

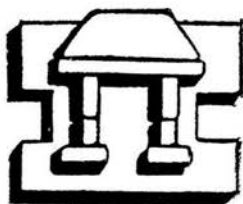


**UNIVERSIDAD NACIONAL AUTONOMA
DE MEXICO**

FACULTAD DE ESTUDIOS SUPERIORES
IZTACALA

ESTRATEGIAS DE APAREAMIENTO EN AMBOS
SEXOS DEL BOBO DE PATAS AZULES (*Sula nebouxii*).

**REPORTE DE TERCERA ETAPA: MODULAR
QUE PARA OBTENER EL TITULO DE:
B I O L O G A
POR DESEMPEÑO ACADÉMICO
P R E S E N T A :
ERIKA JAZMIN DELGADO DE LA TORRE**



IZTACALA

DIRECCION: DRA. MARIA DEL CORO ARIZMENDI ARRIAGA

2 0 0 2



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.



U.N.A.M. CAMPUS



UNAM IZTACALA

FACULTAD DE ESTUDIOS SUPERIORES
IZTACALA



IZTACALA

JEFATURA DE LA CARRERA DE BIOLOGIA

del 2002.

DR. FELIPE TIRADO SEGURA
DIRECTOR
PRESENTE.

Atención Lic. América Landa Romero
Jefa de la Unidad de Administración Escolar.

Los abajo firmantes, miembros de la Comisión Dictaminadora del trabajo de:

DESEMPEÑO ESCOLAR

Titulado "Tácticas de apareamiento en ambos sexos del bobo de patas azules (*Sula nebouxi*)"

Que presenta el pasante de Biología **ERIKA JAZMIN DELGADO DE LA TORRE**

Para obtener el título de Biólogo.

Informan que después de haber revisado cuidadosamente el trabajo, consideramos que reúne las características de calidad académica que se requieren para aspirar a la obtención del título citado, razón por la cual otorgamos nuestros votos aprobatorios para la presentación del examen profesional correspondiente.

GRADO	NOMBRE	FIRMA	CARGO
M EN C	RAFAEL CHAVEZ LOPEZ		Presidente
DRA.	MA. DEL CORO ARIZMENDI ARRIAGA		Vocal
M EN C	JONATHAN FRANCO LOPEZ		Secretario
BIOL.	LETICIA ESPINOSA AVILA		Suplente
BIOL.	ANGEL MORAN SILVA		Suplente

Con base en lo anterior solicito su autorización para que los profesores que otorgan los votos aprobatorios funjan como sinodales del examen profesional en el cargo anotado, y a la Administración Escolar otorgue la fecha para la Réplica Oral del trabajo presentado.

Atentamente
"Por mi raza hablará el espíritu"

Dr. Sergio Vaca Pacheco
Jefe de la Carrera

VoBo Dr Felipe Tirado Segura
Director



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO
DIRECCIÓN GENERAL DE ADMINISTRACIÓN ESCOLAR
HISTORIA ACADÉMICA

19/FEB/97

ALUMNO DELGADO DE LA TORRE ERIKA JAZMIN NÚMERO DE CUENTA 9353366-7 PÁGINA 1 DE 1
PLANTEL E.N.E.P. IZTACALA BIOLOGIA CLAVE 303 AÑO DE INGRESO 93
CARRERA O TURNO BIOLOGO MODULAR CLAVE 25 ACTUALIZADA AL PERIODO 97-1

AVANCE EN CREDITOS			ASIGNATURAS		
OBLIGATORIOS	400	DE 400	100.00 %	APROBADAS	18
OPTATIVOS	0	DE 0	0.00 %	NO APROBADAS	0
TOTALES	400	DE 400	100.00 %	TOTAL	18
				PROMEDIO	9.33

CLAVE PLANTEL	CLAVE ASIGNATURA	CREDITOS	NOMBRE DE LA ASIGNATURA	CALIFICACION	TIPO DE EXAMEN	PERIODO	FOLIO ACTA	GRUPO	NUMERO	
									ORD.	EXTRA ORD.
PRIMER SEMESTRE										
303	1100	20	MODELOS FISICOQUIM EN BIOLÓG	B	OR	93-1	1633600	1105	1	
303	1101	10	MODELOS MATEMATICOS I	MB	OR	93-1	1633607	1105	1	
303	1102	20	LAB DE METOD CIENTIFICA I	B	OR	93-1	1633614	1105	1	1
SEGUNDO SEMESTRE										
303	1200	20	BIOMOLECULAS	B	OR	93-2	1698737	2205	1	
303	1201	10	MODELOS MATEMATICOS II	MB	OR	93-2	1698743	2205	1	
303	1202	20	LAB DE METOD CIENTIFICA II	MB	OR	93-2	1698749	2205	1	
TERCER SEMESTRE										
303	1300	30	PROC DE REGUL EN LOS ORGANIS	B	OR	94-1	1741813	1305	1	
303	1301	20	LAB DE METOD CIENTIFICA III	B	OR	94-1	1741817	1305	1	
CUARTO SEMESTRE										
303	1400	30	PROC DE ESPEC Y DIVER AN Y VE	MB	OR	94-2	1793210	2405	1	
303	1401	20	LAB DE METOD CIENTIFICA IV	MB	OR	94-2	1793214	2405	1	
QUINTO SEMESTRE										
303	1500	30	PROC DE REGUL EN SIST ECOLOGIC	MB	OR	95-1	1849687	1505	1	
303	1501	20	LAB DE METOD CIENTIFICA V	B	OR	95-1	1849691	1505	1	
SEXTO SEMESTRE										
303	1600	20	LAB DE INV CIENT Y TECNO. I	MB	OR	95-2	1908749	2605	1	
303	1612	30	MODULO 14 3 CURSOS MONOGR.	MB	OR	96-1	1956683	1605	1	
SEPTIMO SEMESTRE										
303	1700	20	LAB DE INV CIENT Y TECNO II	MB	OR	96-1	1956684	1705	1	
303	1716	30	MODULO 16 3 CURSOS MONOGR.	MB	OR	96-2	2034268	2705	1	
OCTAVO SEMESTRE										
303	1800	20	LAB DE INV CIENT Y TECNO III	MB	OR	96-2	2034269	2805	1	
303	1813	30	MODULO 18 3 CURSOS MONOGR.	MB	OR	97-1	2078022	1805	1	

Resúmen.	4
Introducción General.	5
Sistema de apareamiento del bobo de patas azules.	8
Estrategias de apareamiento : hipótesis para ambos sexos.	9
Hipótesis para ambos sexos en las estrategias de apareamiento	10
Lugar de estudio	11
Primer Capítulo	
Efecto de la sincronía reproductiva entre vecinos, en las estrategias de apareamiento de ambos sexos del bobo de patas azules.	14
Segundo Capítulo	
Efecto del éxito reproductivo de los machos, en las estrategias de apareamiento de las hembras.	29
Tercer Capítulo	
Los machos del bobo de patas azules rechazan los huevos cuando la paternidad está en duda.	38
Conclusión General.	54
Referencias	56
Agradecimientos.	60

Índice de Figuras

Página

Figura 1a	Proporción de machos que cortejaron extra-pareja (n = 18 / 32 machos) en relación al número de vecinas sincrónicas, durante 10 días previos a la puesta.	19
Figura 1b	Proporción de machos que copularon extra-pareja (n = 10 / 32 machos) en relación al número de vecinas sincrónicas, durante 10 días previos a la puesta.	20
Figura 2	Tasa de cortejo extra-pareja de los machos antes del SPF de su consorte en relación al número de vecinas sincrónicas (n = 18 machos).	21
Figura 3	Tasa de cortejo intra-pareja de los 32 machos observados durante el SPF de su consorte en relación al número de vecinos sincrónicos.	23
Figura 4	Tasa de cortejo extra-pareja de las hembras antes de su SPF en relación al número de vecinos sincrónicos (n = 19 hembras).	25
Figura 5	Tasa de cópulas extra-pareja de las hembras antes de su SPF en relación al número de vecinos sincrónicos (n = 16 hembras).	26
Figura 6	Proporción de machos experimentales que rechazaron el Primer huevo puesto en relación al día de aislamiento inducido.	49
Mapa 1	Localización de la Isla Isabel con respecto a continente y fisonomía de la Isla.	11

Primer Capítulo

Tabla 1.	Intervalos con cortejo extra-pareja ($\bar{x} \pm de$, rango) de los machos promiscuos y frecuencia de cópulas extra-pareja ($\bar{x} \pm de$, rango) de los machos promiscuos durante los dos períodos analizados.	21
Tabla 2.	Intervalos con cortejo intra-pareja ($\bar{x} \pm de$, rango) de los machos promiscuos y los fieles, y frecuencia de cópulas intra-pareja ($\bar{x} \pm de$, rango) de los machos promiscuos y los no promiscuos durante los dos períodos analizados. Se compara la conducta entre ambos períodos, y además entre ambos tipos de macho.	22
Tabla 3.	Intervalos con cortejo extra-pareja ($\bar{x} \pm de$, rango) de las hembras promiscuas y frecuencia de cópulas extra-pareja de las hembras promiscuas durante los períodos analizados.	24

Segundo Capítulo

Tabla 4.	Tasa por hora de cortejo mutuo ($\bar{x} \pm de$, rango) del macho extra y la pareja del tiempo total de la hembra promiscua en el área de observación. Eficacia del cortejo para copular ($\bar{x} \pm de$, rango) del macho extra y la pareja.	34
Tabla 5.	Éxito reproductivo ($\bar{x} \pm de$, rango actual (1996) y pasado (entre 1989 y 1995) del macho adicional y la pareja de las hembras promiscuas.	35

Tercer Capítulo

Tabla 6.	Condición corporal de 17 machos experimentales y 17 machos control en el momento de ser capturados para su aislamiento.	45
Tabla 7.	Tasa de cortejos extra-pareja y cópulas extra-pareja ($\bar{x} \pm sd$) en 17 hembras experimentales y 17 hembras control el día en que su pareja fue removida, y el promedio de los días previos y posteriores a la ausencia inducida.	46
Tabla 8.	Mediciones de posible resguardo de pareja y del resguardo de paternidad en 12 parejas empatadas de machos experimentales y machos control en el mismo día con respecto al ciclo reproductivo de sus parejas sociales.	47
Tabla 9.	Comparación entre 7 machos experimentales que rechazaron el primer huevo puesto por sus parejas sociales y 10 machos control que no rechazaron el primer huevo puesto.	48

ESTRATEGIAS DE APAREAMIENTO EN AMBOS SEXOS DEL BOBO DE PATAS AZULES

(*Sula nebouxii*).

RESÚMEN

Los apareamientos extra- pareja son comunes en especies de aves socialmente monógamas, lo que promueve el desarrollo de estrategias en ambos sexos para asegurar la fertilización y la paternidad de las crías. Los conflictos de interés derivados de las cópulas extra-pareja son inevitables suponiendo que ambos sexos difieren en lo que ganan o pierden por determinados apareamientos. Las hembras al aparearse con más de un macho (su consorte y macho (s)adicional(es)), promueven la competencia espermática entre los machos para la fecundación. Dada la posibilidad de competencia espermática, se justifica que los machos copulen frecuentemente con la misma hembra. Otras adaptaciones son el resguardo de la pareja para evitar actividad extra-pareja por parte de la hembra y el desarrollo de estructuras en el tracto reproductivo de las hembras para almacenar espermatozoides que les da la posibilidad de controlar su fecundación.

En el ave colonial bobo de patas azules (*Sula nebouxii*), se investigó la influencia de las variables demográficas y sociales en las Estrategias de apareamiento de ambos sexos. Particularmente, se analizó la influencia de la sincronía reproductiva entre las parejas vecinas sobre el comportamiento sexual extra-pareja de machos y hembras, y sobre el resguardo de la pareja por el macho.

Además se analizó la influencia del éxito reproductivo de los machos en su éxito en copular con hembras vecinas, y la influencia de certeza de paternidad del macho (percepción de paternidad) en su inversión paterna en la puesta. Para las aves coloniales se ha sugerido que la sincronía reproductiva entre vecinos cercanos promueve las cópulas extra-pareja. En áreas de parejas vecinas sincrónicas y de densidad variable, se registraron las frecuencias de cortejo y de cópulas extra-pareja de ambos sexos, y los patrones de resguardo de la pareja por los machos (cortejo y cópulas con la consorte). Todas las aves estudiadas estuvieron previamente anilladas. Las actividades extra-pareja por ambos sexos aumentaron al incrementarse el número de vecinos sincrónicos del sexo opuesto. Sin embargo, la sincronía reproductiva limitó la oportunidad para los machos de cortejar y copular extra-pareja durante el supuesto período fértil (SPF) de su consorte (los 5 días previos a la puesta), ya que en éste período aparentemente la resguardaron.

Por otro lado, factores como el éxito reproductivo de los machos no se correlacionaron con su éxito para copular extra-pareja con las hembras vecinas. Aunque la certeza de paternidad fue un factor social determinante en la inversión paterna en el primer huevo puesto por la consorte. Se capturaron y aislaron 17 machos experimentales (durante el supuesto período fértil) y a 17 machos control (antes del supuesto período fértil), como consecuencia el 41% de los machos experimentales eliminaron el primer huevo de su consorte sin incubarlo. Aparentemente los machos redujeron drásticamente la inversión parental del huevo que presumiblemente tuvo elevada probabilidad de haber sido fertilizado por otro macho.

INTRODUCCIÓN GENERAL

La diversidad de sistemas de apareamiento encontrados en la naturaleza es uno de los aspectos más interesantes de la conducta animal. Gran parte de ésta diversidad está siendo entendida actualmente bajo el paradigma de que los sistemas de apareamiento son el reflejo de la conducta de los individuos compitiendo para maximizar su éxito reproductivo (Davies 1992).

El conocimiento reciente de la evolución de los sistemas de apareamiento se basa en el análisis de las asociaciones sociales y genéticas entre machos y hembras en diferentes condiciones ecológicas (Thornhill y Alcock 1983; Clutton-Brock 1991; Davies 1991). Por lo anterior, ahora se sabe que los lazos de pareja macho-hembra no siempre reflejan las combinaciones de apareamiento ni de parentesco entre individuos (Gowaty 1983).

Así, tenemos que en muchas especies de aves, durante una temporada reproductiva, los individuos de ambos sexos pueden copular fuera de la pareja formada por un macho y una hembra, con fines de crianza (promiscuidad) (Birkhead y Moller 1992). Como consecuencia, en especies de aves con cuidado biparental (el 90% de todas las especies aviares; Lack 1968), se reportan proporciones de nidadas con más de un padre que varían de 0% a 89% en las poblaciones (Birkhead y Moller 1992; Gowaty 1996). Esta variación refleja diferencias individuales de comportamiento y diferencias específicas del ambiente. Esto es, el sistema de apareamiento de una población es el reflejo de las Estrategias reproductivas de los individuos, machos y hembras, bajo las restricciones de su ambiente.

A pesar de que los sistemas de apareamiento en aves han sido muy estudiados, todavía faltan datos sobre los factores ecológicos que influyen en las Estrategias de apareamiento de los individuos, y de cual es el sexo que controla el apareamiento. Por ejemplo, se sugiere que la sincronía limita la oportunidad de "buscar" cópulas extra-pareja en los machos. Se argumenta que los machos deberían resguardar a su pareja durante su período fértil para evitar que otro macho parasite su inversión paterna y así proteger su paternidad (Parker 1970, 1974). Si todas las hembras de la vecindad son fértiles alrededor de las mismas fechas, los machos pareados tendrían poca oportunidad de obtener cópulas extra-pareja fuera del período fértil de su pareja (Westneat *et al.* 1990). Este argumento es comparable con la hipótesis de Emlen y Oring (1977), que propone que la anidación sincrónica conduce a un sistema socialmente monógamo; si las hembras anidan sincrónicas, se reduce el potencial de los machos de monopolizar a múltiples hembras.

Por el contrario, Stutchbury y Morton (1995) sugieren que la anidación sincrónica incrementa en los individuos de ambos sexos la oportunidad para copular extra-pareja. Desde el punto de vista del macho, los beneficios de "buscar" cópulas extra-pareja serán más altos cuando la competencia entre ellos por acceder a hembras sea menos intensa debido a que varias son fértiles alrededor de las mismas fechas.

Desde el punto de vista de la hembra, si ésta se beneficia por copular extra-pareja con machos de alta calidad, entonces la anidación densa y sincrónica le ofrece la oportunidad para evaluar a más de un macho simultáneamente mediante comparación directa (Wagner 1992).

Otro factor que influye en las Estrategias de apareamiento de los individuos es la calidad de la pareja relativa a la de los individuos con los que potencialmente se puede copular extra-pareja o formar otro enlace de pareja. De hecho, se sugiere que la evolución de las cópulas extra-pareja descansa en la existencia de variación en la calidad de los individuos de la población y en la existencia de competencia intrasexual por parejas (Choundhury 1995). La competencia por pareja junto con limitaciones de la ecología reproductiva, o de habilidades cognoscitivas para discriminar entre alternativas, restringe a los individuos a apareamiento subóptimos (Moller 1994; Choundhury 1995). Así, os individuos forzados por su situación particular a una posición reproductiva subóptima pueden mejorarla a través de copular extra-pareja con individuos de mayor calidad que su pareja. Esto podría ser particularmente cierto en especies donde las oportunidades de cambiar de pareja o de divorciarse son limitadas por la falta de parejas vacantes. Por ejemplo, en especies marinas con dispersión limitada, fidelidad a la pareja, y con baja mortalidad de adultos (Westneat 1990), o donde se requiera la inversión parental de ambos adultos durante toda la temporada reproductiva.

La certeza de paternidad, es decir, la probabilidad de paternidad o la percepción de paternidad de acuerdo a determinado contexto (Schagemeyer y Mock 1993), podría afectar las Estrategias de apareamiento en ambos sexos. En la mayoría de las especies de aves, los machos proveen extensivo cuidado paterno (Lack 1968). La cantidad de cuidado paterno dependerá del valor que tiene la nidada para el macho y de la cantidad de cuidado que provee la pareja. El valor de la nidada esta influenciada directamente por el parentesco entre las crías y el macho (Trivers 1972). La relación entre la certeza de paternidad e inversión paterna ha atraído considerable atención para estudios empíricos (Moller 1988; Davies 1992). Por ejemplo, experimentos en los que se reduce la certeza de paternidad separando al macho de la hembra en períodos críticos para su resguardo y en los que se miden las Estrategias reproductivas de ambos sexos previas y posteriores a la puesta. Particularmente se mide la intensidad de las conductas intra y extra-pareja de los machos relativos al período fértil de las hembras, y la inversión paterna en alimentación y defensa de las crías. También experimentos naturales en los que se miden las Estrategias de apareamiento de los machos cuya pareja tuvo diferente grado de promiscuidad.

El presente trabajo analiza el efecto de tres variables aparentemente determinantes en las Estrategias de apareamiento observadas en la naturaleza en los individuos de ambos sexos para la especie de ave marina *Sula nebouxii*, bobo de patas azules. Particularmente se determina el efecto de la sincronía reproductiva entre vecinos, la calidad de los machos, y de la certeza de paternidad en las Estrategias de apareamiento de ambos sexos.

Este trabajo se divide en tres capítulos, cada uno de los cuales investiga el efecto de una de las variables mencionadas. Lo anterior se logró mediante una aproximación de métodos que implicó la observación, manipulación y registro conductual de aves marcadas.

El bobo de patas azules que anida en Isla Isabel, es una especie ideal para esta investigación, ya que 1) anida colonialmente lo que facilita la observación conductual de varios individuos vecinos simultáneamente, 2) se tienen marcados a los adultos desde hace 21 años, por lo que las aves se reconocen individualmente, 3) se cuenta con una base de datos sobre la historia de vida de los individuos marcados, por lo que se conoce el éxito reproductivo de las parejas, 4) son fácilmente manipulables, por lo que se pueden atrapar y mantener en cautiverio sin sufrir daño y sin que abandonen la crianza y, 5) un estudio previo describió en detalle los patrones conductuales intra y extra-pareja para machos y hembras pareados de ésta especie, en el período anterior a la puesta (Osorio-Beristain y Drummond, 1998), lo que permitió poner a prueba hipótesis específicas sobre las Estrategias reproductivas de ambos sexos en períodos particulares relativos al ciclo reproductivo de las hembras.

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

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

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

En ambos sexos existen dos morfos de individuos, machos y hembras no promiscuos y promiscuos con respecto a su pareja (Osorio-Beristain y Drummond 1998). Las hembras promiscuas copulan con 1-2 machos vecinos pareado (con nido ubicado a menos de 15 metros de distancia) y con un rango amplio en la frecuencia de cópulas extra-pareja (de 1-21 cópulas, \bar{x} =6.7, n=7 promiscuas de 13 hembras observadas). Los machos promiscuos copulan con 1-3 hembras vecinas pareadas, y el rango en la frecuencia de cópulas extra-pareja, es también amplio (1-20 cópulas, \bar{x} =4.9, n=7 promiscuos de 13 machos observados). Todas las cópulas extra-pareja en ambos sexos ocurren antes de la puesta del primer huevo, aunque las hembras aumentan su frecuencia conforme se acerca su puesta y su fertilidad aumenta y los machos concentran esta actividad entre los días 5-15 antes de la puesta de su pareja y la disminuyen justo cuando su hembra esta próxima a iniciar las puestas (5 días antes de poner).

Estrategias de apareamiento de ambos sexos -

Los machos persiguen una estrategia mixta para aparearse que aparentemente involucra la búsqueda de cópulas con hembras vecinas siempre y cuando, su intensidad no disminuya su paternidad en su propio nido (Moller 1994). Los machos aumentan la probabilidad de paternidad resguardando a su hembra cuando aparentemente es más fértil. El resguardo de pareja involucra permanencia del macho en el sitio de anidación y cortejo intra-pareja durante casi todo el día (que es el período de actividad de éstas aves diurnas), teniendo como efecto en las hembras la disminución de su actividad extra-pareja. Los machos de otras aves coloniales tienden a incrementar su presencia en el sitio de anidación conforme se aproxima la puesta en su hembra (p.ej., Birkhead *et al.* 1985; Hatch 1987), lo que se ha interpretado al igual que en los bobos, como conductas de resguardo de pareja.

Extrañamente, los machos no interfieren agresivamente en la cópulas extra-pareja que presencian y que realizan sus parejas sociales, como es común en numerosas aves coloniales como *Bubulcus ibis*, *Eudocimus albus*, *Platalea leucorodia* y *Alca torda* (Aguilera y Álvarez 1989; Frederick 1987; McKilliga 1990; Wagner 1992).

Las hembras buscan cópulas extra-pareja al máximo cuando su fertilidad aparentemente es mayor, y copulan cooperando con el macho, ya que existe cortejo mutuo antes de cada cópula y el macho no forza agresivamente a la hembra para copular, como ocurre en otras aves (revisión en Birkhead y Moller 1992).

Sin embargo, las hembras evitan copular con un macho extra en presencia del propio, probablemente evitando la deserción o disminución en la inversión paterna de su pareja, como efecto de incertidumbre de paternidad (Trivers 1972; cf Gladstone 1979; Gowaty 1995).

HIPÓTESIS PARA AMBOS SEXOS EN LAS ESTRATEGIAS DE APAREAMIENTO –

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

Se hizo énfasis en conocer cuales son las Estrategias utilizadas por ambos sexos para aparearse dependiendo de su contexto ecológico individual. Y probar si la densidad de parejas sincrónicas en la reproducción (con solapamiento de al menos 1 de los 10 días previo a la puesta), aumenta la actividad extra-pareja de ambos sexos. Se predijo mayor proporción de individuos promiscuos y aumento de las tasas de cortejo y de cópulas extra-pareja de éstos al incrementarse la oferta de aves vecinas sincrónicas.

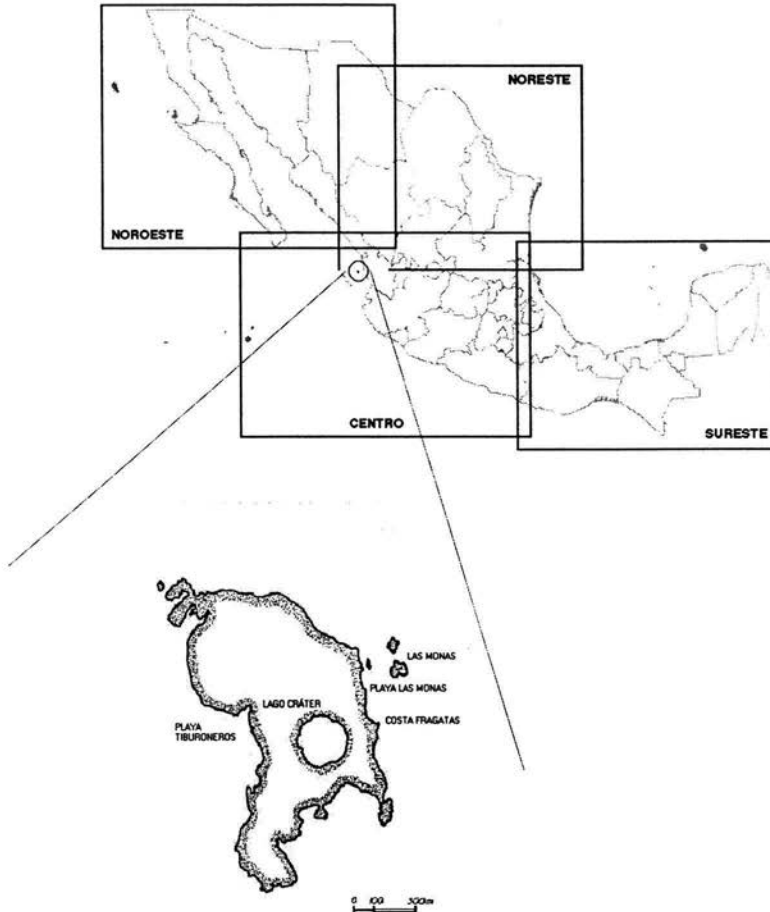
Independientemente de la oferta de hembras vecinas, durante el supuesto período fértil de la consorte se espera que los machos la resguarden y que disminuyan la conducta extra-pareja. Se predijo aumento del resguardo de pareja por el macho (tasas de cortejo y de cópulas con la consorte) conforme aumenta la densidad de vecino sincrónicos. Se predijo que la actividad extra-pareja de las hembras estuviera limitada por el resguardo de su consorte. Las hembras al copular con más de un macho favorecen la ocurrencia de competencia de los espermatozoides de los diferentes machos por fecundarla (Parker 1970, 1974). Sin embargo, la inclinación de las hembras para copular extra-pareja es poco clara debido a que no se espera que éstas incrementen su fecundidad adquiriendo machos adicionales (Birkhead y Moller 1992). Se sugiere que las hembras que copulan con más de un macho podrían obtener beneficios indirectos si son fertilizadas por un macho de mayor calidad genética que su pareja (revisión de Birkhead y Moller 1992). Las hembras promiscuas de bobo de patas azules aparentemente obtiene beneficios indirectos por copular extra-pareja, pues a diferencia de otras aves que reciben del macho extra, alimento o cuidado para sus críos, éstas presumiblemente sólo reciben esperma.

Se probó si las hembras que copulan extra-pareja, lo hacen con machos de mayor calidad que el propio: se comparó la intensidad del cortejo, y el éxito reproductivo entre los machos con los que cortejan a las hembras. A pesar de que las hembras ejercen el control sobre las cópulas, podrían tener menos libertad para copular extra-pareja debido a que la presencia de la pareja inhibe su ocurrencia. Fue de especial interés en éste trabajo probar si este control parcial sobre la ocurrencia de las cópulas por los machos afecta su contribución en el cuidado parental. Para los machos se sugiere inversión paterna dependiente de la certeza de paternidad medida como la probabilidad de paternidad o la percepción de paternidad (Trivers 1972; Schagemeyer y Mock 1993).

Lugar de estudio –

Localización - La Isla Isabel se localiza en el extremo meridional de la Plataforma Continental del Océano Pacífico, frente a las costas del estado de Nayarit, aproximadamente a 70 Km al Noroeste del puerto de San Blas y a 60 Km al Este de las Islas Marías, entre 105° W y 106° W; y 21° N y 22° N (Arizmendi, Ma. C. *et.al* 2000). La Isla se encuentra en la unidad morfotectónica VII, ubicada dentro de la Planicie Costera Noroccidental (Carranza-Edwards 1975).

Mapa 1 Localización de la Isla Isabel con respecto a continente y fisonomía de la Isla.



Origen - La Isabel es una pequeña isla volcánica de origen relativamente reciente en el periodo cuaternario (hace aproximadamente 4 millones de años). Al menos 8 ó 9 cráteres dieron origen a la isla y son responsables de su topografía irregular. Los restos erosionados de estos conos aún son evidentes en el Lago Cráter, Las Monas, El Islote Pelón, El Lago Cráter, los acantilados Mayor y De Los Rabijuncos (UAM-I 2001).

Descripción - Es una pequeña isla volcánica de 194 ha situada en el Pacífico mexicano en la plataforma continental a 28 km de las costas de Nayarit. Sus costas están formadas por acantilados, cuatro playas de arenas y dos rocosas, así como varios islotes. El relieve interior de la isla es muy diverso con cerros y depresiones y un cráter que contiene una laguna de agua hipersalina. La isla carece de agua dulce, excepto por un pequeño ojo de agua salobre. (Arizmendi, Ma. C. *et.al* 2000).

Clima - El clima de la Isabel es cálido sub-húmedo con lluvias en verano. Entre septiembre y octubre se presenta la época de ciclones. No es común que los ciclones pasen sobre la isla, sin embargo en octubre de 1994 el huracán Rosa derribó la mayoría de los árboles más altos de la isla transformando su estructura vegetal. Aunque la temporada de sequía es de finales de octubre a mayo, algunas lluvias en diciembre y enero son comunes (García 1981).

Vegetación - El 70% de la isla está cubierta por un bosque tropical (o selva baja) caducifolio dominado por el árbol localmente llamado Ruache (*Crataeva tapia*) y algunos árboles de otras especies (*Linnaeus sp.* y *Eurphobia schlechtendalii*). Las planicies están cubiertas de pastizales (*Jouvea pilosa*, *Cenchrus viridis*, *Tricachne insularis*, *Digitaria sanguinalis*, *Chloris chloridae*, *Dactyloctenium aegyptium*, y *Eleusina indica*). Y en las depresiones centrales existen manchones de plantas introducidas por el hombre como plátano (*Musa paradisiaca*), caña de azúcar (*Sancharum officinarum*), piña (*Annanas comosus*), verdolaga (*Cassia alata*), papaya. De manera limitada existen limón (*Citrus aurantifolia*), tomate y palma de coco (*Cocos nucifera*). En las zonas cercanas a las playas crecen plantas ruderales. Siendo la cobertura vegetal Bosque Tropical Caducifolio 70% (*Crataeva tapia* y *Euphorbia schlichtendallii*); Pastizal 20% (familia Gramineae y Cypreaceae); Vegetación Introducida y Ruderal (Arizmendi, Ma. C. *et.al* 2000).

Aves - La isla es el sitio de reproducción de numerosas (alrededor de 20,000) aves marinas y el sitio de paso de varias especies de aves desde zancudas, rapaces, passerinas y otras que sólo visitan la isla esporádicamente. Dentro de las aves marinas residentes todo el año están: las fragatas o tijeretas (*Fregata magnificens*), los bobos de tres especies: bobo de patas azules (*Sula neboxii*), bobo café (o de patas amarillas, *Sula leucogaster*), bobo de patas rojas (*Sula sula*). Las migratorias (o al menos estacionales en su reproducción) son: las pericotas (o golondrina de mar; *Sterna fuscata*) la gaviota parda (*Larus heermanni*), el pelícano café (*Pelecanus occidentalis*), el rabijunco (o ave del trópico, *Phaeton aethereus*) y la golondrina boba de mar (*Anous stolidus*) (Arizmendi, Ma. C. *et.al* 2000).

Importancia – Sitio de anidación de alrededor de 20,000 aves marinas de 9 especies y en donde se ha hecho investigación por más de 15 años. Algunas de las aves están clasificadas como amenazadas, y en otras la población local representa un porcentaje sustancial de los individuos de esa especie en el mundo. El deterioro de la isla eliminaría a un vasto número de aves. *Sterna fuscata* se considera amenazada localmente. 5 Colonias densas de aves marinas que toleran observación con fines de investigación. Investigación sostenida por más de 15 años (Arizmendi, Ma. C. *et.al* 2000). Cuenta con un plan de manejo, fue decretada como Parque Nacional el 8 de diciembre de 1980 (INE 1997).

Reconocida como Área de Importancia para la Conservación de las Aves (AICA), perteneciente a la región Centro con clave 59 aplicando para las categorías ; G-4-A *Sula neboxi* (600-800 parejas), *S. leucogaster* (600-800), *Fregata magnificens* (3000-3500), *Sterna fuscata* (700), *Anous stolidus* (docenas), *Sula sula* (6-10), *Larus heermanni* (más de 100), *Pelecanus occidentalis* (50-100) y *Phaeton aethereus* (docenas). Uso de la tierra y cobertura es para turismo en un 5 % de la superficie total de la isla, para conservación 90 %, y 5 % de la isla es ocupado por un campamento pesquero flotante y el edificio de administración del Parque (Arizmendi, Ma. C. *et.al* 2000).

Amenazas – La más grave amenaza es la introducción de especies exóticas (*Rattus rattus*) es común especialmente en los cañaverales y en las zonas de mayor actividad humana. Actualmente existe un programa permanente de control. Los gatos (*Felis catus*) fueron abundantes pero se erradicaron de la isla en 1995. Actualmente se monitorea su posible presencia y el efecto de la erradicación en las poblaciones nativas de otros vertebrados. Otra amenaza importante es la deforestación ya que en 1994 el huracán afectó significativamente la cobertura vegetal y además los pescadores la utilizan en ocasiones para cocinar. La tercer amenaza es el asentamiento del campamento de pescadores, que aunque es una población flotante, es un grupo que requiere de educación ambiental, de instalaciones como letrinas para evitar la defecación al aire libre, y el manejo de residuos sólidos para evitar la contaminación de la isla (Arizmendi, Ma. C. *et.al* 2000).

Riesgos naturales - Presencia de ciclones tropicales (de 14 a 24) de alta intensidad (Estrada-Betancout 1992), es una zona de alta actividad sísmica (Mota- Palomino 1992).

Primer Capítulo

EFFECTO EN LA SINCRONÍA REPRODUCTIVA ENTRE VECINOS, EN LAS ESTRATEGIAS DE APAREAMIENTO DE AMBOS SEXOS DEL BOBO DE PATAS AZULES.

RESUMEN

La actividad extra-pareja (cortejo y cópulas) ocurre aproximadamente en el 50% de las parejas, que anidan en alta densidad dentro de la colonia, del bobo de patas azules (*Sula nebouxii*). Para probar la hipótesis de que la sincronía reproductiva entre vecinos promueve la actividad extra-pareja de los individuos, se examinó si las proporciones de machos y de hembras promiscuas (de 32 parejas observadas), y las tasas de cortejo y de cópulas extra-pareja en ambos sexos varía dependiendo del número de parejas vecinas sincrónicas. Adicionalmente, para detectar si las Estrategias de apareamiento intra y extra-pareja de ambos sexos varían dependiendo del período reproductivo de las hembras, se analizó la conducta de cortejo y cópulas en dos períodos reproductivos relevantes para la inseminación de las hembras, y críticos para los machos en el resguardo de su pareja: 1) el supuesto período fértil (los 5 días previos a su puesta = SPF) y; 2) antes de éste período (del día -6 al -10 previos a la puesta). La proporción de machos promiscuos se correlacionó positiva y significativamente con el número de vecinas sincrónicas. No se detectó variación de la proporción de hembras promiscuas dependiente del número de vecinos sincrónicos. Antes del SPF de la hembra consorte, los machos promiscuos (18/32 machos) aumentaron la tasa de cortejo extra-pareja al incrementarse el número de vecinas sincrónicas y, durante el SPF no hubo incremento de ésta tasa. En el SPF los machos observados aumentaron la tasa de cortejo intra-extra pareja (resguardo de pareja) dependiendo del número de vecinos sincrónicos (rivales potenciales), mientras que antes del SPF este resguardo de pareja no aumentó dependiendo del número de rivales potenciales. Los machos no aumentaron la tasa de cópulas al incrementarse el número de vecinas sincrónicas (cópulas extra-pareja), o el número de rivales potenciales (cópulas intra-pareja) en ningún periodo analizado. Las hembras promiscuas (19/32 hembras) antes del SPF, aumentaron la tasa de cortejo y de cópulas extra-pareja al incrementarse el número de machos sincrónicos, y éste incremento en la conducta extra-pareja no ocurrió durante el SPF. La sincronía reproductiva entre vecinos promueve en ambos sexos la actividad extra-pareja. Sin embargo, los machos se encuentran limitados en esta actividad por resguardar a sus consortes durante el SPF, mientras que las hembras se encuentran limitadas justo por el resguardo ejercido por su pareja. Se evidenció que las Estrategias de apareamiento de ambos sexos dependen de la interrelación de variables ecológicas cómo la sincronía de anidación entre vecinos.

INTRODUCCIÓN

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

La sincronía reproductiva se ha sugerido como una de las variables que explica los cambios en la frecuencia de las cópulas extra-pareja, aunque su efecto en la conducta del individuo es controversial. La sincronía debería influir en los apareamientos extra-pareja si ésta afecta la habilidad de los machos y de las hembras para maximizar sus intereses de apareamientos intra-pareja (Yezerinac y Wheatherhead 1997). Por ejemplo, los machos durante el período fértil de su consorte deberían resguardarla para evitar que otro macho la insemine, y concentrar su actividad extra-pareja cuando el riesgo de perder la paternidad de su nidada sea mínimo (Birkhead y Moller 1992). Si los machos se aparean con otras hembras sólo cuando su consorte no es fértil, entonces el incremento en la sincronía reproductiva podría reducir el número de machos adicionales potenciales para las hembras y declinar la incidencia de cópulas extra-pareja de ambos sexos (Birkhead y Biggins 1987). Alternativamente, la sincronía reproductiva podría facilitar las interacciones sexuales entre vecinos debido a que concentra a individuos de ambos sexos en arenas para la reproducción ("leks") (revisión de Birkhead y Moller 1993). Los machos en aves coloniales tienen un riesgo alto de perder la paternidad de su nidada por la actividad extra-pareja de su consorte. Presumiblemente la anidación gregaria y sincrónica característica en individuos coloniales les facilita copular extra-pareja (Westneat *et al.* 1990; Birkhead y Moller 1992; Stutchbury *et al.* 1994; Gowaty 1996). En el bobo de patas azules (*Sula nebouxii*) que anida en colonias, se examinó si la sincronía reproductiva de 32 parejas con sus parejas vecinas en un radio de 15 metros, favorece la actividad extra-pareja de ambos sexos. Observaciones previas reportaron que las interacciones sexuales extra-pareja ocurren entre vecinos dentro de radios de 15 metros (Osorio-Beristain y Drummond 1998).

Las aves anidan en parches de parejas sincrónicas, aunque sin existir una sincronía extrema, es decir, no todas las hembras del parche inician la puesta al mismo tiempo (datos sin publicar Osorio-Beristain). Se investigó la relación entre la proporción de individuos promiscuos y el número de parejas vecinas sincrónicas. En ambos sexos se examinó la relación entre las tasas de cortejo y de cópulas extra-pareja y el número de vecinos sincrónicos. Así mismo se examinaron las tasas de cortejo y de cópulas de los machos con su consorte y el número de machos vecinos sincrónicos (o machos rivales potenciales). Las conductas investigadas se analizaron en dos períodos reproductivos previos a la puesta de cada hembra observada: 1) del día 6 al 10 y; 2) los 5 días previos a la puesta. Registros previos concluyeron que el período de 5 días previo a la puesta de cada hembra parece clave para la competencia espermática ya que es cuando ocurre la tasa pico de cópulas extra-pareja de las hembras y cuando el macho resguarda a su consorte con mayor intensidad (permanencia en el área reproductiva en combinación con el cortejo mutuo y las cópulas)(Osorio-Beristain y Drummond 1998).

MÉTODOS

Desde el 1º de febrero hasta el 7 de marzo de 1996, se observó la conducta de aves anilladas en dos zonas de alta densidad de parejas de la colonia de bobos de patas azules, en el Parque Nacional "Isla Isabel", Nayarit, México. En las playas "Las Monas" y "Costa Fragatas" en 5 sitios abiertos, se seleccionaron a todas las parejas con ambas aves anilladas en temporadas previas. Se eligieron aquellas parejas que no tuvieran huevo y que eventualmente incubaron una puesta dentro de un radio de 15 metros alrededor del observador, definiéndose así el área de observación. Las aves fueron observadas con binoculares para distinguir la marca del anillo y desde dentro de casetas que aislaban al observador de las aves, con el fin de interferir al mínimo en la conducta de las aves y de no alterarlas en ningún momento.

Dos aves se consideraron "pareja" cuando ambas defendieron el mismo sitio, cortejaron mutuamente y eventualmente incubaron la misma puesta. Se registró la conducta de 32 parejas observadas con ambos individuos previamente anillados, y de las cuales se contaba con antecedentes desde su anillamiento.

Se consideró como "pareja vecina sincrónica" a la pareja con territorio dentro de un radio de 15 metros desde el del territorio de cada pareja observada, y con solapamiento (sincronía) con ésta de al menos un día de los 10 días previos a la puesta del primer huevo en cada nido. Por lo que las parejas observadas además fueron vecinas sincrónicas entre ellas. Además, otras 27 parejas con una sola ave marcada o sin aves marcadas también fueron vecinas sincrónicas con las observadas. De estas parejas vecinas sólo 7 interactuaron conductualmente con al menos una pareja observada, y sólo se registró su conducta cuando cortejaron o copularon con las aves observadas.

Se marcó con una estaca numerada el territorio (prácticamente el nido) de cada pareja observada y vecina sincrónica ($n = 59$ parejas). Se registró la fecha de puesta de todas las parejas observadas y de sus vecinas sincrónicas. Dos veces al día, al inicio y al finalizar los registros conductuales, se revisaron todos los sitios marcados, anotando la presencia o ausencia del primer huevo y la fecha. Adicionalmente si la puesta ocurrió durante las observaciones conductuales, se registró la fecha y hora de ocurrencia. La puesta del primer huevo se registró con binoculares desde las casetas de observación en 51/59 parejas. El sitio de las parejas restantes (sólo parejas vecinas con una ave anillada o sin anillos) se ubicó fuera del área de observación, y la fecha de puesta se registró acercándose diariamente (\approx hasta 5 metros del sitio marcado) y anotando antes de iniciar y al finalizar los registros conductuales la presencia o ausencia del huevo.

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

Registros conductuales -

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

Se siguió la metodología de Osorio-Beristain y Drummond (1998), anotando la frecuencia absoluta de cópulas intra y extra-pareja y, durante intervalos de 15 minutos, si cada miembro de la pareja cortejó mutuamente con otra ave incluyendo a su pareja (registros uno-cero). Además, cada 15 minutos se anotó la presencia o ausencia de los individuos para cada pareja ubicada dentro del área de observación. Las aves vecinas sin anillo, se identificaron con base en el número de estacas asociadas, o a la asociación con una pareja anillada.

Se registró "cortejo" cuando dos aves realizaron mutuamente cualquiera de los siguientes despliegues: *sky-pointing*, *bill-up-face Hawaii*, *parading* o *symbolic nest-building* descritos por Nelson (1978).

Se registró "cópula" cuando el macho subió al dorso de la hembra, y ésta levantó las plumas de la cola, mientras el macho giró y bajó las plumas de la cola y se pudo ver o no el contacto de ambas cloacas.

Definiciones para el análisis -

Se definió "tasa de cortejo extra-pareja" como el número de intervalos de 15 minutos de cortejo entre una ave observada y un vecino, entre el total de intervalos de presencia del ave observada en el área de observación durante cada período analizado (del día 6 al 10 antes de la puesta y los 5 días antes de la puesta).

La "tasa de cópulas extra-pareja" fue el número de cópulas de una ave observada con un vecino, entre el total de horas de presencia del ave observada en el área de observación durante cada período analizado.

La "tasa de cortejo intra-pareja" fue el número de intervalos de 15 minutos con cortejo intra-pareja, del total de intervalos de presencia del consorte en el área de observación durante cada período analizado. También se definió la "tasa de cópulas intra-pareja" como el número de cópulas entre consortes, del total de horas de presencia de la hembra en el área de observación durante cada período analizado.

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

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

Confiabilidad Inter-observadores -

Se hicieron pruebas de confiabilidad para cuantificar la magnitud de la discrepancia entre pares de observadores en los registros conductuales. Dos personas registraron independientemente a las mismas aves de manera simultánea y desde el mismo lugar de observación. Se observaron a 17 parejas observadas durante 6.15 ± 1.99 horas ($\bar{X} \pm de$, rango = 2.8 horas). El porcentaje promedio de registros diferentes entre par de observadores fue de 12.9 ± 7.3 % (rango = 0-22 %) en la frecuencia de cópulas, de 13.4 ± 7.8 % (rango =5-30 %) en la frecuencia de intervalos de cortejo, de 9.8 ± 5.9 % (rango =3-23 %) en la frecuencia de intervalos de cada 15 minutos con presencia de las aves y finalmente 8.2 ± 11.1 % (rango = 4-25 %) en la identidad de las aves.

RESULTADOS

Conducta del macho -

El 56.2 % de los 32 machos observados cortejaron extra-pareja durante los 10 días previos a la puesta de su consorte. Este cortejo ocurrió con 1 - 3 vecinas sincrónicas (1.33 ± 0.58 vecinas) que anidaron a 9.38 ± 4.46 metros de su propio nido (rango = 1.55 - 14.30 metros).

Los machos que cortejaron extra-pareja tuvieron 2.3 veces más vecinas sincrónicas (4.33 ± 1.60 , rango = 2.9 vecinas) que los machos no promiscuos (1.86 ± 1.87 , rango = 0 - 4 vecinas; $U = 25.5$, $P = 0.0001$, U de Mann-Whitney; $n = 18$ machos). Solo 10 de los machos que cortejaron con vecinas sincrónicas lograron copular de una a dos veces (1.40 ± 0.49 cópulas) con alguna de esas vecinas.

Sincronía y actividad extra-pareja -

IZT.

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

Figura 1a.

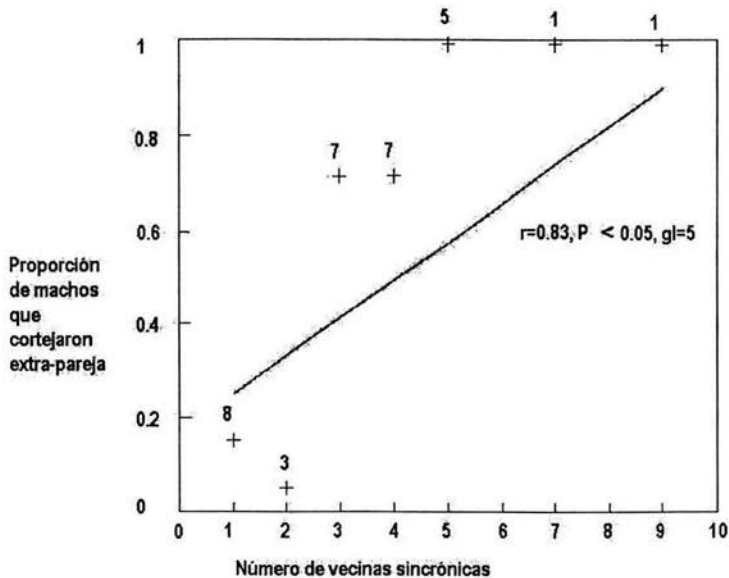
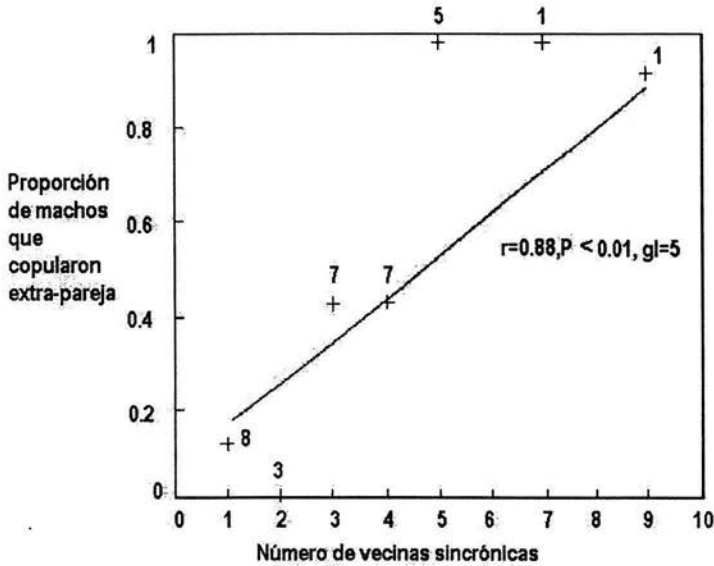


Figura 1b.

La proporción de machos que copularon extra-pareja (10 de 32 machos), en el mismo periodo, también se correlacionó con el número de vecinas sincrónicas :



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

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

Tabla 1.

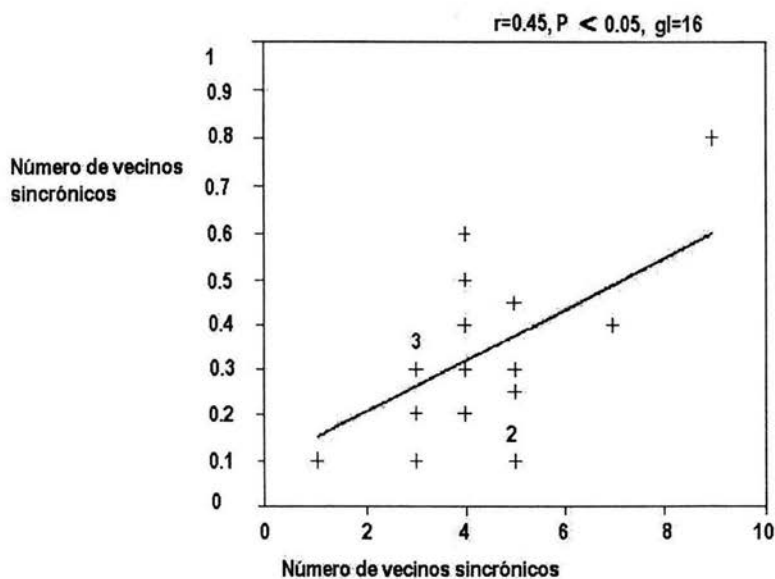
Intervalos con cortejo extra-pareja ($X \pm de$, rango) de los machos promiscuos ² y frecuencia de cópulas extra-pareja ($X \pm de$, rango) de los machos promiscuos ³ durante los dos períodos analizados :

	n	Antes del SPF	Durante el SPF	P (T) ¹
Cortejo	18 ²	0.30 \pm 0.19 (0.10 - 0.80)	0.20 \pm 0.12 (0.00 - 0.50)	0.01 (132.0)
Cópulas	10 ³	0.04 \pm 0.02 (0.02 - 0.07)	0.03 \pm 0.01 (0.02 - 0.06)	0.08 (44.50)

¹ Wilcoxon T pareada de dos colas.

Figura 2.

Antes del supuesto período fértil de la consorte, se encontró correlación positiva entre la tasa de cortejo extra-pareja de los machos y el número de vecinas sincrónicas :



Resguardo de pareja –

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

Si el macho resguarda a su pareja durante el SPF, se esperó que las tasas de ambas conductas de los machos observados se correlacionaran negativamente con el número de días que se sobrelapa el período fértil de sus consortes con el período fértil de las vecinas (grado de sincronía).

No hubo correlación significativa entre, el grado de sincronía en el supuesto período fértil entre consorte y vecinas y la tasa de cortejo extra-pareja ($r = 0.29$, $P = 0.12$, $gl = 16$, prueba de una cola), y la correlación fue negativa y significativa con la tasa de cópulas extra-pareja ($r = 0.70$, $P = 0.01$, $gl = 10$, prueba de una cola).

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

Tabla 2.

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

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

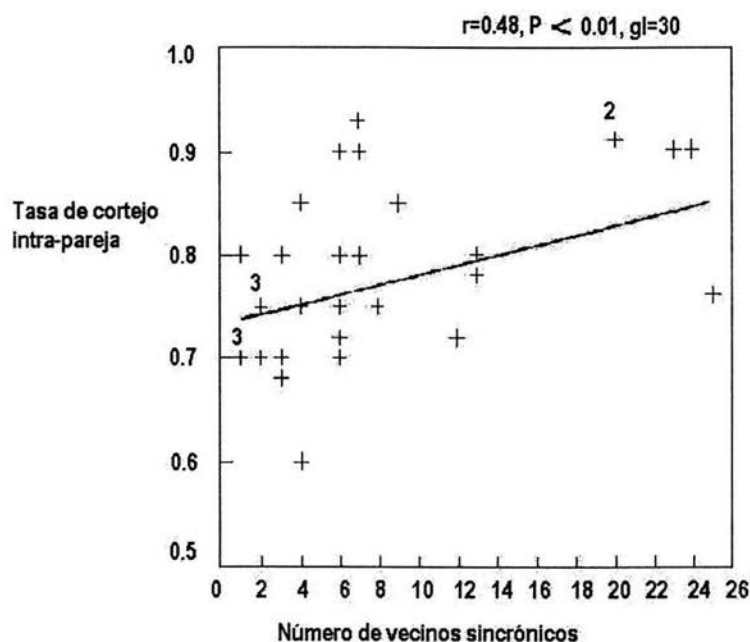
¹ Wilcoxon T pareada de dos colas.

² U de Mann-Witney de dos colas.

Antes del SPF de las consortes de los machos observados ($n = 32$ machos) no se detectó correlación significativa entre la tasa de cortejo intra-pareja y el número de vecinos ($r = 0.11$, $P = 0.55$, $gl = 30$), y por el contrario, durante el SPF la correlación entre las mismas variables fue positiva y significativa (Fig. 3).

Figura 3.

Antes del SPF de las consortes de los machos observados ($n = 32$ machos) no se detectó correlación significativa entre la tasa de cortejo intra-pareja y el número de vecinos ($r = 0.11$, $P = 0.55$, $gl = 30$), y por el contrario, durante el SPF la correlación entre las mismas variables fue positiva y significativa :



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

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

Conducta de la hembra –

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

El 50 % de las 32 hembras observadas copularon de 1 a 4 veces (1.87 ± 0.99 cópulas) con el mismo macho con el que cortejaron.

Sincronía y Actividad Extra-pareja –

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

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

Tabla 3.

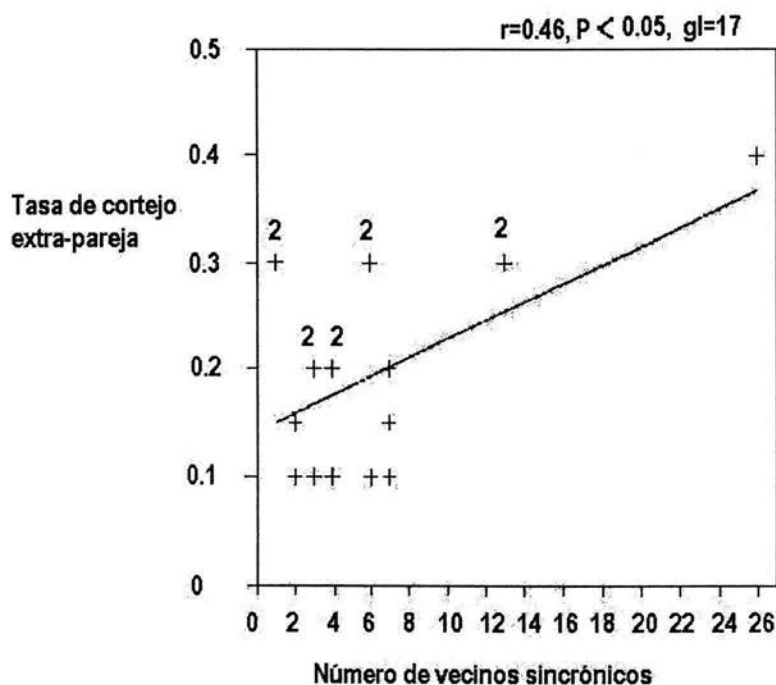
Intervalos con cortejo extra-pareja ($\bar{X} \pm de$, rango) de las hembras promiscuas 2 y frecuencia de cópulas extra-pareja de las hembras promiscuas 3 durante los períodos analizados :

	n	Antes del SPF	Durante el SPF	P (T) ¹
Cortejo	19 ²	0.18 ± 0.09 (0.10 - 0.40)	0.17 ± 0.11 (0.00 - 0.40)	0.69 (12.5)
Cópulas	16 ³	0.03 ± 0.01 (0.01 – 0.05)	0.02 ± 0.01 (0.01 – 0.04)	0.65 (18.00)

¹ Wilcoxon T pareada de dos colas.

Figura 4.

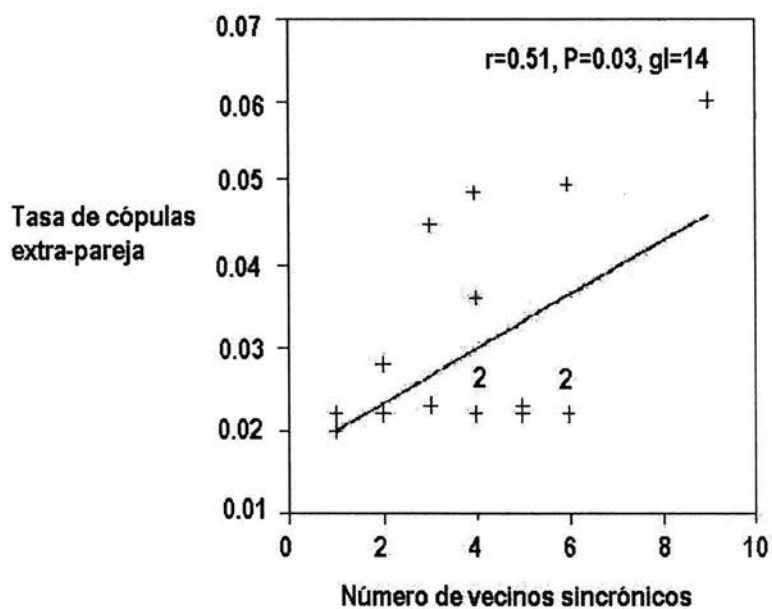
Antes del SPF la tasa de cortejo extra-pareja de las hembras se correlacionó positiva y significativamente con el número de vecinos sincrónicos :



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

Figura 5.

Antes del SPF se detectó correlación positiva y significativa entre la tasa de cópulas extra-pareja y el número de vecinos sincrónicos :



DISCUSIÓN

El aumento de la densidad de vecinos sincrónicos afectó positiva y significativamente la proporción de machos promiscuos pero no la proporción de hembras promiscuas. La diferencia de resultado entre sexos podría explicarse por la ventaja que obtiene cada uno al copular extra-pareja, y porque las hembras tienen substancial habilidad para influir en la ocurrencia de las cópulas, lo que no ocurre con los machos. Con el aumento del número de vecinos sincrónicos, los machos aumentan la probabilidad de inseminar a más hembras ganando en adecuación, mientras que, las hembras no necesariamente tienen más ganancias en adecuación si son inseminadas por un vecino (Trivers 1972).

Por lo que los primeros podrían ser menos selectivos e intentar copular con el mayor número de hembras vecinas sin invertir en la crianza, mientras que las hembras deberían seleccionar al macho con el cual copular, debido a que ellas tendrán que invertir en la crianza. En éste estudio las hembras promiscuas copularon sólo con un vecino, mientras que los machos lo hicieron con 1 a 3 vecinas, lo que apoya la selectividad de machos por parte de las hembras más que en el sentido inverso.

Algunas observaciones conductuales han sugerido que las hembras controlan la ocurrencia de las cópulas (Osorio-Beristain y Drummond 1998). El macho está en desventaja en relación a la hembra ya que requiere de su cooperación para subir a su dorso y copular. Adicionalmente, las hembras son 30 % más grandes y son más agresivas que los machos, lo que les da ventaja sobre ellos para el control físico de las cópulas (Nelson 1978; Osorio-Beristain y Drummond 1998).

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

El control de las cópulas, y la anidación colonia, hace que las hembras puedan potencialmente seleccionar al macho que las fertilice (Birkhear y Moller 1993; Westneat *et al.* 1990; Wagner 1992).

Los resultados revelan que el número de vecinos sincrónicos promueve Estrategias de apareamiento extra-pareja diferentes entre machos y hembras que van de acuerdo con lo sugerido por Parker (1974), sobre conflicto entre sexos por la fecundación, y por Trivers (1972) sobre Estrategias de apareamiento de ambos sexos.

La tasa de cortejo extra-pareja de los machos aumentó con el número de vecinas sincrónicas sólo antes de SPF de su consorte, posiblemente porque durante el SPF de ésta la resguardaron con decremento en la conducta extra-pareja (n = 18 machos).

La magnitud de cópulas extra-pareja de los machos no aumentó con el número de vecinas sincrónicas, posiblemente por el resguardo que hacen de su consorte, pero además debido a que las hembras efectivamente controlan la ocurrencia de las cópulas ($n = 10$ machos). En apoyo a la hipótesis de resguardo de pareja es el resultado que los machos únicamente aumentaron la tasa de cortejo intra-pareja durante el SPF de su consorte cuando tuvieron más vecinos (o rivales potenciales) y no antes de éste período. Además de que durante el SPF los machos disminuyeron la tasa de cópulas extra-pareja 1.5 veces en relación al período anterior.

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

Las hembras a diferencia de los machos aumentaron la tasa de cortejo extra-pareja con los vecinos sincrónicos en ambos períodos reproductivos ($n = 19$ hembras, mientras que la tasa de cópulas extra-pareja sólo aumentó antes del SPF ($n = 16$ hembras). Presumiblemente el resguardo de las hembras ejercido por su consorte las limitó para copular extra-pareja sólo durante el SPF.

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

Segundo Capítulo

EFFECTO DEL ÉXITO REPRODUCTIVO DE LOS MACHOS, EN LAS ESTRATEGIAS DE APAREAMIENTO DE LAS HEMBRAS DEL BOBO DE PATAS AZULES.

RESÚMEN

Para las aves se ha documentado elección de machos para copular por parte de las hembras, y el macho elegido suele ser diferente al consorte. La hipótesis de buenos genes predice que las hembras deberían de elegir machos para copular extra-pareja de mayor calidad que su consorte por los beneficios indirectos que podrían obtener para sus críos (p.ej. aumento de la viabilidad y de la sobrevivencia).

En las hembras promiscuas del bobo de patas azules (*Sula nebouxi*), se probó si los machos adicionales han tenido mayor éxito reproductivo (producción de críos hasta emplumados) que los consortes. Además se registró si las hembras cortejan con mayor tasa con el macho extra que con el consorte. En 23 hembras promiscuas se registró durante los 5 días previos a la puesta, la frecuencia de intervalos con cortejo recíproco entre la hembra y cada macho con los que interactuó.

Se utilizó una base de datos en la que se ha registrado desde 1989 el éxito reproductivo de todas las aves anilladas que anidan en Isla Isabel. El éxito reproductivo del consorte y del macho extra no difirió significativamente. No hubo diferencia significativa entre la tasa de cortejo recíproco de las hembras con su consorte que con el macho extra. Tampoco hubo diferencia en la eficacia del cortejo de los machos para obtener cópulas (frecuencia de cópulas / tasa de cortejo mutuo) entre ambos tipos de macho. El estudio no puede ser concluyente en cuanto a las variables involucradas en la elección de machos para copular por parte de las hembras.

INTRODUCCIÓN

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

Existen dos interpretaciones con respecto al atributo genético que buscan las hembras: genes que confieran a las crías resistencia a patógenos, vigor o longevidad (Zahavi 1975; Hamilton y Zuk 1982), y genes que les confieran características sexuales secundarias atractivas (Weatherhead y Robertson 1979). El incremento de la calidad genética de las crías a través de las cópulas extra-pareja supone que los machos de una población varían en calidad y que las hembras pueden detectarla y evaluarla (Clutton-Brock 1988). La evaluación podría estar basada en características fenotípicas del macho que indirectamente "reflejen" su calidad genética. Las hembras pueden elegir a los machos con base a características fenotípicas como el color y la talla; conductuales, como el canto y los despliegues de cortejo; o de historia de vida, como el éxito reproductivo y la experiencia reproductiva (Clutton-Brock 1988; Anderson 1994; Johnstone 1995 en Dempoenaers 1997).

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

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

El objetivos de este estudio fue determinar si las hembras de bobo de patas azules *Sula nebouxii*, que cortejan extra-pareja (hembras promiscuas) lo hacen con machos de mayor calidad que el propio. La

calidad de los machos se estimó en función de la tasa de cortejo con la hembra y de su éxito reproductivo (en la temporada del estudio y en temporadas pasadas).

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

La hipótesis de calidad genética supone que las hembras adoptan conductas que aumentan la probabilidad de ser fertilizadas por el macho de más calidad genética. Por ejemplo, dado que las hembras controlan el número de cópulas podrían potencialmente controlar la cantidad relativa de espermatozoides que reciben de cada macho. Las hembras de los bobos de patas azules cortejan y copulan al máximo durante los 5 días previos a la puesta, es decir, durante el supuesto período fértil (SPF; Osorio-Beristain y Drummond 1998). Por lo tanto, si las hembras eligen para su fertilización en función de la conducta de cortejo de los machos se espera que la preferencia se detecte durante su SPF. Se predijo mayor tasa de cortejo de la hembra con el macho extra que con su consorte. Se predijo que la eficacia del cortejo de los machos para obtener cópulas (no. de cópulas / tasa de cortejo) sea menor en el consorte que en el macho extra.

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

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

MÉTODOS

El estudio se hizo en sitios de alta densidad de parejas en la playa de Las Monas, en la sección noreste de Isla Isabel, Nayarit. En 1996 seleccionaron 5 sitios abiertos a orillas del bosque donde pudieran observarse el mayor número de parejas. Del 1º de febrero al 7 de marzo se observaron todas las parejas con ambas aves anilladas que defendía un territorio o espacio común y sin huevo. De las parejas observadas, se seleccionaron para el análisis a las que tuvieron hembras que cortejaron extra-pareja (hembras promiscuas) durante su SPF. En total fueron 19 parejas con hembras que cortejaron con al menos un macho extra apareado. Adicionalmente, en 1995 del 1º de enero al 15 de marzo, se observaron 4 hembras apareadas que cortejaron extra-pareja, durante su SPF, con un macho apareado y con un macho soltero. Las 4 tríadas (hembra y los dos machos adicionales) tenían anillos, y defendían un espacio en 4 sitios abierto a orillas del bosque. Los sitios originalmente se seleccionaron para otros estudio (ver capítulo III) y la información de las tríadas se reportó en éste estudio.

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

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

Registros conductuales -

Se analizó la frecuencia de cortejo y de cópulas de las hembras ocurrida los 5 días previos a la puesta de las hembras de ambos años. Delas 0600 a las 1800 horas en 1996, y de las 0800 a las 1800 en 1995, durante intervalos de 15 minutos, se anotó si las hembras cortejaron mutuamente con otra ave incluyendo a su pareja y las frecuencias absolutas de cópulas intra y extra-pareja. Además, cada 15 minutos se anotó la presencia o ausencia de la hembra en el área de observación. Se anotó la identidad de las aves íter actuanes; en dos casos en 1996, los machos adicionales no tenían anillos por lo que se infirió su identidad basándose en el anillo de la pareja y en la marca del territorio que defendía. Finalmente se registró la fecha de puesta del primer huevo de todas las hembras de la muestra en ambos años.

Se registró "cortejo mutuo" siempre que dos aves íter actuanes realizaron mutuamente cualquiera de los siguientes despliegues *sky-pointing*, *bill-up-face Hawaii*, *parading* o *symbolic nest-building* (Nelson 1978).

Se registró "cópula" cuando el macho subió al dorso de la hembra, y ésta levantó las plumas de la cola, mientras el macho giró y bajó las plumas de la cola y se pudo ver o no el contacto de ambas cloacas.

La "tasa de cortejo mutuo" fue el número de intervalos de 15 minutos con cortejo mutuo de un par de aves del tiempo total que la hembra permaneció en el área de observación.

La "eficacia del cortejo para copular" fue el número de cópulas del macho con la hembra del número de intervalos de cortejo mutuo entre el mismo par de aves.

Éxito reproductivo actual y pasado -

Para el macho extra y la pareja de las hembras promiscuas de 1996, se obtuvo el éxito reproductivo actual y el pasado analizándolos según la definición de Clutton Brock (1988). Para las triadas de 1995, se obtuvo el éxito reproductivo actual debido a que todos los machos perdieron la primera puesta por depredación.

El "éxito en el nido" fue el número total de crías emplumadas en el nido actual (1996) y en el nido de las temporadas pasadas.

El "éxito de emplumado" fue la proporción de crías emplumadas del total eclosionadas en el nido actual, y el promedio de las mismas proporciones de las temporadas pasadas.

La información de éxito reproductivo se obtuvo de la base de datos del laboratorio de Conducta Animal del Instituto de Ecología de la U.N.A.M., que desde 1988 ha mantenido un programa de anillación de adultos y crías y de registro del éxito reproductivo de las aves anilladas (Torres 1996).

Solo se analizaron las temporadas en las que se tuvo registro de reproducción para ambos machos de los pares comparados. De la muestra de 1996, se comparó el éxito reproductivo actual del macho extra con la pareja de 17 hembras promiscuas. Dos pares de machos no se compararon porque los machos adicionales no tenían anillos y no se tiene la certeza de que el mismo individuo que se registró durante el cortejo fuera el que terminó la crianza. Además, se comparó el éxito reproductivo pasado del macho extra con el de la pareja de 13 hembras promiscuas. Seis pares de machos no se compararon por carecer de información en la base de datos. De la muestra del 1995, se comparó el éxito reproductivo pasado entre los 4 pares de machos adicionales solteros y apareados.

RESULTADOS

Cortejo –

No se apoyó la hipótesis de mayor tasa de cortejo mutuo del macho extra que de la pareja de las hembras de 1996 (Tabla 4). La eficacia del cortejo mutuo para copular con el macho extra fue 0.78 veces mayor que con el consorte, aunque la diferencia no fue significativa (Tabla 4).

Tabla 4.

Tasa por hora de cortejo mutuo ($\bar{x} \pm de$, rango) del macho extra y la pareja del tiempo total de la hembra promiscua en el área de observación. Eficacia del cortejo para copular ($\bar{x} \pm de$, rango) del macho extra y la pareja :

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

¹ = Prueba de los Signos de dos colas.

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

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

Éxito reproductivo –

La hipótesis de mayor éxito reproductivo actual en los machos adicionales que en la pareja de 17 hembras promiscuas (1996), tampoco fue apoyada por los datos. Tanto el éxito del nido como el de el emplumado fueron similares en ambos tipos de macho (Tabla 5).

Tabla 5.

Éxito reproductivo ($X \pm de$, rango actual (1996) y pasado (entre 1989 y 1995) del macho adicional y la pareja de las hembras promiscuas :

		n	Macho		P 1
			Adicional	Pareja	
Actual					
	En el nido 2	17	1.47 \pm 0.50, (0 – 3)	1.59 \pm 0.49, (0 – 3)	0.62
	De emplumado 3	17	0.90 \pm 0.91, (0–3)	0.79 \pm 0.23, (0 – 1)	0.22
Pasado					
	En el nido	13	1.38 \pm 0.92, (0 – 3)	1.31 \pm 0.99, (0 – 3)	1.00
	De emplumado	13	0.63 \pm 0.39, (0-1)	0.63 \pm 0.44, (0 – 1)	1.00

1 = Prueba de los Signos de dos colas.

2 = Número total de crías emplumados.

3 = Proporción de crías emplumados del total eclosionados.

De la muestra de 1995, tres de los 4 machos adicionales solteros no se había reproducido en años anteriores al estudio. La edad de los machos sin experiencia reproductiva fue de 2 y 3 años (2.33 ± 0.47 años). El otros macho soltero se anilló como adulto y se había reproducido al menos una vez en 1993. Los 4 machos adicionales pareados se había reproducido al menos una vez entre 1993 y 1994. El éxito en el nido de ambos tipos de macho varió entre 1 y 2 crías (1.66 ± 0.47 crías en los solteros, 1.33 ± 0.47 crías en los pareados). El éxito de crías emplumadas fue de uno en ambos tipos de machos en la temporada de 1994 (1.00 ± 0.00 en los solteros, 1.00 ± 0.00 en los pareados. Por el reducido tamaño de muestra no se aplicó ninguna prueba estadística para comparar el éxito en el nido y el de emplumado entre machos adicionales solteros y pareados.

DISCUSIÓN

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

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

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

El éxito en el nido y el de emplumado son el resultado de la inversión parental de ambos adultos. Por ejemplo, en passerinas, se redujo la contribución del macho en la crianza en parejas experimentales, y su éxito reproductivo fue similar al de parejas control, donde no se redujo la contribución del macho (Gowaty 1983; Weatherhead 1979). Las hembras experimentales compensaron la baja inversión de su macho contribuyendo más en la alimentación que las hembras control. Un efecto similar pudo ocurrir en las

parejas del presente estudio, por lo tanto, para detectar baja calidad del macho y la probable compensación de la hembra es necesario medir directamente la inversión parental de ambos sexos.

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

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

Tercer Capítulo

LOS MACHOS DEL BOBO DE PATAS AZULES RECHAZA LOS HUEVOS CUANDO LA PATERNIDAD ESTÁ EN DUDA.

RESÚMEN

Se analizó el efecto para los machos del incremento de riesgo de ser parasitados en su inversión paterna para huevos, en una colonia de bobo de patas azules (*Sula nebouxii*); 17 machos experimentales fueron removidos de su territorio reproductivo por un lapso de 10 – 12 horas continuas, en un día entre los 1 – 5 días previos a la puesta (éste es el supuesto período reproductivo de las hembras = SPF), y 17 machos control fueron removidos por el mismo lapso de tiempo, entre los días 7 – 29 previos a la puesta (antes del SPF). Se asumió que éstos aislamientos simularían una extensa ausencia en el nido por forrajeo. Las tasas de cortejo y de cópulas extra-pareja en las hembras no incrementaron durante la ausencia de su pareja, y no hubo evidencia de diferencia cuantitativa entre los machos control y los machos experimentales durante la incubación o defensa de la nidada. Sin embargo, el 41 % de los machos experimentales rechazaron el primer huevo puesto de la nidada, y los machos control no rechazaron. Aparentemente los machos del bobo de patas azules reducen drásticamente su inversión paterna en los huevos cuando presumiblemente existe una elevada probabilidad de fertilización extra-pareja, destruyendo los huevos.

INTRODUCCIÓN

Los machos de la mayoría de las especies de aves marinas proveen de un extenso cuidado paterno, que incluye incubación, alimentación de las crías y defensa de la nidada (Fuerness y Monaghan 1987). Tal inversión puede resultar en el largo plazo costoso para el macho en reproducción o sobrevivencia. Sin embargo, estudios sobre conductas de apareamiento y parentesco genético han mostrado que en la mayoría de las especies aviarias marinas, algunas de las crías no son descendientes de el macho que provee los cuidados paternos (Westneat, 1990; Birkhead y Moller 1992). Esto es, que la fertilización de los huevos no está bajo el completo control de los machos, y la selección debería ser entonces dirigida por la evolución de Estrategias reproductivas donde los machos resguardan su paternidad y además intentan fertilizar los huevos de hembras adicionales (Trivers 1972).

El riesgo de ser parasitado debería resultar en una competencia evolutiva entre los machos que parasitan y los machos que están siendo parasitados, con la importante participación de las hembras (Smith 1988). Las potenciales adaptaciones de contrapeso incluyen Estrategias previas a la puesta de las hembras, incluyendo el resguardo de pareja (Parker 1970,1974; Osorio-Beristain y Drummond 1998), cópulas frecuentes para diluir el esperma de otros machos (Parker 1974), retrasar la cópula (Erickson y Zenone 1972), y el desplazo de esperma (Davies 1983). Las Estrategias posteriores a la puesta de las hembras incluye el abandono por parte del macho y el cuidado paterno por parte del macho en proporción a la certeza de paternidad (Trivers 1972; Westneat y Sherman 1993). Los machos que abandonan tienen menos tiempo y oportunidad de encontrar otra pareja para reproducirse durante esa misma temporada, y además involucra costos adicionales para cortejo, cópula, construcción de nido y defensa del territorio. Como resultado, el proveer el cuidado paterno en proporción a la certeza de paternidad (percepción de paternidad, Schwagmeyer y Mock 1993) puede ser una táctica menos costosa que el abandono, particularmente si el macho puede reducir su inversión paterna en la nidada durante las primeras fases del cuidado paterno, si la paternidad es incierta (p.ej. si los huevos son removidos en lugar de las crías; Rowe 1986; Robertson 1990). Cuando su certeza de paternidad es menor, los machos también pueden proveer menos alimento a la nidada (Dixon *et al.* 1994). Hasta donde sabemos, no son capaces de diferenciar a las crías propias de entre la nidada y alimentarlas de forma preferencial (Westneat *et al.* 1995; Westneat y Sargent 1996).

Para probar si los machos proveen cuidado paterno en proporción a su paternidad percibida, es necesario manipular experimentalmente la percepción de paternidad (Kempnaers y Sheldon 1997). Hasta este punto, muchos intentos sobre esto por medio de alejar a los machos o a las hembras durante el supuesto período fértil han fallado para revelar este efecto (revisión en Wright y Cotton 1994; Westneat y Sargent 1996; Kempnaers *et al.* 1988). Sin embargo, únicamente especies terrestres han sido puestas a prueba como la golondrina tijereta (*Hirundo rustica*, Moller 1988, 1991), la golondrina arbolera (*Tachycineta bicolor* Whittingham *et al.* 1993), Acentor común (*Prunella modularis* Davies *et al.* 1992), Acentor Alpino (*Prunella collaris* Hartley *et al.* 1995), el Carpintero bellotero (*Melanerpes formicivorus* Koenig 1990).

En éste trabajo se presenta el primer experimento utilizando una colonia de aves marinas. Se probó la hipótesis de que la inversión paterna de los machos debería ser inversamente proporcional a la certeza de paternidad, en la especie socialmente monógama bobo de patas azules (*Sula nebouxii*). Se redujo la certeza de paternidad en 17 machos experimentales alejándolos de sus parejas sociales por 10 -12 horas durante un solo día, dentro de los 1 - 5 días previos a la puesta (el supuesto período fértil), y se comparó el resguardo de pareja, el cuidado de la nidada, la incubación y la defensa del nido contra los 17 machos control, los cuales fueron separados de sus hembras por el mismo lapso de tiempo (10 - 12 horas en un día) dentro de los días 7 - 29 días previos a la puesta.

Bajo condiciones naturales, durante los 1- 5 días previos a la puesta de las hembras del bobo de patas azules, ellas muestran la mayor tasa de cópulas extra-pareja en ausencia de sus parejas sociales, mientras que sus machos presentan la mayor tasa de resguardo de pareja, de cortejo intra-pareja y de cópulas intra-pareja (Osorio-Beristain y Drummond 1998). La atención a su pareja por parte de los machos está asociado con la disminución de actividad extra-pareja por parte de sus parejas sociales, y por tanto probablemente funciona como resguardo de pareja, así como el cortejo intra-pareja (Osorio-Beristain y Drummond 1998). La cópula frecuente por parte de los machos durante los 5 días previos a la puesta pueden funcionar como resguardo de paternidad. Alejando a los machos experimentales durante éste período, el experimento extiende de forma efectiva la ausencia del macho por forrajeo que normalmente duraría menos de 3.5 horas (Osorio-Beristain y Drummond 1998), por lo tanto disminuyendo la oportunidad de resguardar a su pareja y resguardar la paternidad.

Los machos del bobo de patas azules comparten con sus parejas sociales todos los cuidados de la nidada desde el momento en que el primer huevo es puesto hasta que las crías (Nelson 1978), y ambos adultos frecuentemente se ausentan, presumiblemente por viajes para forrajeo (Osorio-Beristain y Drummond 1998). Machos y hembras aparentemente difieren un poco en su contribución durante la incubación, cría, atención del nido y defensa de la nidada, además las hembras proveen considerablemente más alimento que los machos (Guerra y Drummond 1995). El período de incubación es de 40 días y las crías son alimentadas por más de 140 días (Torres y Drummond, en revisión), por tanto la reproducción exitosa requiere de extensiva cooperación y coordinación entre los individuos de ambos sexos.

MÉTODOS

Entre el 15 de enero y el 16 de marzo de 1995 observamos parejas del bobo de patas azules anidando en áreas de alta densidad a orillas del bosque el playas al noreste y suroeste de la Isla Isabel, Nayarit, México. Todas las aves estaban individualmente marcadas por anillos colocados en temporadas anteriores. Se observaron 34 parejas observadas desde casetas de observación. Las aves fueron consideradas como "pareja" cuando cortejaron entre sí, cuando defendieron un territorio en el cual eventualmente incubaron una nidada. Cada territorio con nido fue marcado con una estaca de madera numerada cuando las parejas estaban ausentes. En cada caseta de observación dos observadores se alternaron en turnos de 2 horas, observando un máximo de 8 parejas observadas.

Diseño experimental -

Se aislaron a 17 machos experimentales elegidos al azar dentro del supuesto período fértil, 1- 5 días antes de que su pareja pusiera el primer huevo ($\bar{X} \pm SD$, 3.65 ± 1.03 días) y también se aislaron 17 machos control elegidos al azar entre los días 7 - 29 antes de la puesta del primer huevo (15.47 ± 6.49 días). Todos lo machos fueron capturados entre las 0600 y las 0800 horas, y liberados al atardecer después de 11.07 ± 0.57 horas para los machos experimentales y 11.12 ± 0.43 horas para los machos control (rango = 10 - 12 horas, n = 34 machos experimentales y control). Los machos experimentaron fueron removidos cuando la cloaca de su pareja estaba abierta y rojiza, indicando la proximidad de la puesta del primer huevo (obs. Osorio-Beristain). Los machos control fueron removidos cuando la cloaca de su pareja estaba cerrada y sin color rojizo.

Tanto los machos experimentales como los machos control anidaron por lo menos una temporada anteriormente. Los datos de aislamiento para ambos grupos de machos, experimentales y control fueron similares: del 1º de febrero al 3 de marzo para machos experimentales, y del 28 de enero al 8 de marzo para machos control. ($D = 0.03$ p = 1.00, prueba de Kolmogorov-Smirnov, n = 17 machos para cada tratamiento).

Para valorar la condición corporal de los machos experimentales y control al inicio del período reproductivo, se midió masa corporal (g), longitud de culmen y de la ulna izquierda (mm) al momento de que fueron capturados para aislarlos de su pareja. No hubo diferencia significativa en la condición corporal entre los machos control y los machos experimentales (Tabla 4). Los machos se mantuvieron en jaulas metálicas individuales sin piso de 70 X 70 centímetros, aproximadamente a 100 metros de distancia de su territorio de anidación. A ésta distancia, es improbable que los machos escucharan a sus parejas mientras que estaban aislados. Cada jaula fue cubierta con una tela de algodón para reducir la estimulación externa y el estrés. Los machos pasaron su aislamiento aparentemente relajados, durmiendo y de pie sobre la arena.

Observaciones conductuales -

Diariamente se realizaron observaciones conductuales desde las 0800 a 1800 horas.

Se registró "cortejo" cuando dos aves realizaron mutuamente cualquiera de los siguientes despliegues: *sky-pointing*, *bill-up-face Hawaii*, *parading* o *symbolic nest-building* descritos por Nelson (1978).

Se registró "cópula" cuando el macho subió al dorso de la hembra, y ésta levantó las plumas de la cola, mientras el macho giró y bajó las plumas de la cola y se pudo ver o no el contacto de ambas cloacas (Osorio-Beristain y Drummond 1998).

Conducta de la hembra -

Se observó la conducta de las hembras experimentales y las hembras control 7 - 29 días previos a la puesta del primer huevo, durante los tres días previos antes, durante y después de alejar a sus parejas sociales. Se registró la frecuencia absoluta de cópulas y , durante el período de observación cada intervalo de 15 minutos, si la hembra observada realizó cortejo con algún macho (registrando uno-cero). Se compararon frecuencias obtenidas durante el día que los machos fueron removidos con el promedio de las frecuencias en las días previos y posteriores al aislamiento.

Resguardo de pareja y resguardo de paternidad por parte de los machos -

Cada macho experimental fue observado el día posterior a su captura; cada macho control fue observado desde el día posterior a su captura hasta el día en que su pareja puso el primer huevo (ver más adelante). A intervalos de 15 minutos entre períodos de observación, se registró la presencia o ausencia de ambos adultos para cada pareja observada, y se registró si el macho se comunicó en cortejo recíproco con su pareja (registrando uno-cero), y la frecuencia absoluta de las cópulas intra-pareja.

Se analizó la conducta de los machos, comparando y empatando cada macho experimental con un macho control, y comparando las tasas cortejo y la cópula en el mismo día para el ciclo reproductivo de las parejas sociales, calculado como el número de días previos a la puesta del primer huevo. El día de comparación fue el día después de que cada macho control fue removido. Se empataron cada macho experimental con el macho control que anidó más cerca de éste y también más cercano a la fecha de puesta del primer huevo de su pareja. En total se empataron y compararon 12 pares de machos experimentales - control. Cinco pares de machos no pudieron ser comparados pues su movilidad no permitió su observación durante parte del período de observación.

Cuidado parental por parte de los machos -

Incubación.

Se registró la fecha y hora de la puesta del primer huevo para cada hembra. Se observó la conducta del macho durante la primer hora de su primer relevo para incubación y se registró si el macho cubría éste primer huevo o mostraba alguna conducta obvia de rechazo para incubar. Adicionalmente, desde el momento en que el primer huevo fue puesto hasta que el tercer huevo fue puesto (o los 5 días después de puesto el segundo huevo, si solamente fueron puestos dos huevos), se registró si la nidada fue cubierto por el macho o por la hembra con intervalos de 15 minutos entre períodos de observación. Para el análisis de períodos de incubación, solamente se incluyó nidadas con un solo huevo: tampoco se incluyó el primer huevo o el segundo huevo en los casos en los que el primer huevo desapareció (por depredación o porque fue roto por aves vecinas), y solamente nidadas donde el huevo que sobrevivió más de una hora. Durante la época reproductiva de 1995, los huevos de bobos de patas azules fueron frecuentemente depredados por gaviota ploma (*Larus hermannii*), probablemente por la reducción en la disponibilidad de alimento marino asociada con el fenómeno oceanográfico "El Niño" (Trenberth y Hoar 1996).

Defensa de nidada.

Se registró la intensidad en la defensa de los machos hacia su nidada contra un evento estandarizado de intrusión humana. Cada intrusión se realizó cuando el macho estaba incubando la nidada y su hembra estaba ausente. Dos personas lentamente y en silencio caminan hacia la nidada en una sola fila, a aproximadamente 50 centímetros de distancia, mirando a los ojos de las aves. La segunda persona en fila se detiene a 30 centímetros de el nido por 30 segundos. Si el macho no descubrió la nidada durante éste período, entonces la persona suavemente empuja al macho con una horqueta de madera. Se verificó que cada ave regresara y cubriera la nidada después de aplicar ésta prueba. Ninguno de los nidos fue abandonado y ninguna cría se perdió como resultado de ésta prueba.

La intensidad de la defensa del macho fue dividida en cuatro categorías exclusivas basadas en como la nidada fue descubierta cuando: 1) el intruso caminó hacia el nido a una distancia mayor a 30 centímetros; 2) el intruso estuvo de pie a 30 centímetros de la nidada durante 30 segundos; 3) el ave fue empujado obligándolo a descubrir la nidada y no atacó; 4) el ave atacó la horqueta de madera con su pico cuando fue empujado. Estas categorías fueron, respectivamente, asignadas uno, dos, tres o cuatro puntos en una escala de intensidad creciente.

Se realizó la intrusión a las nidadas de 1 y 2 huevos (1.50 ± 0.46 huevos, $n = 10$ machos experimentales; 1.70 ± 0.50 huevos, $n = 9$ machos control; $U = 48$, $p = 0.3$, prueba de Mann-Whitney U).

La edad del primer huevo en la nidada fue similar para los machos experimentales (22.33 ± 10.37 , rango = 8 -38 días), y machos control (20.9 ± 9.49 , rango = 6 - 34 días; $U = 58$, $p = 0.92$, prueba de Mann-Whitney U). El tiempo del día durante el cual la prueba fue realizada no difirió entre machos experimentales (1050 ± 0350 , rango = 0801 - 1733 h) y los machos control (0918 ± 0243 , rango = 0751 - 1720 horas, $U = 39$, $p = 0.18$, Prueba de Mann-Whitney).

Confiabilidad Inter-observadores -

Las pruebas de confiabilidad Inter-observadores se realizaron a lo largo del estudio teniendo a dos observadores registrando independientemente a 6 parejas observadas durante un promedio de 27.54 horas por pareja (± 3.54 horas). El promedio de diferencia entre observadores fue del 6.2 % para registro de frecuencia de cópulas (Confiabilidad Inter-observadores 8.7 %, rango = 0.0 - 25 %), 8.7 % para registro de cortejo durante con intervalos de 15 minutos ($\pm 3.6\%$, rango = 2.5 - 15.0 %) y 4.5 % para registros de presencia / ausencia de cada ave observada (± 5.3 %, rango = 2.2 - 13.5%). Todas las pruebas estadísticas fueron de dos colas, y los valores de los datos en el texto significan \pm sd.

RESULTADOS

Promiscuidad en hembras -

Contrariamente a la hipótesis, ni las hembras experimentales y ni las hembras control mostraron tasas más altas de cortejo extra-pareja durante el día en que su pareja fue alejada, con respecto a los días previos y posteriores al aislamiento del macho (Tabla 6). Efectivamente, durante el tiempo que los machos fueron alejados, la tasa de cortejo disminuyó 2.7 y 1.2 veces en las muestras de hembras experimental y de hembras control, respectivamente, en comparación con los períodos previos y posteriores al aislamiento de sus parejas sociales. El cortejo extra-pareja fue realizado por 8 de 17 hembras experimentales y 6 de 17 hembras control; la propensión para realizar ésta actividad no difiere entre las hembras de ambos tratamientos ($p = 0.73$, prueba exacta de Fisher).

Tabla 6.

Condición corporal de 17 machos experimentales y 17 machos control en el momento de ser capturados para su aislamiento.

	Macho		P(t) ¹
	Experimental	Control	
Peso (g)	1247.65 ± 52.64	1258.23 ± 80.46	0.66 (0.44)
Longitud Ulna (mm)	197.60 ± 02.57	97.88 ± 02.87	0.76 (0.31)
Longitud Culmen (mm)	107.94 ± 02.90	108.41 ± 03.93	0.70 (0.39)

¹ = Prueba de t, df = 32.

Tampoco las hembras experimentales realizaron tasas significativamente más altas de cópulas extra-pareja, durante el aislamiento de sus parejas sociales, con respecto a las tasas que mostraron en comparación con los períodos previos y posteriores al aislamiento de los machos (Tabla 7). Las cópulas extra pareja fue realizado por 2 de 17 hembras experimentales y 3 de 17 hembras control; la propensión para la promiscuidad fue similar entre las hembras de los dos tratamientos ($p = 1$, prueba de probabilidad exacta de Fisher).

Tabla 7.

Tasa de cortejos extra-pareja y cópulas extra-pareja ($X \pm sd$) en 17 hembras experimentales y 17 hembras control el día en que su pareja fue removida, y el promedio de los días previos y posteriores a la ausencia inducida :

	Hembras					
	Experimental			Control		
Actividad extra-pareja	Durante	Previo y Posterior ³	P ⁴	Durante	Previo y Posterior ³	P ⁴
Cortejo ¹	0.06 ± 0.09	0.16 ± 0.11	0.02	0.05 ± 0.10	0.06 ± 0.09	0.48
Cópulas ²	0.18 ± 0.39	0.12 ± 0.32	1.00	0.29 ± 0.96	0.06 ± 0.23	0.50

¹ = Frecuencia de intervalos de 15 minutos con cortejo mutuo extra-pareja dividido entre el total de frecuencias de intervalos en que la hembras estuvo presente.

² = Frecuencia diaria de cópulas extra-pareja.

³ = Promedio de la tasa de conducta durante los días previos y posteriores a la ausencia inducida.

⁴ = Prueba de Signos.

La latencia para copular con otro macho después de la separación de su pareja fue similar entre las hembras experimentales (2.50 ± 0.62 horas) y las hembras control (2.96 ± 0.88 horas).

Únicamente las hembras experimentales y las hembras control que realizaron cortejo extra-pareja durante los días 1 -5 previos al aislamiento de sus parejas sociales ($n = 14$ hembras) realizaron cortejo extra-pareja durante el aislamiento. Ninguna hembra del grupo experimental o del grupo control realizó cortejo extra-pareja en los días previos a la captura de sus parejas sociales (10.65 ± 6.11 días de observación, rango = 7 - 29 días; $n = 20$ hembras) realizaron cortejo extra-pareja durante la ausencia.

Resguardo de pareja y resguardo de paternidad de parte de los machos -

Los machos experimentales no difirieron significativamente de los machos control en frecuencia para las conductas de resguardo de pareja, ni para el resguardo de paternidad (atención para la hembra, tasa de cortejo intra-pareja y tasa de cópula intra-pareja) seguidas a su regreso al nido (Tabla 8).

Tabla 8. Mediciones de posible resguardo de pareja y del resguardo de paternidad en 12 parejas empatadas de machos experimentales y machos control en el mismo día con respecto al ciclo reproductivo de sus parejas sociales :

Actividad de Resguardo	Macho		P(t) ¹
	Experimental	Control	
Atención a la hembra	0.35 ± 0.42	0.53 ± 0.35	0.23
Cortejos intra-pareja	0.74 ± 0.11	0.73 ± 0.11	1.00
Cópulas intra-pareja	0.58 ± 0.79	0.75 ± 0.75	1.00

¹ = Frecuencia de intervalos de 15 minutos con presencia simultánea de macho y hembra dividido entre el total de la frecuencia de los intervalos en que la hembra estuvo presente.

² = Frecuencia de intervalos de 15 minutos con cortejo intra-pareja dividido por el total de frecuencias de intervalos en que la hembra estuvo presente.

³ = Frecuencia diaria de cópulas intra-pareja.

⁴ = Prueba de Signos.

Cuidado paterno por parte de los machos -

Consistente con la hipótesis de que el macho disminuiría su cuidado parental en respuesta al aumento de la incertidumbre de su paternidad, 41.2 % de los 17 machos experimentales rechazaron el primer huevo que puso su pareja en el nido dejándolo sin incubar, cuando ninguno de los 17 machos control hicieron esto ($p = 0.007$ prueba de probabilidad exacta de Fisher). Los machos rechazaron el huevo minutos después de que se realizó el primer relevo para la incubación. El relevo para la primera incubación los machos experimentales ocurrió 2.23 ± 1.64 horas después de que el primer huevo fue puesto por su pareja (rango = 0.25 - 5.25 horas). Los machos infanticidas se deshicieron del huevo empujándolo con el culmen fuera del nido o lo cargaron con su pico y lo arrojaron fuera de su territorio (a una distancia de 30 -40 centímetros del nido). De ésta forma fueron rechazados 7 huevos, y 3 fueron rotos por los vecinos, dos fueron depredados por gaviotas, y para éste trabajo fueron colectados los 2 huevos restantes. En dos casos, las hembras se encontraban de pie en la arena a una distancia menor de 1 metro, mientras que el macho expelía el huevo, pero en ninguno de los casos la hembra mostró una conducta obvia para evitar el infanticidio. En los otros cinco casos, las hembras estaban ausentes del área de observación.

Una de las 10 hembras experimentales cuya pareja no rechazó el huevo, puso el primer huevo en un nido ajeno dentro del mismo vecindario mientras que la pareja que defendía éste territorio estaba ausente.

Cuando ésta pareja regresó 2.25 horas más tarde, ellos agresivamente ahuyentaron a la hembra echándola de su nido, incubando ellos el huevo que quedó en su nido.

Se buscaron diferencias entre las 7 aves experimentales que rechazaron el primer huevo puesto por sus parejas sociales y las 10 aves que no lo rechazaron, tratando de encontrar lo que desencadenó la conducta infanticida. No se encontraron diferencias conductuales (cortejo intra-pareja y cópulas intra-pareja), talla (peso, culmen y longitud de ulna) o contexto para la anidación (distancia entre nidos vecinos) (Tabla 9). Además, la probabilidad de actividad extra-pareja durante la ausencia de la pareja no difirió entre las hembras experimentales de parejas dónde el primer huevo fue eliminado (2 de 7 hembras) y aquellas parejas en las que no fue eliminado (6 de 10 hembras) ($p = 0.33$ prueba exacta de Fisher).

Tabla 9.

Comparación entre 7 machos experimentales que rechazaron el primer huevo puesto por sus parejas sociales y 10 machos control que no rechazaron el primer huevo puesto :

		Machos		P (prueba)
		Rechazaron	No Rechazaron	
Actividad de Resguardo ¹				P (U) ⁴
	Tasa de cortejo intra-pareja ²	0.75 ± 0.51	0.87 ± 0.32	0.25 (20)
	Tasa de cópulas intra-pareja ³	0.55 ± 0.37	0.67 ± 0.81	0.69 (6)
Contexto de anidación				P (U) ⁴
	Vecino más cercano (m)	2.23 ± 1.52	1.61 ± 0.55	0.54 (25)
Talla				P (t) ⁵
	Peso (g)	1260 ± 73.03	1243 ± 42.54	0.50 (0.69)
	Longitud de Ulna (mm)	198.14 ± 03.04	197.60 ± 02.37	0.39 (0.70)
	Longitud de Culmen (mm)	109.00 ± 02.27	107.20 ± 02.64	0.39 (0.19)

¹ = El día posterior de regreso al nido.

² = Frecuencia de intervalos de 15 minutos con cortejo intra-pareja muto dividido entre el total de frecuencia de intervalos en que la hembra estuvo presente.

³ = Frecuencia diaria de cópulas intra pareja.

⁴ = Prueba de Mann-Whitney U.

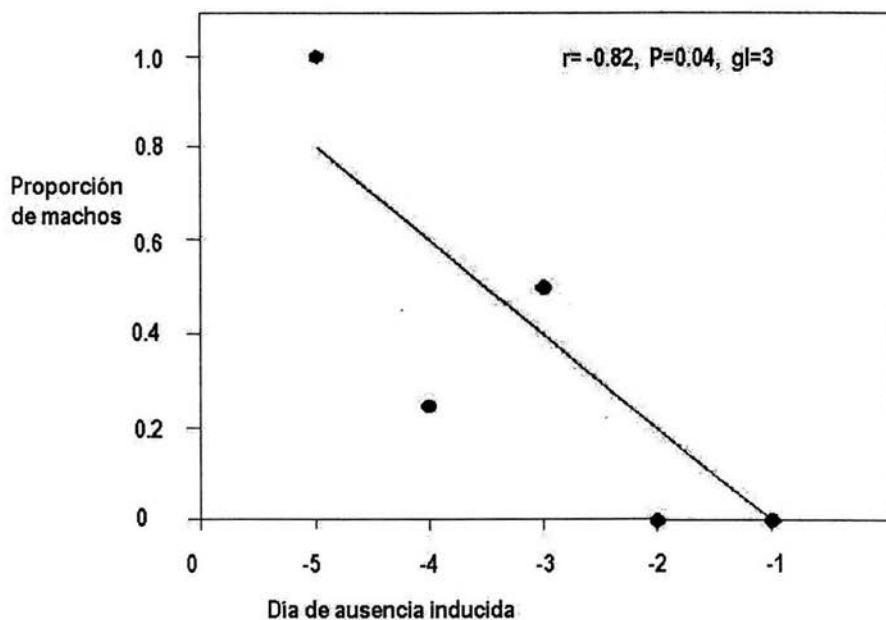
⁵ = Prueba de t, df = 15.

Sin embargo en las parejas experimentales la probabilidad de eliminación del primer huevo puesto era menor cuando los machos el aislamiento de su pareja fue más cercano a la fecha de la puesta (Figura 6). Incluidos los 5 machos controles que fueron removidos durante los 5 días previos al SPF de sus parejas sociales (7,8,9 y 10 días antes de la puesta) y que no rechazaron el huevo.

Figura 6

Proporción de machos experimentales que rechazaron el primer huevo puesto en relación al día de la ausencia inducida. 0 = día en que el primer huevo fue puesto. Tamaños de muestra : 3,8,4,1 y 1, respectivamente en días -5 a -1 :

IZT.



Incubación .

Entre los machos experimentales que no rechazaron el huevo, se examinó la inversión que realizaron para la incubación. Los machos experimentales y los machos control incubaron el primer huevo por porciones de tiempo similares (medidas como la proporción del total de tiempo de incubación con la que contribuyeron ambos padres para cada nidada): machos experimentales 0.30 ± 0.17 ; ($n = 5$ hasta que el primer huevo eclosionó), y para los machos control 0.34 ± 0.22 ; ($n = 8$ hasta que el primer huevo eclosionó) ($U = 11$, $p = 0.84$, prueba de Mann-Whitney U). 5 machos experimentales y 9 machos control perdieron su primer huevo por depredación de gaviota.

Se repitió el análisis incluyendo los datos de incubación para el segundo huevo que eclosionó cuando el primer huevo desapareció debido a depredación o porque había sido rechazado por los machos. El análisis incluye el periodo total para un solo huevo (el primero o el segundo). Y se presentó tanto para los machos experimentales como para los machos control proporciones similares de tiempo: machos experimentales 0.38 ± 0.11 ($n = 5$ para el primer huevo que eclosionó, $n = 8$ para el segundo huevo que eclosionó), y para los machos control 0.32 ± 0.26 ($n = 8$ para el primer huevo que eclosionó, $n = 1$ para el segundo huevo que eclosionó) ($U = 13$, $p = 0.79$ prueba de Mann-Whitney U).

Defensa de la nidada .

La medición de la intensidad en la defensa de la nidada no difirió entre los machos experimentales (3.10 ± 1.76 , $n = 10$) y los machos control (2.42 ± 1.55 , $n = 9$; $U = 46.5$, $p = 0.42$ prueba de Mann-Whitney U).

DISCUSIÓN

Contrariamente a las expectativas, las hembras no incrementan las conductas extra-pareja durante la ausencia inducida de su pareja. Resultó notorio que las hembras que realizaron cópulas o cortejo extra-pareja antes de aislar a sus parejas sociales (14 / 34 hembras experimentales y control) presentaron conducta promiscua durante el período de 11 horas de ausencia inducida de los machos. Por tanto, la conducta selectivo extra-pareja de las hembras (cf., Kempnaers *et al.* 1992; Sheldon 1994) estuvo aparentemente no fue afectada por la ausencia inducida de los machos. Esto fue sorprendente porque la conducta extra-pareja en el bobo de patas azules, generalmente aumenta en ausencia de la pareja (Osorio-Beristain y Drummond 1998). Posiblemente el procedimiento de captura de los machos en el nido perturbó a las hembras y de alguna forma las desalentó en sus conductas extra-pareja por el reto del día. Para ninguna fase del diseño experimental se requirió que la conducta extra-pareja de las hembras se incrementara, pero si que los machos percibieran que las hembras tenían mayor oportunidad para realizar conductas extra-pareja.

Por otro lado, los datos de éste trabajo sustentan la hipótesis de Trivers (1972) de que los machos necesitan ajustar su nivel de inversión paterna de acuerdo a su percepción de la certeza de paternidad (ver Schwagmeyer y Mock 1993), aunque la forma en que los machos del bobo de patas azules fue inesperada, drástica y hasta donde sabemos única. 41 % de los 17 machos experimentales (versus 0 % de los 17 machos control) rechazaron el primer huevo puesto. En lugar de reducir cuantitativamente su inversión en la incubación y en la defensa de la nidada, éstos machos simplemente eliminan el primer huevo, por lo tanto eliminando su inversión por completo. Subsecuentemente, ellos defienden e incuban el resto de la nidada con conductas similares a las de los machos control. Se piensa que el primer huevo es destruido debido a la alta probabilidad de que sea fertilizado por un macho adicional, aunque esta probabilidad es desconocida. Aislado y señalando solo el primer huevo puesto implica que la paternidad de los siguientes huevos puestos no estaba amenazada por cópulas extra-pareja por parte de la hembra dentro de los 5 días previos al inicio de la puesta. Esto es consistente con las observaciones de que después de la puesta del primer huevo, la hembra continúa copulando con su pareja pero no con machos adicionales, aún cuando presentó ésta conducta antes de la puesta del primer huevo (Osorio-Beristain y Drummond 1998).

La expulsión de los huevos realizada por los machos experimentales pero no por los machos control, es evidencia de que el tiempo en que fue inducida la ausencia de los machos fue una variable crítica para determinar la expulsión. Los datos descriptivos de la conducta son consistentes con la fertilidad de las hembras siendo alta durante los 5 días previos a la puesta: resguardo de pareja aparente y resguardo de paternidad por parte de los machos (atenciones a la hembra combinado con cortejo y cópulas intra-pareja) y el pico de las conductas extra-pareja, y la aparente disminución de la realización de cópulas extra-pareja en presencia de sus parejas sociales (Osorio-Beristain y Drummond 1998).

Los machos se deshacen de los huevos solamente cuando la ausencia inducida coincide con el momento en el que su pareja es más vulnerable a ser fertilizada por otro macho. Se puede argüir que la captura y retención de los machos induce a una destrucción de huevos, afectando solamente a los machos experimentales debido a que sus parejas sociales pusieron inmediatamente después de la manipulación. Esto parece improbable porque la expulsión ocurre entre 3 – 5 días después de la manipulación (dando tiempo de recuperarse del trauma por captura) y entre los machos experimentales la probabilidad de hecho se redujo con la proximidad de la puesta. Esta reducción sugiere además que la fertilidad de la hembra debe de hecho disminuir alrededor de los 5 días antes de la puesta.

La ausencia inducida de los machos y de hembras de otras especies para reducir la certidumbre de paternidad no ha sido seguida por la destrucción selectiva de huevos. Sin embargo, en las especies probadas (*Hirundo rustica*, *Tachycineta bicolor*, *Prunella modularis*, *Prunella collaris*), los machos no incuban y no tiene la oportunidad de destruir selectivamente un huevo. Tal vez ésta opción la tienen solamente aquellos machos que incuban después de la puesta de cada huevo sospechoso. El *Melanerpes formicivorus* sí realiza la crianza en cooperación con su pareja, los machos sí participan en la incubación y son aparentemente capaces de la destrucción no selectiva de los huevos. Dos de 8 machos removidos durante la puesta subsecuentemente rechazaron todos los huevos del nido, mientras que los 7 machos del grupo control no lo hicieron (Koenig y Mumme 1987).

La conducta infanticida (con huevos o con crías) por parte de machos de otras especies aviares ocurre en un contexto de cambio de pareja, donde un macho es reemplazado por otro macho (Pinxten *et al.* 1991; Crook y Shields 1985; Freed 1986, 1987; Robertson y Stutchbury 1988; Robertson 1990; Veiga 1990; revisión en Smith *et al.* 1996). Infanticidio por reemplazo de macho es claramente adaptativo cuando el reemplazo ocurre durante los estadios de incubación o crianza (Robertson y Stutchbury 1988; Robertson 1990). El infanticidio por expulsión de huevo por parte de los machos del bobo de patas azules muestra una complejidad de comportamiento mucho mayor, ocurriendo unos días después de un evento definido por características cuantitativas (p.ej. tiempo y duración).

La reducción adaptativa de la inversión paterna de los machos cuando la probabilidad de paternidad es baja depende de la disponibilidad de los indicadores de paternidad percibida por el macho. Los resultados de éste trabajo implican que los indicadores usados por el macho del bobo de patas azules involucra ausencia del macho en el nido y ausencia de la pareja, y la proximidad de la ausencia con respecto al inicio de la puesta. Registros para los indicadores han sido identificados solo para dos especies aviares, ambas se crían en cooperativa: Acentor común (*Prunella modularis* Davies *et al.* 1992; Davies *et al.* 1992) y el Acentor Alpino (*Prunella collaris* Hartley *et al.* 1995). Los indicadores de paternidad en éstos congéneres está relacionada con la cantidad de tiempo que los machos pasan cerca de su hembra durante el período fértil: en nidadas donde dos machos proveen cuidado paterno simultáneamente, los machos invierten cuidados paternos en proporción al tiempo de acceso para copular.

Para las tres especies que utilizan éste indicador pueden estar directamente relacionados los cuidados con la probabilidad de asegurar la nidada afectada. Demostración de sus relaciones en el bobo de patas azules requerirá de análisis de paternidad.

Aunque éste experimento sugiere que la decisión del macho de deshacerse del primer huevo puesto depende de su oportunidad de resguardar a su pareja cuando ella es más fértil, sospechamos que factores adicionales están involucrados. 10 de los 17 machos experimentales no rechazaron el primer huevo. No hubo evidencia de que los machos que no rechazaron difirieran de los que si rechazaron en cuanto a condición corporal, o en la frecuencia de resguardo de pareja o al resguardo de paternidad posterior al aislamiento; tampoco hubo evidencia de que sus parejas estuvieran más dispuestas a efectuar actividades extra-pareja durante la ausencia inducida con respecto a los machos que rechazaron el huevo. Las pequeñas muestras utilizadas no permitieron eliminar éstos aceptados indicadores de paternidad, y otros indicadores son posibles también.

La destrucción selectiva del primer huevo puesto beneficiaría a los machos solamente si la probabilidad de la fertilización extra-pareja es muy alta o si las hembras a la destrucción del huevo reponiendo con un huevo con menor probabilidad de ser fertilizado extra-pareja. Desafortunadamente, no tenemos más información sobre paternidad y los altos niveles de depredación en huevos por gaviotas (*Larus hermannii*) durante el experimento impidió analizar cuando los reemplazos de huevos fueron puestos.

Pueden los machos del bobo de patas azules deshacerse de los huevos en un contexto natural? Se han observado dos casos de nidos observados diariamente durante todas las horas de luz en las colonias de Isla Isabel, en 1996 (datos sin publicar). Durante los 5 días previos a la puesta, las hembras cortejaron con un macho adicional en presencia de sus parejas sociales y copularon con el macho adicional en su ausencia. En ambos casos, las parejas sociales de éstas hembras eliminaron el primer huevo puesto al inicio de su primer turno para incubar, uno empujó el huevo fuera del nido (fue depredado por una gaviota) y el otro los picoteo y rompió. La destrucción del primer huevo por parte de los machos del bobo de patas azules es una conducta natural y éste experimento muestra que ocurre cuando el macho ha estado ausente por un largo período, precisamente durante el período en que se asume que las hembras son más fértiles.

CONCLUSIÓN GENERAL

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

Estrategias de los machos –

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

Trivers (1972) propuso que los machos deberían de invertir en la crianza en relación a su certeza de paternidad. Se apoyó ésta hipótesis con el experimento en el que se promovió diferente grado de certidumbre de paternidad (percepción de paternidad, Schagemeyer y Mock 1995) separando al macho de su hembra antes (machos control) y durante (machos experimentales) del SPF de ésta. Esto es, en el período que los machos resguardan a su pareja con mayor intensidad (Osorio-Beristain y Drummond 1998). La menor certeza de paternidad de las machos experimentales respecto a los machos control redundó en que los primero invirtieran menos en la incubación del primer huevo que los segundos. La menor inversión de los machos, se llevó al extremos de eliminar el primer huevo de su pareja.

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

Estrategias de las hembras –

Se apoyó la hipótesis de que la proximidad especial de individuos sincrónicos favorece la actividad extra-pareja al aumentar la oferta de vecinos sincrónicos, aunque la tasa de cópulas sólo aumentó antes de su supuesto período fértil, probablemente por la restricción impuesta al ser resguardada por su consorte.

Aparentemente las hembras controlaron la actividad extra-pareja, particularmente las cópulas. Esto se evidenció debido a que las tasas de cópulas extra-pareja e intra-pareja de los machos no se incrementaron al aumentar la oferta de vecinas sincrónicas, ni al aumentar el número de rivales potenciales. El control de las hembras puede ser físico, ya que se requiere la cooperación de la hembra para que el macho copule (Osorio-Beristain y Drummond 1998).

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

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

REFERENCIAS

- Aguilera E., Alvarez F. 1989. Copulations and mate guarding of the spoonbill *Platalea leucorodia*. Behaviour 110:1-22.
- Anderson M. 1994. Sexual Selection. Princeton, New Jersey: Princeton University Press.
- Arizmendi Arriaga, Ma.C. y Laura Márquez Valdelamar eds. 2000. Áreas de Importancia para la Conservación de las Aves en México. CIPAMEX A.C.
- Beecher M.D., Beecher I.M. 1979. Sociobiology of bank swallows; reproductive strategy of the male. Science 205:1282-1285.
- Birkhead T.R., Biggins. 1987. Reproductive synchrony and extra-pair copulations in birds. Ethology. 74-320-334.
- Birkhead T.R., Johnson S.D., Nettleship D.N. 1985. Extra-pair matings and mate guarding in the common murre *Uria aalge*. Animal Behaviour 33:608-619.
- Birkhead T.R., Moller A.P. 1992. Sperm competition in birds: evolutionary causes and consequences. London: Academic Press.
- Birkhead T.R., Moller A.P. 1986. Monogamy and sperm competition in birds. En Partnership in birds. (Black J.M. ed.). Oxford Ornithology Series. Oxford.
- Carranza-Edwards. 1975 en Información de la Zona Costera Mexicana. Lab. Hidrobiología. UAM-Iztapalapa.
- Castillo A., Chávez-Peón C. 1983. Ecología reproductiva e influencia del comportamiento en el control del número de crías en el bobo de patas azules (*Sula nebouxi*) en la Isla Isabel, Nayarit. Tesis de licenciatura, Facultad de Ciencias, UNAM.
- Choudhury S. 1995. Divorce in birds: a review of the hypotheses. Animal Behaviour 50:413-429.
- Clutton-Brock T.H. 1991. The evolution of parental care. Princeton Univ. Press. Princeton, New Jersey.
- Clutton-Brock T.H. 1988. Reproductive success : Studies of Individual Variation in Contrasting Breeding Systems. University. Chicago Press. Chicago.
- Crook J.R., Shields W.M. 1985. Sexually selected infanticide by adult male barn swallows. Animal Behaviour 33:754-761.
- Davies N.B. 1983. Polyandry, cloaca-pecking and sperm competition in dunnocks. Nature 302:334-336.
- Davies N.B. 1991. Mating systems. En Behavioural ecology: an evolutionary approach. (Krebs J.R., Davies N.D. eds.). Blackwell, Oxford.
- Davies N.B., 1992. Dunnock behaviour and social evolution. Oxford series in ecology and evolution. Oxford: Oxford University Press.
- Davies N.B., Hatchwell B.J., Robson T., Burke T. 1992. Paternity and parental effort in dunnock *Prunella modularis*: how good are males chick-feeding rules? Animal Behaviour 43:729-745.
- Dixon A., Ross D., Omalley S.L.C., Burke T. 1994. Paternal investment inversely related to degree of extra-pair paternity in the reed bunting. Nature 371:698-700.
- Drummond H., González E., Osorno J.L. 1986. Parent-offspring cooperation in the blue-footed booby (*Sula nebouxi*) : social roles in infanticidal brood reduction. Behavioral Ecology and Sociobiology 193615-372.
- Emlen S.T., Oring L.W. 1977. Ecology, sexual selection and the evolution of animal mating systems. Science. 197: 215-223.

- Ens B.J., Safriel U.N., Harris M.P.** 1993. Divorce in the long lived and monogamous oystercatcher *Haematopus ostralegus*: incompatibility or choosing the better option? *Animal Behaviour* 45:1199-1217.
- Ens B.J., Choudhury S., Black J.** 1996. Mate fidelity and divorce in monogamous birds. *En Partnership in birds.* (Black J.M. ed.). Oxford Ornithology Series. Oxford.
- Estrada-Betancourt.** 1992 *en* Información de la Zona Costera Mexicana. Lab. Hidrobiología. UAM-Iztapalapa.
- Erickson C.J., Zenone P.G.** 1972. Courtship differences in male ring doves avoidance of cuckoldry? *Science* 192: 1353-1354.
- Freed L.A.** 1986. Territory takeover and sexually selected infanticide in tropical house wrens. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 19:197-206.
- Freed L.A.** 1987. Prospective infanticide and protection of paternity in tropical house wrens. *Am Nat* 130:948-954.
- Frederick P.C.** 1987. Response of male white ibises to their mate's extra-pair copulations. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 21:223-228.
- Furness R.W., Monahan P.** 1987. Seabird ecology. New York: Chapman and Hall.
- García Enriqueta.** 1981. Modificaciones al Sistema de Clasificación Climática de Köppen. Instituto de Geografía UNAM.
- Gladstone D.E.** 1979. Promiscuity in monogamous colonial birds. *Am. Nat.* 114:545-557 Gowaty, A.P. 1985. Multiple parentage and apparent monogamy in birds. *En Avian monogamy.* (ed. Gawaty, A.P. y Mock, W.). EUA.
- Gowaty P.A.,** 1996. Battles of the sexes and origins of monogamy. *En Partnerships in Birds,* (Black J. ed.), Oxford University Press.
- Gowaty P.A.,** 1983. Male parental care and apparent monogamy among eastern blue-birds *Sialia sialis*. *The American Naturalist* 121:149-157.
- Guerra M., Drummond H.** 1995. Reversed sexual dimorphism and parental care: minimal division of labour in the blue-footed booby. *Behaviour* 132:479-496.
- Hamilton W.D., Zuk M.** 1982. Heritable true fitness and bright birds : a role for parasites. *Science*: 218:384-387.
- Hartley L.R., Davies N.B., Hatchwell B.J., Desrochers A. Nebel D. Burke T.,** 1995. The polygynandrous mating system of alpine accentor, *Prunella collaris* ll. Multiple paternity and parental effort. *Animal Behaviour* 49:789-803.
- Hatch S.A.** 1987. Copulation and mate guarding in the northern fulmar. *Auk* 104:450-461.
- INE.** 1997. Áreas Naturales Protegidas en Zonas Costeras. Agenda 21. SEMARNAP
- Kempnaers B., Verheyen G.R., Dhondt A.A.** 1992. Extra-pair paternity in the blue tit (*Parus caeruleus*): female choice, males characteristics, and offspring quality. *Behavioural Ecology and Sociobiology.* 5:481-492.
- Kempnaers B., Sheldon B.C.** 1997. Studying paternity and paternal care: pitfalls and problems. *Animal Behaviour* 55:481-492.
- Kempnaers B., Lanctot, R.B., Robertson, R.J.** 1998. Certainty of paternity and paternal investment in eastern blue birds and tree swallows. *Animal Behaviour* 53:423-427.
- Koenig W.D., Mumme R.L.** 1987. Population ecology of the cooperatively breeding acorn wood pecker. Princeton, New Jersey: Princeton University Press.
- Koenig W.D.** 1990. Opportunity of parentage and nest destruction in polyandrous acorn woodpeckers *Melanerpes formicivorus*. *Behavioural Ecology* 1:55-61.
- Lack D.** 1968. Ecological adaptations for breeding in birds. Methuen, London.

- McKilligan N.G. 1990. Promiscuity in the cattle egret *Bubulcus ibis*. *Auk* 107:334-341.
- Moller A.P. 1988. Paternity and parental care in the swallow, *Hirundo rustica*. *Animal Behaviour* 36:996-1005.
- Moller A.P. 1990. Defence of offspring of males swallow, *Hirundo rustica*, in relation to participation in extra-pair copulations by their mates. *Animal Behaviour* 42:261-267.
- Moller A.P. 1994. Sexual selection and the barn swallow. Oxford University Press, Oxford.
- Mota-Palomino. 1992 en Información de la Zona Costera Mexicana. Lab. Hidrobiología. UAM-Iztapalapa.
- Nelson J.B. 1978. The sulidae: gannets and boobies. Oxford: Oxford University Press.
- Osorio-Beristain M.M., Drummond H. 1998. Non-aggressive mate guarding by the blue-footed booby: a balance of female and male control. *Behavioural Ecology and Sociobiology* 43:307-315.
- Osorio-Beristain M.M., Drummond H. Male boobies expel eggs when paternity is in doubt. *Behavioral Ecology* Vol. 12 No 1:16-21.
- Parker G.A. 1970. Sperm competition and its evolutionary consequences in the insects. *Biol Rev* 45:525-567.
- Parker G.A. 1974. Courtship persistence and female guarding as male time investment strategy. *Behavior* 48:157-184.
- Petrie M. 1992. Copulation frequency in birds : why do females copulate more than once with the same male? *Animal Behavior* 44:790-792.
- Pinxten R., Eens M., Veheyen R.F. 1991. Response of male starlings to experimental intraspecific brood parasitism. *Animal Behaviour* 42: 1028-1030.
- Pomiankowski A.1990. How to find the top male. *Nature* 347:616-617.
- Robertson R.J., Stutchbury B.J. 1988. Experimental evidence for sexually selected infanticide in tree swallows. *Animal Behaviour* 36:749-753.
- Robertson R.J. 1990. Tactics and counter-tactics of sexually selected infanticide in tree swallows. En: *Population biology of passerine birds*, (Blondel J.B., Goler A., Lebreton J.D. y McCleery, eds.) Berlin: Springer-Verlag; 381-390.
- Rusell E., Rowley I. 1996. Partnership in promiscuous splendid fairy-wrens En Partnership in birds. (Black J. M. ed.). Oxford Ornithology Series. Oxford.
- Schwagmeyer P.L., Mock D.W. 1993. Shaken confidence of paternity. *Animal Behaviour* 46:1020-1022.
- Sheldon B.C. 1994. Male phenotype, fertility and the pursuit of extra-pair copulations by female birds. *Proc R Soc Lond B* 257:25-30.
- Serman P.W. 1981. Electrophoresis and avian genealogical analysis. *Auk* 98:419-422.
- Smith S.M. 1988. Extra-pair copulations in black-capped chickadees: The role of the female. *Behaviour* 107: 15-23.
- Smith H.G., Wennerberg L., Von Schantz T. 1996. Adoption or infanticide: options of replacement males in the European starling. *Behav Ecol Sociobiol* 38:191-197.
- Stutchbury B.J., Morton E.S. 1995. The effect of breeding synchrony on extra-pair mating system in songbirds. *Behaviour*. 132:676-690.
- Thornhill R., Alcock J. 1983. The evolution of insects mating systems. Harvard Univ. Press. Cambridge, Massachusetts.

- Torres R., Drummond H.** (submitted). Does large size make daughters of the blue-footed booby more expensive than sons? *Animal Ecology*.
- Torres R.**, 1996. Proporción de sexos e inversión parental diferencial en hijos e hijas en el bobo de patas azules. Tesis doctoral, Instituto de Ecología, UNAM.
- Trenberth K.E., Hoar T.J.** 1996. The 1990-1995 El Niño-southern oscillation event: longest on record. *Geophysical Research Letters* 23:57-60.
- Trivers R.** 1972. Parental investment and sexual selection. En: *Sexual selection and the descent of man 1871-1971*, (Cambell B., ed.). Chicago: Alchine; 36-179.
- Veiga J.P.** 1990. Infanticide by male and female house sparrow. *Animal Behaviour* 39:496-502.
- Wagner R.H.** 1992. The pursuit of extra-pair copulations by monogamous female razorbills: how do female benefit? *Behavior Ecology and Sociobiology* 29: 455-464.
- Westneat D.F., Sherman P.W., Morton M.L.** 1990. The ecology and evolution of extra-pair copulations in birds. En: *Current Ornithology 7*, (Powwer M.D. ed.). New York: Plenum Press; 331-369.
- Westneat D.F., Sherman P.W.** 1993. Parentage and the evolution of parental behavior. *Behavior Ecology* 4:49-60.
- Westneat D.F., Clark A.B., Rambo K.C.** 1995. Within-brood patterns of paternity and paternal behavior in red-winged blackbirds. *Behaviour Ecology and Sociobiology* 37:349-356.
- Westneat D.F., Sargent R.C.** 1996. Sex and parenting: the effects of sexual conflict and parentage on parental strategies. *Trends in Ecology Evolution* 11:87-91.
- Westneat D.F., Sherman P.W.** 1987. Density and extra-pair fertilizations in birds : a comparative analysis. *Behavioral Ecology and Sociobiology*. 41:205-215.
- Weatherhead P.J. et al.** 1994. The cost of extra-pair fertilizations to female red-winged blackbird, *Agelaius phoeniceus*. *Animal Behavior* 49:21-35.
- Weatherhead P.J., Robertson R.J.** 1979. Offspring quality and the polygyny treshold: the sexy son hypothesis. *The American Naturalis* 113:201-208.
- Westneat D.F.** 1990. Genetic parentage in the indigo buting : a study using DNA fingerprinting. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 27:67-76.
- Westneat D.F., Sherman P.W., Morton M.L.** 1990. The ecology and evolution of extra-pair copulations in birds. *Current Ornithology Vol 7* (D.M. Power, ed.), Plenum, New York.
- Whittingham L.A., Dunn P.O., Robertson R.J.** 1993. Confidence of paternity and male parental care: an experimental study in tree swallows. *Animal Behavior* 46:139-147.
- Wright J., Cotton P.A.** 1994. Experimentally induced sex differences in parental care: an effect of certainty of paternity? *Animal Behavior* 47: 1311-1322.
- Zahavi A.** 1975. Mate selection: a selection for a handicap. *Theoretical Biology* 53:205-214.

AGRADECIMIENTOS

Mis más sincero agradecimiento a la Dra. Ma. Marcela Osorio-Beristain quien depositó toda su confianza en mi durante el trabajo realizado durante 1995 y 1996, y por su paciencia y disposición para enseñarme sobre los bobos de patas azules.

Agradezco también al Dr. Hugh Drummond Durey por su apoyo y por las muy amenas e interesantes conversaciones en la Isla Isabel.

Gracias a la Dra. María del Coro Arizmendi Arriaga quien me ha apoyado durante todo el proceso de titulación.

Muchas gracias al Biól. Eduardo L. Curiel por su apoyo para la conclusión de éste proceso.

Nota : Este reporte corresponde al trabajo realizado durante la Tercera Etapa del Plan de Estudios Modular cursado por la alumna Erika Jazmín Delgado de la Torre, para obtener el título de Bióloga por Desempeño Académico. El presente documento es un reporte basado en la Tesis Doctoral de Ma. Marcela Osorio-Beristain dirigida por el Dr. Hugh Drummond.