior. (Rowley 1983, Choudhury 1995). En especies en las que los lazos de pareja se mantienen fuera de la temporada reproductiva los costos podrían ser tiempo y energía gastados en conductas mutuas como la obtención y ofrecimiento de regalos nupciales

y llamados, defensa del territorio e inversión alimenticia en la pareja. En especies en las que los lazos de pareja se forman únicamente durante la temporada reproductiva, el principal costo de retener a la pareja varias temporadas reproductivas sería esperar a la pareja dado el riesgo de que no llegue a tiempo o no encontrarla, perdiendo así un intento reproductivo. Estos riesgos se acentúan en especies migratorias (Choudhury 1995).

Los divorcios como estrategias adaptativas

Aunque las causas de por qué los lazos de pareja permanecen estables o se rompen no están del todo comprendidas (Choudhury 1995, Ens *et al.* 1996, Cézilly *et al.* 2000), comúnmente se ha considerado a los divorcios como una estrategia de reproducción adaptativa. A pesar de las posibles ventajas derivadas de la fidelidad los divorcios son frecuentes, y es posible que en algunos casos se trate de estrategias reproductivas de los individuos para maximizar su propia adecuación (Rowley 1983, Ens *et al.* 1993; McNamara y Forslund 1996). Evaluar el incremento reproductivo potencial de manera precisa sigue siendo difícil ya que la comparación ideal entre un individuo con su primera pareja y el mismo individuo con su segunda pareja bajo las mismas condiciones reproductivas es imposible (Grant y Grant 1989 en Cézilly *et al.* 2000). En consecuencia, los estudios realizados se han enfocado a comparaciones de algunos componentes directos del éxito reproductivo (como son la fecha y el tamaño de puesta, el tamaño de la nidada, el éxito de eclosión y el éxito de emplumado) entre parejas fieles y divorciadas. Utilizando estos parámetros varios autores han propuesto hipótesis que intentan explicar las causas y función de los divorcios (Rowley 1983, Ens 1993, Johnston y Ryder 1987, Birkhead y Møller 1992, Dhont y Adriaensen 1994). Sin embargo, en muchos casos estas

hipótesis son difíciles de evaluar, ya que las predicciones que de ellas derivan no son excluyentes entre sí y sus supuestos se sobrelapan (Choudhury 1995, Black 1996). Las tres hipótesis comúnmente citadas en la literatura son la Hipótesis de la Mejor Opción (Ens 1993), la Hipótesis de la Incompatibilidad (Rowley 1983) y la Hipótesis de las Sillas Musicales (Dhont y Adriaensen 1994).

La Hipótesis de la Mejor Opción propone que los divorcios ocurren cuando un miembro de la pareja es capaz de incrementar su éxito reproductivo apareándose con un individuo de mayor calidad que la pareja actual (Ens 1993). La palabra "calidad" en este contexto cubre una amplia variedad de propiedades individuales como son los recursos con los que cuenta el individuo, su genotipo y sus habilidades en el cuidado parental (Halliday 1983). De acuerdo con esta hipótesis, lo que promueve la decisión del divorcio, es la probabilidad de mejorar en la adecuación individual, independientemente del éxito reproductivo que el individuo haya tenido con su pareja de temporadas anteriores (McNamara y Forslund 1996). La Mejor Opción implica que hay un individuo desertor que toma la decisión de divorciarse (y por lo tanto es quien obtiene los beneficios del divorcio) y un individuo desertado que queda como "víctima" del divorcio (Ens 1993). Identificar en el campo al individuo que toma la decisión de divorciarse y al que queda como víctima del divorcio no es trivial. El estudio experimental de Otter y Ratcliffe (1996) provee la mejor evidencia de que son las hembras del carbonero *Parus atricapillus*, quienes inician el divorcio en esta especie cuando encuentran disponibles machos de mayor calidad. En este estudio se incrementó la disponibilidad de machos de alto rango social durante el periodo de cortejo, y de las 7 hembras que se divorciaron 6 de ellas abandonaron a los machos por individuos de mayor rango social y se mudaron a los territorios de los nuevos machos (Otter y

Ratcliffe 1996). Sin embargo, Otter y Ratcliffe (1996) no encontraron evidencia de que en condiciones naturales las hembras inicien el divorcio más frecuentemente que los machos (Cècilly *et al.* 2000).

En cuanto a la evidencia empírica, Dhont y Adriaensen (1994) sugieren que son las hembras del herrerillo común *Parus caeruleus* las desertoras, porque después del divorcio el éxito reproductivo mejora para ellas pero no para los machos. En su estudio, las hembras divorciadas tuvieron fechas de puesta más tempranas, tamaños de puesta mayores y más crías emplumadas que las hembras de parejas fieles (Dhont y Adriaensen 1994). En el págalo grande *Catharacta skua*, Catry *et al.* (1997) también suponen que son las hembras las iniciadoras del divorcio, ya que 6 de las 8 hembras desertaron del nido y se re-aparearon inmediatamente con otros machos después de la separación. Por su parte, los machos abandonados conservaron el territorio pero se llevaron más tiempo en atraer nuevas parejas (Catry *et al.* 1997). Finalmente, en el estudio de Ens *et al.* (1993), en dos poblaciones ($n_1=53$ parejas, $n_2=17$ parejas) del ostrero eurasiático *Haematopus ostralegus*, el 60 y el 78% de las hembras se divorciaron a favor de individuos/territorios de mayor calidad, por lo que nuevamente aquí se consideró el activo papel de las hembras en el mantenimiento del lazo de pareja.

La Hipótesis de la Incompatibilidad propone que aunque las características de cada miembro de una pareja no son *per se* negativas, la pareja en su conjunto tiene bajo éxito reproductivo. La compatibilidad implica que las combinaciones de diferentes individuos generan resultados no aditivos y que algunas combinaciones son inferiores. De acuerdo con esta hipótesis (1) el divorcio es una decisión mutua y ambos miembros de la pareja incrementan su éxito reproductivo después de él y (2) el éxito reproductivo

previo influye en la probabilidad de divorcio. Únicamente para una especie (el ganso *Branta leucopsis*) los datos permiten descartar la explicación alternativa de que el bajo éxito reproductivo se debe a la baja calidad de una de las dos aves, sin embargo, en este estudio (Black et al.1996) no hay evidencia de que el éxito reproductivo de los dos miembros de la pareja haya aumentado después del divorcio (Ens et.al.1996). Hasta la fecha, la idea de la compatibilidad entre dos miembros de una pareja ha sido intuitivamente aceptada para explicar los divorcios, pero existe muy poca evidencia empírica al respecto. Esto se debe quizás a que es muy difícil distinguir cuándo una pareja es escogida por ser "más compatible" o por ser de mayor calidad, ya que en ambos casos podría interpretarse como la mejor opción. Aunque la Hipótesis de la Incompatibilidad predice que ambos miembros de una pareja se beneficiarán después del divorcio, en la práctica esto no siempre ocurre, por ejemplo cuando la selección intra-sexual en uno de los sexos impide que las aves se apareen con su mejor opción. La consecuencia de esto es que sólo uno de los sexos mejora después del divorcio (Choudhury 1995, Catry et al. 1997), dando la impresión que los individuos de un sexo escogen y dejan al otro sexo como víctima del divorcio, y puesto que típicamente son las hembras las que eligen, podría parecer que son ellas quienes toman la decisión de divorciarse.

La Hipótesis de las "Sillas Musicales" podría operar en especies en las que los lazos de pareja se forman únicamente durante la temporada reproductiva y la calidad del territorio tiene prioridad sobre la calidad del macho. Esta hipótesis propone que, cuando el establecimiento territorial depende de la secuencia de arribo al sitio de reproducción, las hembras escogen primeramente el territorio y en consecuencia el macho que lo defienda. De esta manera, si las hembras vuelven al mismo sitio pero otro macho

defiende el lugar, la hembra se aparea con el nuevo macho (Dhont y Adriaensen 1994). Aunque la decisión que promueve el divorcio en la Hipótesis de las Sillas Musicales se parece a la de la Mejor Opción, existe una diferencia importante entre ellos, ya que en las sillas musicales, la elección del territorio –y por lo tanto de la pareja- depende de la fecha de llegada al sitio de anidación, es decir de la historia individual durante la temporada no reproductiva previa al divorcio. En la mejor opción, la nueva pareja es de mayor calidad que la anterior, y por lo tanto el aumento en el éxito reproductivo es, en buena medida, consecuencia del apareamiento con un individuo de mayor calidad; en las sillas musicales ni el territorio ni la nueva pareja conducen a un incremento reproductivo por sí mismos si el ave se retrasa en su llegada al sitio de anidación.

Puesto que las Sillas Musicales proponen al divorcio como un efecto de la asincronía de llegada al sitio de anidación y no una decisión activa de los individuos (González-Solís *et al.* 1999) la Hipótesis de la Sillas Musicales se refiere a una función no adaptativa de los divorcios (Dhont y Adriaensen 1994). Estudios en la golondrina de mar común, *Sterna hiriundo* (González – Solís *et al.* 1999), y en dos especies de pingüinos del género *Aptenodytes* (*A. patagonicus* y *A. forsteri*; Bried *et al.* 1999) han apoyado esta hipótesis. En ambos casos los divorcios ocurrieron en parejas en las que uno de los individuos llegaba tarde al sitio de reproducción. En la golondrina de mar, en una muestra de 82 parejas, la asincronía en parejas fieles fue de 2 días (mediana) mientras que en las divorciadas fue de 7.5. En este estudio se encontró que después de 17 días de asincronía el 64% de los individuos se divorciaron (González –Solís *et al.* 1999). En los pingüinos rey (*A. patagonicus*), los individuos de 39 parejas divorciadas fueron más asincrónicos en su llegada (15.3 ± 9.8 días) que las 16 parejas fieles (5.9 ± 5.0 días).

El estudio del mantenimiento de los lazos de pareja ha generado mucha polémica, y en consecuencia han surgido una gran cantidad de hipótesis acerca de la fidelidad y el divorcio en las diferentes especies (Choudhury 1995, Black 1996). Aunque la monogamia serial (a través de las temporadas reproductivas) ha sido principalmente estudiada en aves, la fidelidad también es frecuente en algunos crustáceos, peces y mamíferos y en algunas especies de insectos como los escarabajos *Tiphoeus tiphoeus* y *Necrophorus* sp. que son especies monógamas en donde la hembra es defendida por el macho (Black 1996). Un punto importante para entender cómo han ido evolucionando los sistemas de apareamiento y en particular la monogamia, es comprender porqué las parejas permanecen juntas o se separan. Sin embargo, como se ha visto aquí, el problema es complejo y hace falta más evidencia empírica que distinga las variables que intervienen en estas decisiones. En este espíritu, el bobo de patas azules es una especie adecuada para estudiar la variación en la duración de los lazos de pareja, primero, porque existe evidencia observacional de que algunas parejas permanecen fieles durante varios años y otras se divorcian, y segundo, por los conocimientos de su historia reproductiva adquiridos en el Laboratorio de Conducta Animal desde hace más de 10 años.

El bobo de patas azules

El bobo de patas azules (*Sula nebouxii*) es un ave socialmente monógama en la que existen individuos que permanecen fieles a su pareja durante varios años (se tienen registros de hasta 8 años; R. Torres, datos no publicados) y otros se divorcian. Son aves marinas, coloniales y filopátricas (Osorio-Beristain y Drummond 1993). Su periodo de reproducción comprende el establecimiento del sitio de anidación, la elección de

pareja, la formación del nido (depresión en la tierra), la puesta e incubación de los huevos y el cuidado de los críos (García y Saavedra 1997). Las hembras ponen de 1 a 3 huevos (puesta modal 2), con intervalos de 4-5 días entre cada huevo y ambos padres incuban durante un periodo promedio de 41 días (Nelson 1978, Drummond *et al.* 1986). La inversión en el cuidado de la nidada es biparental (Nelson 1978, Guerra y Drummond 1995) hasta la independencia de las crías, (a los 120 días de edad aproximadamente; Torres y Drummond 1999).

En el periodo reproductivo previo a la puesta, cada sexo divide su tiempo en viajes de forrajeo que se van haciendo cada vez más cortos conforme se acerca el inicio de las puestas, hasta que ambos sexos coinciden la mayor parte del día en su futuro sitio de anidación (Osorio-Beristain y Drummond 1998, Perez 2000). Las ausencias acumuladas durante el día van de 6.3h entre 20 y 15 días antes de la puesta, a 2.8h durante los cinco días previos a la puesta (Osorio-Beristain y Drummond, 1998). Las parejas copulan en promedio desde 29 días antes del inicio de su puesta (n=13 parejas), y ésta actividad es máxima durante los 5 días previos a ésta, en este periodo concentran el 38.2% del total de cópulas antes de la puesta (promedio= 1.7 cópulas/día; Osorio-Beristain, 1998).

El periodo 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; es entonces probable que el primer huevo sea fertilizado 1-5 días antes de ser puestos (Osorio-Beristain 1998). El supuesto periodo fértil de las hembras corresponde a la ventana de 5 días antes de la puesta del primer huevo en donde las hembras pueden ser fertilizadas (Osorio-Beristain y Drummond 1998). En

estos cinco días las parejas cortejan y copulan al máximo (Osorio-Beristain 1998). En el bobo de patas azules, el éxito de eclosión disminuye conforme se retrasa la fecha de puesta, esta reducción está posiblemente relacionada con la disminución de alimento disponible (García y Saavedra, 1997).

Machos y hembras pueden o no incurrir en cópulas extra-pareja. Por ejemplo, en una muestra de 32 parejas, el 52% de los machos y el 59% de las hembras copularon extra-pareja con individuos vecinos (Osorio-Beristain y Drummond 1998), y en otra muestra de 18 parejas, 6 hembras y 8 machos incurrieron en cópulas extra-pareja (Osorio-Beristain y Drummond 2001). Los machos persiguen una estrategia de apareamiento mixta que aparentemente involucra la búsqueda de cópulas con hembras vecinas, siempre y cuando no disminuya la paternidad en su propio nido (Osorio-Beristain 1998). 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, Gowaty 1996, Osorio-Beristain 1998). Las cópulas extra pareja ocurren desde 29 días antes de la puesta del primer huevo y tienen su pico máximo diez días antes de la puesta (Osorio-Beristain y Drummond 1998). Durante el supuesto periodo fértil de las hembras (cinco días antes de la puesta), no se registraron cópulas extra pareja en ninguno de los sexos (Osorio-Beristain y Drummond 1998, Perez 2000).

En este estudio, se hace una descripción de la incidencia de fidelidad y divorcios en el bobo de patas azules y se evalúan las ventajas reproductivas asociadas a la fidelidad poniendo a prueba predicciones derivadas de la Hipótesis de La Familiaridad. Adicionalmente, con el fin de

evaluar una posible causa de divorcio en esta especie se ponen a prueba las predicciones de la Hipótesis de La Incompatibilidad.

Objetivos

- 1) Describir la incidencia de fidelidad y divorcios en el bobo de patas azules durante la temporada reproductiva del 2000 en la colonia que anida en Isla Isabel, Nayarit .
- 2) Comparar la historia de vida (edad, experiencia reproductiva y condición reproductiva) de parejas fieles y divorciadas.
- 3) Evaluar las posibles ventajas reproductivas de la fidelidad poniendo a prueba las siguientes predicciones derivadas de La Hipótesis de La Familiaridad :
 - a) Dado que las puestas tempranas tienen mayor probabilidad de sobrevivir que las puestas tardías, las parejas fieles pondrán sus huevos más temprano en la temporada que las parejas divorciadas.
 - b) Las parejas fieles tendrán un tamaño de puesta mayor que las parejas divorciadas.
 - c) Las parejas fieles tendrán más éxito de eclosión que las parejas divorciadas.
 - d) Las parejas fieles tendrán más éxito de emplumado que las parejas divorciadas.
 - e) Habrá una relación positiva entre el número de años que una pareja pasa junta y su éxito reproductivo.
 - f) La proporción de divorcios disminuirá con el número de años juntos que lleven las parejas.

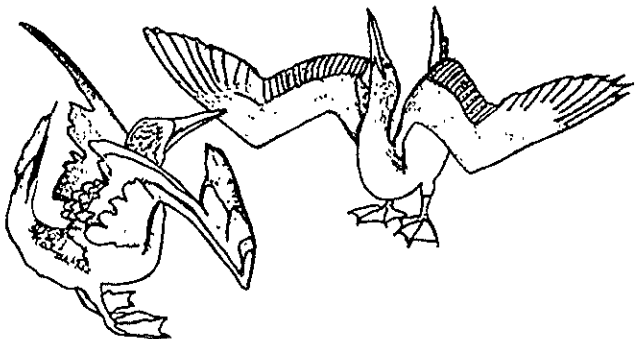
4) Evaluar una posible función del divorcio poniendo a prueba las siguientes predicciones derivadas de La Hipótesis de La Incompatibilidad:

g) Las parejas con bajo éxito reproductivo en la temporada anterior (1999) tendrán mayores probabilidades de divorciarse en el 2000 que aquellas con alto éxito reproductivo en 1999.

h) En parejas divorciadas, ambos miembros mejorarán su éxito reproductivo con respecto a la temporada anterior.

5) Describir y evaluar las posibles diferencias conductuales (frecuencias de cópulas, conductas de cortejo, de agresión y permanencia en el sitio de anidación) de parejas fieles y divorciadas. Comparar la dispersión reproductiva de parejas fieles y divorciadas.

6) Describir la incidencia de cambios de pareja y separaciones en una misma temporada (temporada 2000).



Métodos

El estudio se realizó en una zona de alta densidad en la colonia de bobos de patas azules que anida en el Parque Nacional Isla Isabel, Nayarit (21° 52'N 105° 54W) durante la temporada reproductiva del 2000. Se establecieron 5 casetas de observación a la orilla de sitios de alta densidad en la colonia, desde cada caseta se seleccionaron de 8 a 12 parejas para registrar su conducta. El criterio que se utilizó para definir a una pareja fue una hembra y un macho que cortejaran juntos durante dos días y que defendieran un territorio en común. Los criterios para seleccionar a las parejas en el campo fueron (1) que cortejaran juntas durante dos días, (2) que aún no tuvieran huevos y (3) que ambas aves estuvieran previamente anilladas (sin importar si se anillaron desde la etapa de crías o como adultas). Desde 1988, el Laboratorio de Conducta Animal del Instituto de Ecología de la UNAM, ha mantenido un programa sistemático de investigación a largo plazo sobre la ecología y biología reproductiva de los bobos de patas azules en la Isla Isabel. En este programa, cada año se marcan con estacas numeradas todos los nidos en las dos zonas de mayor densidad de la colonia y en cada nido se registra, la fecha y el tamaño de puesta, el número de crías eclosionadas, el número de crías emplumadas, la ubicación del nido y los números de anillos de los padres. Además, una vez que las crías llegan a los 70 días de edad se marcan con anillos de acero numerados. Se marcan también con anillos de acero numerados a los padres en los nidos marcados cuando se trata de aves que no estaban previamente anilladas. Como producto de este programa de investigación se ha generado una base de datos que contiene la información de todos los nidos registrados cada año desde 1988 hasta la fecha. De esta manera, utilizando los números de anillos y la base de datos del laboratorio, es

posible conocer la historia reproductiva completa de las aves que fueron anilladas desde crías.

Las observaciones conductuales de cada pareja focal se realizaron cada tercer día de 6:30 a 17:30h por 2 observadores que se relevaron en turnos de 2h, y observaron hasta 6 parejas simultáneamente. Cuando ocurrieron cambios de pareja se incorporaron a la muestra las nuevas parejas. Se consideró cambio de pareja cuando, en la misma temporada reproductiva, un individuo focal abandonó a su consorte y formó una nueva pareja con otro individuo. Se consideró separación cuando en una misma temporada la pareja se desintegró (no estuvieron juntos por más de 2 días) y no existió evidencia observacional de nuevas parejas para alguno de los individuos.

Las observaciones se realizaron en un área de aproximadamente 225m² (hasta esta distancia podían leerse los anillos) con la ayuda de binoculares (8X50) y telescopio (20X-60X), y los registros conductuales se siguieron hasta que las parejas completaron la puesta (15 días después de la puesta del primer huevo). Se realizaron observaciones focales continuas en las que se registraron frecuencias de conductas de cortejo, cópulas y conductas de agresión. Para analizar el tiempo de permanencia juntos en el territorio se hicieron registros de barrido 1-0 cada 30 minutos en los que se anotaba la presencia/ausencia de cada uno de los miembros de la pareja. El intervalo de tiempo entre cada barrido fue adecuado para medir permanencia ya que el tiempo que los individuos permanecían en el territorio (o bien en sus viajes de forrajeo) generalmente fue mayor a 30 minutos. Diariamente se realizaron 22 barridos para estimar la permanencia.

De manera simultánea, cada 2 horas se realizó un censo de los individuos vecinos presentes en el área de observación. Tanto en las 53 parejas focales como en las 68 parejas vecinas se registró la fecha de puesta y de eclosión de cada uno de los huevos y se monitoreó la sobrevivencia de las crías hasta los 70 días de edad. Adicionalmente, cuando los nidos se desocuparon se estimó su ubicación espacial. Esto se hizo calculando la distancia y los grados desde el centro del nido hacia puntos de referencia previamente determinados.

Una vez terminado el trabajo de campo, utilizamos la base de datos del Laboratorio de Conducta Animal para determinar el estatus de las parejas. El estatus de las parejas se refiere a su condición de fieles o divorciadas con respecto a la temporada anterior. En este trabajo se consideró divorcio cuando, de una temporada reproductiva a la siguiente (de 1999 a 2000), ambos miembros de una pareja están vivos y al menos uno de ellos se re-aparea con otro individuo. Dos aves se consideraron fieles cuando permanecieron juntas de 1999 al 2000, y dos aves se consideraron divorciadas cuando cambiaron de pareja de 1999 al 2000.

Definiciones operativas para las observaciones de conducta

Se registró cópula cuando el macho subió al dorso de la hembra, ésta levantó las plumas de la cola y existió contacto entre cloacas (Osorio-Beristain 1998).

En las conductas de cortejo se registró sky-pointing cuando un individuo levantó el cuello, apuntó hacia arriba con el pico, levantó las plumas de la cola, extendió las alas y emitió una vocalización (Nelson 1978). Se registró paseo cuando un individuo caminó mostrando las patas apuntando con el pico alternativamente hacia arriba y hacia abajo y las alas dobladas (Nelson 1978). Se registró contacto entre picos cuando dos individuos

chocaron los picos mientras mantenían las alas dobladas (Nelson 1978). Se registró simulación de construcción de nido cuando un individuo tomó con el pico una ramita y se la entregó al otro (Nelson 1978). En las series de conductas agresivas se registraron los picotazos de hembras y machos hacia individuos vecinos y se registró si ambos miembros agredían *simultáneamente a otros individuos*. Tanto en las conductas de cortejo como en las de agresión se registró la identidad de los individuos involucrados y si la conducta fue mutua o no. En el caso de cópulas y cortejos extra-pareja se registró la presencia/ausencia del consorte focal en el área de observación (225m²).

Confiabilidad de las observaciones

Con el fin de homogeneizar criterios entre observadores y determinar la magnitud de concordancia entre los mismos, antes de iniciar los registros conductuales se realizaron pruebas de confiabilidad entre observadores. Las confiabilidades consistieron en que dos observadores de forma independiente registraron las frecuencias de conductas de los mismos individuos focales desde una misma caseta durante el mismo periodo de tiempo y al terminar se compararon los dos registros. Las comparaciones en las frecuencias totales de las conductas siempre fueron realizadas entre un observador y yo. Durante la primera semana de observaciones, las confiabilidades se realizaron todos los días para entrenar a todos los observadores, cuando alcanzamos un promedio de confiabilidad de más del 90% del total empezamos a registrar formalmente las conductas. Los registros de conducta que se utilizaron para los análisis tuvieron una confiabilidad total promedio del 91.2 %.

Análisis de datos

Se calculó la edad de los individuos únicamente para aquellos que fueron anillados como crías. Se consideró edad de la pareja a la suma de las edades de la hembra y del macho.

La experiencia reproductiva de los individuos focales se estimó como el número total de crías emplumadas hasta 1999. La experiencia reproductiva sólo fue calculada para los individuos de edad conocida (n= 27 hembras y 25 machos).

Para poder comparar el éxito reproductivo en diferentes temporadas se calculó un valor residual definido como emplumados estandarizados. Los emplumados estandarizados de cada pareja se obtuvieron restando el número de emplumados de la pareja en el año X menos el promedio de emplumados de la colonia en el mismo año dividido entre la desviación estándar (Perrins 1988). Suponiendo que el promedio del éxito reproductivo de cada individuo en el pasado podría reflejarse en su potencial reproductivo presente, se calculó la condición reproductiva de una pareja como la suma de los emplumados estandarizados de las tres últimas temporadas (97, 98 y 99) de cada miembro de la pareja.

Se consideró dispersión reproductiva a la distancia entre el sitio de anidación de la temporada 1999 y el sitio de anidación de la temporada 2000.

Para comparar las diferencias en edad, experiencia, condición reproductiva, fecha de puesta y tamaños de puesta de parejas fieles y divorciadas se utilizaron pruebas no paramétricas (los datos no cumplían la

normalidad; *U Mann-Whitney*; Siegel, 1990), excepto cuando se indica lo contrario.

Para los análisis de (1) éxito eclosión (2) éxito de emplumado ($n=16$ parejas fieles y 11 divorciadas de las que se conoce la fecha de puesta y la condición reproductiva), (3) frecuencia de cópulas ($n= 6$ parejas fieles y 14 divorciadas cuya conducta fue registrada) y (4) probabilidad de divorcio con relación al éxito reproductivo previo ($n=95$ parejas registradas también en la temporada previa), se aplicaron Modelos Lineales Generalizados (MLG) con distribución de error binomial y función de enlace logística cuando la variable de respuesta corresponde a una proporción, y con distribución de error Poisson y función de enlace logarítmica cuando la variable de respuesta corresponde a una frecuencia (en todos los casos en que se declaró error Poisson se comprobó la distribución dividiendo la devianza residual entre los grados de libertad, cuando el cociente es cercano a 1 la distribución de error es Poisson ya que en este tipo de distribuciones el promedio es casi igual a la varianza; Sokal y Rohlf 1996, Crawley 1993). En estos cuatro análisis la variación debida a la fecha de puesta se incluyó como una covariable (en los análisis de éxito de eclosión y éxito de emplumado se controló también por condición reproductiva de la pareja), y el estatus de las parejas (fiel/divorciada) se incluyó como un factor en el modelo. Para analizar si la probabilidad de divorcio esta relacionada con el éxito reproductivo previo de una pareja, el éxito reproductivo previo se midió como el número de crías emplumadas por las parejas en 1999.

El efecto del número de años juntos sobre el éxito reproductivo ($n=118$ parejas de edad conocida registradas en la temporada 2000) se analizó con un MLG con distribución de error Poisson y función de enlace

logarítmica (Crawley, 1993), la edad de la pareja y la fecha de puesta se incluyeron como covariables. Se consideraron años juntos al número de años consecutivos que una pareja llevaba criando junta hasta el 2000. El éxito reproductivo se midió como el número de crías emplumadas en el 2000.

Para analizar la proporción de divorcios en la temporada 2000 en relación con el número de años que una pareja pasa junta ($n= 118$ parejas de edad conocida y registradas en la temporada 2000) se utilizó un análisis de tablas de contingencia (Sokal y Rohlf 1996).

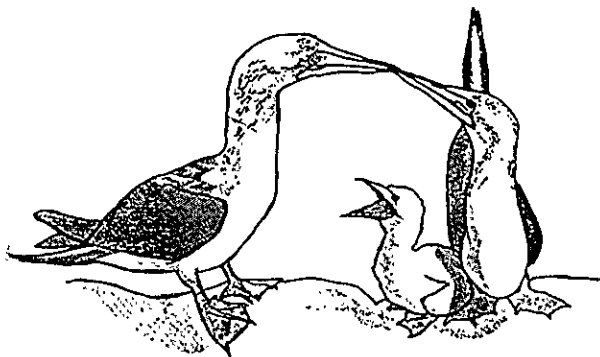
En el caso de los individuos divorciados ($n=34$ hembras y 32 machos), para analizar el éxito reproductivo antes y después del divorcio se utilizó una prueba pareada no paramétrica puesto que los datos no cumplieron con una distribución normal (Wilcoxon; Siegel 1990). Ambos sexos se analizaron por separado.

En todos los análisis conductuales, la muestra consistió en 6 parejas fieles y 14 parejas divorciadas de las cuales se tienen datos de las frecuencias de conducta durante los cinco días previos a la puesta. La razón por la que la muestra de parejas focales es más pequeña en esta sección (en total se observaron 53 parejas focales) es que (1) en el campo es difícil saber cuándo una pareja está a punto de poner huevos, de modo que algunas parejas establecieron su nido casi inmediatamente después de haber sido escogidas por lo que no se registró su conducta durante los 5 días antes de la puesta y (2) 26 parejas estaban formadas por individuos de primera reproducción por lo que no se incluyeron en la comparación entre fieles y divorciados. Los promedios en las frecuencias de conductas se calcularon

sumando el total de conductas realizadas durante los cinco días previos a la puesta y posteriormente se promediaron.

Para comparar las frecuencias en las conductas de cortejo (sky pointing, paseos, simulación de construcción de nido y contacto entre picos), de agresión (picotazos), cópulas y tiempo de permanencia juntos en el sitio de anidación entre parejas fieles y divorciadas ($n=6$ fieles y 14 divorciadas), se utilizaron pruebas no paramétricas (los datos no cumplían con la normalidad; *U Mann-Whitney*; Siegel, 1990), excepto cuando se indica lo contrario. El tiempo de permanencia para cada día se calculó como el cociente del número de barridos en que la hembra y el macho estaban juntos dividido entre 22 (que es el número total de barridos por día).

Para comparar la dispersión reproductiva de parejas fieles y divorciadas ($n= 21$ parejas fieles y 38 individuos divorciados) se utilizaron pruebas no paramétricas (los datos no cumplían la normalidad; *U Mann-Whitney*; Siegel, 1990).



Resultados

OBJETIVO 1: Describir la incidencia de fidelidad y divorcios en la temporada 2000.

En la temporada 2000 se registraron 755 parejas (con ambas aves anilladas) que pusieron al menos un huevo. De ellas, sólo 163 se reprodujeron también en 1999. En función de la temporada pasada, y a partir de la información obtenida de la base de datos del Laboratorio de Conducta Animal, el 40.49% de las parejas que aparecen en las dos temporadas consecutivas permanecieron fieles de 1999 al 2000 (n=66), el 31.28% se divorciaron (ambos están vivos pero con parejas diferentes n=51), y el 28.22% son de estatus incierto (no hay evidencia de que ambos miembros están vivos n=46). De las 97 parejas que cambiaron de 1999 al 2000 (divorciadas y de estatus incierto) el 38.14% de los machos (n=37) y el 30.92% (n=30) de las hembras se encontraban en su segundo año reproductivo, es decir que en 1999 se reprodujeron por primera vez.

En nuestra muestra de 95 parejas (parejas focales y vecinas), el 27.36% permanecieron fieles, el 51.57% se divorciaron y el 21.05% fueron individuos que se reproducían por primera vez. Las proporciones de parejas fieles, divorciadas y de individuos de primera reproducción en nuestra muestra de focales y el resto de las parejas en la temporada de campo 2000 no fueron significativamente diferentes por lo que asumimos que nuestra muestra es representativa de la colonia en esta temporada ($\chi^2=1.53$, gl=1 p=0.21)

OBJETIVO 2: Evaluar las posibles diferencias de historia de vida (edad, experiencia reproductiva y condición reproductiva) de parejas fieles y divorciadas

Edad (medida como años)

En las aves de mi muestra, no se encontraron diferencias significativas en la edad de hembras fieles (mediana= 6.00 cuartiles= 6.00-7.00, n=10) y divorciadas (mediana=6 cuartiles 5.00-6.50, n=17; $U = 146$, $p=0.78$) ni en la de machos fieles (mediana= 7.00 cuartiles= 6.00-9.50 n=9) y divorciados (mediana= 6.50 cuartiles= 6.00-8.50, n=16; $U=126$, $p=0.63$, n=25).

Experiencia reproductiva (medida como crías emplumadas hasta 1999)

En las aves de mi muestra, no se encontraron diferencias significativas en la experiencia reproductiva de hembras fieles (mediana= 2.50 cuartiles= 1.00-5.00, n=10) y divorciadas (mediana= 2.00 cuartiles= 1.75-5.00, n= 17; $U=135$, $p=0.82$), ni en la de machos fieles (mediana= 1.00 cuartiles= 0.00-2.25, n=9) y divorciados (mediana= 2.00 cuartiles=1.00-4.50, n=16; $U=97.5$, $p=0.28$).

Condición reproductiva de las parejas (medida como emplumados estandarizados)

De las aves de mi muestra, no se encontraron diferencias en la condición reproductiva de parejas fieles (promedio \pm d.s., 0.05 ± 1.27 , n=16) y divorciadas (0.20 ± 1.29 , n=11; $t=-0.499$, $gl=25$, $p=0.62$).

OBJETIVO 3: Evaluar posibles ventajas de la fidelidad poniendo a prueba predicciones asociadas a la hipótesis de La Familiaridad.

Predicción a: *Dado que las puestas tempranas tienen mayor probabilidad de sobrevivir que las puestas tardías, las parejas fieles pondrán sus huevos más temprano en la temporada que las parejas divorciadas.*

Las parejas fieles pusieron el primer huevo en promedio 8 días antes que las divorciadas. La diferencia en las fechas de puesta de parejas fieles y divorciadas fue significativa (Mann-Whitney, $U=506$, $p=0.02$, $n=62$).

Predicción b: Las parejas fieles tendrán tamaños de puesta mayores que las parejas divorciadas.

No se encontraron diferencias en el número de huevos que producen las parejas fieles (mediana=3.00, cuartiles = 2.00-3.00) y las divorciadas (mediana=2.00 cuartiles=2.00-3.00; $U=758.50$, $p=0.15$, $n=62$).

Predicción c: Las parejas fieles tendrán más éxito de eclosión que las parejas divorciadas.

En promedio el éxito de eclosión de las parejas fieles fue 37% mayor que el éxito en las parejas divorciadas, sin embargo las diferencias fueron solo marginalmente significativas (parejas fieles, 0.66 ± 0.37 , $n=16$; parejas divorciadas, 0.48 ± 0.47 , $n=11$; término estatus, Tabla 1). Al incluir la fecha de puesta como una covariable dentro del modelo, encontramos que las parejas fieles y divorciadas difieren en su probabilidad de éxito de eclosión (estatus*fecha, Tabla 1). En las parejas fieles la probabilidad de éxito de eclosión se mantuvo alta dentro del periodo de tiempo de fechas de puesta de nuestra muestra, aumentando ligeramente de 60 a 76%; un análisis posterior mostró que la pendiente de esta curva no difiere de cero (pendiente=0.02, diferente de $t=0.49$, $gl=23$, $p=0.62$; Figura 1). En contraste en las parejas divorciadas la probabilidad de éxito de eclosión disminuyó de 84 a 1% con la fecha de puesta (Figura 1). No se encontró relación entre el éxito de eclosión y la condición reproductiva de parejas fieles y divorciadas (Tabla 1).

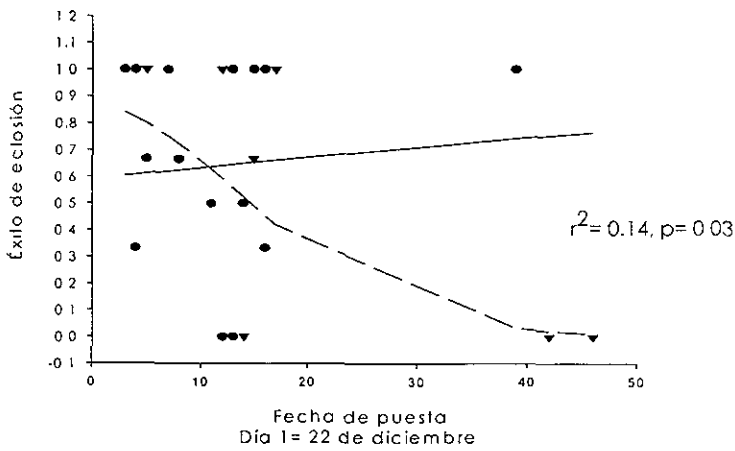


Figura 1. Éxito de eclosión (crías eclosionadas / huevos puestos) de 16 parejas fieles (•) y 11 parejas divorciadas (▼) en el bobo de patas azules. Se utilizó un MLG con distribución de error binomial y función de enlace logística. Los valores ajustados después de controlar la variación debida a la fecha de puesta y la condición reproductiva de la pareja se muestran para las parejas fieles (línea sólida) y para las divorciadas (línea punteada)

Variables	X ²	p
Fecha de puesta	0.14	0.71
Condición reproductiva	0.26	0.61
Estatus	3.25	0.07
Interacciones		
Estatus*Fecha	5.02	0.02
Estatus*Condición	0.79	0.37
Condición*Fecha	0.005	0.93
Estatus*Fecha*Condición	0.24	0.62

Tabla 1. Éxito de eclosión (crías eclosionadas/huevos puestos) de 16 parejas fieles y 11 parejas divorciadas en la temporada 2000. Se utilizó un MLG con distribución de error binomial y función de enlace logística. En el modelo, el estatus de la pareja (fiel/divorciada) se incluyó como un factor. En todos los casos $gl=1$. En la tabla se muestran los resultados del modelo máximo.

Predicción d: Las parejas fieles tendrán más éxito de emplumado que las parejas divorciadas.

No se encontraron diferencias en el número de crías emplumadas de parejas fieles (1 ± 0.81 , $n=16$) y divorciadas (1 ± 0.89 , $n=11$; Tabla 2). El número de crías emplumadas no varió con la condición reproductiva, la fecha de puesta o el estatus de la pareja ($r^2=0.01$, $gl=1$, $p=0.46$; Tabla 2). Ninguna de las interacciones entre los factores incluidos en el análisis fue significativa (Tabla 2). Para el análisis se comprobó que los datos cumplieran con una distribución de error Poisson (devianza residual/ $gl=1.02$).

Variables	X²	P
Fecha de puesta	0.01	0.92
Condición reproductiva	0.07	0.79
Estatus	1.01	0.31
Interacciones		
Estatus*Fecha	1.50	0.22
Estatus*Condición	0.22	0.64
Condición*Fecha	0.01	0.92
Estatus*Fecha*Condición	0.33	0.56

Tabla 2. Éxito de emplumado (número total de crías emplumadas) de 16 parejas fieles y 11 parejas divorciadas en la temporada 2000. Se utilizó un MLG con distribución de error Poisson y función de enlace logarítmica. En el modelo, el estatus de la pareja (fiel/divorciada) se incluyó como un factor. En todos los casos $gl=1$. En la tabla se muestran los resultados del modelo máximo.

Predicción e: *Habr  una relaci3n positiva entre el n mero de a os juntos y el  xito reproductivo (medido como n mero de cr as emplumadas).*

El  xito reproductivo de las parejas parece no estar relacionado con el n mero de a os que una pareja pasa junta o con la edad de la pareja (Tabla 3). Desglosando el modelo, se obtuvo que de manera independiente, ni la edad de la pareja ni el n mero de a os que pasan juntos afectaron significativamente el  xito reproductivo (aunque las pendientes en ambos casos son positivas $\beta_{\text{edad}} = 0.06$, $\beta_{\text{a os juntos}} = 0.15$), sin embargo, el n mero de cr as emplumadas disminuye con la fecha de puesta (efectos principales, Tabla 3). Cuando se control3 la variaci3n debida a la fecha de puesta, la edad de la pareja afect3 positivamente el  xito reproductivo de las parejas (edad*fecha, Tabla 3). Para el an lisis se comprob3 que los datos cumplieran con una distribuci3n de error Poisson (devianza residual/gl=0.92)

Variables	X ²	P
A�os juntos	1.61	0.20
Fecha de puesta	5.92	0.01
Edad de la pareja	0.14	0.70
Interacciones		
A�os juntos*Fecha	1.16	0.28
A�os juntos*Edad	1.07	0.30
Edad*Fecha	4.79	0.02
A�os juntos*Fecha*Edad	0.16	0.69

Tabla 3. A os juntos y  xito reproductivo de 118 parejas en la temporada 2000. Se utiliz3 un MLG con distribuci3n de error Poisson y funci3n de enlace logar tmica. En todos los casos gl=1. En la tabla se muestran los resultados del modelo m ximo.

Predicción f: La proporción de divorcios disminuirá con el número de años juntos que llevan las parejas.

En una muestra de 118 parejas, la proporción de divorcios disminuyó conforme aumentó el número de años consecutivos que permanecieron fieles (χ^2 de tendencia=45.51, $gl=1$, $p<0.0001$). Por ejemplo, el 86.53% de la muestra se divorció cuando llevaban un año con su pareja, mientras que el 12.5% lo hizo después de 4 años consecutivos de fidelidad (Figura 2).

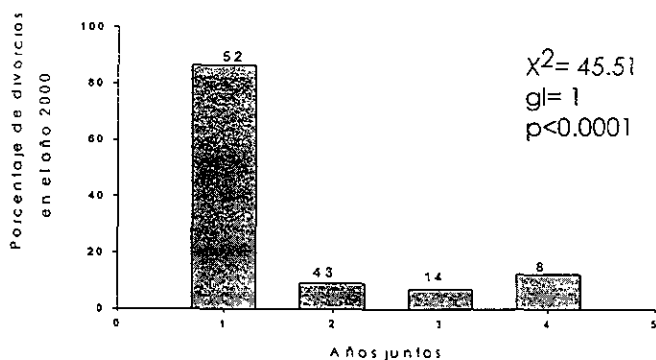


Figura 2. Porcentaje de divorcios en relación a la duración del lazo de pareja. Los tamaños de muestra se muestran en cada barra.

OBJETIVO 4: Evaluar una posible causa de divorcio por Incompatibilidad.

Predicción g: Las parejas con bajo éxito reproductivo tendrán mayor probabilidad de divorciarse.

No se encontró relación entre el número de emplumados producidos en 1999 y la probabilidad de divorcio en el 2000 ($\chi^2=1.29$, $p=0.25$, $n=95$). Es decir, que el éxito reproductivo previo parece no afectar la probabilidad de divorciarse.

Predicción h: En parejas divorciadas, ambos miembros mejorarán su ER con respecto a la temporada anterior.

En una muestra de 34 hembras, el éxito reproductivo relativo en 1999 (mediana= 0.05, cuartiles= -0.95-1.05) y en el 2000 (mediana= 0.35, cuartiles= -0.65-1.35) no fue diferente (Wilcoxon $W=115$, $p=0.32$). En una muestra de 32 machos, el éxito reproductivo relativo en 1999 (mediana= 0.05, cuartiles= -0.95-1.05) y en el 2000 (mediana= 0.53 cuartiles=-0.65-1.35) tampoco difirió significativamente (Wilcoxon $W=166$, $p=0.12$).

OBJETIVO 5: Describir y evaluar las posibles diferencias conductuales (frecuencias de cópulas, conductas de cortejo, de agresión y permanencia en el sitio de anidación) de parejas fieles y divorciadas. Comparar el rango de dispersión de parejas fieles y divorciadas.

Cópulas

Las parejas fieles copularon en promedio 2.27 (± 0.74) veces durante los cinco días previos a la puesta del primer huevo, y las parejas divorciadas 1.62 (± 0.83) veces, aunque la diferencia no fue significativa ($t=1.73$, $gl=19$, $p=0.1$, poder de la prueba=0.25). Sin embargo, cuando se incluyó la

variación debida a la fecha de puesta, la frecuencia de cópulas en parejas fieles fue significativamente mayor que en parejas divorciadas (Tabla 4) En el modelo se representa cómo la frecuencia de cópulas aumenta al acercarse la fecha de puesta y encuentra su pico máximo cinco días antes de la puesta del primer huevo, posteriormente, la frecuencia disminuye hasta llegar a cero cópulas en el día 10 (Figura 3). Durante los cinco días antes de la puesta (pico máximo de cópulas), los valores estimados del modelo muestran que las parejas fieles copularon en promedio 1.57 veces más (3.3 ± 1.5 cópulas diarias) que las parejas divorciadas (2.1 ± 1.6 ; Figura 3). Para el análisis se comprobó que los datos cumplieran con una distribución de error Poisson (devianza residual/g=1.14)

Conductas de cortejo

Cortejo mutuo: Durante los cinco días previos a la puesta del primer huevo, las parejas fieles realizaron en promedio 9.86 (± 14.62) sky pointings, 3.28 (± 3.54) picos y 4.43 (± 2.51) simulaciones de construcción de nido. Las parejas divorciadas realizaron en promedio 20.15 (± 26.88) sky pointings, 4.83 (± 4.30) picos y 3.97 (± 4.18) simulaciones de construcción de nido. En general, las frecuencias en las conductas de cortejo mutuo no fueron significativamente diferentes para parejas fieles y divorciadas (Tabla 5).

Cortejo de hembras: Durante los cinco días previos a la puesta del primer huevo, las hembras de parejas fieles realizaron en promedio 4.2 (± 7.20) sky pointings, 2.14 (± 2.41) paseos y 3.43 (± 2.93) simulaciones de construcción de nido. Las hembras de parejas divorciadas realizaron en promedio 7.46 (± 11.43) sky pointings, 3.48 (± 4.24) paseos y 4.34 (± 5.88) simulaciones de construcción de nido. Las frecuencias en las conductas de cortejo

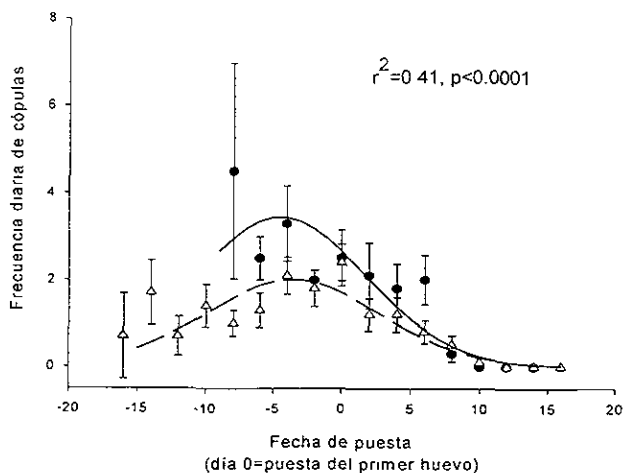


Figura 3. Frecuencia diaria de cópulas (promedio \pm ee) en parejas fieles (*) y divorciadas (Δ) en el bobo de patas azules. Se utilizó un MLG con distribución de error Poisson y función de enlace logarítmica. La función cuadrática del modelo fue significativa. Los valores ajustados después de controlar la variación debida a la fecha de puesta se muestran para parejas fieles (línea sólida) y para parejas divorciadas (línea punteada).

Variables	χ^2	p
Fecha de puesta	86.31	<0.0001
Estatus	4.90	0.02
(Fecha de puesta) ²	125.30	<0.0001
Interacciones		
Fecha*Estatus	117.70	<0.0001
(Fecha) ² *Estatus	132.60	<0.001

Tabla 4. Comparación de la frecuencia diaria de cópulas en 6 parejas fieles y 14 parejas divorciadas durante los 5 días previos a la puesta del primer huevo. El análisis se realizó usando un MLG con distribución de error Poisson y función de enlace logarítmica. La función cuadrática del modelo (gl=3) fue significativa. En el modelo, el estatus de la pareja (fiel/divorciada) se incluyó como un factor, Gl=1 excepto en la función cuadrática.

realizadas por las hembras de parejas fieles y divorciadas no fueron significativamente diferentes (Tabla 6).

Cortejo de machos: Durante los cinco días previos a la puesta del primer huevo, los machos de parejas fieles realizaron en promedio 26 (\pm 6.38) sky pointings, 3.28 (\pm 4.61) paseos y 20.86 (\pm 16.58) simulaciones de construcción de nido. Los machos de parejas divorciadas realizaron en promedio 18.72 (\pm 19.56) sky pointings, 7.74 (\pm 6.77) paseos y 17.31 (\pm 15.24) simulaciones de construcción de nido. Las frecuencias en las conductas de sky pointings y paseos de los machos no fueron significativamente diferentes para los machos de parejas fieles y divorciadas (Tabla 7). Sin embargo, las frecuencias en las conductas de simulación de construcción de nido fueron significativamente más altas en los machos de parejas fieles que en los machos de parejas divorciadas (Tabla 7).

Días previos a la puesta	Conducta	t	gl	p
-5	Sky pointing	-1.26	14	0.23
	Picos	-0.91	14	0.38
	Nido	-0.39	14	0.70
-3	Sky pointing	52.00*		1.00
	Picos	-0.50	18	0.62
	Nido	0.62	18	0.54
-1	Sky pointing	86.00*		0.50
	Picos	99.00*		0.11
	Nido	102.00*		0.07

* U Mann-Whitney

Tabla 5. Comparación de las frecuencias de tres pautas conductuales de cortejo mutuo de 6 parejas fieles y 14 parejas divorciadas durante los 5 días previos a la puesta del primer huevo.

Días previos a la puesta	Conducta	t	gl	p
-5	Sky pointing	-1.14	14	0.27
	Paseos	-0.76	14	0.46
	Nido	10.00*		0.32
-3	Sky pointing	48.50*		0.76
	Paseos	-0.85	18	0.41
	Nido	-0.36	18	0.72
-1	Sky pointing	78.50*		0.94
	Paseos	-0.38*	19	0.70
	Nido	88.50*		0.41

* U Mann-Whitney

Tabla 6. Comparación de las frecuencias de tres pautas conductuales de cortejo de 6 hembras fieles y 14 hembras divorciadas durante los 5 días previos a la puesta del primer huevo.

Días previos a la puesta	Conducta	t	gl	p
-5	Sky pointing	25.00*		0.23
	Paseos	-1.61	14	0.13
	Nido	1.79	14	0.09
-3	Sky pointing	1.31	18	0.25
	Paseos	-1.12	18	0.27
	Nido	89.00*		0.001
-1	Sky pointing	1.76	19	0.09
	Paseos	95.00*		0.18
	Nido	123.00*		<0.0001

* U Mann-Whitney

Tabla 7. Comparación de las frecuencias de tres pautas conductuales de cortejo de 6 machos fieles y 14 machos divorciados durante los 5 días previos a la puesta del primer huevo.

Conductas de agresión

Durante los cinco días antes de la puesta del primer huevo las frecuencias de picotazos de hembras fieles (2.85 ± 6.3) y de hembras divorciadas (1.90 ± 2.95) no fueron significativamente diferentes (Tabla 8). Tampoco se encontraron diferencias entre los machos fieles (3.42 ± 2.84) y divorciados (3.67 ± 6.18 ; Tabla 8) o en la frecuencia de picotazos que el macho y la hembra realizaron juntos en parejas fieles (0 picotazos) y divorciadas (1.81 ± 4.56 ; Tabla 8).

Días previos a la puesta	Conducta	t	gl	P
-5	Juntos	11.00*		0.38
	Hembras	-0.60	14	0.56
	Machos	-0.29	14	0.77
-3	Juntos	45.00*		0.53
	Hembras	68.50	18	0.18
	Machos	65.50*		0.27
-1	Juntos	77.00*		0.97
	Hembras	66.50*		0.45
	Machos	96.00*		0.17

* U Mann-Whitney

Tabla 8. Comparación de las frecuencias de las conductas de agresión de 6 parejas fieles y 14 parejas divorciadas durante los 5 días previos a la puesta del primer huevo. La comparación muestra las agresiones conjuntas y por separado.

Permanencia en el sitio de anidación

No se encontraron diferencias significativas en el tiempo de permanencia que machos y hembras pasaron juntos en parejas fieles (54% del día) y divorciadas (52% del día) durante los cinco días antes de la puesta del primer huevo (Tabla 9). Tampoco encontramos diferencias en el tiempo de

permanencia de hembras fieles y divorciadas ni de machos fieles y divorciados (Tabla 9).

Días previos a la puesta	Conducta	t	gl	P
-5	Juntos	0.46	12	0.65
	Hembras	0.00	12	1.00
	Machos	13.00*		0.78
-3	Juntos	0.85	15	0.41
	Hembras	-1.45	15	0.17
	Machos	0.45	15	0.32
-1	Juntos	0.76	15	0.46
	Hembras	35.00*		0.84
	Machos	0.07	15	0.94

* U Mann-Whitney

Tabla 9. Comparación de los tiempos de permanencia en el sitio de anidación de 6 parejas fieles y 14 parejas divorciadas durante los 5 días previos a la puesta del primer huevo. La comparación muestra los tiempos juntos y por separado.

Conductas extra-pareja

En una muestra de 6 parejas fieles y 14 parejas divorciadas se registraron conductas extra-pareja en tres parejas divorciadas (la pareja E262-B855, la pareja B896-B749 y la pareja F429-F532) y en dos parejas fieles (la pareja C971-C665 y la pareja G013-A421). La primera pareja divorciada (E262-B855) ya había establecido un nido conjunto en 1997, en esta pareja la hembra cortejo extra pareja con un macho de primera reproducción (se registraron 4 sky pointings y una simulación de construcción de nido, ambas conductas realizadas sólo por ella), y el macho cortejó extra pareja con una hembra sin anillo (se registró un sky-pointing del macho). Todas estas conductas ocurrieron durante los 9 días anteriores a la puesta del primer huevo. No se registraron cópulas extra-pareja. En cuanto al éxito

reproductivo, esta pareja puso dos huevos, ambos de ellos eclosionaron y las dos crías llegaron a emplumar. En la segunda pareja divorciada (B896-B479) los individuos se aparearon juntos por primera vez, en esta pareja se registraron conductas extra pareja tanto de la hembra como del macho con los individuos vecinos durante los 5 días previos a la puesta del primer huevo; la hembra realizó conductas extra pareja con varios individuos vecinos, se registraron en total 46 sky pointings (13 de ellos en presencia de su pareja), 6 simulaciones de construcción de nido y 3 cópulas extra-pareja (1 en presencia del macho). El macho cortejó extra pareja con varias hembras vecinas, realizó 47 sky pointings, 3 paseos y 1 cópula extra, ninguna de estas conductas las hizo en presencia de su pareja. Esta pareja puso un huevo y después de perder la puesta la hembra se fue del sitio de anidación. En la tercera pareja divorciada (F429-F532) se registraron conductas extra pareja tanto de la hembra como del macho con dos individuos vecinos durante los 5 días previos a la puesta del primer huevo; la hembra realizó conductas extra pareja únicamente con un macho vecino (macho F093). Las conductas de la hembra con el macho extra fueron en total 96 sky pointings (62 fueron mutuos), 27 simulaciones de construcción de nido (6 fueron mutuas), 23 picos (10 fueron mutuos) y 7 cópulas. Por su parte, el macho también tuvo actividad extra con una sola hembra vecina (no estaba anillada). Las conductas extra pareja realizadas por el macho fueron en total 404 sky pointings (26 fueron mutuos) y 20 paseos. No se registraron cópulas extra pareja por parte del macho. La pareja F429-F532 no puso huevos, ambos miembros establecieron una segunda pareja con los individuos con quienes habían cortejado extra-pareja (ver cambios de pareja, objetivo 6). En la primera pareja fiel (C971-C665), ambos miembros tuvieron conductas extra con dos individuos vecinos durante los cinco días antes de la puesta del primer huevo (con los miembros de la segunda pareja fiel). La hembra realizó 9 sky pointings, 10

nidos y 5 paseos. El macho realizó 28 sky pointings, 36 simulaciones de construcción de nido y 9 paseos. No se registraron cópulas extra pareja de ninguno de los sexos. Esta pareja puso tres huevos de los cuales eclosionaron 2 y emplumaron 2 crías. En la segunda pareja fiel (G013-A421), ambos miembros incurrieron en actividad extra pareja con dos individuos vecinos (con los miembros de la primera pareja fiel). La hembra realizó 1 sky pointing, 10 paseos y 10 nidos. El macho realizó 81 sky pointings (54 fueron mutuos), 15 simulaciones de construcción de nido, 15 paseos y 2 picos con la hembra C665. No se registraron cópulas extra pareja. Esta pareja puso dos huevos que eclosionaron y emplumaron una cría.

Dispersión reproductiva

Las parejas fieles se dispersaron 4.75m (mediana) con respecto a su sitio de anidación de la temporada previa y los individuos divorciados se dispersaron aproximadamente el doble (8.97m). Sin embargo, las diferencias en las distancias entre estos dos grupos no fueron significativas ($U=534$, $p=0.13$, $n=21$ parejas fieles y 38 individuos divorciados). En el caso de los individuos divorciados, no se encontraron diferencias en la dispersión reproductiva de 20 hembras (7.05m) y de 18 machos (10.61m; $U=338.5$, $p=0.72$).

OBJETIVO 6: Describir la incidencia de cambios de pareja y separaciones en la temporada 2000

En la muestra de 53 parejas focales, se registraron 18 cambios de pareja y 3 separaciones. De los 18 individuos focales que cambiaron de pareja, 11 eran individuos de primera reproducción, 5 eran divorciados y 2 eran parejas fieles que antes de establecerse con sus parejas de la temporada pasada cortejaron con otros individuos y posteriormente cambiaron a favor de su antiguo consorte.

Las primeras parejas de los individuos focales eran en su mayoría individuos de primera reproducción (el 66.60%) y divorciados (el 33.33%). Esta proporción fue similar en las segundas parejas (el 55.55% de primera reproducción, 33.33% divorciados y 11.11% sin anillo). Con el fin de evaluar si las segundas parejas eran preferentemente individuos de mayor experiencia que las primeras parejas (es decir si cambiaban en favor de individuos divorciados) hicimos una prueba de Fisher, sin embargo, no encontramos diferencias significativas en el estatus (divorciado/1ª reproducción) de las primeras y las segundas parejas ($p=0.50$).

El 50% de los individuos que cambiaron de pareja lo hicieron antes de poner huevos, de los que pusieron huevos, el 44.44% fracasaron en la puesta y cambiaron de pareja una vez perdidos los huevos y el 5.55% llegaron a la eclosión de las crías y cuando éstas murieron cambiaron de pareja. Una vez establecidos con las segundas parejas, el 77.77% de los individuos focales pusieron huevos, de ellos el 27.77% llegaron a la eclosión de las crías, y el 22.22% de los que eclosionaron llegaron a emplumar al menos una cría.

En dos parejas focales que cambiaron de pareja antes de poner huevos, se registró detalladamente la conducta de cortejo con las primeras y segundas parejas, las observaciones son las siguientes: Durante los cinco días previos a la puesta del primer huevo, en la primera pareja (hembra F429 y macho F532), ambos miembros cortejaron entre ellos y simultáneamente con individuos vecinos (los que más tarde se convertirían en sus segundas parejas). Como consecuencia de este cambio de pareja se formaron dos nuevas parejas (F429-F093 y F532-sin anillo), ambas pusieron tres huevos y emplumaron dos crías. En la segunda pareja (hembra C971 y macho A421), también ambos miembros cortejaron entre ellos y simultáneamente con individuos vecinos (que habían sido sus

parejas la temporada reproductiva anterior y que más tarde se convertirían en sus segundas parejas). Como consecuencia de este cambio de pareja se formaron dos nuevas parejas (C971- C665 y G013-A421), la primera lleva junta desde 1999, pusieron 3 huevos, eclosionaron y emplumaron dos crías; la segunda lleva junta desde 1997, pusieron 2 huevos, los eclosionaron y emplumaron una cría.

En las dos parejas que cambiaron, las hembras copularon y cortejaron en promedio más con el segundo macho (con quien pusieron un huevo) que con el primero (Tabla 10). Los machos, mostraron en promedio una frecuencia mayor de conductas mutuas con las primeras hembras aunque desplegaron y copularon en promedio más veces con las segundas (Tabla 10). Los machos 2 cortejaron en promedio más veces que los machos 1, mientras que en las hembras ocurrió lo contrario (Tabla 11).

Las 3 separaciones registradas ocurrieron antes de la puesta de huevos y en todos los casos fueron las hembras quienes desertaron el sitio de cortejo dejando a los machos solos, quienes por su parte cortejaron intensamente con las hembras vecinas y solamente uno de ellos estableció una nueva pareja con la que puso un huevo y lo perdió. Dos de las tres hembras se aparearon nuevamente con otros machos y pusieron huevos, no emplumaron ninguna cría.



Tabla 10. Promedios de las frecuencias de las conductas de cortejo de 2 hembras y 2 machos focales con sus primeras y segundas parejas. Los promedios se obtuvieron durante los cinco días previos a la puesta del primer huevo.

CONDUCTAS	HEMBRAS FOCALES				MACHOS FOCALES			
	Pareja 1		Pareja 2		Pareja 1		Pareja 2	
	x	ds	x	ds	x	ds	x	ds
Cópulas	0.50	0.70	4.50	5.53	0.50	0.70	1.50	2.12
Sky mutuo	28.50	36.60	31.00	45.25	28.50	36.06	13.00	18.38
Nidos mutuo	1.00	0.00	3.00	4.24	1.00	0.00	0.00	0.00
Plcos	1.00	1.41	5.50	6.36	1.00	1.41	0.50	0.70
Sky	4.50	6.36	17.50	23.33	36.50	10.60	203.00	247.48
Nidos	5.50	6.36	15.50	7.77	8.00	8.48	18.00	25.45
Paseos	4.00	1.41	11.50	2.12	13.00	2.82	14.00	8.48

Tabla 11. Promedios de las frecuencias de las conductas de cortejo las primeras y segundas parejas con 2 hembras y 2 machos focales. Los promedios se obtuvieron durante los cinco días previos a la puesta del primer huevo.

CONDUCTAS	MACHOS			HEMBRAS					
	macho 1		macho 2		hembra 1		hembra 2		ds
	x	ds	x	ds	x	ds	x	ds	
Sky	36.50	10.60	57.00	60.81	4.50	6.36	0.50	0.70	
Nidos	8.00	8.48	38.50	19.04	5.50	6.36	4.50	3.53	
Paseos	13.00	2.82	17.00	0.00	4.00	1.41	2.00	2.00	

Discusión

Ventajas de la Fidelidad

De las 163 parejas cuyos miembros se reprodujeron en 1999 y en el 2000, el 40.49% permanecieron fieles, el 31.28% se divorciaron y el 28.22% son de estatus incierto (no hay evidencia de que ambos miembros están vivos)

Nuestros resultados sugieren que las ventajas reproductivas de la fidelidad se expresan a corto plazo, es decir, durante la temporada reproductiva. Encontramos que las parejas fieles (1) pusieron el primer huevo en promedio 8 días antes que las parejas divorciadas y (2) tuvieron en promedio más éxito de eclosión que las parejas divorciadas. Al contrario de lo esperado, no encontramos ventajas de la fidelidad a largo plazo, ya que aunque encontramos un decremento en la proporción de divorcios conforme aumentó el número de años consecutivos que llevaban juntas las parejas, no encontramos una correlación positiva entre la duración del lazo de pareja y el número de crías emplumadas.

Ventajas a corto plazo

En aves, es común que se observe una disminución en el éxito de las nidadas al avanzar la temporada reproductiva. Por ejemplo, en el fulmar *Fulmarus glacialis*, las parejas que se establecen temprano en la temporada reproductiva tienen más crías emplumadas que las que se establecen más tarde (Ollason y Dunnet 1988). En un estudio previo realizado en Isla Isabel con el bobo de patas azules se observó que la probabilidad de éxito de eclosión de 3543 huevos observados de 1982 a 1993 disminuyó de 0.45 a 0.15 conforme avanzó la temporada reproductiva (García y Saavedra 1997). En otro estudio realizado en la misma población se encontró que en una muestra de 136 huevos las

puestas tempranas tuvieron una probabilidad de sobrevivir 55% mayor que las puestas tardías (D'Alba 2001). Consistentes con la ventaja de establecerse temprano en la temporada, las parejas fieles de nuestro estudio pusieron sus huevos 8 días antes que las parejas divorciadas. Resultados similares se han reportado en otras especies, por ejemplo, los estudios de Olason y Dunnet (1978) y Catry *et al.* (1997) en donde las parejas fieles de los fulmares se establecieron significativamente más temprano que las parejas recién formadas (Olason y Dunnet 1988), y las hembras de parejas fieles en el págalo grande *Catcharca skua* pusieron los huevos 5 días antes que las hembras de nuevas parejas (Catry *et al.* 1997). Una posible explicación de por qué las parejas fieles se establecen antes en la temporada que las parejas divorciadas es que las parejas fieles se coordinan mejor para llegar a la colonia de manera sincrónica y así reducen tiempo y energía en la búsqueda y selección de una nueva pareja.

Los tamaños de puesta de parejas fieles y divorciadas no fueron diferentes, sin embargo, las parejas fieles tuvieron en promedio mayor éxito de eclosión que las parejas divorciadas. La fecha de puesta está relacionada con la probabilidad de sobrevivencia de las crías. Nuestros resultados muestran que en las parejas fieles el éxito de eclosión varía muy poco a lo largo de la temporada reproductiva (la pendiente no es significativamente diferente a 0), mientras que en las parejas divorciadas el éxito de eclosión solamente es alto cuando se establecen temprano. Es posible que esta diferencia en el éxito de eclosión esté relacionada con (1) la cantidad de nutrientes que las hembras invierten a sus huevos y (2) con la coordinación de la pareja. En cuanto al primer punto, se ha propuesto que las hembras podrían ajustar la cantidad de nutrientes en los huevos incrementando o disminuyendo su calidad en relación a factores como la condición

corporal de la hembra, la disponibilidad de alimento (Schwaib 1997) y la calidad o atractivo del macho (Gil et al. 1999, Sheldon 2000). En el bobo de patas azules, las hembras que establecen puestas tempranas podrían encontrarse en una mejor condición que las hembras que establecen puestas tardías ya que la disponibilidad de alimento es mayor al principio de la temporada que al final (García y Saavedra 1997). Así, las hembras de parejas fieles podrían invertir más recursos en sus huevos porque las condiciones ambientales son más favorables o porque están mejor preparadas para enfrentarlas. Respecto a la calidad del macho, Burley (1986) señaló que la selección natural debería favorecer a los individuos capaces de asignar recursos en función del atractivo de sus pareja. En el bobo de patas azules no sabemos cómo evalúan los individuos la calidad de sus parejas, sin embargo, el atractivo fenotípico (incluyendo la conducta) y la capacidad de crianza podrían ser dos atributos importantes en esta evaluación. Puesto que las hembras de parejas fieles están "familiarizadas" con sus machos y probablemente puedan conocer su calidad y su potencial de crianza, podrían asignar más recursos a sus huevos que las hembras de parejas divorciadas. Además, si reproducirse con la misma pareja tiene ventajas en términos de la probabilidad de sobrevivencia de los embriones, las hembras podrían invertir más recursos en sus huevos cuando están con una pareja conocida que cuando cambian de pareja (D'Alba 2001).

Por otro lado, la coordinación con la pareja durante la incubación de los huevos también podría estar determinando la sobrevivencia de los embriones (Fowler 1995 en Cooke et al 2000). En el estudio de García y Saavedra (1997), el 74,34% de los huevos de bobo de patas azules se perdió durante el periodo de incubación lo que indica que la etapa de huevo es un periodo crítico en la sobrevivencia de las crías. Una buena

coordinación durante la incubación podría reducir la mortalidad de los huevos por depredación (depredación por las gaviotas *Larus hermannii* ; observación personal) y así aumentar la probabilidad de sobrevivencia de la nidada.

Contrario de lo esperado, el éxito de emplumado no fue diferente entre parejas fieles y divorciadas. Retomando la idea de la coordinación de pareja podrían estar ocurriendo dos cosas: La primera es que después de la eclosión, la coordinación de los padres sea menos importante en la sobrevivencia de las crías, ya sea porque éstas fueran menos vulnerables a una "baja coordinación" o bien porque alguno de los sexos compensara una baja contribución por parte de la pareja (Bart y Tornes, 1989). La segunda es que después de 41 días de incubación (más el tiempo del periodo de cortejo), las parejas divorciadas estén igualmente familiarizadas y coordinadas entre sí que las parejas fieles. Sabemos que en el bobo de patas azules la probabilidad de sobrevivencia de las crías eclosionadas es mayor que la probabilidad de sobrevivencia durante la etapa de huevo (García y Saavedra 1997). Podría ocurrir que cuando las crías son capaces de termorregular, la baja coordinación de los padres no les afectara a corto plazo (llegar al emplumado). En este contexto, la probabilidad de sobrevivencia de las crías estaría relacionada con la calidad de las crías más que con el estatus y la coordinación de sus padres. Para determinar la calidad de las crías, sería necesario comparar cuál es la probabilidad de sobrevivencia de las crías de parejas fieles y divorciadas a la edad adulta.

Finalmente, otra explicación diferente a la coordinación de pareja para explicar la falta de diferencias en el éxito de emplumado entre parejas fieles y divorciadas involucraría los patrones de inversión parental. De acuerdo con Dawkins y Carlisle (1976), lo que promueve que padres

continúen invirtiendo en su descendencia es el valor de la prole en función de su futura reproducción. En el bobo de patas azules el éxito reproductivo disminuye con la fecha de puesta, de modo que una vez eclosionados los huevos, las parejas, sin importar si son fieles o divorciadas, estarían comprometidas a continuar invirtiendo en sus crías ya que les resultaría más costoso producir otras crías equivalentes (Dawkins y Carlisle 1976) y sería poco probable lograr otro evento reproductivo exitoso en la misma temporada.

Aunque globalmente no se encontraron diferencias en los promedios de edad y experiencia de individuos fieles y divorciados, no fue posible controlar en los análisis de fechas de puesta, tamaños de puesta, éxito de eclosión y de éxito de emplumado la variación debida a estas dos variables. Por ello no podemos descartar que la edad y la experiencia de los individuos involucrados hayan contribuido a la varianza en nuestros datos.

Ventajas a largo plazo

Existe evidencia de que la duración del lazo de pareja puede afectar de manera positiva el éxito reproductivo de los individuos. Algunos ejemplos son el pato azul *Hymenolaymus malachorynchos* (Williams y Mckinney 1996), el ganso *Branta leucopsis* (Black et al. 1996) y tres especies de cisnes *Cygnus columbianus bewickii*, *cygnus cygnus* y *cygnus olor* (Rees et al. 1996). A diferencia de estas especies, en este estudio, no encontramos una relación positiva entre el número de años que una pareja pasa junta y su éxito reproductivo en la temporada 2000. Las aves marinas son muy vulnerables a fluctuaciones en la productividad de los mares, y particularmente en el bobo de patas azules, variaciones en la

disponibilidad de alimento tienen efectos sustanciales en el éxito reproductivo y la proporción de sexos que se producen a la eclosión y al emplumado (Torres y Drummond 1999). Por tanto, una posible explicación de por qué no detectamos un aumento en el éxito reproductivo con el número de años que las parejas pasan juntas, es que una vez eclosionadas las crías, la varianza en el cuidado parental tenga un efecto menor en la sobrevivencia de la nidada que la varianza en las condiciones ambientales. Bajo este escenario, esperaríamos que las ventajas de la fidelidad a largo plazo se expresaran en años donde la disponibilidad de alimento sea limitada, y los individuos de mayor calidad (los fieles) sean quienes accedan al pescado. En contraste con este escenario ecológico, el pato azul y los cisnes son especies herbívoras en donde los padres no alimentan a sus crías. Por lo tanto, podría estar ocurriendo que tanto en anseriformes como en aves marinas, las ventajas de la familiaridad se restrinjan al periodo de incubación

Una limitación de nuestro análisis es que únicamente medimos el número de emplumados producidos en el año 2000. La medida más completa sería el número de crías que producen durante su vida y cuantas de éstas llegan a reproducirse. Para esto necesitaríamos las historias de vida completas de cada individuo involucrado. Otro punto que hace difícil detectar las ventajas de la fidelidad a largo plazo es que los bobos de patas azules se "saltan" años reproductivos, es decir, que algunas temporadas reproductivas no establecen nidos en la colonia. Quizás como un efecto de este patrón, la duración promedio del lazo de pareja en el bobo de patas azules de Isla Isabel es de 4-5 años.

Aunque no encontramos ventajas de la fidelidad a largo plazo, nuestros resultados muestran que la proporción de divorcios disminuyó conforme

aumentó el número de años consecutivos que permanecieron fieles las parejas (ver también Black *et al.* 1996). Probablemente, la selección natural está favoreciendo mecanismos que fomenten retener a una misma pareja por varias temporadas reproductivas, de modo que los divorcios ocurren más frecuentemente durante los primeros intentos reproductivos, y una vez establecidos con sus parejas, los individuos se mantienen fieles. Apoyando esta idea, de las 97 parejas que cambiaron de pareja de 1999 al 2000, alrededor del 31% de las hembras y del 38% de los machos eran individuos que se encontraban en su segundo año reproductivo.

La conducta previa a la puesta del primer huevo, muestra que, salvo en la simulación de construcción de nido por parte de los machos, parejas fieles y divorciadas realizaron frecuencias de conductas de cortejo similares. Sin embargo, las parejas fieles copularon 1.57 veces más que las parejas divorciadas. Este resultado puede interpretarse como evidencia de mayor coordinación por parte de las parejas fieles durante el periodo fértil de la hembra, y puede ser ventajoso para ambos sexos. En los machos fieles, la ventaja principal es que con la misma frecuencia de cortejo acceden a un mayor número de cópulas que los machos divorciados y aumentan sus probabilidades de paternidad (Birkhead y Møller 1992). En las hembras fieles, las ventajas de copular frecuentemente con sus parejas podrían ser (1) asegurar la fertilización de sus huevos (Birkhead 1994 en Heeb 2001), (2) reducir el acoso sexual de otros machos e incrementar su éxito de eclosión (Liefjeld 1994 en Heeb 2001) y (3) aumentar la percepción de paternidad y con ello el cuidado parental del macho (Birkhead y Møller 1992).

La frecuencia de conductas extra pareja registradas en este estudio es menor que la reportada en estudios previos con el bobo de patas azules (Osorio-Beristain 1998, Pérez 2000). Esta diferencia se debe, probablemente,

a que nuestros datos se encuentran limitados a la ventana de 5 días antes de la puesta y, de acuerdo con Osorio-Beristain (1998), las cópulas extra pareja tienen su pico máximo entre el día -10 y el día -5, es decir, antes del periodo fértil de la hembra. Para poder evaluar las posibles diferencias en las frecuencias de conductas extra pareja de parejas fieles y divorciadas hacen falta observaciones previas al periodo fértil de las hembras.

En cuanto a la permanencia en el sitio de anidación, en el estudio de Pickering (1989) el tiempo que los albatros *Diomedea exulans* pasan juntos en el territorio parece estar relacionado con la estabilidad de la pareja. Sin embargo, en contraste con los albatros, en el bobo de patas azules no encontramos diferencias entre parejas fieles y divorciadas en tiempo de permanencia juntos en el sitio de anidación. Este resultado puede atribuirse a que los machos del bobo de patas azules incrementan el tiempo que pasan en el nido conforme se acerca la puesta del primer huevo (las ausencias acumuladas durante el día van de 6.3h entre 20 y 15 días antes de la puesta a 2.8h durante los 5 días previos a la puesta; Osorio-Beristain y Drummond 1998, Pérez 2000), y nuestros registros son muy cercanos a la puesta.

De acuerdo con la Hipótesis de La Familiaridad, una ventaja de la fidelidad es reducir los costos en la búsqueda y selección del territorio. En un estudio con el herrerillo común *Parus major*, Lindèn (1990) encontró diferencias en las frecuencias de dispersión de 26 parejas fieles y 10 parejas divorciadas. En el trabajo de Lindèn, se consideró dispersión cuando los individuos se alejaron más de 125m de su nido. En este estudio el 15% de las parejas fieles, el 20% de los machos divorciados y el 80% de las hembras divorciadas se dispersaron. De acuerdo con Lindèn, en el herrerillo común, las parejas fieles y los machos divorciados tendieron a conservar su territorio

pasado mientras que las hembras divorciadas se alejaron de él. Aunque nuestros resultados no muestran diferencias significativas en la dispersión reproductiva de parejas fieles y divorciadas, las parejas fieles tienden a alejarse menos de su nido pasado que las parejas divorciadas; sin embargo no encontramos diferencias entre hembras y machos.

Aunque en este estudio encontramos algunas ventajas reproductivas asociadas a re-aparearse con una pareja conocida en el bobo de patas azules, no podemos descartar que el hecho de que alrededor del 40% de las parejas de una población permanezcan juntas de una temporada reproductiva a la siguiente pueda deberse a otros factores como el azar, la fidelidad al sitio de anidación, o el efecto de establecerse temprano en la temporada. En el bobo de patas azules la fidelidad al territorio pudo haber evolucionado por la calidad del territorio (Osorio-Beristain y Drummond 1993). Puesto que regresar al mismo sitio aumenta la probabilidad de encontrar a la misma pareja durante temporadas reproductivas sucesivas, la fidelidad al sitio de anidación también pudo haber sido seleccionada por los beneficios de la fidelidad a la pareja. Sin embargo, para tener evidencia directa de esto, habría que demostrar que efectivamente la fidelidad a la pareja incrementa el éxito reproductivo. Con los datos de este estudio, no podemos descartar que lo que la selección natural favorece es la llegada temprana a la colonia y con ello el aumento en las probabilidades de encuentro entre individuos. En este caso la fidelidad podría ser un evento azaroso y no adaptativo.

Causas de divorcio

De acuerdo con la Hipótesis de la Incompatibilidad, el éxito reproductivo pasado determina la probabilidad de divorciarse. En este estudio no se encontró ninguna relación entre el número de emplumados producidos en

1999 y la probabilidad de divorciarse en el 2000, es decir que las parejas no se divorciaron más frecuentemente después de un fracaso reproductivo. En este punto, es importante mencionar que no contamos con un registro de las parejas que en 1999 no llegaron a poner huevo, por lo que probablemente nuestros datos están ligeramente sesgados. Por otro lado y al contrario de lo esperado, los miembros de parejas divorciadas no mejoraron su éxito reproductivo con respecto a la temporada anterior. Aunque en estos dos análisis no controlamos la variación debida a la edad y la experiencia de los individuos, nuestros resultados no apoyaron las predicciones de la Hipótesis de La Incompatibilidad como la causa de divorcio en el bobo de patas azules.

En el estudio experimental de Lindèn (1990) en el que se alteraron los tamaños de puesta, las parejas con bajo éxito (nidadas pequeñas y pocas crías emplumadas) se divorciaron más frecuentemente que las parejas con más éxito. Lindèn sugiere que los individuos "utilizan" su éxito reproductivo para evaluar la calidad de sus parejas. Bajo este esquema, resulta difícil separar cuándo una pareja se divorcia porque es "incompatible" y cuándo uno de los miembros evalúa a su pareja como "de baja calidad" ya que en ambos casos el éxito reproductivo parecería ser la medida que lo determina. Con nuestros datos no se puede descartar la posibilidad de que el bajo éxito reproductivo se deba a la baja calidad de una de las dos aves y no a que sean "incompatibles". La única manera para demostrar compatibilidad sería mostrar que los individuos tienen más éxito reproductivo cuando se aparean con otros individuos que no son de mayor calidad (Ens *et al.* 19969).

Una posible causa de divorcio en el bobo de patas azules es la propuesta en la Hipótesis de la Mejor Opción que predice que los divorcios ocurren

cuando un miembro de la pareja es capaz de incrementar su éxito reproductivo apareándose con un individuo de mayor calidad que el actual. En un intento por aproximarnos a las predicciones de la Hipótesis de la Mejor Opción comparamos la condición reproductiva de las primeras y las segundas parejas de machos (hembras 1as= 0.21 ± 0.65 , hembras 2as= -0.05 ± 0.79) y de hembras (machos 1os= -0.05 ± 0.49 , machos 2os= 0.25 ± 0.67). Las diferencias no fueron significativas en el caso de hembras ($t=0.89$, $gl=20$, $p=0.39$, poder de la prueba=0.05) ni de los machos ($t=-1.24$, $gl=20$, $p=0.23$, poder de la prueba=0.05). Sin embargo, habría que analizar otros parámetros como medida de calidad ya que nuestra medida de condición reproductiva no es una medida independiente del éxito reproductivo y como el éxito reproductivo involucra a dos individuos, la condición reproductiva no indica la calidad individual de cada uno de los miembros de la pareja. Algunas medidas de calidad individual frecuentemente utilizadas en otros estudios son la edad, la jerarquía social, la coloración del plumaje, los parámetros morfométricos. Una buena herramienta para evaluar la calidad individual en el bobo de patas azules podría ser la medición de parásitos en los individuos, ya que de acuerdo con Hamilton y Zuk (1982), un posible atributo que buscan los individuos en el sexo opuesto son genes que confieran a las crías resistencia a patógenos, vigor o longevidad.

Al igual que las pardelas de cola corta *Puffinus tenuirostris*, los bobos se "saltan" años reproductivos; es decir, que algunas temporadas reproductivas no establecen nidos en la colonia. Aunque no sabemos por qué lo hacen, los divorcios podrían estar relacionados con incompatibilidad conductual (Bradley *et al* 1990), en otras palabras, la pareja no se sincroniza para llegar el mismo año y al mismo tiempo a la colonia. Este argumento es la causa propuesto en la hipótesis de Las Sillas

Musicales y para ponerlo a prueba en el bobo de patas azules es necesario registrar las secuencias de arribo de los individuos al territorio reproductivo y relacionar la asincronía de llegada con los eventos de divorcio.

Para discutir sobre los cambios de pareja en una misma temporada es necesario recordar nuestro criterio para definir a una pareja. En este estudio se consideró pareja a una hembra y un macho que aún no tuvieran huevos y que cortejaron juntos y defendieran un territorio común durante dos días. Encontramos que la mitad de los individuos que cambiaron de pareja lo hicieron antes de poner huevos. Esto es consistente con la propuesta de Johnston y Rayder (1987) quienes predijeron que los cambios de pareja en una misma temporada ocurrirían durante los apareamientos tempranos, cuando los "errores" en la elección de pareja son detectados. En el bobo de patas azules, podría ocurrir que, durante los apareamientos tempranos en la temporada, los individuos estén evaluando a sus parejas y su posible coordinación con ellas, de modo que cambiar de pareja podría ser un resultado del balance entre la evaluación de la pareja y la probabilidad de encontrar otra pareja a tiempo. Por otro lado, Birkhead y Møller (1992) apuntaron que los cambios de pareja en una misma temporada son una estrategia de los machos para incrementar su éxito reproductivo a través de la paternidad extra-pareja. De acuerdo con ellos, los machos inician el rompimiento del lazo de pareja tempranamente aumentando así sus oportunidades de fertilizar los huevos de más de una hembra. Sin embargo, como en nuestro estudio no tenemos datos sobre la paternidad de los nidos (e incluso nuestros registros de actividad extra-pareja son limitados), no tenemos evidencia de que los cambios de pareja en una misma temporada cumplan esa función.

Respecto al estatus reproductivo, encontramos que (1) la mayoría de los individuos que cambiaron de pareja eran individuos de primera reproducción y (2) que, al contrario de lo esperado, no cambiaron de pareja en favor de individuos más experimentados. Estos dos resultados podrían indicar que la inexperiencia reproductiva promueve la probabilidad de cambiar de pareja en el bobo de patas azules. Lo que podría estar ocurriendo es que durante los primeros años reproductivos los individuos aprendieran a desarrollar la coordinación de pareja necesaria para lograr un evento reproductivo exitoso (desde la llegada al sitio de anidación hasta la puesta de un nido y la incubación de los huevos); una vez "entrenados" los individuos establecerían una pareja y procurarían mantenerla durante varias temporadas reproductivas.

El papel del divorcio

La pieza clave para entender las ventajas reproductivas de los divorcios es identificar al individuo que toma la decisión de divorciarse (Choudhury 1995, Black 1996). Como se menciona en la introducción, el papel de las hembras en el mantenimiento o rompimiento del lazo de pareja ha recibido mucha atención recientemente (Cècilly *et al.*, 2000), y en varios estudios (Dhont y Adriaensen, 1994; Otter y Ratcliffe, 1996; Bried *et al.* 1999; Desrochers y Magrath, 1996) existe evidencia indirecta de que son las hembras quienes inician el divorcio. Identificar al individuo que toma la decisión de divorciarse es sumamente complicado; generalmente, en los estudio de divorcios, la evaluación para determinar qué individuo decide divorciarse se basa en quién se aleja más del territorio, quién se aparea antes, y quién mejora su éxito reproductivo. En el bobo de patas azules no existen datos sólidos que permitan apoyar o descartar el activo papel de las hembras en los divorcios. Sin embargo, en las tres separaciones que se registraron en la temporada 2000 fueron las hembras quienes

abandonaron el sitio de cortejo antes de la puesta dejando a los machos solos. Dos de las tres hembras desertoras se aparearon nuevamente con otros machos y pusieron huevos aunque no emplumaron ninguna cría. Por su parte, los machos abandonados cortejaron intensamente con las hembras vecinas y solamente uno de ellos encontró una nueva pareja con la que estableció un nido.

La consideración de los divorcios como estrategias adaptativas de los individuos no es del todo evidente en el bobo de patas azules. Aunque no sabemos cuál es la función del divorcio en esta especie, los resultados obtenidos no detectan una ventaja evidente al divorciarse: en la muestra de 34 hembras y 32 machos divorciados, los individuos no mejoraron su éxito reproductivo con respecto a la temporada anterior. De hecho, el que las parejas permanezcan juntas aunque hayan tenido un fracaso reproductivo previo apoya La Hipótesis de la Familiaridad, es decir, que a largo plazo, cambiar de pareja sería menos benéfico que quedarse con ella durante varios años (Cooke *et al.* 2000). Sin embargo, las ventajas del divorcio podrían expresarse en aspectos más "sutiles" del éxito reproductivo; por ejemplo, en las hembras, las ventajas del divorcio podrían ser beneficios genéticos y/o energéticos (los cuales no fueron medidos en este estudio). Los beneficios genéticos producto de un divorcio ocurrirían cuando los individuos cambiaran de parejas a favor de individuos de más calidad (buenos genes), y se reflejarían en la calidad de las crías (más que en el número de crías emplumadas). Esta estrategia de divorcio sería más común cuando las cópulas extra pareja fueran limitadas, que podría ser el caso del bobo de patas azules ya que las hembras evitan copular con un macho extra en presencia del propio (Osorio-Beristain, 1998). En este caso, la calidad de las crías, podría ser un aspecto relevante en el incremento del éxito reproductivo (Cécilly *et al.*, 2000). En particular,

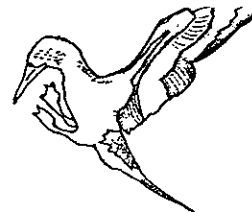
en el bobo de patas azules podría evaluarse la calidad de las crías cuantificando parámetros de su éxito reproductivo, tales como la edad a la primera reproducción y el número de emplumados que producen.

Los beneficios energéticos de un divorcio se producirían cuando la hembra cambiara de pareja a favor de un macho que fuera buen proveedor. De esa forma, la hembra disminuiría los costos de su inversión parental. En este caso, la cantidad de inversión parental de cada uno de los sexos podría ser otro beneficio que las hembras obtienen del divorcio. Para evaluar la inversión parental en el bobo de patas azules podrían estudiarse las diferencias en el tiempo de incubación de parejas fieles y divorciadas y las frecuencias de alimentación a las crías. Otra explicación podría ser que las ventajas del divorcio no sean inmediatas. Por ejemplo, en algunas especies longevas, se requieren de varios intentos reproductivos antes de que las hembras aumenten su éxito reproductivo con una nueva pareja (Cécilly et al., 2000). Sin embargo, en este caso resulta difícil separar cuándo dos individuos aumentan su éxito reproductivo porque se van familiarizando entre ellos o cuándo este incremento es un efecto no inmediato del divorcio o una combinación de ambos factores.

Como se ha visto aquí, las hipótesis de los divorcios no son excluyentes entre sí, y podría ocurrir que estuvieran actuando al mismo tiempo. Por ejemplo, un macho de una pareja con bajo éxito reproductivo previo retrasa su llegada al sitio de anidación por enfermedad o falta de vigor (baja calidad), y este retraso promueve que, en su ausencia, la hembra se aparee con otro individuo. ¿Cuál sería la causa de divorcio que está operando en este caso? ¿Incompatibilidad? ¿Mejor Opción? ¿Sillas Musicales? Para determinar las razones de por qué los individuos se divorcian hacen falta estudios futuros que incluyan observaciones

conductuales detalladas desde que los individuos llegan al territorio reproductivo hasta la elección de pareja y el desempeño en la incubación y la crianza. Adicionalmente, hacen falta estudios cuyas metodologías y manipulaciones permitan evaluar la calidad individual de las aves involucradas, su edad y su experiencia reproductiva.

Nuestros resultados sugieren que en el bobo de patas azules la fidelidad a la pareja presenta ventajas reproductivas durante el periodo de incubación. Aunque la causa de divorcio en el bobo de patas azules y su posible valor adaptativo aún no quedan comprendidos, la Hipótesis de la Incompatibilidad parece no estar operando en esta especie.



Conclusiones

- En la temporada reproductiva 2000, alrededor del 40% de las parejas del bobo de patas azules permanecieron fieles de 1999 al 2000 y el 31% se divorciaron.
- En este trabajo encontramos ventajas reproductivas derivadas de permanecer con una pareja conocida durante varias temporadas reproductivas. Nuestros resultados muestran que las parejas fieles se establecieron 8 días más temprano que las parejas divorciadas, tuvieron mayor éxito de eclosión y copularon con mayor frecuencia durante el periodo fértil de la hembra. Estas ventajas reproductivas a corto plazo pueden atribuirse a una buena coordinación de pareja.
- Al contrario de lo esperado, no encontramos diferencias en el número de emplumados producidos por parejas fieles y divorciadas en el año analizado. Tampoco encontramos una relación positiva entre el éxito reproductivo y la duración del lazo de pareja. Quizás una vez eclosionadas las crías, la probabilidad de sobrevivencia de la nidada está más relacionada con factores ecológicos que con el desempeño de la pareja en el cuidado parental. Sin embargo, la proporción de divorcios disminuyó con el número de años juntos, lo que sugiere que hay ventajas de la fidelidad a largo plazo.
- No encontramos diferencias en las pautas conductuales (cortejo, defensa de territorio, permanencia en el sitio de anidación y distancia reproductiva) de parejas fieles y divorciadas. Sin embargo hacen falta estudios detallados al respecto ya que nuestros registros de conducta se limitan a la ventana de 5 días antes de la puesta.
- Aunque el papel adaptativo de los divorcios en el bobo de patas azules aún no queda comprendido, la Hipótesis de la Incompatibilidad no parece estar operando en esta especie.

Bibliografía

- Bart, J y Tornes, A.** (1989). Importance of monogamous male-birds in determining reproductive success. *Behavioural Ecology and Sociobiology* 24:109-116.
- Bensch, S. y Hasselquist, D.** (1991). Territory infidelity in the polygynous great reed warbler *Acrocephalus arundinaceus*: The effect of variation in territory attractiveness. *Journal of Animal Ecology* 60, 857-71.
- Birkhead, T y Møller, A.** (1992). Sperm competition in birds. Academic Press: Londres
- Birkhead, T y Møller, A.** (1996). Monogamy and sperm competition in birds. En Black, J. (1996). *Partnerships in birds: The study of monogamy*. Oxford UP, Oxford.
- Black, J.** (1996). Introduction: Pairbonds and partnerships. En Black, J. (1996). *Partnerships in birds: The study of monogamy*. Oxford UP, Oxford.
- Black, J.** (1996). *Partnerships in birds: The study of monogamy*. Oxford UP, Oxford.
- Black, J., Choudhury, S. y Owen, M.** (1996). Do Barnacle Geese benefit from lifelong monogamy?. En Black, J. (1996). *Partnerships in birds: The study of monogamy*. Oxford UP, Oxford.
- Bradley, J.S., Wooler, R.D., Skira, I.J., y Serventy, D.L.** (1990). The influence of mate retention and divorce upon reproductive success in short-tailed shearwaters *Puffinus tenuirostris*. *Journal of Animal Ecology*, 59, 487-96.
- Burley, N.** (1986). Sexual selection for aesthetic traits in species with biparental care. *American Naturalist*. 127: 415-45.
- Bried, J., Jiguet, F. y Jouventin, P.** (1999). Why do Aptenodytes penguins have high divorce rates. *The Auk* 116(2), 504-12.
- Callum, S. y Coulson, J.** (1988). Reproductive success of kittiwake gulls *Rissa tridactyla*. En Clutton-Brock, T.H. (1988). *Reproductive success*. University Press of Chicago, Chicago.

Catry, P., Ratcliffe, N. y Furness, R. (1997). Partnerships and mechanism of divorce in the Great Skua. *Animal Behaviour*, 54:1475-82.

Cézilly, F., Prèault, M., Dobois, F., Faivre, B. y Patris, B. (2000). Pairbonding in birds and the active role of females: a critical review of the empirical evidence. *Behavioural Processes* 51, 83-92.

Clutton-Brock, T.H. (1988). *Reproductive success*. University Press of Chicago, Chicago.

Choudhury, S. (1995). Divorce in birds: A review of the hypotheses. *Animal Behaviour*, 50, 413-29.

Cooke F., Smith CM., Robertson GJ y Boyd WS. (2000). Long-term pairbonds in Harlequin Ducks. *Condor*, 102(1):201-5.

Crawley, M. (1993). *Methods in Ecology*. GLIM for ecologists. Blackwell Scientific Publications.

Darwin, C. (1871). *The descent of man and selection in relation to sex*. John Murray, London.

Davies, N.B. (1992). *Dunnock behaviour and social evolution*. Oxford University Press, Oxford.

Dawkins R., Carlisle TR. (1976). Parental Investment, mate desertion and a fallacy. *Nature* 262: 131-32.

D' Alba Liliana (2001). Asignación de recursos en huevos y sobrevivencia de crías en el bobo de patas azules *Sula nebouxii*. Tesis de licenciatura, Universidad Autónoma del Estado de México, Mexico.

Desrochers, A. y Magrath, R. (1996). Divorce in the European blackbird: seeking greener pastures? En Black, J. (1996). *Partnerships in birds: The study of monogamy*. Oxford UP, Oxford.

Dhont, A y Adriaensen F. (1994). *Causes and effects of divorce in the blue tit *Parus caeruleus**. *Journal of Animal Ecology*, 67, 979-987.

Drummond, H. González E. y Osorno J. (1986). Parent-offspring cooperation in the blue-footed booby *Sula nebouxii*: social roles in infanticidal brood reduction. *Behaviour, Ecology and Sociobiology*, 19, 365-62

- Emslie, S.D., Sydeman, W.J. y Pyle, P.** (1992). The importance of mate retention and experience on breeding success in Cassin's auklets *Ptychoramphus aleuticus*. *Behavioural Ecology*, 3, 189-95.
- Ens, B. Safriel, U. y Harris, M.** (1993). Divorce in the long-lives monogamous oystercatcher, *Haematopus ostralegus*: Incompatibility or choosing the better option?. *Animal Behaviour*, 45, 1199-1217.
- Ens, B. Choudhury, S. y Blak, J.** (1996). Mate fidelity and divorce in monogamous birds. En Black, J. (1996). *Partnerships in birds: The study of monogamy*. Oxford UP, Oxford.
- Gacía, A y Saavedra T.** (1997). Variación Interanual en el éxito reproductivo del bobo de patas azules *Sula nebouxii* y sus implicaciones en la reducción facultativa de la nidada. Tesis de licenciatura. UNAM.
- Gibson, R y Langen, T.** (1996). How do animals choose their mates?. *Trends in Ecology and Evolution* 11, No 11, 468-70.
- Gil, D y Graves, J.** (1999). Male attractiveness and differential testosterone investment in zebra finch eggs. *Science* 286: 126-128.
- González-Solís, J., Becker, P. y Welden, H.** (1999). Divorce and asynchronous arrival in common terns *Sterna hiriundo*. *Animal Behaviour*, 58, 1123-29.
- Gowaty, P** (1995). Field studies of parental care in birds: new data focus questions variation among females.
- Gowaty, P.** (1996). Battles of the sexes and the origins of monogamy. En Black, J. (1996). *Partnerships in birds: The study of monogamy*. Oxford UP, Oxford.
- Guerra, M y Drummond, H.** (1995). Reversed sexual size dimorphism and parental care: minimal division of labour in the blue-footed booby. *Behaviour*, 132, 479-96.
- Halliday TR.** (1983). Mate choice. En Bateson P. (1983). *Mate Choice*. Cambridge university Press, Cambridge.
- Hamilton, W.D. y Zuk, M.** (1982). Heritable true fitness and bright birds: A role of parasites. *Science*, 218, 384-87

Heeb, P. (2001). Pair copulation frequency correlates with female reproductive performance in the Tree Sparrows *Passer montanus*. *Journal of Avian Biology*. Vol 32. 120-126.

Johnston, V., y Ryder, J. (1987). Divorce in Larids: a Review. *Colonial Waterbirds* 10(1), 16-26.

Lack, D. (1968). *Ecological adaptations for breeding in birds*. Chapman y Hall, London.

Lindén, M. (1990). Divorce in great tits: Chance or choice? An experimental approach. *The American Naturalist*, Vol138, No 4, 1040-48.

McNamara, J y Forslund, P. (1996). Divorce rates in birds: Predictions from an optimization model. *The American Naturalist*, 147, No 4, 609-40.

Nelson, J. (1978). *The Sulidae: gannets and boobies*. Oxford University Press, Oxford.

Ollason J.C. y Dunnet, G.M. (1988). Age, experience and other factors affecting the breeding success of the fulmar *Fulmarus glaciaris* in Orkney. *Journal of Animal Ecology*, 47, 961-76.

Osorio-Beristain, M y Drummond, H. (1993). Natal dispersal and deferred breeding in the blue-footed booby. *The Auk* 110(2):234-39.

Osorio-Beristain, M y Drummond, H. (1998). Non aggressive mate-guarding in the blue-footed booby: A balance of female and male control. *Behaviour Ecology and Sociobiology*, 47, 307-15.

Osorio-Beristain, M y Drummond, H. (2001). Males boobies expel eggs when paternity is in doubt. *Behavioural Ecology* 12:16-21.

Osorio-Beristain, M. (1998). *Tácticas de apareamiento en ambos sexos del bobo de patas azules *Sula nebouxii**. Tesis doctoral. UNAM.

Offer, K., y Ratcliffe, L. (1996). Female initiated divorce in a monogamous songbird abandoning mates for males of higher quality. *Proceedings of the Royal Society, London* B263, 351-54

Perez D. (2000). *Tactics, effectiveness and avoidance of mate-guarding in the blue-footed booby *Sula nebouxii**. Tesis de Maestría. UNAM.

Perrins, C.M. y McCleery, R. H. (1985). The effect of age and pair-bond on the breeding success of Great Tits *Parus major*. *Ibis*, 127, 306-15.

Perrins, C.M. y McCleery, R. H. (1988). Life time reproductive success of Great Tits *Parus major*. En Clutton-Brock, T.H. (1988). *Reproductive success*. University Press of Chicago, Chicago.

Pickering, S.P.C. (1989). Attendance patterns and behaviour in relation to experience and pair bond formation in the Wandering Albatross *Diomedea exulans* at South Georgia. *Ibis*, 131, 183-95.

Pomiankowsky, A. (1990). How to find the top male?. *Nature*, 347, 616-17.

Rees E., Lievesley P., Petiffor R. y Perrins C. (1996). Mate fidelity in swans, a intraspecific comparison. En Black, J. (1996). *Partnerships in birds: The study of monogamy*. Oxford UP, Oxford.

Rowley, I. (1983). Re-mating in birds. En Bateson P. (1983). *Mate Choice*. Cambridge university Press, Cambridge.

Schlinger, B, Soma, K y Saldanha, C. (2001). Advances in avian behavioural Endocrinology. *The Auk* 118: 283-287.

Scoff, D. (1988). Breeding success in Bewick's Swan. En Clutton-Brock, T.H. (1988). *Reproductive success*. University Press of Chicago, Chicago.

Siegel S. (1991). Estadística no paramétrica aplicada a las ciencias de la conducta. Ed. Trillas. México.

Sokal, R. y Rohlf, F. (1981). *Biometry*. Freeman y Company. New York, E.U.

Torres, R. y Drummond, H. (1999). Variably male-biased ratio in a marine bird with females larger than males. *Oecologia* 118:16-22.

Trivers, R. (1972). Parental Investment and Sexual selection. En sexual selection and descent of man. Ed Campbell. Aldhine-Atherton. Chicago.

Van Noorwijk, A. y Van Balen, J. (1988). The Great Tit *Parus major*. En Clutton-Brock, T.H. (1988). *Reproductive success*. University Press of Chicago, Chicago.

Weatherhead, P.J. y Robertson, R.J. (1979). Offspring quality and the polygyny threshold: The sexy son hypothesis. *American Naturalist*, 113, 201-08.

Wickler, W. y Seibt, U. (1983). Monogamy: an ambiguous concept. In *Mate choice* (ed. P. Bateson), pp.35-50. Cambridge University Press, Cambridge.

Williams M., y McKinney F. (1996). Long-term monogamy in a river specialist Blue Duck. En Black, J. (1996). *Partnerships in birds: The study of monogamy*. Oxford UP, Oxford.

Wooler, R.D., Bradley, J. S., Skira, I.J., y Serventy, D.L. (1989). Short-tailed shearwater. In *Lifetime reproductive success in birds* (ed. I. Newton), pp. 405-17. Academic Press, London.

Wooler, R.D., Bradley, S. (1996). Monogamy in a long-lived seabird: the Short-tailed shearwater. En Black, J. (1996). *Partnerships in birds: The study of monogamy*. Oxford UP, Oxford.

Woolfenden, G.E. y Fitzpatrick, J.W. (1988). *Components of lifetime reproductive success in the Florida Scrub Jay*. En Clutton-Brock, T.H. (1988). *Reproductive success*. University Press of Chicago, Chicago.

* * *

Todas las ilustraciones de los bobos fueron tomadas de:

Nelson, J. (1978). *The Sulidae: gannets and boobies*. Oxford University Press, Oxford.