



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO

FACULTAD DE PSICOLOGÍA

La selección del sitio de anidación en el bobo de patas azules, *Sula nebouxi*.

T E S I S

Que para obtener el Título de:

LICENCIADA EN PSICOLOGÍA

P R E S E N T A :

Miriam Calderón de Anda

DIRECTOR DE TESIS: Dr. Hugh Drummond D.

Ciudad Universitaria, México, D. F.

2002

**TESIS CON
FALLA DE ORIGEN**



Universidad Nacional
Autónoma de México

Dirección General de Bibliotecas de la UNAM

Biblioteca Central



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.

Pour toi, ma petite pierre de lune...

Agradecimientos

¡¡A Peter, mi compañero, por el gran apoyo y los maravillosos momentos que hemos compartido juntos!!

A mis padres y familia, a Queta, a Guadalupe, por su constante apoyo y comprensión. Por todo.

A la manita cleptomanita, por ser mi hermana y mi gran amiga. A mi hermano y Elsa, por su apoyo.

A Judy Stamps, a Hugh Drummond, por su entusiasmo, dedicación y paciencia. Por haberme dirigido esta tesis.

Al Dr. Raúl Aguilar del Instituto de Fisiología de la U. N. A. M., a Neil Willits de la Universidad de California, en Davis, por la asesoría en algunos análisis estadísticos.

A los miembros del jurado: Mtro. Fernando Vázquez P., Mtro. Gustavo Bacha M., Dr. Javier Nieto G. y el Dr. Florente López R., por sus comentarios acertados.

A los compañeros del laboratorio de Conducta Animal y del Instituto de Ecología, por su compañerismo, ayuda y las pláticas tan amenas que tuvimos.

Al laboratorio de Conducta Animal, por el acceso al equipo de computo.

A los pescadores de la isla Isabel, por su ayuda en la isla y el maravilloso pescado "zarandeado" que comí durante las lunadas.

A mis amigas, a Liz, a Fayne, a Alma, a Montse, por su amistad, apoyo y por todas las experiencias que hemos vivido juntas.

A mis compositores favoritos como Rodrigo Leño, Madreus, J. S. Bach, Mozart y Händel, por los momentos amenos que pase enfrente de la computadora.

A la vida... gracias a la vida, que me ha dado tanto...

ÍNDICE

I. Resumen.....	1
II. Introducción.....	3
III. Objetivos.....	9
IV. Hipótesis.....	10
V. Predicciones.....	10
VI. Métodos.....	11
a) Área de estudio.....	11
b) Base de datos.....	11
c) Selección de los sujetos.....	11
d) Registros conductuales.....	14
e) Análisis estadísticos.....	15
VII. Resultados.....	18
a) Proceso de selección del sitio de anidación.....	18
<i>Predicción 1</i>	19
<i>Predicción 2</i>	20
<i>Predicción 3</i>	21
<i>¿La permanencia en un sitio indica preferencia?</i>	23
<i>¿Parejas exploradoras versus parejas sedentarias?</i>	24
b) Variación temporal de la conducta antes de la puesta del primer huevo.....	25
<i>¿Dónde incubó el macho?</i>	27
VIII. Discusión.....	29
a) Proceso de selección del sitio de anidación en individuos de primera reproducción en el bobo de patas azules.....	29
b) Selección del sitio de anidación: ¿colaboración entre el macho y la hembra? Algunas inferencias pertinentes.....	33
<i>"The dual-concern model" y la toma de una decisión en común por parte de dos individuos</i>	33
<i>¿Por qué deberíamos esperar la estrategia "collaboration" en el bobo de patas azules?</i>	37

c) Selección del sitio de anidación: antecedentes y evidencia en otras especies.....	39
IX. Literatura citada.....	41
Mapa 1.....	47
Mapa 2.....	48
Fotos 1 a la 8.....	49
Tabla 1.....	53
Tabla 2.....	54
Tabla 3.....	56
Tabla 4.....	56
Tabla 5.....	57
Tabla 6.....	58
Figura 1.....	59
Figura 2.....	59
Figura 3.....	60
Figura 4.....	61
Figura 5.....	62
Figura 6.....	63
Figura 7.....	64
Figura 8.....	65
Figura 9.....	66
Figura 10.....	67
Figura 11.....	68
Figura 12.....	69
Figura 13.....	70
Figura 14.....	71
Apéndice 1.....	72
Apéndice 2.....	73
Apéndice 3.....	74
Apéndice 4.....	75
Apéndice 5.....	76
Apéndice 6.....	77

Apéndice 7.....	78
Apéndice 8.....	79
Apéndice 9.....	82
Apéndice 10.....	83
Apéndice 11.....	85
Apéndice 12.....	93
Apéndice 13.....	94
Apéndice 14.....	95
Apéndice 15.....	96
Apéndice 16.....	97
Apéndice 17.....	98
Apéndice 18.....	99
Apéndice 19.....	100

I. Resumen

Son pocos y anecdóticos los estudios sobre la selección del sitio de anidación en aves. De hecho, es la primera vez que se describe en el bobo de patas azules, *Sula nebouxii*, el proceso de selección del sitio de anidación en parejas de aves sin previa experiencia reproductiva. Se observaron focalmente 8 parejas de aves en una zona de baja densidad de anidación, para describir por primera vez las conductas de nestpointing y nestcleaning. Antes de la puesta de los huevos, el macho y la hembra emitieron nestpointing y nestcleaning en más de un sitio aparentemente adecuado para incubar los huevos dentro del territorio de la pareja.

Durante el proceso de selección del sitio de anidación, se reconocieron dos categorías de sitios dentro del territorio de la pareja: *sitios importantes* (4 ± 2 sitios por pareja, intervalo = 2-8 sitios) y *otras ubicaciones* (16 ± 6 sitios por pareja, intervalo = 8-25 sitios). Los sitios importantes tendieron a ser visitados secuencialmente por 3 parejas focales, es decir, en un día permanecieron casi todo el tiempo en uno de los sitios importantes, y después en otro día, en otro sitio importante. Otras 4 parejas tendieron a visitar sus sitios contemporáneamente, es decir, en un solo día permanecieron en varios sitios importantes.

Nestpointing (apuntando al nido) se emitió en los sitios importantes solamente en presencia del compañero de reproducción, mientras que nestcleaning (limpiando el nido) se emitió también en esos sitios en presencia y ausencia del compañero de reproducción. Además, la tasa promedio de nestpointing de las hembras estuvo significativamente más elevada en el sitio importante donde se depositaron los huevos, que en los otros sitios importantes y otras ubicaciones que la hembra visitó sola o junto con el macho dentro del territorio de la pareja. De hecho, todas las hembras que depositaron huevos, lo hicieron en el sitio importante donde ellas habían ejecutado significativamente la tasa máxima de nestpointing; mientras que la tasa máxima de nestpointing del macho no resultó ser un predictor del sitio importante donde serían depositados los huevos. Hubo evidencia significativa que los machos y las hembras ejecutaron la tasa máxima de nestpointing en un sitio importante, solamente después de haber observado que su compañero de reproducción había ejecutado nestpointing en ese mismo sitio importante. Nestpointing mutuo varió entre 0 y 7 trenes por hora, mientras que nestpointing de la hembra varió entre 0 y 4 trenes por hora, y del macho varió

entre 0 y 3 trenes por hora, antes de la puesta del primer huevo. En la mayoría de las parejas, la tasa de nestpointing mutuo aumentó conforme se acercaba la puesta del primer huevo. No ocurrió lo mismo con la tasa de nestpointing de la hembra y la tasa de nestpointing del macho, sugiriendo que la conducta individual de la hembra y la conducta individual del macho no reflejan la condición reproductiva del sujeto. Se propone que el nestpointing de la hembra y el nestpointing del macho son señales que indican un grado de preferencia por un(os) sitio(s) dentro del territorio de la pareja. Además, el tiempo de permanencia en un sitio no resultó ser un buen indicador de preferencia por ese sitio.

Los resultados de este estudio sugieren que el macho y la hembra de la pareja de aves, donde hay una monogamia social obligada, comunican sus preferencias por los diferentes sitios, para seleccionar juntos el sitio de anidación. Es decir, podría existir una colaboración entre el macho y la hembra en las aves con monogamia social obligada, durante la toma de una decisión en común con respecto a la ubicación del nido, contrario a lo reportado por Nelson (1978) en el bobo de patas azules, *Sula nebouxii*, y Coulson (1968) en la gaviota tridáctila, *Rissa tridactyla*, quienes sugirieron que era el macho quien seleccionaba el sitio de anidación simplemente porque era el primero en establecer un territorio.

II. Introducción

La mayoría de las aves marinas (más del 95%) anidan en territorios distribuidos densamente donde no hay otro recurso más que el nido (Danchin y Wagner 1997). El proceso relacionado a cómo las colonias de aves se forman y funcionan ha sido investigado desde dos perspectivas diferentes. Una de las perspectivas es la filogenia de las colonias – la formación de las colonias dentro de un contexto evolutivo; mientras que la otra perspectiva es la ontogenia de las colonias – la formación de las colonias durante una época reproductiva (Kharitonov y Siegel-Causey 1988).

El estudio de la evolución de la colonialidad en aves (Wittenberger y Hunt 1985, Siegel-Causey y Kharitonov 1990) ha sido estudiado más intensamente que la ontogenia de la formación de colonias (Kharitonov y Siegel-Causey 1988). Hasta hace poco, los estudios sobre la evolución de la colonialidad se habían enfocado principalmente en los costos y beneficios “últimos” – funciones – asociados a la colonialidad (Rolland, Danchin y Fraipont 1998); mientras que los mecanismos “próximos” involucrados en la formación de una colonia de aves no habían sido estudiados.

No ha sido mucho el interés por estudiar los mecanismos conductuales responsables de la selección del sitio de anidación, puesto que se sabe poco sobre lo que está ocurriendo en las aves marinas con respecto a la selección del sitio (Nelson and Baird 2002), y son pocos y anecdóticos los estudios sobre la selección del sitio de anidación de parejas de aves reproductoras que tienen varios sitios adecuados donde establecer el nido dentro del territorio – sitio o parche defendido por la pareja de aves mediante conductas agresivas – (Odum 1941, Smith 1974, Nelson 1978, Nolan 1978, Scholten 1988, Joubert 1999). Desde hace tiempo se planteó la pregunta sobre cómo las parejas de aves seleccionan un sitio de anidación particular (Kharitonov y Siegel-Causey 1988). Sin haber hecho observaciones focales sistemáticas, en algunos casos se sugirió que era el macho quien seleccionaba el sitio de anidación simplemente porque era el primero en establecer un territorio (por ejemplo en las especies: gaviota tridáctila, *Rissa tridactyla*, Coulson 1968; bobo de patas azules,

Sula nebouxii, Nelson 1978). Además, en otras investigaciones se estudió la conducta territorial y los patrones de distribución de los nidos, una vez ocurrido el establecimiento de las parejas reproductoras (Burger 1984, González del Castillo y Osorno Cepeda 1987, Bukacinska y Bukacinski 1993). También, ha habido mucho interés por estudiar los factores ecológicos responsables en producir dichos patrones, como por ejemplo, la estructura del hábitat y la vegetación (Burger y Gochfeld 1988a, b, Seddon y Davis 1989, Bukacinska y Bukacinski 1993, Gloutney y Clark 1997, Safford 1997). Lo que faltan son estudios con observaciones focales sistemáticas de las conductas de la pareja de aves durante la selección del sitio de anidación.

Existen varias especies de aves coloniales y no coloniales que presentan monogamia social, donde tanto la hembra como el macho invierten en la construcción del nido, protección del nido, incubación de los huevos y defensa del territorio en donde se encuentra el nido. Este tipo de interacción cooperativa entre los miembros de una pareja, claramente dirigido hacia un éxito reproductivo individual, representa un tipo específico de reciprocidad obligada en donde la adecuación de cada miembro de la pareja se incrementa solamente suministrando extensa ayuda al otro miembro de la pareja (Ligon 1983). Algunos ejemplos de aves que presentan monogamia social, donde el macho y la hembra invierten casi simétricamente en el cuidado paterno, son el bobo de patas azules, el bobo café, *Sula leucogaster* (Nelson 1978), el quebrahantahuesos, *Gypaetus barbatus* (Margalida y Bertran 2000), el quetzal, *Pharomachrus mocinno*, y el martín pescador alción, *Ceryle alcyon* (Skutch 1976, Hamas 1994).

En el caso de las parejas que presentan monogamia social, donde el macho y la hembra invierten casi simétricamente en el cuidado paterno, ambos miembros de la pareja deberían seleccionar el sitio de anidación de acuerdo a su capacidad – que puede ser diferente entre el macho y la hembra – para proteger el nido, incubar los huevos y defender el territorio en donde se encuentra el nido. En este contexto, uno esperaría que el macho y la hembra emitieran despliegues conductuales para comunicar a su compañero de reproducción donde “prefieren” incubar los huevos y poder seleccionar un sitio particular. Es posible que al inicio de la formación de pareja el macho y la hembra prefieran diferentes sitios de anidación, por no poder evaluar exactamente las características del hábitat que van a usar por periodos largos de tiempo, ya sea por falta de información o por evaluar información inexacta, lo que podría resultar en diferentes evaluaciones

del hábitat por parte del macho y de la hembra (Stamps 1987, 1994); y por diferir posiblemente ambos en morfología, fisiología, status o tener una historia social diferente con los individuos vecinos, generándose un posible conflicto de intereses inicial, entre los dos, con respecto a la ubicación óptima del nido. Por lo que ambos individuos deben comunicar su preferencia por los diferentes sitios de anidación, para poder seleccionar la alternativa que proporcione una mayor adecuación a ambos miembros de la pareja durante un evento reproductivo (Stamps modelo en preparación).

Las aves se comunican entre sí mediante despliegues conductuales – señales especializadas que transmiten información entre un emisor y un receptor (Gill 1995). La comunicación ocurre cuando las acciones de (o señales emitidas por) un animal influyen la conducta de otro animal de una manera adaptativa para uno o ambos de los participantes (Wilson 1975). En especies sociales y longevas, donde las interacciones cooperativas son comunes, debería de haber una selección fuerte a favor de las señales que proporcionan información honesta acerca de las motivaciones del emisor (Hauser 1996). Además, en un contexto de cooperación, la selección debería favorecer una comunicación eficiente entre el emisor y el receptor (Johnstone 1997). Uno de los casos mejor estudiados, en un contexto de cooperación, es el de las abejas y el uso de un “lenguaje” danza para proporcionar información a las compañeras de la colmena acerca de la ubicación exacta de la comida (von Frisch 1967b). Otro de los fenómenos estudiados con relación a la comunicación en un contexto de cooperación es el cortejo: tanto los machos como las hembras comparten un interés en cruzarse con miembros de sus propias especies (Johnstone 1997). Sin embargo la comunicación, en un posible contexto de cooperación entre el macho y la hembra de parejas de aves que presentan monogamia social, no ha sido estudiada durante la selección del sitio de anidación.

Con relación a la comunicación y las señales que el macho y la hembra deberían emitir para comunicar a su pareja donde prefieren incubar los huevos, uno esperaría encontrar varias señales que indiquen los diferentes grados de preferencia por las diferentes alternativas disponibles de la pareja de aves. Hasta ahora nadie ha estudiado las señales que pudieran indicar diferentes grados de preferencia por los diferentes sitios particulares de anidación en aves. Sin embargo, los estudios sobre las “señales asociadas a la comida” parecen proporcionar información pertinente para comprender la selección del sitio de anidación en aves. Existen varios estudios, con diferentes

especies (revisión en Tabla 6.5, página 449 Hauser 1996), enfocados en comprender la producción de lo que se ha denominado señales asociadas a la comida. En particular, estos estudios han demostrado que en un contexto de cooperación, los animales pueden producir señales a diferentes tasas para indicar, a un conspecífico, su grado de preferencia por los diferentes tipos de comida. Por ejemplo, unos estudios demostraron que las gallinas, *Gallus gallus domesticus* (Marler et al. 1986 a, b, Wauters et al. 1999) emiten una señal vocal asociada a la comida a tasas elevadas en la presencia de comida “preferida”; mientras que las tasas de esta señal estuvieron bajas en la presencia de comida no deseable. Además, Wauters et al. (1999) demostraron que las gallinas tenían una jerarquía de preferencias por la comida y las tasas de la señal vocal asociada a la comida estaban correlacionadas positivamente con la calidad de la comida (o un estado motivacional relacionado a la comida). Otro estudio (Elowson et al. 1991) demostró también que los Titís de cabeza blanca, *Saguinus oedipus*, tenían una jerarquía transitiva de preferencias por la comida, donde cada sujeto tenía una jerarquía de preferencias diferente, y las correlaciones fueron positivas entre la jerarquía de preferencias por los diferentes tipos de comida y la tasa de las señales vocales asociadas a la comida, sugiriendo que los Titís de cabeza blanca usan estas señales vocales para comunicar honestamente acerca de sus propias preferencias con relación a los diferentes tipos de comida.

Además, en los estudios con gallinas (Marler et al. 1986b, Wauters et al. 1999), el contexto social del emisor también influyó las tasas de la señal vocal asociada a la comida. Por un lado, Wauters et al. (1999) demostraron que estas señales tenían además la función de atraer a las crías a la fuente de comida o adonde la hembra se encontraba. Por otro lado, en el estudio de Marler et al. (1986b), cuando los gallos estaban en presencia de comida y de gallinas familiares o no familiares emitieron señales vocales asociadas a la comida a tasas elevadas, pero emitieron estas señales menos seguido cuando estaban solos, y rara vez cuando un macho rival estaba presente. Por lo que se demostró que, en un contexto de cooperación, los individuos emitían estas señales para indicar, a un conspecífico, su grado de preferencia por los diferentes tipos de comida.

Por lo tanto, es posible que el macho y la hembra de parejas de aves que presentan monogamia social inviertan tiempo y energía comunicando su preferencia por los diferentes sitios de anidación ubicados dentro del territorio, variando la tasa de señales – o despliegues conductuales –

entre los diferentes sitios de anidación en presencia del compañero de reproducción. Además, como la decisión es importante para el macho y la hembra, ambos deberían discriminar pequeñas variaciones en la tasa conductual del compañero de reproducción (reflejando diferentes grados de preferencia por los diferentes sitios), para seleccionar la alternativa que más beneficios y menos costos genere a la pareja (Stamps modelo en preparación).

El bobo de patas azules, *Sula nebouxii*, es un modelo adecuado para estudiar la selección del sitio de anidación porque esta especie presenta monogamia social: el macho y la hembra establecen y preparan el nido en el suelo (Foto 5 y 6), protegen el nido, incuban los huevos durante 41 días, alimentan a las crías y defienden el territorio en donde se encuentra el nido durante 7 meses aproximadamente, desde su establecimiento hasta la independencia de las crías (Nelson 1978, González del Castillo y Osorno Cepeda 1987, Guerra y Drummond 1995). Es un ave colonial que parece establecerse secuencialmente según el patrón espacial Tipo 1 de Kharitonov and Siegel-Causey (1988): algunos individuos se establecen temprano durante la época reproductiva, y luego los demás individuos insertan sus territorios entre los territorios de los individuos que se establecieron primero.

Desde hace 20 años se han estado aplicando anillos permanentes a la población de aves de la isla Isabel, Nayarit, lo cual me permitió buscar sujetos sin experiencia reproductiva, para descartar posibles efectos del aprendizaje durante la reproducción previa del sujeto y controlar algunos factores que juegan un papel importante durante la selección del sitio de anidación como la fidelidad al sitio de reproducción por parte de las parejas con experiencia reproductiva (Beletsky and Orians 1991, Pietz and Parmelee 1993).

El bobo de patas azules tiene un repertorio conductual que es fácil de registrar durante la observación focal (Apéndice 1). Nelson (1972, 1975 y 1978) describió en el bobo de patas azules once conductas de cortejo durante la formación y el mantenimiento de la pareja y seis conductas de agresión durante el establecimiento y el mantenimiento del territorio. Las conductas de cortejo han sido estudiadas más intensamente que otro tipo de conductas: "Skypointing" (Foto 8) ocurre cuando el ave alarga el cuello y dirige el pico al cielo, elevando la cola y girando las alas extendidas hacia delante. En "twiglifting" (también "showing nest material" o "symbolic nest building", Nelson

1978), el ave se desplaza, recoge con el pico material de nido, y regresa para mostrarlo a la pareja con el cuello alargado y el pico dirigido hacia el cielo, para posteriormente depositar el material en el suelo sembrando la construcción de un nido. Estas conductas de cortejo pueden ir acompañadas de vocalización. Por otro lado, en un estudio piloto se observó “nestpointing” – una conducta que no había sido descrita anteriormente – en el bobo de patas azules, parecida a la conducta “front-bowing” descrita por Van Tets (1965) en el bobo de patas rojas, *Sula sula*. Front-bowing es una conducta derivada de la construcción del nido y ocurre cuando el bobo de patas rojas parado en el nido dobla el cuello y con el pico cerrado apunta silenciosamente hacia el nido (Van Tets 1965). Debido a que los bobos de patas azules y rojas pertenecen al mismo Género *Sula*, es posible que la conducta nestpointing del bobo de patas azules también esté derivada de la construcción del nido, y tenga la función de comunicar la preferencia del macho y de la hembra con respecto a los diferentes sitios donde podrían incubarse los huevos. Además, durante el mismo estudio piloto se observó también “nestcleaning” – otra conducta que no había sido descrita anteriormente en el bobo de patas azules – que al parecer no tiene la función de comunicar la preferencia por los diferentes sitios donde podrían depositarse los huevos, sino más bien la función de controlar la profundidad del nido, al ser ejecutada por el macho y la hembra de la pareja de aves, para evitar la expulsión de una cría del nido en condiciones favorables, es decir cuando hay suficiente alimento (Anderson 1995).

III. Objetivos

- a) Describir el *proceso* de selección del sitio de anidación en parejas de aves sin previa experiencia reproductiva en el bobo de patas azules; así como la variación temporal de las tasas de nestpointing y nestcleaning, y de dos conductas de cortejo (skypointing y twiglifting), desde el inicio de la formación de pareja hasta la puesta del primer huevo.
- b) Inferir la función de nestpointing y nestcleaning, con base en el contexto en el cual ocurren y en las consecuencias de las dos conductas. Determinar si nestpointing es un tipo de comunicación cooperativa entre el macho y la hembra, y puede predecir el sitio donde se incubarán los huevos.

IV. Hipótesis

El macho y la hembra emiten nestpointing para comunicarse donde prefieren incubar los huevos, y así poder seleccionar el sitio de anidación.

V. Predicciones

- 1) Antes de la puesta del primer huevo, el macho y la hembra emiten la conducta de nestpointing en sitios aparentemente adecuados para incubar los huevos (superficie con arena o tierra) dentro del territorio.
- 2) El macho y la hembra ejecutan nestpointing solamente en presencia del compañero de reproducción; mientras que nestcleaning es ejecutada en presencia o en ausencia del compañero de reproducción.
- 3) El huevo es depositado en el sitio donde ocurrió la tasa máxima de nestpointing de la hembra y del macho.

VI. Métodos

a) Área de estudio

La isla Isabel está localizada a 28 km de la costa del Estado de Nayarit, a 21° 52' N, 105° 54' O y 61.50 km al NE de las Islas Marías. La Zona de Trabajo (ZT) es de 16,800 m², principalmente de bosque tropical deciduo (especies *Crataeva tapia* y *Euphorbia schlechtendalii*), divididos en 42 cuadrantes de aproximadamente 20 m x 20 m, delimitados en sus esquinas por árboles clave. El área está limitada al Norte por pastizal (principalmente de las Familias *Gramineae* y *Ciperaceae*), al Este por playa y al Sur y Oeste por bosque de pendiente pronunciada y topografía irregular (Mapa 1 y 2).

b) Base de datos

Con el objetivo de encontrar en la colonia sujetos sin previa experiencia reproductiva y conocer su historia, de la base de datos del laboratorio se obtuvieron los números de los anillos de los sujetos sin previa experiencia reproductiva en 1997, y la ubicación, el número del nido en donde nacieron, y el tamaño de su nidada natal; así como la ubicación y el número de su nido en 1997 (y en otros años, en el caso de los sujetos con experiencia reproductiva; Tabla 1, Apéndice 3 y Apéndice 4). También se obtuvo el éxito reproductivo de los sujetos en 1997 y 1998 (Apéndice 4 y 5).

c) Selección de los sujetos

Para seleccionar las parejas focales, se efectuó dos censos al día, a partir del 29 de enero hasta el 21 de febrero de 1997, y cuatro censos al día, del 22 de febrero al 10 de abril. Se recorrió los cuadrantes de baja densidad de anidación en busca de machos y hembras adultos sin experiencia reproductiva, solteros, en cortejo, y con las patas de color verde agua y las plumas del cuello y de la cabeza de color café oscuro (características de adultos jóvenes). Se incluyeron 2 parejas ya formadas sin experiencia reproductiva y en cortejo.

Se seleccionaron 11 parejas ("la muestra grande") de adultos anillados que no habían anidado anteriormente y que se encontraron dos o más veces dentro del área de estudio en los cuadrantes 9, 14, 49^a, 52, 53, 54 y 55, cuadrantes de baja densidad de anidación y vegetación abundante (Mapa 2 y Foto 1). Las excepciones fueron dos hembras (♀e074 y ♀b960, parejas de dos machos sin experiencia reproductiva) que anidaron dentro de la Zona de Trabajo todos los años a partir de 1993 y de 1994, respectivamente; una de esas hembras (♀b960) y uno de los 11 machos (♂c632) fueron registrados con nido (sitio con huevo o cría) el 15 de febrero de 1997, pero cuando se seleccionaron para las observaciones focales ya no tenían puesta. Solamente 8 de las 11 parejas de la muestra grande fueron observadas focalmente; mientras que las 3 parejas restantes sirvieron para obtener datos sobre la edad de la primera reproducción y éxito reproductivo en 1997 y 1998.

De las 8 parejas seleccionadas para las observaciones focales, 6 se observaron durante todo el proceso de formación de pareja y selección del sitio de anidación. Cinco de las 6 pusieron huevos, y en la pareja restante, la hembra no puso huevo, pero el macho incubó una roca. Otras 2 parejas se observaron focalmente después de la formación de pareja y hasta la puesta del primer huevo (Apéndice 2).

Con relación a la edad de la primera reproducción de las parejas de la muestra grande, 6 de 11 hembras se reprodujeron en 1997 a la edad de dos años y 5 hembras a mayor edad; mientras que 10 de 11 machos se reprodujeron por primera vez en 1997 cuando tenían tres años de edad (Tabla 1). En cuanto a la nidada natal, 12 de 22 sujetos fueron crías únicas en su nido natal (Tabla 1).

En cuanto a la distancia entre el nido natal y el primer nido establecido por los sujetos sin experiencia reproductiva que pusieron huevo, las 8 hembras establecieron su primer nido a 36.70 ± 14.80 m de distancia de su nido natal (13.0-60.80 m); mientras que la distancia de los 10 machos fue de 30.50 ± 23.90 m (6.80-77.40 m) de su nido natal (Apéndice 3).

Los 3 sujetos con previa experiencia reproductiva anidaron en promedio a menos de 20 m de sus nidos anteriores. La hembra e074 estableció el nido con el sujeto focal a 11.40 ± 1.92 m de distancia de los 3 nidos que estableció, con otro macho, antes de 1997; la hembra b960 estableció el nido con el sujeto focal a 17.85 ± 9.81 m de distancia de los 6 nidos que estableció, con 2 machos, antes y al principio de 1997. El macho c632 estableció el nido con el sujeto focal a 16.20 m de distancia de su primer nido establecido al principio de la temporada reproductiva de 1997 (Apéndice 4).

Solamente una pareja (B) estableció un segundo nido, a 9.0 m de distancia del primer nido establecido después de las observaciones focales (Apéndice 4). La distancia entre el nido establecido en 1997 y el establecido en 1998 por 5 sujetos, de la muestra grande de 22 sujetos, fue de 13.42 ± 12.46 m (Apéndice 5).

El éxito reproductivo en 1997 y 1998 de las parejas sin experiencia reproductiva de la muestra grande fue bajo. En 1997 sólo una pareja (C) tuvo una cría que llegó a emplumar, en un nido establecido en el cuadrante 49^a colindante con la playa y el mar. En 1998 sólo dos machos, de los 5 machos y 2 hembras con una puesta ese año, tuvieron una cría que llegó a emplumar (Apéndice 5).

En cuanto al éxito reproductivo en 1997 y 1998 de las dos parejas donde las hembras tenían experiencia reproductiva, en 1997 solamente una pareja (J) tuvo una cría que llegó a emplumar, en un nido establecido en el cuadrante 49^a colindante con la playa y el mar (Apéndice 4); mientras que en 1998, solamente tuvo éxito reproductivo la hembra con experiencia b960, con una cría emplumada (Apéndice 5).

d) Registros conductuales

El bobo de patas azules es una ave que se habitúa rápidamente a la presencia del observador. Se observó focalmente con binoculares manteniendo una distancia mínima de 5 metros, sin caseta, en silencio y sin moverse más de lo necesario, hasta tres parejas por día (sólo una a la vez), y cada una se intentó observar dos horas al día entre las 06:00 y las 12:00 h y entre las 14:00 y las 19:00 h, del 25 de enero al 9 de mayo de 1997 (Apéndice 2). La observación se suspendía cuando la pareja estaba durmiendo, cuando la pareja o uno de sus miembros no se encontraba en el área de estudio durante los primeros 30 minutos de la observación focal; excepto cuando uno de los miembros de la pareja abandonaba el área de estudio durante la observación focal. Las 8 parejas fueron observadas (Apéndice 2) durante un intervalo de 7-37 días (18.0 ± 10.20 días, $\chi \pm de$), y durante 7.63 – 42.93 horas (19.0 ± 11.10 horas). Las 8 hembras se observaron en el área de estudio en la ausencia del macho un total de 30.27 horas (3.78 ± 2.39 horas, intervalo = 0.82 – 7.42 horas); mientras que los 8 machos fueron observados en el área de estudio en la ausencia de la hembra un total de 29.65 horas (3.70 ± 2.95 horas, intervalo = 0.70 – 9.97 horas). Fueron pocas las observaciones focales de la misma pareja a la misma hora en días consecutivos.

Durante las observaciones focales se registró conductas descritas previamente (skypointing y twiglifting, Nelson 1978) y conductas que no habían sido descritas anteriormente: nestpointing y nestcleaning (descritas en la sección I de Resultados). Se registró la frecuencia absoluta de skypointing (Foto 8) y del tren ("bout") de nestpointing, nestcleaning, twiglifting de la hembra, del macho y de ambos (definidas también en el apéndice 1). Se registró conducta "mutua" cuando ambos miembros de la pareja ejecutaron la conducta al mismo tiempo y en el mismo sitio. Un tren de conducta finalizaba cuando el sujeto realizaba otra conducta (aunque no fuese registrada durante la observación focal) de cortejo, agresión, reposo (dormir o engrasarse las plumas), o se movía del sitio donde se encontraba. El tren de conducta de "skypointing reciproco" comenzaba cuando la hembra o el macho ejecutaba una conducta de skypointing y el compañero de reproducción respondía con otra conducta de skypointing, de manera que ambos ejecutaban al menos 3 skypointing alternadamente.

Además, en el área de estudio (Foto 1) se registró la ubicación de la hembra y del macho cada 10 minutos durante la observación focal (muestreo de barrido). Un "sitio" era una ubicación donde se realizó cualquier actividad: cortejar, defender el territorio, dormir, engrasarse las plumas, etcétera. Se consideraba que un sitio medía 1.0 m de diámetro aproximadamente; y fueron pocos los casos donde dos "ubicaciones", a menos de 1.0 m de distancia entre si, se consideraron diferentes sitios (parejas F y K; Apéndice 8). Con respecto a los árboles clave, se mapeó los sitios importantes y otras ubicaciones de la hembra, el macho y la pareja (leer criterio de sitio importante y otras ubicaciones en el 6to párrafo de la sección a) de Resultados), así como los nidos de los cuadrantes por donde se desplazaban los sujetos focales. A partir de un mapa a escala se obtuvieron las distancias entre los sitios importantes, otras ubicaciones y el sitio importante donde las parejas depositaron sus huevos (Apéndices 7 y 8).

e) Análisis estadísticos

Los análisis estadísticos fueron no paramétricos; las pruebas de dos colas, a menos que fuera indicado de otra manera.

Para probar la predicción que el huevo es depositado en el sitio donde ocurrió la tasa máxima de la conducta nestpointing de la hembra y del macho, se usó un modelo matemático (Willits, comunicación personal) con los siguientes supuestos. (1) No hay competencia por sitios entre las parejas reproductoras, es decir si una pareja selecciona un sitio particular, esta decisión no afectará la selección de sitios por parte de otras parejas en el área de estudio, porque cada pareja selecciona un sitio de anidación dentro de su propio territorio de anidación exclusivo. (2) Cada pareja puede tener un número diferente de sitios importantes (N), de tal manera que cada pareja tiene una probabilidad (p) que la tasa máxima de nestpointing de la hembra o del macho y la puesta del primer huevo ocurran en el mismo sitio importante = $1/N$; o la probabilidad $1 - 1/N$ que la tasa máxima de nestpointing de la hembra o del macho ocurra en otro sitio importante.

Entonces, con el modelo se calculó el estadístico S que se basa en el método de Fisher (1954) donde se combinan los valores p de una serie de pruebas independientes (leer "Combining probabilities from tests of significance", pág. 794, En Sokol and Rohlf 1995). Cada pareja representa una "prueba" independiente. Se calculó el logaritmo natural negativo de la p de cada pareja y se sumó dichos logaritmos para multiplicar la suma por dos y obtener el valor de S,

donde $S = -2 \sum \ln P$ ln = logaritmo natural, P = probabilidad que la hembra deposite el primer huevo en el sitio importante donde la hembra o el macho ejecutó la tasa máxima de la conducta nestpointing, por ejemplo.

Fisher utilizó una distribución Chi cuadrada para obtener la significancia del valor S, pero este método supone que los valores de p están uniformemente distribuidos. Este supuesto es claramente inválido para la situación que estamos estudiando, dado que el valor de p para cada pareja puede tomar solamente dos valores discretos (un valor si la tasa máxima de nestpointing de la hembra o del macho y la puesta del primer huevo ocurren en el mismo sitio importante, u otro valor si la tasa máxima de nestpointing de la hembra o del macho y la puesta del primer huevo ocurren en diferentes sitios importantes).

Para probar la significancia del valor obtenido de S, el programa de Willits (comunicación personal) genera una distribución no paramétrica exacta de los valores de S para un número determinado de parejas, cada una de las cuales tiene un número determinado de sitios importantes. La significancia del estadístico S es estimada comparando el valor observado de S con los valores de S en la distribución, bajo el supuesto que el huevo es depositado en algún sitio importante aleatoriamente con respecto a la tasa máxima de nestpointing de la hembra o del macho. Además, se ajustó el valor de p debido a que se puso a prueba una predicción y una hipótesis similares utilizando los mismos datos de los mismos sujetos focales (leer abajo).

Por otro lado, se utilizó también el modelo de Willits (comunicación personal) para probar la hipótesis, surgida durante el estudio, que la conducta de incubación del macho ocurre en el sitio donde la hembra ejecutó la tasa máxima de nestpointing.

El tiempo de permanencia promedio (Tabla 6) de la hembra y del macho en el sitio importante donde se depositó el primer huevo se calculó obteniendo una proporción de tiempo de permanencia diaria (basada en el muestreo de barrido), de la hembra y del macho, en el sitio importante donde se depositó el huevo, y luego promediando las proporciones de tiempo de permanencia en dicho sitio, de todos los días que la hembra y el macho fueron observados focalmente juntos en el área de estudio antes de la puesta del primer huevo.

Para describir la variación temporal de las tasas conductuales de cada sujeto, se utilizó la técnica del "moving average", la cual corrige las fluctuaciones de las tasas conductuales. Esta técnica se emplea cuando las tasas conductuales en días consecutivos son dependientes entre sí. El moving average se calcula promediando las tasas conductuales de varios días consecutivos; se promedió 6 días a partir de la puesta del primer huevo en el día 0, de manera que el primer bloque contiene la tasa conductual de los días 0, -1, -2, ..., -5; el segundo bloque contiene la tasa conductual de los días -1, -2, -3, ..., -6, y así sucesivamente. El primer día de cada bloque de 6 días consecutivos es representado por el promedio de las 6 tasas conductuales. La excepción fue la pareja I (observada focalmente durante 8 días) donde se promedió 3 días consecutivos. Esta técnica se utilizó solamente con las 6 parejas que fueron observadas focalmente durante más de 7 días, pusieron huevo y las observaciones focales finalizaron cuando la hembra depositó el primer huevo.

VII. Resultados

a) Proceso de selección del sitio de anidación

Las parejas de la muestra grande depositaron sus huevos tardíamente en la época de anidación de la colonia: entre el 11 de febrero y el 9 de mayo de 1997 (Apéndice 2). Al principio de diciembre de 1996 se registraron varias parejas en cortejo en la Zona de Trabajo (Pérez Staples, 1999), y a mediados de enero de 1997 se encontraron los primeros nidos con huevos. En el área de estudio, en promedio el 80% de los nidos tenían cría en la fecha de primera puesta de cada pareja de aves de la muestra grande (Apéndice 2).

En las 6 parejas focales (B, F, G, H, J y K) observadas durante todo el proceso de selección del sitio de anidación (antes de la formación de pareja y hasta la puesta del primer huevo o la incubación; 19.33 ± 11.27 días), fue el macho quien primero estableció y defendió un sitio para cortejar, desde el cual cortejaba y atraía a las hembras que pasaban cerca de él. Eventualmente, cada macho formó pareja con una hembra que respondió a su cortejo, y entonces, la pareja estableció un territorio para anidar que incluyó el sitio defendido por el macho cuando era soltero. Además, mientras las parejas focales establecían el territorio de anidación, ocurría el proceso de selección del sitio de anidación: el macho y la hembra emitían las conductas de nestpointing y nestcleaning, señalando aparentemente sitios, dentro del territorio, donde podrían incubarse los huevos (Foto 7).

De las 5 parejas focales (B, F, G, H y J) donde las hembras depositaron huevos y los machos se observaron antes de la formación de pareja, en 2 parejas (G y J; Tabla 2) la hembra depositó los huevos en el sitio que el macho defendía previamente a la formación de pareja; mientras que en las otras 3 parejas (B, F y H; Tabla 2) la hembra depositó los huevos en un sitio que fue visitado por la pareja de aves después que se formó.

Nestpointing (Foto 3) ocurrió cuando el ave parado dobló el cuello hacia delante y orientó su pico hacia abajo colocándolo a una altura de 15 cm aproximadamente del suelo; pudo ir acompañado de vocalización y movimiento oscilatorio horizontal del pico, la cabeza y el cuello, con desplazamientos típicos de 30 cm aproximadamente y velocidad variada. Nestcleaning (Foto 4 y 7) ocurrió cuando el ave parado dobló el cuello hacia delante y abajo, y con el pico o las patas rascó un sitio que se encontraba en el suelo; o con el pico cogió ramas o piedras de un sitio y las colocó fuera de él. La duración de un tren de nestpointing y nestcleaning varió entre 1 segundo y varios minutos.

Predicción 1: El macho y la hembra emiten la conducta de nestpointing en sitios dentro del territorio de la pareja, antes de la incubación de los huevos.

Efectivamente, se encontró que tanto nestpointing como nestcleaning fueron ejecutados por el macho y la hembra, de las 8 parejas focales, en más de un sitio aparentemente adecuado para incubar los huevos (superficie con tierra o arena) dentro del territorio, antes de la puesta del primer huevo. En cambio, las conductas de cortejo (skypointing y twiglifting) fueron ejecutadas tanto en sitios con tierra o arena aparentemente adecuados para incubar los huevos, como en sitios con rocas y troncos tirados inadecuados para incubar los huevos del bobo de patas azules.

Un sitio se consideraba "importante" (Foto 2 y 7) si el macho o la hembra (en presencia del compañero de reproducción) o ambos ejecutaban cada día al menos un tren de nestpointing y/o nestcleaning y se registraban allí un mínimo de tres días (no necesariamente consecutivos) a partir del establecimiento del territorio de anidación y hasta la puesta del primer huevo o la incubación. Se definió como "otras ubicaciones" a los sitios donde la hembra, el macho o la pareja ejecutó nestpointing y/o nestcleaning y visitó no más de dos días; a los sitios donde la hembra, el macho o la pareja dormía, cortejaba o se engrasaba las plumas; y las ubicaciones de la hembra y el macho cuando se trasladaban de un sitio a otro en el momento que se registraba su ubicación con el muestreo de barrido. El número de sitios importantes de todas las 8 parejas focales varió entre 2 y 8 (4 ± 2) por pareja (Tabla 3, 4 y 5); mientras que el número de otras ubicaciones varió entre 8 y 25 (16 ± 6) por pareja (Apéndice 8). La distancia promedio entre los sitios importantes y el nido de

7 parejas focales que pusieron huevo fue de 5.71 ± 4.11 m (Apéndice 7); en tanto que la distancia promedio entre otras ubicaciones y el nido de las mismas 7 parejas focales fue de 7.11 ± 2.48 m (Apéndice 8).

Predicción 2: Nestpointing es una conducta que ocurre solamente en presencia del compañero de reproducción.

Se encontró que tanto los machos (Fisher, probabilidad exacta, dos colas, $P = 0.0405$) como las hembras (Fisher, probabilidad exacta, dos colas, $P = 0.0005$) ejecutaron significativamente nestpointing solamente en presencia del compañero de reproducción, cuando los dos sujetos estaban visibles entre sí; mientras que nestcleaning fue ejecutada significativamente en ausencia y presencia del compañero de reproducción.

En ausencia:

Durante las observaciones focales de los machos y de las hembras en ausencia de su compañero de reproducción en el área de estudio, ninguna de las 7 hembras que pudieron observarse ejecutó nestpointing y solamente 1 de los 8 machos ejecutó un tren de nestpointing en ausencia del compañero de reproducción. En cambio, durante las mismas observaciones focales, 7 de las 7 hembras, que pudieron observarse en ausencia del macho, ejecutaron nestcleaning a una tasa promedio de 1.84 trenes/hora (de = 1.32, intervalo = 0.29 – 3.66); mientras que 6 de los 8 machos, en ausencia de la hembra, ejecutaron nestcleaning a una tasa promedio de 1.17 trenes/hora (de = 1.18, intervalo = 0.0 – 3.00).

En presencia:

Por otro lado, durante las observaciones focales de los machos y de las hembras en presencia del compañero de reproducción en el área de estudio, todas las 8 hembras ejecutaron nestpointing, a una tasa promedio de 2.13 trenes/hora (de = 0.57, intervalo = 1.31 – 3.12) y nestcleaning, a una tasa promedio de 2.30 trenes/hora (de = 0.88, intervalo = 0.64 – 3.37; Wilcoxon, probabilidad exacta,

dos colas, $P = 0.57$), en tanto que todos los 8 machos ejecutaron nestpointing a una tasa promedio de 0.78 trenes/hora ($de = 0.40$, intervalo = 0.26 – 1.32; Wilcoxon, probabilidad exacta, dos colas, $P = 0.007$) y nestcleaning a una tasa promedio de 2.24 trenes/hora ($de = 0.95$, intervalo = 1.20 – 3.55; Wilcoxon, probabilidad exacta, dos colas, $P = 0.19$) en presencia del compañero de reproducción. Por lo que se encontraron diferencias significativas en la ejecución de nestpointing de las hembras y de los machos en ausencia *versus* presencia del compañero de reproducción, puesto que la tasa de nestpointing en presencia del compañero de reproducción estuvo más elevada; en cambio, no se encontraron diferencias significativas en la ejecución de nestcleaning de las hembras y de los machos en ausencia *versus* presencia del compañero de reproducción (Apéndice 10).

Además, antes de eventualmente formar una pareja, algunos machos solteros prepararon un sitio para anidar ejecutando nestcleaning en el mismo sitio donde cortejaban a las hembras que pasaban por ahí. Por otro lado, durante la etapa de incubación de los huevos, algunas veces el macho y la hembra ejecutaron solamente nestcleaning, cuando acomodaban los huevos en el nido.

Predicción 3: El huevo es depositado en el sitio donde ocurrió la tasa máxima de nestpointing de la hembra y del macho.

Las tasas de nestpointing y nestcleaning del macho y de la hembra variaron entre los diferentes sitios aparentemente adecuados para incubar los huevos dentro del territorio de anidación de la pareja (Figuras 1-32 del Apéndice 11).

En todas las ocho parejas focales, la tasa promedio de nestpointing de las hembras (Figura 1) fue de 2.43 ± 0.43 trenes/hora en el sitio importante que fue eventualmente seleccionado para depositar los huevos o incubarlos; mientras que fue sólo de 0.71 ± 0.39 trenes/hora en los otros sitios importantes y otras ubicaciones que la hembra visitó sola o junto con el macho dentro del territorio de la pareja (Wilcoxon, probabilidad exacta, dos colas, $P = 0.007$). En tanto que, la tasa promedio de nestpointing de los machos (Figura 2) fue de 1.60 ± 0.93 trenes/hora en el sitio importante que fue eventualmente seleccionado para depositar los huevos o incubarlos; mientras que fue sólo

de 0.71 ± 0.64 trenes/hora en los otros sitios importantes y otras ubicaciones que el macho visitó solo o junto con la hembra dentro del territorio de la pareja (Wilcoxon, probabilidad exacta, dos colas, $P = 0.14$). Por lo que la tasa promedio de nestpointing de las hembras estuvo significativamente más elevada en el sitio importante donde se depositaron los huevos, en comparación con los otros sitios importantes y otras ubicaciones que la hembra visitó sola o junto con el macho dentro del territorio de la pareja, durante los días que precedieron la puesta del primer huevo o la incubación.

De hecho, todas las siete hembras, que pusieron huevos, depositaron sus huevos en el sitio importante donde ellas habían ejecutado la tasa máxima de nestpointing (Fisher, $S = 15.48$, $n = 7$, con una probabilidad exacta de $P = 0.003$ para un solo análisis; ajustado a $P = 0.009$; leer Métodos) antes de la puesta del primer huevo (Tabla 2). Con respecto a la conducta del macho, solamente 3 de 7 machos ejecutaron la tasa máxima de nestpointing en el sitio importante donde la hembra depositó los huevos (Fisher, $S = 8.00$, $n = 7$, con una probabilidad exacta de $P = 0.76$). De manera que la tasa máxima de nestpointing de la hembra resultó ser un buen predictor del sitio donde la hembra depositó los huevos; mientras que la tasa máxima de nestpointing del macho no resultó ser un predictor del sitio donde la hembra depositó los huevos.

En 4 parejas (B, F, I y K) la tasa máxima de nestpointing de la hembra y del macho ocurrieron en diferentes sitios importantes, por lo que la distancia entre el sitio "preferido" de la hembra y el sitio preferido del macho fue de 6.20 ± 5.60 m (Apéndice 9).

Hubo evidencia que los machos y las hembras ejecutaron la tasa máxima de nestpointing en un sitio importante, solamente después de haber observado que su compañero de reproducción había ejecutado al menos un tren de nestpointing en ese mismo sitio importante. De esta forma, 6 de 8 hembras ejecutaron la tasa máxima de nestpointing en un sitio importante donde anteriormente tanto el macho como la hembra habían ejecutado al menos un tren de nestpointing y nestcleaning en ese mismo sitio importante (Tabla 5). De hecho, de los 16 sujetos focales, 11 sujetos ejecutaron la tasa máxima de nestpointing en un sitio importante, al menos un día después que su compañero de reproducción había ejecutado por lo menos un tren de nestpointing en el mismo sitio importante. Otros 3 sujetos ejecutaron la tasa máxima de nestpointing en un sitio importante, al menos un día

antes que su compañero de reproducción ejecutará el primer tren de nestpointing en ese mismo sitio importante. En los dos casos restantes, la tasa máxima de nestpointing de un sujeto y el primer tren de nestpointing del compañero de reproducción ocurrieron durante la misma observación focal (Prueba de los signos, una cola, $P = 0.03$). De manera que los machos y las hembras ejecutaron significativamente la tasa máxima de nestpointing en un sitio importante después de haber observado que su compañero de reproducción había ejecutado el primer tren de nestpointing en ese mismo sitio importante (6/8 hembras, 5/8 machos; Tabla 5).

Además, en 4 de 5 hembras que pudieron ser observadas focalmente el día de la puesta del primer huevo (día 0; Tabla 5), la tasa máxima de nestpointing de las hembras nunca ocurrió ese día. La excepción fue la hembra de la pareja I quien ejecutó la tasa máxima de nestpointing en el sitio importante (m) el día de la puesta del primer huevo (Tablas 2 y 5). Al principio, el macho de la pareja I no quería incubar el primer huevo en ese sitio importante.

¿La permanencia en un sitio indica preferencia?

El muestreo de barrido da una idea del tiempo de permanencia del macho y de la hembra en los sitios importantes antes de la puesta del primer huevo. Solamente los machos y las hembras, de 4 de 7 parejas focales que pusieron huevo (A, B, G y H), permanecieron en promedio más tiempo en el sitio importante donde se depositaron los huevos que en cualquiera de los otros sitios importantes, durante los días que fueron observados focalmente juntos en el área de estudio antes de la puesta del primer huevo (Tabla 6). Tres parejas (F, H y J) tendieron a visitar los sitios importantes "secuencialmente", es decir, en un día permanecieron casi todo el tiempo en uno de los sitios importantes, y después en otro día, en otro sitio importante (Figuras 5, 7 y 9); mientras que 4 parejas (A, B, G e I) tendieron a visitar los sitios importantes "contemporáneamente", es decir, en un día permanecieron en varios sitios importantes (Figuras 3, 4, 6 y 8). Sólo 1 (H) de las 3 parejas que visitaron los sitios importantes secuencialmente y 3 (A, B, G) de las 4 parejas que visitaron los sitios importantes contemporáneamente permanecieron en promedio más tiempo en el sitio importante donde se depositaron los huevos, que en cualquiera de los otros sitios importantes (Tabla 6). Por lo que el tiempo de permanencia en un sitio no es el mejor indicador de preferencia por ese sitio, dado que no todos los machos y todas las hembras permanecieron en promedio más tiempo en el sitio importante donde se depositaron los huevos.

Las hembras, de las 7 parejas focales que pusieron huevo, permanecieron en el sitio importante donde se depositó el primer huevo en promedio 40.50 ± 18.30 % del tiempo total de las observaciones focales de la hembra y del macho juntos en el área de estudio; mientras que los machos, de las mismas parejas focales, permanecieron en promedio 38.60 ± 19.30 % del tiempo total (Tabla 6). De esta forma, el tiempo de permanencia no resultó ser el mejor indicador de preferencia por un sitio, puesto que tanto las hembras como los machos no permanecieron en promedio la mayor parte de su tiempo en el sitio importante donde se depositaron los huevos.

¿Parejas exploradoras versus parejas sedentarias?

Las parejas focales pudieron ser ubicadas dentro de dos categorías: las parejas sedentarias y las parejas exploradoras durante la selección del sitio de anidación. En la categoría de las parejas sedentarias, cuatro parejas (A, G, H y J) visitaron de 2 a 3 sitios importantes (Tabla 2 y 3), y de 8 a 16 otras ubicaciones (Apéndice 8), y las hembras permanecieron una menor proporción de tiempo promedio en el conjunto de las otras ubicaciones, que las hembras de las demás parejas (Tabla 6). Además, las tasas máximas de nestpointing y nestcleaning de la hembra, del macho y mutuo ocurrieron en el mismo sitio importante antes de la puesta del primer huevo ahí mismo (Tabla 2 y 3; sólo la tasa máxima de nestpointing mutuo de la pareja J ocurrió en otro sitio importante donde no se depositaron los huevos). De manera que cuatro parejas exploraron menos el área de estudio, en comparación con las otras tres parejas restantes.

En la categoría de las parejas exploradoras, tres parejas (B, F; Tabla 2 y K; Tabla 4) visitaron de 4 a 8 sitios importantes, y de 11 a 24 otras ubicaciones (Apéndice 8), y dos de las hembras que pusieron huevos (parejas B, F) permanecieron una mayor proporción de tiempo promedio en el conjunto de las otras ubicaciones, que las hembras de las cuatro parejas de la categoría anterior (Tabla 6). Además, las tasas de nestpointing y nestcleaning de las hembras estuvieron bajas en el sitio seleccionado por el macho cuando era soltero, en los primeros sitios visitados por la pareja, o la hembra después de ocurrir la formación de pareja, y en el sitio importante donde ocurrieron las tasas máximas de nestpointing y nestcleaning del macho, en comparación con las tasas máximas de nestpointing y nestcleaning ejecutadas por las hembras en el sitio importante donde eventualmente

se depositaron los huevos (parejas B, F que pusieron huevos; Tabla 2 y pareja K donde el macho incubo una roca en lugar de huevos; Tabla 4). Por lo que tres parejas tendieron a explorar más el área de estudio.

En conclusión, las parejas de aves, cuyas hembras no aceptaron el sitio seleccionado por el macho cuando era soltero o los primeros sitios visitados, tendieron a explorar más el área de estudio, en comparación con las parejas de aves cuyas hembras aceptaron el sitio seleccionado previamente por el macho cuando era soltero o uno de los primeros sitios visitados por la pareja de aves.

b) Variación temporal de la conducta antes de la puesta del primer huevo

Se analizó la variación temporal en la conducta de 6 parejas que se observaron focalmente durante más de 7 días y depositaron huevos. Dos parejas no pudieron ser observadas focalmente el día de la puesta del primer huevo (día 0; F y G); y una pareja, desde el día -2 hasta el día 0 (A; Figuras 10-13).

Nestpointing tuvo una tasa que varió entre 0 y 7 trenes por hora, considerando la conducta mutua, de la hembra y del macho antes de la puesta del primer huevo (Figura 10). En 5 de 6 parejas, la tasa de nestpointing mutuo aumentó conforme se acercaba la puesta del primer huevo. Solamente 3 de 6 hembras aumentaron la tasa de nestpointing conforme se acercaba la puesta del primer huevo; mientras que en 4 de 6 machos, la tasa de nestpointing disminuyó conforme se acercaba la puesta del primer huevo. Además, en 5 de 6 machos, la tasa varió entre 0 y 1 trenes por hora a partir del día -8 y hasta la puesta del primer huevo (Figura 10).

Nestcleaning tuvo una tasa que varió entre 0 y 5 trenes por hora, considerando la conducta mutua, de la hembra y del macho antes de la puesta del primer huevo (Figura 11). En particular, 4 de 6 parejas aumentaron la tasa de nestcleaning mutuo conforme se acercaba la puesta del primer huevo. Además, en 3 parejas el valor máximo del moving average de la tasa se ubicó alrededor del día -5, y en 2 parejas, en el día de la puesta del primer huevo. En 4 de 6 hembras, la tasa de nestcleaning aumentó conforme se acercaba la puesta del primer huevo; y en otras 4 hembras, el valor máximo del moving average de la tasa se presentó alrededor del día de la puesta del primer

huevo. En tanto que 4 de 6 machos aumentaron la tasa de nestcleaning conforme se acercaba la puesta del primer huevo (Figura 11).

Twiglifting, una conducta de cortejo, tuvo una tasa que varió entre 0 y 12 trenes por hora, considerando la conducta mutua, de la hembra y del macho antes de la puesta del primer Huevo (Figura 12). Solamente en 3 de 6 parejas, la tasa de twiglifting mutuo aumentó conforme se acercaba la puesta del primer huevo; mientras que en las tres parejas restantes, la tasa fluctuó alrededor de 0 trenes por hora. En 4 de 6 hembras, la tasa de twiglifting aumentó conforme se acercaba la puesta del primer huevo, pero la tasa estuvo muy baja al variar entre 0 y 2 trenes por hora. Por otro lado, analizando las tasas alrededor del día -10 de los machos, los que tenían una tasa de twiglifting baja, de 2 trenes por hora, aumentaron su tasa conforme se acercaba la puesta del primer huevo; mientras que los machos que tenían una tasa elevada, variando entre 6 y 12 trenes por hora, disminuyeron su tasa conforme se acercaba la puesta del primer huevo. Además, entre los días -5 y 0, la tasa de los machos varió entre 3 y 6 trenes por hora; mientras que la tasa, de los machos observados focalmente al inicio de la formación de pareja, varió entre 2 y 12 trenes por hora (Figura 12).

Skypointing, una conducta de cortejo, tuvo una tasa que varió entre 0 y 50 trenes por hora, considerando la conducta mutua, de la hembra y del macho antes de la puesta del primer huevo (Figura 13). En 3 de 5 parejas, la tasa de skypointing reciproco disminuyó conforme se acercaba la puesta del primer huevo y el valor máximo del moving average de la tasa ocurrió alrededor del día -10; mientras que la tasa en las dos parejas restantes aumentó conforme se acercaba la puesta del primer huevo y su valor máximo ocurrió alrededor del día 0 cuando la hembra depositó el primer huevo. Por otro lado, conforme se acercaba la puesta del primer huevo, la tasa de skypointing aumentó en 3 de 5 hembras y su valor máximo ocurrió alrededor del día de la puesta del primer huevo; mientras que en las dos hembras restantes, la tasa disminuyó. La hembra de la pareja 1 nunca ejecutó la conducta de skypointing. En 4 de 6 machos, la tasa de skypointing disminuyó conforme se acercaba la puesta del primer huevo. Además, el valor máximo del moving average de la tasa, de 3 de los 4 machos que se observaron focalmente al inicio de la formación de pareja, ocurrió durante una de las primeras observaciones focales (Figura 13).

¿Dónde incubó el macho?

Durante las observaciones focales de dos parejas (K y H), surgió una hipótesis. Se preguntó si el sitio donde los machos incubaron estaba relacionado a la tasa máxima de nestpointing de las hembras en ese mismo sitio, antes de la puesta del primer huevo. Una pareja (K) tuvo 6 sitios importantes y 11 otras ubicaciones durante el proceso de selección del sitio de anidación. La hembra de esta pareja (K) ejecutó la tasa máxima de nestpointing (5 trenes/hora) en el sitio importante "d", mientras que el macho ejecutó la tasa máxima de nestpointing (2 trenes/hora) en otros dos sitios importantes "c" y "j" (Tabla 4). Sin embargo, la hembra no depositó ningún huevo y el macho incubó una roca en el sitio importante "d" donde la hembra había ejecutado la tasa máxima de nestpointing (Tabla 4). Además, en la pareja (H) que se formó 4 días antes de la puesta del primer huevo, el macho no incubó el primer huevo en el sitio importante "f", pero si el segundo huevo en el mismo sitio importante "f", después de haber ocurrido la tasa máxima de nestpointing de la hembra en ese mismo sitio importante (Tabla 3).

De hecho, todos los machos incubaron en el sitio importante donde las hembras ejecutaron la tasa máxima de nestpointing, antes de la puesta del primer huevo o la incubación del mismo (Fisher, $S = 19.07$, $n = 8$, con una probabilidad exacta de $P = 0.0005$ para un solo análisis; ajustado a $P = 0.0015$). Por lo que el sitio donde los machos incubaron esta relacionado a la tasa máxima de nestpointing de las hembras en ese mismo sitio, antes de la puesta del primer huevo, ya que todos los machos incubaron en el sitio importante donde ocurrió la tasa máxima de nestpointing de las hembras.

Además, el macho de la pareja de aves, cuya hembra no depositó huevos, incubó una roca (que seguramente funcionó como un estímulo desencadenador) en el sitio importante donde la hembra ejecutó la tasa máxima de nestpointing, mismo si el macho tenía la posibilidad de incubar en otro sitio alguna de las muchas otras rocas repartidas en el área de estudio. En conclusión, estos datos apoyan, por un lado, la hipótesis que los machos incuban en el sitio importante donde se depositaron los huevos, debido a que los machos de 7 de 8 parejas incubaron en el sitio importante donde las hembras depositaron los huevos, por lo que es posible que la presencia de un huevo en algún sitio importante funcione como un estímulo que desencadena la conducta de incubación de los

machos. Por otro lado, estos datos también apoyan la hipótesis que los machos incuban en el sitio importante donde las hembras ejecutaron la tasa máxima de nestpointing. Además, las tasas máximas de nestpointing y nestcleaning del macho no resultaron ser unas variables que predicen dónde el macho incubará.

VIII. Discusión

a) Proceso de selección del sitio de anidación en individuos de primera reproducción en el bobo de patas azules

Este es el primer estudio donde se describe el *proceso* de selección del sitio de anidación de un ave proporcionando datos cuantitativos. Se encontró que las conductas de nestpointing y nestcleaning están relacionadas con el proceso de selección del sitio de anidación. Además, los resultados obtenidos sugieren que nestpointing es una señal que comunica al compañero de reproducción los diferentes grados de preferencia por los diferentes sitios aparentemente adecuados para anidar dentro del territorio de la pareja de aves.

En particular, la conducta de nestpointing del sujeto es un mejor predictor de la selección del sitio de anidación, que su tiempo de permanencia en los diferentes sitios importantes de anidación. Al parecer, el tiempo de permanencia en un sitio importante de anidación varía de acuerdo al patrón de visitas (contemporáneo o secuencial) de los sujetos en los diferentes sitios importantes dentro de su territorio. Es decir, casi todas las parejas que visitaron los sitios importantes contemporáneamente permanecieron en promedio más tiempo en el sitio importante donde se depositaron los huevos, que en cualquiera de los otros sitios importantes; mientras que la mayoría de las parejas que visitaron los sitios importantes secuencialmente permanecieron en promedio menos tiempo en el sitio importante donde se depositaron los huevos, que en cualquiera de los otros sitios importantes visitados anteriormente dentro del territorio de la pareja.

De las dos conductas emitidas por los bobos de patas azules durante el proceso de selección del sitio de anidación, me enfoqué en nestpointing porque no tiene una función en la construcción del nido; mientras que nestcleaning tiene una función obvia con relación a la preparación del nido (Foto 6) y la incubación de los huevos (aparte de otra posible función relacionada a la comunicación). Por otro lado, nestpointing ocurrió solamente cuando un sujeto y su compañero de reproducción estaban visibles entre sí y presentes en su territorio; mientras que nestcleaning también ocurrió cuando un sujeto estaba solo en su territorio sin el compañero de reproducción.

Antes de la puesta del primer huevo, tanto el macho como la hembra ejecutaron nestpointing a diferentes tasas entre los diferentes sitios importantes dentro de su territorio. Las hembras depositaron los huevos en el sitio importante donde habían ejecutado anteriormente la tasa máxima de nestpointing. Los resultados obtenidos en este estudio con respecto a la conducta de nestpointing son similares a los resultados reportados en otros estudios con aves y primates con relación a las "señales asociadas a la comida" (Marler et al. 1986 a, b, Wauters et al. 1999, Elowson et al. 1991, revisión en Hauser 1996). En esos estudios se encontró que las señales asociadas a la comida son emitidas a tasas elevadas en la presencia de comida preferida y un conoespecífico (por ejemplo, una hembra familiar); mientras que las tasas de esta señal estuvieron bajas en la presencia de comida no deseable o cuando el sujeto se encontraba solo. Por lo que estos estudios han demostrado que en un contexto de cooperación, los animales pueden producir señales a diferentes tasas para indicar, a un conoespecífico, su grado de preferencia por los diferentes tipos de comida. De igual forma, se propone que el nestpointing de la hembra y el nestpointing del macho son señales dirigidas al compañero de reproducción, y que comunican los diferentes grados de preferencia por los diferentes sitios aparentemente adecuados para anidar dentro del territorio de la pareja.

Nestpointing podría tener otras funciones adicionales. Por ejemplo, podría ayudar a sincronizar la fisiología y conducta reproductiva del macho y la hembra para asegurar que ambos están preparados para incubar el primer huevo, tan pronto sea depositado por la hembra (cf. Lehrman 1965, Gochfeld 1980). Si el macho y la hembra utilizan la conducta de nestpointing para informar a su compañero de reproducción acerca de su condición reproductiva, entonces se esperaría que la tasa de nestpointing cambiara en función del tiempo que queda para que el primer huevo sea depositado. En la mayoría de las parejas la tasa de nestpointing mutuo aumentó conforme se acercaba la puesta del primer huevo. En cambio, la tasa de nestpointing de las hembras y de los machos no aumentó conforme se acercaba la puesta del primer huevo. Esto sugiere que la conducta mutua podría estar relacionada con la puesta del primer huevo (o condición reproductiva de los sujetos). Además, en otro estudio similar efectuado en la misma colonia de bobos de patas azules (Pérez 2001) se encontró lo mismo: las tasas de nestpointing del macho y de la hembra estuvieron similares desde el inicio de la formación de pareja y hasta la puesta del primer huevo; en cambio, la tasa de nestpointing mutuo estuvo significativamente más elevada durante los 14 días que precedieron la puesta del primer huevo, en comparación con los primeros 15 días a partir de la

formación de pareja. De esta forma, la tasa de nestpointing del macho y de la hembra no parecen informar al compañero de reproducción acerca de la condición reproductiva del sujeto.

Por otro lado, las conductas de cortejo (skypointing y twiglifting) no resultaron ser el mejor predictor del sitio donde se depositaron los huevos. Las conductas de cortejo no fueron ejecutadas solamente en sitios aparentemente adecuados para incubar los huevos, puesto que las aves cortejaron también sobre rocas y troncos tirados por huracanes.

Los resultados de este estudio sugieren la existencia de un *proceso* de selección del sitio de anidación, contrario a lo sugerido por Coulson (1968) en la gaviota tridáctila y Nelson (1978) en el bobo de patas azules, que era el macho quien seleccionaba el sitio de anidación simplemente porque era el primero en establecer un territorio. Este estudio permitió, mediante observaciones focales sistemáticas de las conductas de la pareja de aves durante la selección del sitio de anidación, descubrir un proceso donde la hembra y el macho aparentemente seleccionan juntos el sitio de anidación.

El proceso de selección del sitio de anidación comenzó cuando el macho estableció un sitio para cortejar. Eventualmente, el macho formó pareja con una hembra que respondió a su cortejo, y entonces, la pareja estableció un territorio para anidar que incluyó el sitio defendido por el macho cuando era soltero. Durante el establecimiento del territorio, las dos aves visitaron (y probablemente evaluaron) varios sitios adecuados para incubar los huevos. Además, los resultados sugieren que el macho y la hembra visitaron y ejecutaron nestpointing en diferentes sitios para comunicar el grado de preferencia por los diferentes sitios dentro del territorio. De hecho, los sujetos ejecutaron nestpointing durante varios días antes que las hembras depositaran los huevos. Tres parejas exploraron más el área de estudio, es decir, visitaron de 4 a 8 *sitios importantes* y de 11 a 24 *otras ubicaciones*. Además, las tasas de nestpointing y nestcleaning de las hembras de esas parejas estuvieron bajas en el sitio seleccionado por el macho cuando era soltero, en el sitio importante donde ocurrieron las tasas máximas de nestpointing y nestcleaning del macho, y en los primeros sitios visitados por la pareja de aves o la hembra después de ocurrir la formación de pareja, en comparación con las tasas máximas de nestpointing y nestcleaning ejecutadas por las hembras en el sitio importante donde eventualmente se depositaron los huevos. Mientras que otras 4 parejas

exploraron menos el área de estudio, es decir, visitaron de 2 a 3 sitios importantes y de 8 a 16 otras ubicaciones, y las tasas máximas de nestpointing y nestcleaning de la hembra, del macho y mutuo ocurrieron en el mismo sitio importante antes de la puesta del primer huevo ahí mismo. Parece que las parejas de aves, cuyas hembras no aceptaron el sitio seleccionado por el macho cuando era soltero o los primeros sitios visitados, tendieron a explorar más el área de estudio, en comparación con las parejas de aves, cuyas hembras aceptaron el sitio seleccionado previamente por el macho cuando era soltero o uno de los primeros sitios visitados por la pareja de aves.

Se encontró que los machos y las hembras difirieron en su comportamiento durante el proceso de selección del sitio de anidación. La tasa de nestpointing de la mayoría de los machos disminuyó conforme se acercaba la puesta del primer huevo. Además, su tasa varió entre 0 y 1 trenes por hora durante los días que precedieron la puesta del primer huevo; mientras que las hembras ejecutaron nestpointing a una tasa más elevada que los machos durante los días que precedieron la puesta del primer huevo. Al parecer, las hembras tomaron la decisión final con respecto a la selección del sitio de anidación, dado que la tasa máxima de nestpointing de la hembra (y no del macho) predijo el sitio importante que sería eventualmente seleccionado para depositar los huevos e incubarlos. Sin embargo, los machos visitaron previamente ese sitio importante y ejecutaron al menos un tren de nestpointing en ese mismo sitio importante, antes que la hembra emitiera la tasa máxima de nestpointing ahí mismo. Es decir, los resultados sugieren que antes que la hembra deposite el primer huevo, ambos sexos tuvieron que haber seleccionado los sitios importantes que podrían ser el nido mediante la ejecución de una señal que indica un cierto grado de preferencia por esos sitios importantes. Dicho de otra manera, al parecer las hembras tomaron la decisión final con respecto a la selección del sitio de anidación, pero considerando solamente los sitios importantes seleccionados previamente por el macho y la hembra juntos. Es decir, los resultados sugieren que las hembras consideraron solamente aquellos sitios donde el macho y la hembra habían emitido nestpointing ahí mismo. Ninguna hembra depositó los huevos en un sitio explorado únicamente por ella, o donde solamente la hembra había ejecutado la conducta de nestpointing.

b) Selección del sitio de anidación: ¿colaboración entre el macho y la hembra? Algunas inferencias pertinentes...

El macho y la hembra deben de estar de acuerdo con respecto a la ubicación del nido dentro del territorio de anidación, ya que ambos sexos tienen que defender el nido de los vecinos y los intrusos. Además, la hembra necesita estar segura que el macho podrá defender el sitio donde la hembra depositará los huevos. Por tal razón, resulta poco factible que sólo uno de los sexos seleccione el sitio de anidación, en especies donde ambos sexos tienen que invertir en el cuidado paterno para sacar la nidada con éxito.

"The dual-concern model" y la toma de una decisión en común por parte de dos individuos

Los psicólogos sociales (D. G. Pruitt 1981, D. G. Pruitt y J. Z. Rubin 1986, D. G. Pruitt 1991 y D. G. Pruitt y P. Carnevale 1993) han propuesto "the dual-concern model" para comprender cómo díadas de seres humanos resuelven conflictos y llegan a tomar una decisión en común. El modelo original postula dos tipos de intereses ("concerns"): *interés acerca del resultado propio* ("concern about own outcomes"); e *interés acerca del resultado del otro individuo* ("concern about the other party's outcomes").

Recientemente Stamps (en preparación) adaptó este modelo para explicar la conducta animal en situaciones donde dos animales tienen que llegar a tomar una decisión en común. Este modelo resulta interesante debido a que los estudiosos de la ecología conductual han prestado demasiada atención a la conducta contenciosa o agresiva, mientras han virtualmente ignorado la colaboración entre dos individuos. Efectivamente, algunos estudiosos parecen suponer que la resolución de un conflicto en animales necesariamente involucra tácticas contenciosas o agresivas, aún en situaciones en las cuales dos individuos claramente tienen intereses que se sobrelapan con respecto al resultado de una decisión en común (ver ejemplos en Huntingford & Turner 1987; Archer 1988; Gadagkar 1997; Bradbury & Vehrencamp 1998; Kölliker & Richner 2001). De hecho, muchos modelos importantes sobre la evolución de la conducta cooperativa (por ejemplo, el dilema del prisionero)

empiezan con la premisa que la adecuación de cada individuo no es afectada por el resultado de la interacción social en el otro individuo (Axelrod 1984; Connor 1995; Dugatkin 1997,1998). Como resultado, estos modelos predicen tácticas “cooperativas” las cuales satisfacen más bien el criterio de contención o agresión (tácticas que mejoran la adecuación del actor, sin tomar en cuenta el resultado en el otro individuo), en lugar de colaboración (trabajar juntos para encontrar un resultado mutuamente benéfico para ambos individuos). Muy poca atención parece existir en el ámbito teórico o empírico con respecto a la resolución de conflictos en un contexto cooperativo: por ejemplo, en las situaciones donde una pareja de animales tiene intereses que se sobrelapan, por lo cual es de esperarse que la pareja utilice tácticas colaborativas para resolver conflictos y encontrar soluciones que deberían de ser benéficas para ambos individuos.

Stamps adaptó el modelo (Figura 14) en términos del *efecto del resultado del "Actor" en la adecuación ("fitness") del Actor*, el cual se muestra en la abscisa; y del *efecto del resultado del "Otro" en la adecuación del Actor*, el cual se muestra en la ordenada. Además, los efectos de los resultados del Actor y del Otro en la adecuación del Actor pueden ser bajos o altos. El modelo adaptado postula que son importantes los efectos de los resultados del Actor y del Otro en la adecuación del Actor, debido a que durante la evolución la selección natural favorece a los individuos que adoptan estrategias que maximizarán su adecuación (“fitness”) o contribución de genes en las próximas generaciones. Dos animales que están tomando una decisión en común deben adoptar la estrategia que maximice la adecuación de cada uno de ellos.

“The dual-concern model” predice cuál es la estrategia que un individuo empleará para resolver un conflicto mientras está tomando una decisión en común con otro individuo. Consideremos cualquier situación en la cual dos individuos (X y Y) toman una decisión en común que tiene consecuencias en la adecuación de ambos individuos. Por ejemplo, el macho y la hembra de una pareja de aves están seleccionando la ubicación del nido que ambos individuos van a utilizar durante una época reproductiva (en el bobo de patas azules la época reproductiva dura 7 meses aproximadamente). Una decisión en común se requerirá, puesto que ambos individuos deben eventualmente incubar los huevos en el mismo sitio y defender el sitio de los intrusos y los vecinos.

La estrategia que el individuo X debería emplear para resolver un conflicto con el individuo Y dependerá de las consecuencias de la decisión en la adecuación (“fitness”) de X (F_x), de las consecuencias de la decisión en la adecuación de Y (F_y), *y el grado en que la adecuación de X es también afectada por las consecuencias de la decisión en la adecuación de Y (c, donde $0 < c < 1$)*. Dependiendo de los valores de F_x y cF_y , el individuo X puede emplear cuatro estrategias de resolución de conflicto: “expediency” (estrategia conveniente), “contention” (contención o estrategia agresiva), “let the other decide” (dejar que el otro decida) y “collaboration” (colaboración; Figura 14).

Me enfocaré exclusivamente en la estrategia llamada “collaboration”. De acuerdo a Stamps (en preparación), esta estrategia es predicha cuando el resultado de una decisión tiene un impacto directo en la adecuación de X (alto F_x), y cuando el resultado de esa misma decisión en Y tiene un efecto indirecto en la adecuación (“fitness”) de X (alto cF_y). En otras palabras, tácticas de colaboración en resolución de conflictos son predichas cuando el resultado de una decisión en común es importante para ambos individuos (alto F_x y F_y), *y cuando el “Actor” se beneficia si su compañero obtiene un resultado positivo de la decisión en común* (alto valor de c). En esta situación, la ganancia neta de X depende no solamente de los efectos de una decisión final en su propia adecuación (via F_x), sino también de los efectos de esa misma decisión en la adecuación del “Otro” (via cF_y).

En consecuencia, “collaboration” requiere de una comunicación entre X y Y acerca del grado de preferencia por diferentes alternativas disponibles para ambos, dado que el “Actor” no puede ubicar la alternativa que maximizará su propia adecuación neta, sin antes haber evaluado los efectos potenciales de esta misma alternativa en la adecuación del “Otro”.

Stamps señala que la estrategia “collaboration” predice tres tácticas para que dos individuos puedan llegar a tomar una decisión en común. 1) Intercambio de despliegues conductuales o señales comunicativas que indican el grado de preferencia por una serie de alternativas disponibles para ambos individuos. 2) La táctica “Feeling out procedures”, descrita en seres humanos (D. G. Pruitt 1981), ocurre cuando un individuo inicialmente indica su alternativa más preferida emitiendo señales de baja intensidad, y luego incrementa la intensidad de la señal después de haber

determinado que su compañero esta también interesado en la misma alternativa. Esta táctica parece reducir el costo de la resolución de un conflicto, al reducir la probabilidad de invertir tiempo y energía emitiendo una señal de alta intensidad por una alternativa preferida para el Actor, que no es aceptable para el otro individuo, siendo poco probable que esta alternativa sea seleccionada por ambos individuos. Es decir, ambos individuos emiten inicialmente señales a tasas bajas para eliminar alternativas que no son aceptables para uno de los dos individuos, y luego emiten señales a tasas elevadas para indicar el grado de preferencia por alternativas que son aceptables para ambos individuos, y por último, 3) la táctica "expanding the pie" ocurre cuando se incrementa el número de alternativas en consideración, mediante la exploración de otras alternativas adicionales por parte de ambos individuos. En otras palabras, en el supuesto que ambos individuos no estén de acuerdo con las alternativas iniciales, será oportuno que ambos individuos investiguen nuevas alternativas para poder llegar a tomar una decisión en común que genere una solución integrativa o "win-win solution".

De acuerdo a esta propuesta, las soluciones integrativas son nuevas alternativas descubiertas, como resultado de un proceso de colaboración, que generan una adecuación neta más elevada para ambos individuos, que cualquiera de las alternativas que estaban inicialmente bajo consideración. Imaginemos que el macho inicialmente prefiere un sitio para incubar los huevos que se encuentra lejos de los vecinos, dado que esta ubicación reduce los costos del macho en la defensa del territorio; mientras que la hembra prefiere otro sitio para incubar los huevos que se encuentra cerca de los nidos vecinos, debido a que los llamados de alarma por parte de los vecinos alertan sobre la llegada al nido de depredadores como las gaviotas. Una solución integrativa para esta pareja de aves sería ubicar el nido cerca de nidos vecinos, pero rodeado de rocas o arbustos que protegen el territorio de anidación de la intrusión de los vecinos. La solución integrativa debería generar una mejor calidad en el cuidado paterno en el nido por parte de ambos individuos, que una solución-compromiso (por ejemplo, un nido ubicado a una distancia intermedia de los vecinos), o que una solución "win-lose" (por ejemplo, cualquiera de los dos sitios inicialmente preferidos por el macho y la hembra). Además, una pareja de aves podría llegar a encontrar una solución integrativa siguiendo una regla simple: por ejemplo, si ambos individuos no prefieren inicialmente el mismo sitio, continuar buscando otros sitios adicionales ("expanding of pie") hasta encontrar un sitio que es preferido por ambos individuos.

Por último, de acuerdo a algunas de las predicciones de "the dual-concern model", en algunas especies de patos donde solo la hembra incuba los huevos e invierte en el cuidado paterno, uno debería esperar que el macho dejara seleccionar a la hembra donde incubar los huevos, puesto que el éxito reproductivo del macho depende del éxito reproductivo de la hembra durante el cuidado paterno; mientras que el éxito reproductivo de la hembra depende solamente de la selección del sitio de anidación por parte de la hembra (Dejar que el otro decida; Figura 14).

¿Por qué deberíamos esperar la estrategia "collaboration" en el bobo de patas azules?

El bobo de patas azules es una especie que presenta monogamia social. Los dos sexos establecen y preparan el nido en el suelo, protegen el nido, incuban los huevos durante 41 días, alimentan a las crías y defienden el territorio en donde se encuentra el nido durante 7 meses aproximadamente, desde su establecimiento hasta la independencia de las crías (Nelson 1978, González del Castillo y Osorno Cepeda 1987, Guerra y Drummond 1995). Por lo que la inversión en el cuidado paterno, tanto del macho como de la hembra, es casi simétrica y necesaria para sacar la nidada con éxito. Dadas estas circunstancias, uno debería esperar encontrar la estrategia "collaboration" en esta especie de aves, puesto que el resultado de una decisión en común es importante para ambos sexos (alto F_x y F_y). Además, ambos sexos se benefician si su compañero de reproducción obtiene un resultado positivo de la decisión en común (alto valor de c).

De hecho, en este estudio y en otro estudio similar efectuado posteriormente con una muestra de 40 parejas de bobos de patas azules (Pérez 2001) se observaron las tres tácticas de la estrategia "collaboration" predichas por "the dual-concern model". Con relación a la táctica sobre intercambio de despliegues conductuales o señales comunicativas que indican el grado de preferencia por una serie de alternativas disponibles para ambos individuos, se encontró que nestpointing fue ejecutada por ambos sexos, de todas las parejas focales, en más de un sitio aparentemente adecuado para incubar los huevos (superficie con tierra o arena) dentro del territorio, antes de la puesta del primer huevo. Además, por un lado, se encontró que el macho y la hembra ejecutaron nestpointing, en los diferentes sitios importantes, solamente en presencia del compañero de reproducción, cuando los dos sujetos estaban visibles entre sí. Por el otro lado, la tasa de nestpointing del macho y de la

hembra varió entre los diferentes sitios aparentemente adecuados para incubar los huevos dentro del territorio de anidación de la pareja. Por último, todas las hembras que depositaron huevos, lo hicieron en el sitio importante donde ellas habían ejecutado anteriormente la tasa máxima de nestpointing.

En cuanto a la táctica "Feeling out procedures", se encontró que los machos y las hembras ejecutaron significativamente la tasa máxima de nestpointing en un sitio importante, solamente después de haber observado que su compañero de reproducción había ejecutado al menos un tren de nestpointing en ese mismo sitio importante. De esta forma, los datos de este estudio apoyan la existencia de la táctica "Feeling out procedures" en el bobo de patas azules, durante la toma de una decisión en común con respecto a la selección del sitio de anidación.

De igual forma, se observó conducta consistente con "expanding the pie": los machos y las hembras de todas las parejas visitaron (y posiblemente evaluaron) más de un sitio adecuado para incubar los huevos, y ejecutaron nestpointing en esos sitios, antes que la hembra depositara los huevos en alguno de esos sitios. Por ejemplo, en las parejas donde la tasa de nestpointing de la hembra estaba baja en el sitio seleccionado por el macho cuando era soltero y en los primeros sitios visitados por el macho y la hembra dentro de su territorio de anidación, el macho y la hembra de esas parejas visitaron y ejecutaron nestpointing en varios sitios adecuados para incubar los huevos, antes de eventualmente depositar los huevos en uno de los varios sitios visitados. En cambio, en las parejas de aves donde las tasas de nestpointing de la hembra y del macho estaban elevadas en uno de los primeros sitios visitados, el macho y la hembra visitaron y ejecutaron nestpointing en pocos sitios adecuados para incubar los huevos. Cuando el macho y la hembra "prefieren" el mismo sitio, entonces, no deberían ejecutar la táctica "expanding the pie". Además, en otro estudio efectuado en el bobo de patas azules (Pérez 2001, Stamps et al. en preparación) se encontró que las parejas de aves, cuyo macho o hembra "no prefería" el primer sitio visitado, investigaron significativamente más sitios adicionales.

c) Selección del sitio de anidación: antecedentes y evidencia en otras especies

Son pocos y anecdóticos los estudios sobre la selección del sitio de anidación en aves (Odum 1941, Smith 1974, Nelson 1978, Nolan 1978, Scholten 1988, Joubert 1999, Hamas 1994). Además, es posible que haya existido un sesgo en muchos estudios, al suponer que en las aves a partir de la formación de pareja y hasta la puesta del primer huevo, solamente ocurren el cortejo y el establecimiento del territorio de anidación. Por lo que muchos estudios se han enfocado solamente en estudiar las conductas de cortejo y las conductas agonistas relacionadas con el establecimiento del territorio de anidación; mientras que las conductas de *selección del sitio de anidación* (como nestpointing y nestcleaning) no han sido consideradas.

Además, debido a que no se efectuaron observaciones focales sistemáticas, en estudios con la gaviota tridáctila y el bobo de patas azules se supuso simplemente que era el macho quien seleccionaba el sitio donde se incubarían los huevos (Coulson 1968, Nelson 1978), sólo porque era el primero en llegar y establecer un territorio en la colonia de aves.

Estudios y observaciones anecdóticas en otras especies de la familia *Sula* sugieren la existencia de conductas similares a nestpointing y nestcleaning. Van Tets (1965) describió la conducta "front-bowing" en el bobo de patas rojas que al parecer podría tener la función, como la conducta nestpointing en el bobo de patas azules, de comunicar el grado de preferencia por los diferentes sitios donde se podrían incubar los huevos. De igual forma, en el bobo café se ha observado una conducta similar a nestpointing y front-bowing (observación personal), por lo que al parecer está ocurriendo también un proceso de selección del sitio de anidación en estas especies donde el macho y la hembra deberían tomar una decisión en común con respecto a la ubicación del nido, debido a que los machos y las hembras invierten casi simétricamente en el cuidado paterno para sacar la nidada con éxito.

Por otro lado, observaciones anecdóticas en el martín pescador alción, *Ceryle alcyon*, (Hamas 1994) sugieren que ambos sexos seleccionan el sitio de anidación. Esta especie presenta monogamia social debido a que ambos sexos incuban los huevos, defienden el territorio y se reparten el cuidado paterno durante la época de reproducción. La formación de pareja ocurre tan pronto el macho establece su territorio. Entonces, la pareja de aves excava un túnel largo (nidos activos pueden tener un túnel de 80 cm de largo) en una pared de arcilla o arena. Al final del túnel, ambos sexos excavan una cavidad de anidación (o nido). Hamas (1994) menciona que el macho y la hembra del martín pescador alción seleccionan juntos el sitio de anidación:

“...Belted kingfishers are believed to select the nest site as a pair; they find an acceptable area and the male begins to slash at the substrate with his bill. The female is never perched far away, and will call to him continuously during this process. They also constantly rattle-call to each other during the actual digging of the tunnel, which is done by both sexes. The pair prefers to construct a burrow near its fishing territory, but the nest site can be located far away from water...”.

Es necesario hacer más estudios con observaciones focales sistemáticas, desde la formación de pareja hasta la puesta del primer huevo, en especies como el bobo de patas azules, para describir el *proceso* de selección del sitio de anidación en otras especies de aves, así como las conductas que están relacionadas a la selección del sitio de anidación. De esta forma, tendremos más datos para apoyar la idea que el macho y la hembra comunican sus preferencias y seleccionan juntos el sitio de anidación. También resultaría muy interesante hacer un estudio similar en aves con diferente sistema reproductivo (por ejemplo: poligamia o poliandria).

IX. Literatura citada

- Archer, J. 1988. The behavioural biology of aggression. Cambridge, U. K.: Cambridge University Press.
- Axelrod, R. M. 1984. The evolution of cooperation. New York: Basic Books.
- Beletsky, L. D. and G. H. Orians 1991. Effects of breeding experience and familiarity on site fidelity in female red-winged blackbirds. *Ecology* 72(3), pp. 787-796.
- Bradbury, J. W. & Vehrencamp, S. L. 1998. Principles of animal communication. Sunderland, MA: Sinauer Associates.
- Bukacinska, M. and D. Bukacinski 1993. The effect of habitat structure and density of nests on territory size and territorial behaviour in the black-headed gull *Larus ridibundus* L. *Ethology* 94:306-316.
- Burger, J. 1984. Pattern, mechanism, and adaptive significance of territoriality in herring gulls *Larus argentatus*. The American Ornithologists' Union, Washington, D. C.
- Burger, J. and M. Gochfeld 1988a. Nest-site selection by Roseate terns in two tropical colonies on Culebra, Puerto Rico. *The Condor* 90:843-851.
- Burger, J. and M. Gochfeld 1988b. Nest-site selection and temporal patterns in habitat use of Roseate and Common terns. *The Auk* 105: 433-438.
- Case, V. 1986. Breeding cycle aggression in domesticated Zebra finches *Poephila guttata*. *Aggressive Behavior* v.12, n.5: 337-348.
- Connor, R.C. 1995. Altruism among non-relatives – alternatives to the prisoner's dilemma. *Trends in Ecology and Evolution*, 10, 84-86.
- Coulson, J. C. 1968. Differences in the quality of birds nesting in the center and on the edges of a colony. *Nature* Vol. 217:478-479.
- Danchin, E., and R. H. Wagner. 1997. The evolution of coloniality: the emergence of new perspectives. *Trends in Ecology & Evolution* 12:342-347.
- Dugatkin, L. A. 1997. Cooperation among animals : an evolutionary perspective. New York: Oxford University Press.

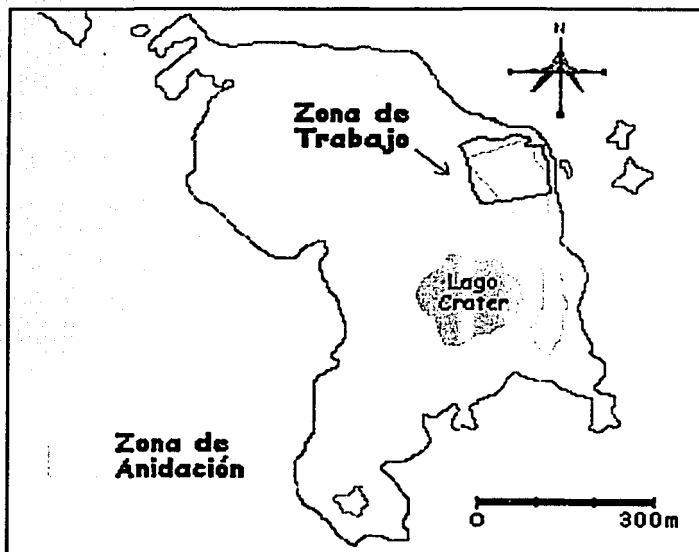
- Dugatkin, L. A. 1998. Game theory and cooperation, *in* Game theory and animal behaviour. Edited by L. A. Dugatkin & K. Reeve. New York: Oxford University Press, pages 38-63.
- Elowson, A. M., Tannenbaum, P.L. and C. T. Snowdon 1991. Food-associated calls correlate with food preferences in cotton-top tamarins. *Anim. Behav.* 42, 931-937.
- Gadagkar, R. 1997. Survival strategies: cooperation and conflict in animal societies. Cambridge, Mass.: Harvard University Press.
- Gill, F. B. 1995. Ornithology, second edition. The Academy of Natural Sciences of Philadelphia and The University of Pennsylvania, W. H. Freeman and Company, New York.
- Gloutney, M. and R. Clark 1997. Nest-site selection by Mallards and Blue-winged teal in relation to Microclimate. *The Auk* 114(3): 381-395.
- Gochfeld, M. 1980. Mechanisms and adaptive value of reproductive synchrony in colonial seabirds, *in* Behavior of marine animals. Edited by J. Burger, B. L. Olla and H. E. Winn. Plenum Press, New York - London. Volume 4: Marine Birds. Chapter 7, 207- 270.
- González del Castillo, E. C. y J. L. J. Osorno Cepeda 1987. Dinámica de la territorialidad en una colonia de bobo de patas azules, *Sula nebouxi*, en isla Isabel, Nayarit, México. Tesis de Licenciatura. Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México.
- Guerra, M. and H. Drummond 1995. Reversed sexual size dimorphism and parental care: minimal division of labour in the blue-footed booby. *Behaviour* 132 (7-8), pages 479-496.
- Hamas, M. J. 1994. Belted Kingfisher *Ceryle alcyon*, *in* The Birds of North America, No. 84. Edited by A. Poole and F. Gill. Philadelphia: The Academy of Natural Sciences; Washington, D.C.: The American Ornithologists' Union.
- Hauser, M. D. 1996. The evolution of communication. Massachusetts Institute of Technology.
- Huntingford, F. & Turner, A. 1987. Animal conflict. London: Chapman and Hall.

- Johnstone, R. A. 1997. The evolution of animal signals, *in* Behavioural ecology, an evolutionary approach, fourth edition. Edited by J. R. Krebs and N. B. Davies. Blackwell Scientific Publications. Pages 155-178.
- Joubert, B. 1999. Trois comportements de Circaètes Jean-le-blanc mâles *Circaetus gallicus* en période de reproduction. *Alauda* Vol. 67, No.2, pages 141-144.
- Kharitonov, S. P., and D. Siegel-Causey. 1988. Colony formation in seabirds, *in* Current ornithology. Vol. 5, Plenum, New York. Pages 223-272.
- Kölliker, M. & Richner, H. 2001. Parent-offspring conflict and genetics of offspring solicitation and parental response. *Animal Behaviour*, 62, 395-407.
- Lehman, D. S. 1965. Interaction between internal and external environments in the regulation of the reproductive cycle of the Ring Dove, *in* Sex and Behavior. Edited by F. A. Beach. Wiley, New York.
- Ligon, J. D. 1983. Cooperation and reciprocity in avian social systems. *The American Naturalist* Vol. 121, No. 3, pages 366-384.
- Margalida, A. and J. Bertran 2000. Breeding behaviour of the Bearded Vulture *Gypaetus barbatus*: Minimal sexual differences in parental activities. *Ibis* v.142, n.2: 225-234.
- Marler, P., Dufty, A. and R. Pickert 1986a. Vocal communication in the domestic chicken: I. Does a sender communicate information about the quality of a food to a receiver? *Anim. Behav.* 34, 188-193.
- Marler, P., Dufty, A. and R. Pickert 1986b. Vocal communication in the domestic chicken: II. Is a sender sensitive to the presence and nature of a receiver. *Anim. Behav.* 34, 194-198.
- Nelson, J. B. 1972. Evolution of the pair bond in the Sulidae. *Proc. Int. Ornithol. Congr.* 15, pages 371-388.
- Nelson, J. B. 1975. Functional aspects of behaviour in the Sulidae, *in* Function and Evolution in Behaviour. Edited by G. Baerends, C. Beer and A. Manning. Clarendon Press – Oxford. Chapter 15, 313-330.

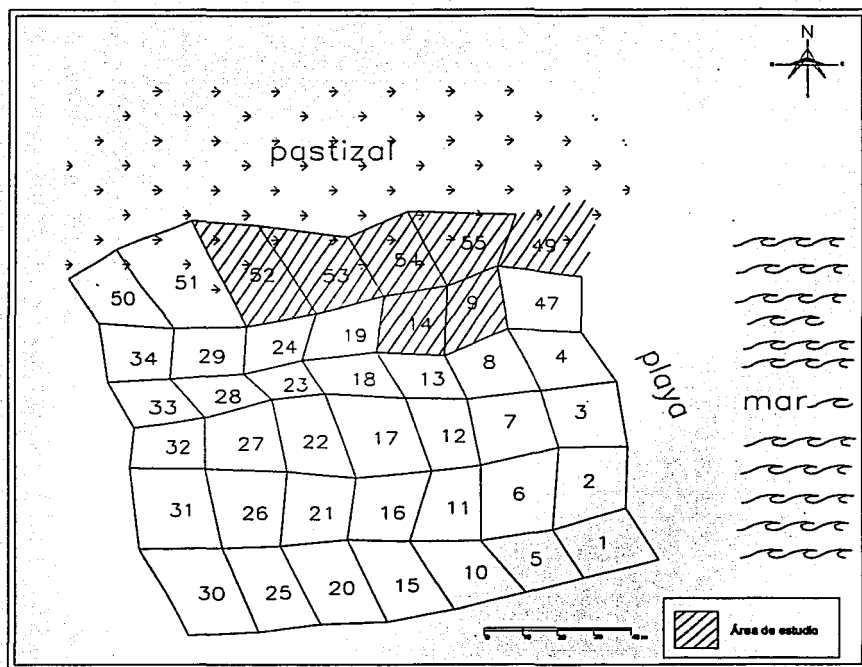
- Nelson, J. B. 1978. The Sulidae: Gannets and boobies. Oxford Univ. Press, London.
- Nelson, J. B. and P. H. Baird 2002. Seabird communication and displays, *in* Biology of marine birds. Edited by E.A. Schreiber and J. Burger. CRC Press. Chapter 10.
- Neter, J., Wasserman, W. and G. Whitmore 1993. Applied Statistics. Fourth Edition. Allyn and Bacon.
- Nolan, V. 1978. The ecology and behavior of the prairie warbler *Dendroica discolor*. Ornithological Monographs No. 26, American Ornithologists' Union.
- Odum, E. P. 1941. Annual cycle of the Black-capped Chickadee. 2. Auk 58:518-534.
- Pérez Jiménez, C. 2001. Descripción y análisis del proceso de asentamiento en la colonia, en el bobo de patas azules, *Sula nebouxii*, en la isla Isabel, Nayarit, México. Tesis de Licenciatura. Escuela de Biología, Benemérita Universidad Autónoma de Puebla.
- Pérez Staples, D. F. 1999. Resguardo de pareja: efecto y tácticas para evadirlo en el bobo de patas azules, *Sula nebouxii*. Tesis de Maestría. Instituto de Ecología, Universidad Nacional Autónoma de México.
- Pietz, P.J. and D. F. Parmelee 1993. Survival, site and mate fidelity in South Polar Skuas *Catharacta maccormicki* at Anvers Island, Antarctica. Ibis 136: 32-38.
- Pruitt, D. G. 1981. Negotiation behavior. Acad. Press, New York.
- Pruitt, D. G. and J. Z. Rubin 1986. Social Conflict: Escalation, stalemate, and settlement. Random house, New York.
- Pruitt, D. G. 1991. Strategic choice in negotiation, *in* negotiation, theory and practice. Edited by W. Bresun and J. Z. Rubin. Cambridge.
- Pruitt, D. G. and P. Carnevale 1993. Negotiation in social conflict. Pacific Grove, 6a: Brooks and Cole.
- Ríos Chelen, A. 1999. Uso de parches de alimentación por la cigüeñuela, *Himantopus mexicanus*, en el parque ecológico de Xochimilco. Tesis de Licenciatura. Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México.

- Rolland, C., E. Danchin, and M. de Fraipont. 1998. The evolution of coloniality in birds in relation to food, habitat, predation, and life-history traits: a comparative analysis. *The American Naturalist* Vol. 151, No. 6, pages 514-529.
- Safford, R. 1997. Nesting success of the Mauritius Fody *Foudia rubra* in relation to its use of exotic trees as nest sites. *Ibis* 139: 555-559.
- Scholten, C. J. 1988. The respective role of male and female in establishing nest-sites and pair-bonds in the Humboldt penguin at Emmen Zoo, the Netherlands. First international conference on penguins. Dunedin, New Zealand, 16-19 August.
- Seddon, P. and L. Davis 1989. Nest-site selection by Yellow-eyed Penguins. *The Condor* 91:653-659.
- Siegel-Causey, D., and S. P. Kharitonov. 1990. The evolution of coloniality, *in* Current ornithology. Vol. 7. Plenum, New York. Pages 285-330.
- Siegel, S. 1990. Estadística no paramétrica, aplicada a las ciencias de la conducta. Tercera edición. Editorial Trillas.
- Skutch, A. F. 1976. Patterns of incubation, *in* Parent birds and their young. Austin: University of Texas Press.
- Smith, S. M. 1974. Nest-site selection in Black-capped Chickadees. *Condor* 76:478-479.
- Sokol, R. and J. Rohlf 1995. Combining probabilities from tests of significance, *in* Biometry. Third Edition. W. H. Freeman and company, New York. Pages 794-797.
- Stamps, J. A. 1987. Conspecifics as cues to territory quality: a preference of juvenile Lizards (*Anolis Aeneus*) for previously used territories. *Am. Nat.* Vol. 129, No. 5 pp.629-642.
- Stamps, J. A. 1994. Territorial behavior: Testing the assumptions. *Advances in the study of behavior*. Academic Press. Volume 23, pp. 173-232.
- Stamps, J. A., Calderón-de Anda, M., Pérez, C. and H. Drummond. Mutual decisions about space in the blue-footed booby and the dual-concern model. Paper in preparation.
- Stamps, J. A. Dual-concern model. Paper in preparation.

- Van Tets, G. F. 1965. A comparative study of some social communication patterns in the Pelecaniformes. Ornithological Monographs No. 2, American Ornithologists' Union. 88 pp.
- von Frisch, K. 1967b. Honeybees: Do they use direction and distance information provided by their dancers? *Science* 158, 1073-1076.
- Wauters, A. M., Richard-Yris, M. A., Pierre, J. S., Lunel, C. and J. P. Richard 1999. Influence of chicks and food quality on food calling in broody domestic hens. *Behaviour* 136, 919-933.
- Wilson, E. O. 1975. *Sociobiology*. Cambridge, MA: Harvard University Press.
- Wittenberger, J. F., and G. L. Hunt, Jr. 1985. The adaptive significance of coloniality in birds. *Avian Biology* 8:1-78.



Mapa 1. Isla Isabel.



Mapa 2. Zona de Trabajo.



Foto 1. Área de estudio (las cintas en blanco y rojo señalan las ubicaciones de la hembra y del macho durante el muestreo de barrido).



Foto 2. Una pareja focal en un sitio importante de anidación.

TESIS CON
FALLA DE ORIGEN



Foto 3. Un macho ejecuta la conducta de nestpointing.



Foto 4. Un bobo de patas azules ejecuta la conducta de nestcleaning.



Foto 5. Un bobo de patas azules incubaba huevos en un nido.



Foto 6. Un nido de bobos de patas azules (las ramas y piedras fueron removidas al ejecutar la conducta de nestcleaning, durante la selección del sitio de anidación).



Foto 7. Un miembro de una pareja se encuentra sobre un sitio importante de anidación (las ramas y piedras están siendo removidas del sitio).



Foto 8. A la derecha, un bobo de patas azules ejecuta la conducta de skypointing (descrita por Nelson 1978).

Tabla 1 Edad en 1997 cuando se reprodujeron por primera vez y orden de nacimiento (1ª, 2ª ó 3ª cría) en el nido natal de los sujetos (Apéndice 6).

Sexo	n	Edad (años)				Tamaño de nidada natal					
		2	3	4	??	Una 1ª	Dos 1ª 2ª		Tres 1ª 2ª 3ª		??
Hembras	11	6	3		2	6	1		1	1	2
Machos	11		10	1		6	3	1	1		

* Se desconoce los antecedentes de 2 hembras anilladas como adultas reproductoras en la Zona de Trabajo en 1993 y 1994, respectivamente.

Tabla 2 Los sitios importantes y el día en que ocurrió en ellos la tasa máxima (en horas) de cada una de las categorías conductuales *.

A) E469-E323	Sitios			
	a		m e	
	día	tasa	día	tasa
tren de nestpointing mutuo	-6	6.00	-3	10.10
tren de nestpointing de la hembra	-14	2.26	-15	4.80
tren de nestpointing del macho	-11	1.62	-3	3.61
tren de nestcleaning mutuo			-8	1.66
tren de nestcleaning de la hembra	-13	1.76	-15	2.40
tren de nestcleaning del macho	-6	2.40	-15	2.40

B) C571-E074	Sitios															
	b v		c		d		e		j *		r		t		w	
	día	tasa	día	tasa	día	tasa	día	tasa	día	tasa	día	tasa	día	tasa	día	tasa
tren de nestpointing mutuo	-10	1.90	-6	1.00			-1	1.50	-8	6.00	-3	1.50	-3	1.50	-3	1.50
tren de nestpointing de la hembra	-16	0.85	-6	1.00			-15	1.50	-8	4.00	-3	0.75			-6	1.00
tren de nestpointing del macho	-25	3.19			-19	2.00	-26	1.03	-18	2.40	-3	0.75			-6	1.00
tren de nestcleaning mutuo	-6	1.00							-5	3.00	-3	0.75			-3	2.25
tren de nestcleaning de la hembra	-16	1.69	-6	1.00			-4	1.09	-3	5.25	-3	0.75			-1	1.46
tren de nestcleaning del macho	-15	2.50	-7	2.00			-4	1.09	-5	4.00	-9	1.00			-3	2.25

F) B917-F020	Sitios							
	y		a v		d		k *	
	día	tasa	día	tasa	día	tasa	día	tasa
tren de nestpointing mutuo	-15	2.00	-14	3.43	-7	3.58	-3	4.66
tren de nestpointing de la hembra	-15	1.00	-14	3.43	-7	4.48	-3	5.24
tren de nestpointing del macho			-14	5.14	-11	1.01	-2	1.50
tren de nestcleaning mutuo	-12	0.65	-14	10.29	-10	4.00	-5	3.96
tren de nestcleaning de la hembra	-12	0.65	-14	3.43	-11	4.07	-3	8.74
tren de nestcleaning del macho	-12	1.29	-12	5.80	-7	4.48	-5	3.30

* Los datos en negro indican que el macho, o la hembra, o ambos miembros de la pareja ejecutaron la categoría conductual por lo menos una vez durante las observaciones focales, tan sólo 1 ó 2 días no necesariamente consecutivos, en alguno de los sitios importantes; mientras que los espacios en blanco indican ausencia de alguna de las categorías conductuales.

∇ Sitio que el macho defendía antes de formar pareja con la hembra.

◆ Sitio donde la hembra depositó los huevos.

Continuación de la tabla 2.

G) B893-F106	Sitios			
	nV*		m	
	día	tasa	día	tasa
tren de nestpointing mutuo	-8	10.39	-2	5.63
tren de nestpointing de la hembra	-8	4.71	-5	1.73
tren de nestpointing del macho	-15	3.43		
tren de nestcleaning mutuo	-8	2.36	-5	0.58
tren de nestcleaning de la hembra	-8	7.06	-2	0.94
tren de nestcleaning del macho	-7	9.30	-5	1.73

I) C632-C639	Sitios					
	g		m*		q	
	día	tasa	día	tasa	día	tasa
tren de nestpointing mutuo	-6	6.00	0	10.80	-2	3.00
tren de nestpointing de la hembra	-5	1.43	0	6.00	-3	0.55
tren de nestpointing del macho	-6	3.00	0	1.20		
tren de nestcleaning mutuo	-6	3.00	0	6.00	-3	0.50
tren de nestcleaning de la hembra	-6	4.00	0	8.40	-3	0.55
tren de nestcleaning del macho	-1	1.00	-3	0.55	-6	4.00

J) C112-B960	Sitios					
	IV*		5		14	
	día	tasa	día	tasa	día	tasa
tren de nestpointing mutuo	-2	3.75	-8	3.00	-5	5.00
tren de nestpointing de la hembra	-2	7.50	-8	4.00	-5	3.00
tren de nestpointing del macho	-5	2.00	-7	1.00		
tren de nestcleaning mutuo	0	2.50	-11	1.00	-5	2.00
tren de nestcleaning de la hembra	0	20.00	-4	2.54	-7	1.50
tren de nestcleaning del macho	-2	3.80	-7	4.00	-7	1.50

Tabla 3 Los sitios importantes y el día en que ocurrió la tasa máxima (en horas) de cada una de las categorías conductuales de la pareja donde el macho rechazó el primer huevo y solamente incubó el segundo huevo.

II) F185-E385	Sitios			
	a∇		f◊	
	día	tasa	día	tasa
tren de nestpointing mutuo	-3 ∇/-7 *	2.00	1/-3	3.52
tren de nestpointing de la hembra	-3/-7	1.00	3/-1	3.00
tren de nestpointing del macho			-2/-6	1.00
tren de nestcleaning mutuo			3/-1	3.00
tren de nestcleaning de la hembra	-3/-7	3.00	3/-1	3.00
tren de nestcleaning del macho	-3/-7	5.00	0/-4	6.72

∇ Sitio que el macho defendía antes de formar pareja con la hembra.

◊ Sitio donde la hembra depositó los huevos.

∇ Día en que ocurrió la tasa máxima con respecto al primer huevo depositado por la hembra (día 0 = puesta del huevo).

• Día en que ocurrió la tasa máxima con respecto al segundo huevo depositado por la hembra y que se incubó.

Tabla 4 Los sitios importantes y el día * en que ocurrió la tasa máxima (en horas) de cada una de las categorías conductuales de la pareja que no puso huevos.

K) E489-B835	Sitios											
	a		b∇		c		d◊		e2		j	
	día	tasa	día	tasa	día	tasa	día	tasa	día	tasa	día	tasa
tren de nestpointing mutuo	-34	1.43	-36	5.00	-35	4.76	-31	6.21			-4	4.00
	54.97		34.97		44.97		84.97				55.97	
tren de nestpointing de la hembra	-18	0.91	-36	3.00	-11	4.44	-34	5.00			-26	3.33
	214.97		34.97		284.97		54.97				134.97	
tren de nestpointing del macho	-5	0.79	-36	0.50	-12	2.00	-23	1.50			-4	2.00
	45.97		34.97		274.97		164.97				55.97	
tren de nestcleaning mutuo	-10	0.50	-34	0.71	-11	1.48	-34	1.43				
	294.97		54.97		284.97		54.97					
tren de nestcleaning de la hembra	-18	1.82	-35	0.95	-11	2.96	-26	10.00			-10	0.50
	214.97		44.97		284.97		134.97				294.97	
tren de nestcleaning del macho	-34	1.43	-36	3.00	-11	3.70	-33	4.00	-27	2.00	-32	0.83
	54.97		34.97		284.97		64.97		124.97		74.97	

∇ Sitio que el macho defendía antes de formar pareja con la hembra.

◊ La hembra B835 no puso huevos en 1997. Sin embargo, el macho incubó una roca en el sitio importante (d).

* El día está expresado de dos formas: con respecto al día en que el macho incubó la roca (día 0) y de acuerdo al calendario anual.

Tabla 5 Sitio importante donde se incubaron los huevos y el día en que ocurrió la tasa máxima de nestpointing y nestcleaning de la hembra, el primer tren de nestpointing y nestcleaning del macho, de la hembra y mutuo.

Parejas	Sitio importante	Tasa máxima de la ♀		Primer tren del ♂		Primer tren de la ♀		Primer tren de ♀♂	
		Nestpointing	Nestcleaning	Nestpointing	Nestcleaning	Nestpointing	Nestcleaning	Nestpointing	Nestcleaning
A) E469-E323	m	-15	-15	-3	-15	-15	-15	-15	-9
B) C571-E074	j	-8	-3	-18	-18	-9	-18	-18	-18
F) B917-F020	k	-3	-3	-5	-6	-5	-5	-6	-5
G) B893-F106	a	-8	-8	-15	-15	-15	-13	-14	-12
I1) E385-F185 ◀	f	3 * /-1 ♀	3 /-1	-2/-6	-2/-6	-2/-6	-2/-6	-2/-6	-2/-6
I) C632-C639	m	0	0	-4	-4	-4	-4	-4	-3
J) C112-B960	l	-2	0	-5	-3	-7	-5	-7	0
K) E489-B835 ♦	d	-34 ♀ 5/4/97	-26 13/4/97	-29 10/4/97	-34 5/4/97	-36 3/4/97	-35 4/4/97	-35 4/4/97	-34 5/4/97

♦ La hembra no depositó huevos, sin embargo el macho incubó una roca en el sitio importante (d).

♣ El día está expresado de dos formas: con respecto al día en que el macho incubó la roca (día 0) y de acuerdo al calendario anual.

◀ El macho E385 incubó solamente el segundo huevo.

* Día en que ocurrió la tasa máxima y el primer tren de nestpointing y nestcleaning con respecto al primer huevo depositado por la hembra.

• Día en que ocurrió la tasa máxima y el primer tren de nestpointing y nestcleaning con respecto al segundo huevo depositado por la hembra y que se incubó.

Tabla 6 Tiempo de permanencia promedio (%)* antes de la puesta, de la hembra y del macho en los sitios importantes, otras ubicaciones y el sitio donde se depositaron los huevos de 7 parejas focales.

Parejas	Hembra		Macho			
	Sitios Importantes	Otras Ubicaciones	Sitios Importantes	Otras Ubicaciones		
A	a	38.20	20.50	a	38.90	21.10
	m♣	43.6		m♣	42.4	
	b	8.70	34.50	b	7.50	38.20
	c	4.10		c	5.90	
	d	11.60		d	11.30	
B	e	1.70		e	1.30	
	j♣	30.00		j♣	26.60	
	r	4.20		r	4.20	
	t	2.00		t	2.30	
	w	3.20		w	2.70	
F	a	12.20	22.30	a	19.20	19.70
	d	36.80		d	33.80	
	k♣	28.00		k♣	26.80	
	y	0.60		y	0.60	
G	a♣	58.40	21.40	a♣	53.60	31.10
	m	20.20		m	15.30	
H ♣	a	13.30	17.20	a	12.20	16.30
	f♣	69.60		f♣	71.60	
I	g	34.30	42.30	g	36.00	43.70
	m♣	16.80		m♣	13.70	
	q	6.60		q	6.60	
J	l♣	36.80	10.50	l♣	35.60	11.60
	5	46.80		5	46.80	
	14	6.00		14	6.00	

* El tiempo de permanencia promedio se obtuvo al sumar las proporciones de tiempo de permanencia diarias, de la hembra y del macho, en cada sitio importante y en el conjunto de las otras ubicaciones de todos los días que el macho y la hembra fueron observados juntos antes de la puesta del primer huevo, y dividir entre el número de días que la hembra y el macho fueron observados focalmente juntos en el área de estudio.

♣ Esta pareja fue observada focalmente hasta que depositó el segundo huevo.

♣ Sitio donde se depositaron los huevos.

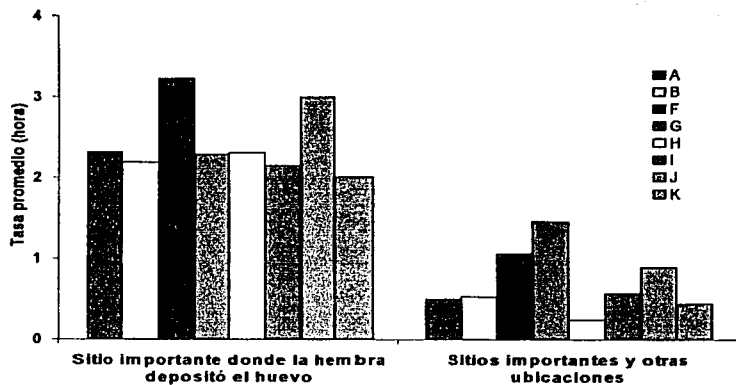


Figura 1. Nestpointing de las hembras antes de la puesta del primer huevo o la incubación (letras mayúsculas = parejas).

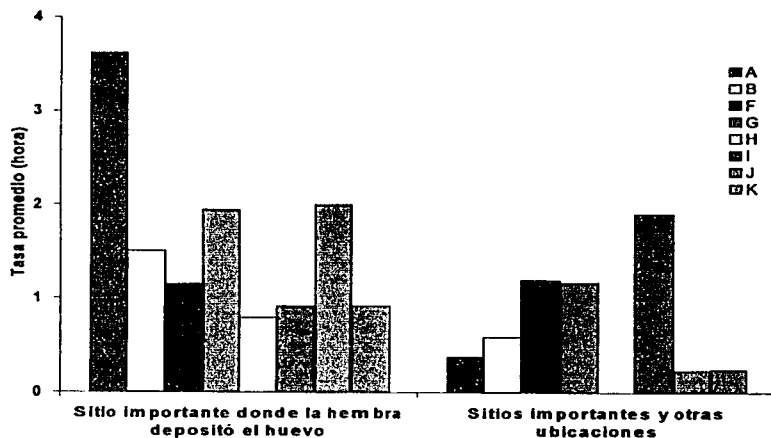


Figura 2. Nestpointing de los machos antes de la puesta del primer huevo o la incubación.

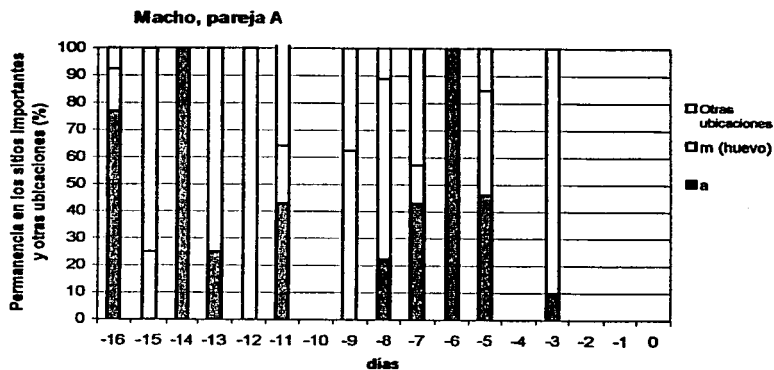
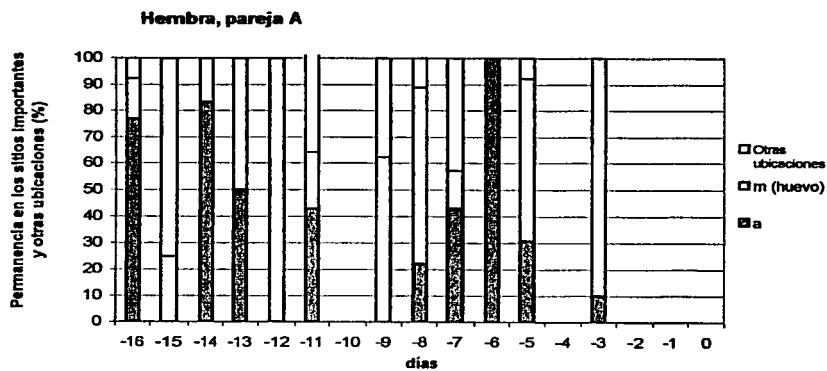


Figura 3. Porcentaje del tiempo de permanencia de la hembra y del macho en los sitios importantes y otras ubicaciones, antes de la puesta del primer huevo (día 0). Según el muestreo de barrido.

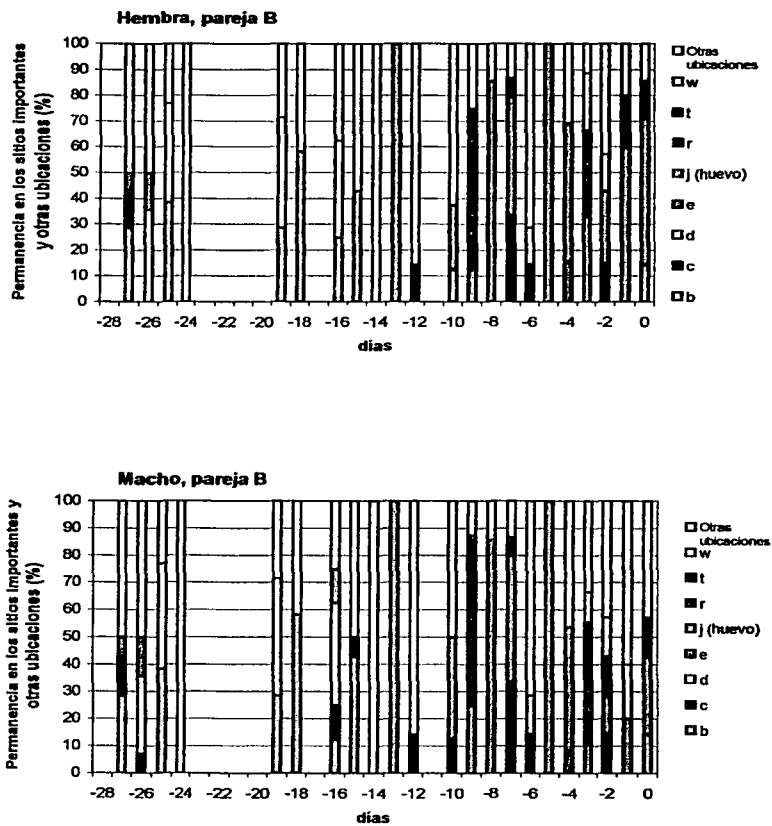


Figura 4. Porcentaje del tiempo de permanencia de la hembra y del macho en los sitios importantes y otras ubicaciones, antes de la puesta del primer huevo (día 0). Según el muestreo de barrido.

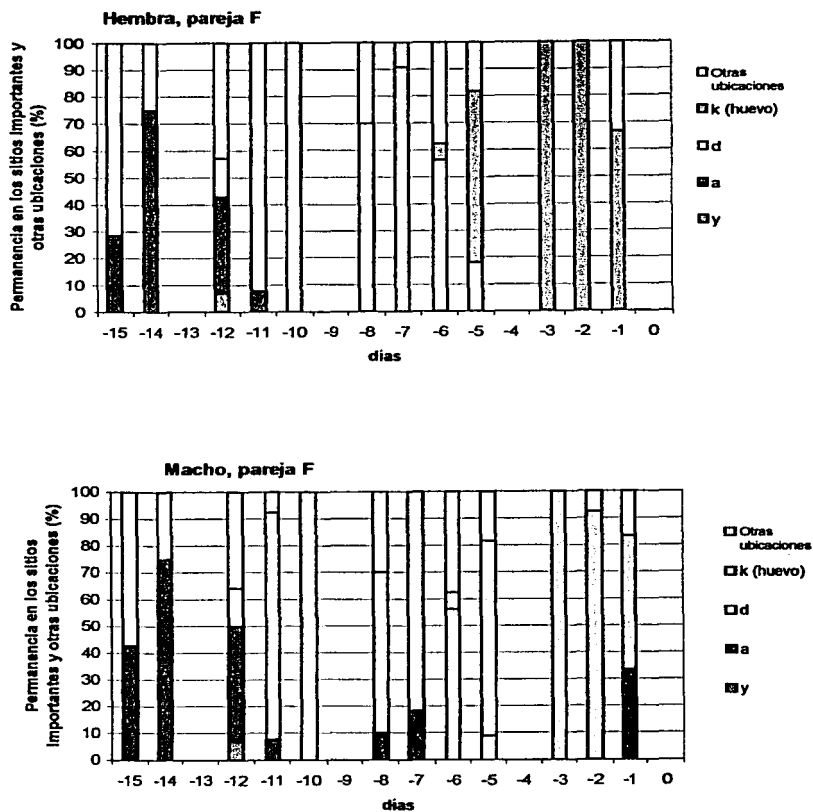


Figura 5. Porcentaje del tiempo de permanencia de la hembra y del macho en los sitios importantes y otras ubicaciones, antes de la puesta del primer huevo (día 0). Según el muestreo de barrido.

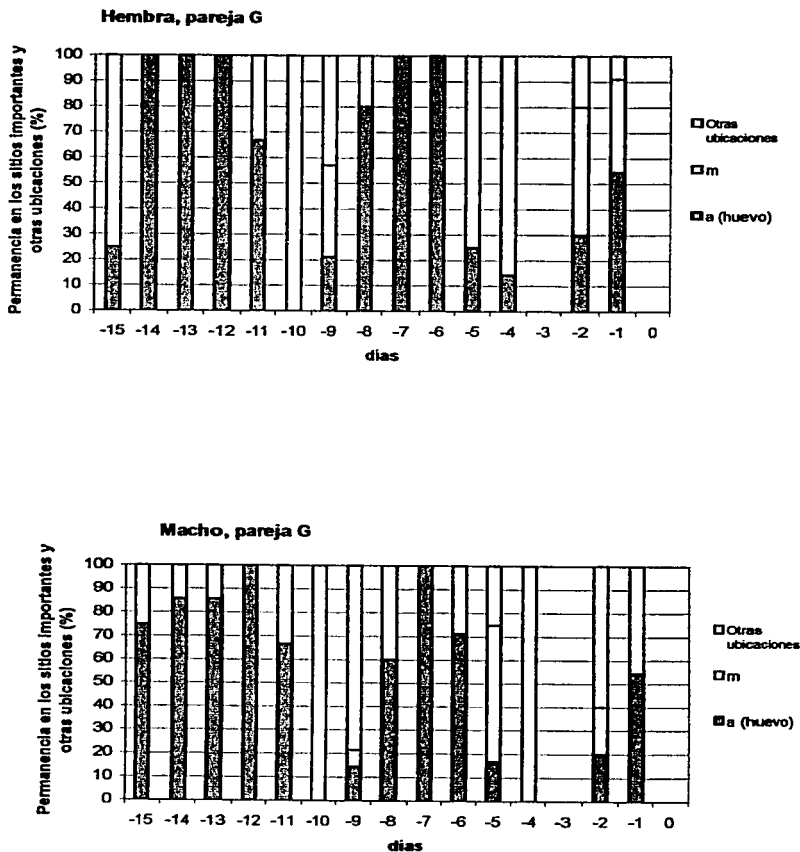


Figura 6. Porcentaje del tiempo de permanencia de la hembra y del macho en los sitios importantes y otras ubicaciones, antes de la puesta del primer huevo (día 0). Según el muestreo de barrido.

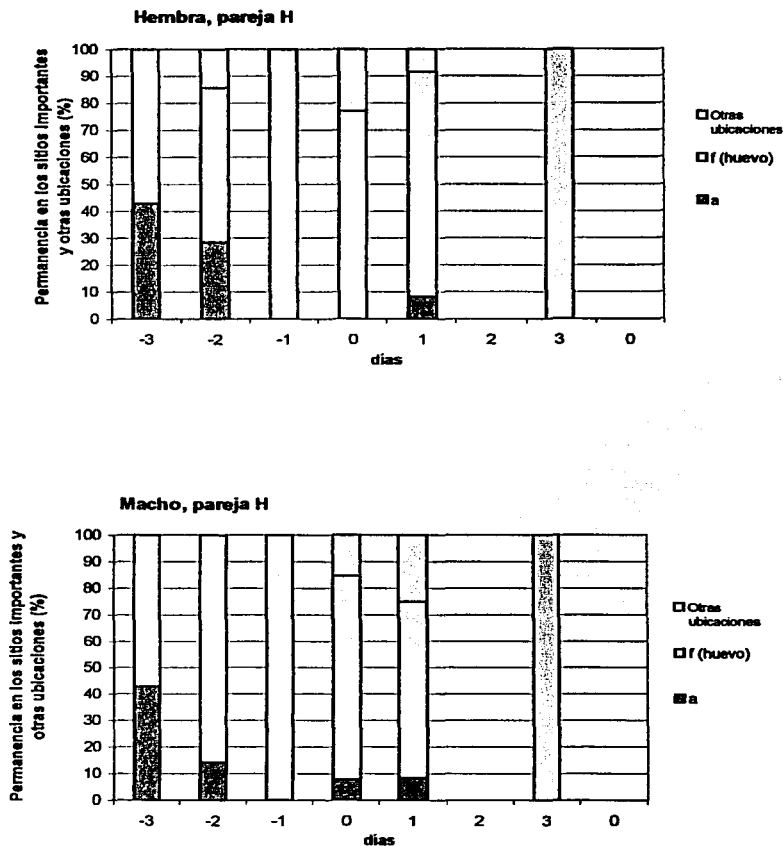


Figura 7. Porcentaje del tiempo de permanencia de la hembra y del macho en los sitios importantes y otras ubicaciones, antes de la puesta del primer huevo (día 0). Según el muestreo de barrido.

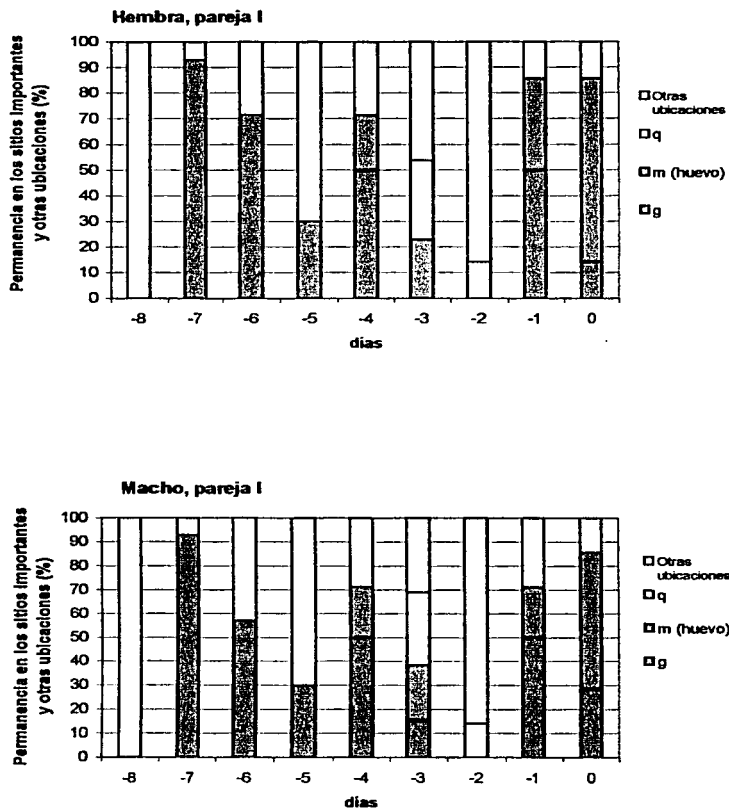


Figura 8. Porcentaje del tiempo de permanencia de la hembra y del macho en los sitios importantes y otras ubicaciones, antes de la puesta del primer huevo (día 0). Según el muestreo de barrido.

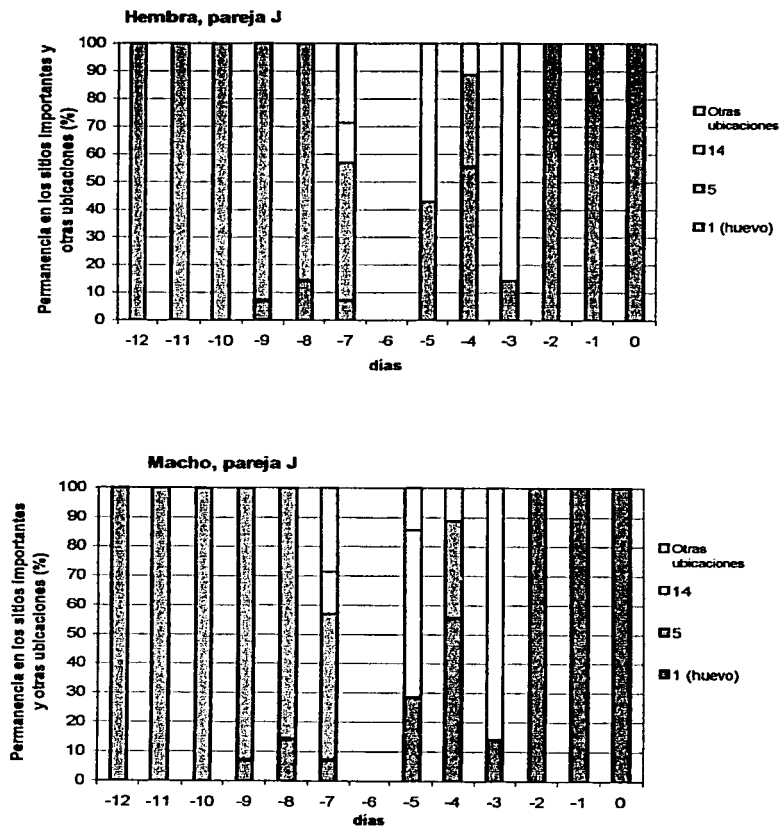


Figura 9. Porcentaje del tiempo de permanencia de la hembra y del macho en los sitios importantes y otras ubicaciones, antes de la puesta del primer huevo (día 0). Según el muestreo de barrio.

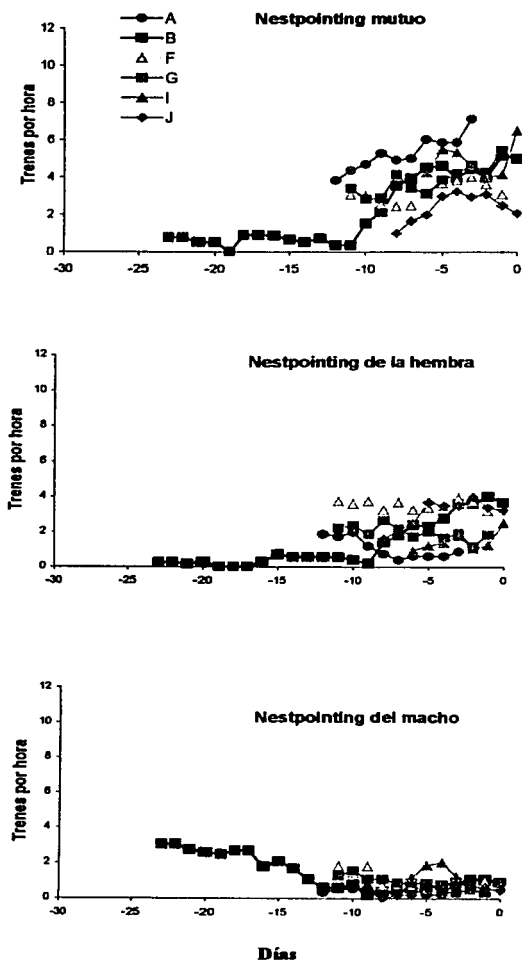


Figura 10. Variación temporal de nestpointing antes de la puesta (día 0). Cada valor es el moving average de 6 días.

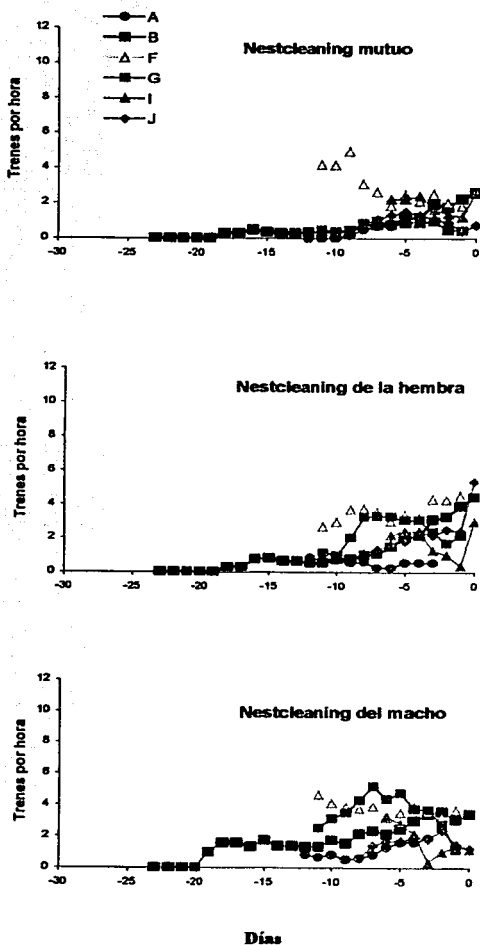


Figura 11. Variación temporal de nestcleaning antes de la puesta (día 0). Cada valor es el moving average de 6 días.

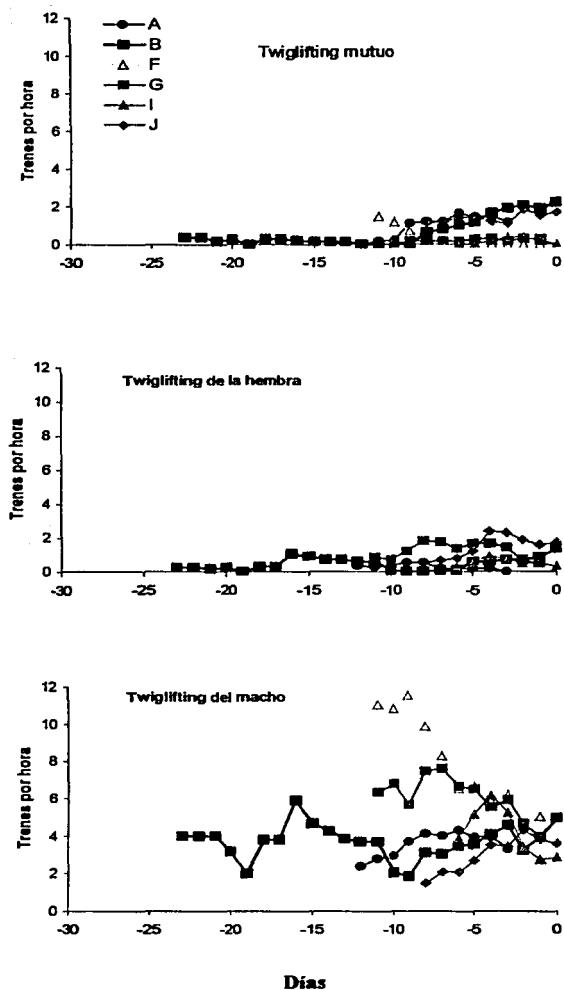


Figura 12. Variación temporal de twiglifting antes de la puesta (día 0). Cada valor es el moving average de 6 días.

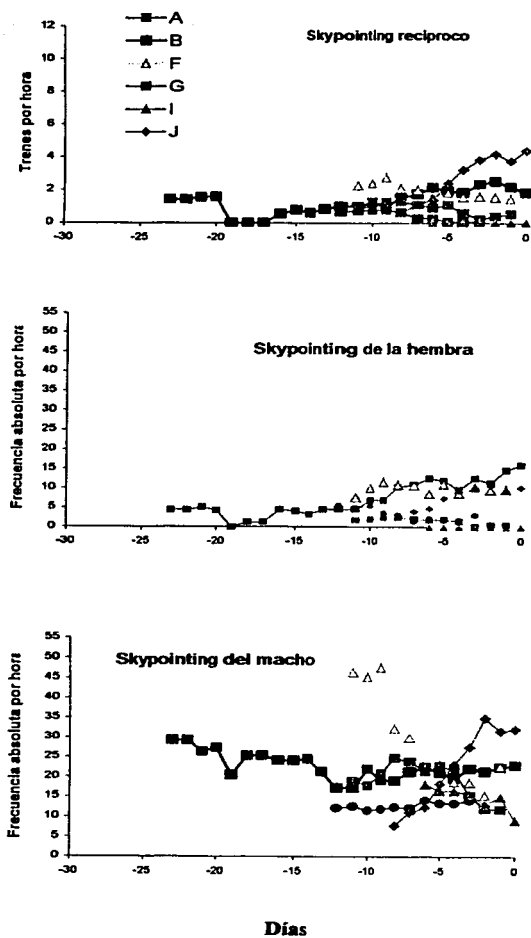


Figura 13. Variación temporal de skypointing antes de la puesta (día 0). Cada valor es el moving average de 6 días.

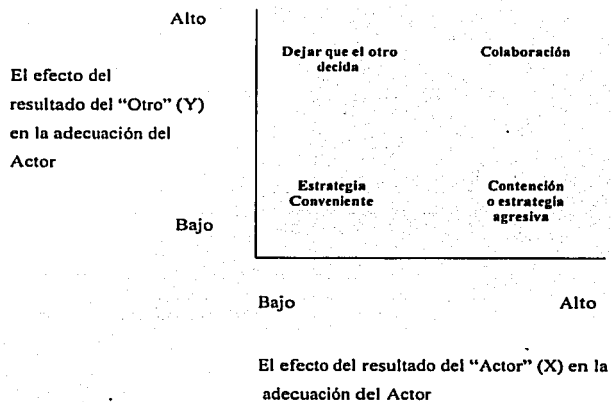


Figura 14. Estrategias para el Actor en la toma de una decisión en común con el Otro.
Versión adaptada por Stamps (en prep.) del modelo de Pruitt y Rubin (1986).

Apéndice 1

Algunas conductas del bobo de patas azules, *Sula nebouxii*, descritas por Nelson (1978).

Nombre	Definición
Skypointing (apuntando al cielo)	Ocurre cuando el ave alargó el cuello y dirige el pico al cielo, elevando la cola y girando las alas extendidas hacia delante; puede ir acompañado de vocalización.
Twiglifting (mostrando material de nido)	Ocurre cuando el ave se desplaza, recoge con el pico material de nido, y regresa para mostrarlo a la pareja con el cuello alargado y el pico dirigido hacia el cielo, para posteriormente depositar el material en el suelo semejando la construcción de un nido.
Nestpointing* (apuntando al nido)	Ocurre cuando el ave parado dobla el cuello hacia delante y orienta su pico hacia abajo colocándolo a una altura de 15 cm aproximadamente del suelo; puede ir acompañado de vocalización y movimiento oscilatorio horizontal del pico, la cabeza y el cuello, con desplazamientos típicos de 30 cm aproximadamente y velocidad variada. La duración de un tren de nestpointing varía entre 1 segundo y varios segundos.
Nestcleaning** (limpiando el nido)	Ocurre cuando el ave parado dobla el cuello hacia delante y abajo, y con el pico o las patas rasca un sitio que se encuentra en el suelo; o con el pico coge ramas o piedras de un sitio y las coloca fuera de él. La duración de un tren de nestcleaning varía entre 1 segundo y varios minutos.

* Esta conducta fue descrita por Stamps J. en 1997.

** Esta conducta fue descrita por Calderón de Anda M. en 1997.

Apéndice 2

Contexto social* del área de estudio cuando ocurrieron la formación de pareja y la puesta del primer huevo de las parejas de la muestra grande. Número de días y horas de observación focal de la hembra y el macho juntos, de la hembra sola y del macho solo en el área de estudio.

Parejas	Cat.	Cuadr.	Inicio de la observación focal		Puesta del primer huevo				días	horas		
			Fecha (1997)	Número de nidos con		Fecha (1997)	Número de nidos con			♀♂	♀ sola	♂ solo
				Huevos	Crias		Huevos	Crias				
A) e323♀-e469♂	c	53	25 enero	14	0	11 febrero	8	7	17	14.01	4.78	1.66
B) e074♀-c571♂	a	53	26 "	14	0	23 "	9	9	29	27.73	5.03	5.18
C) f052♀-c529♂	d	49a				1 marzo						
D) f157♀-c174♂	d	51				3 "						
E) f059♀-c595♂	d	13				10 "						
F) f020♀-b917♂	a	52	23 "	5	1	10 "	0	4	15	16.61	3.00	3.08
G) f106♀-b893♂	a	9 y 14	5 marzo	5	25	19 "	4	26	15	14.86	5.05	4.41
H) f185♀-c385♂	a	52	15 "	5	3	21 "	2	6	7	7.63	1.36	1.00
I) e639♀-c632♂	c	54	22 "	2	14	30 "	1	14	9	13.86	1.60	0.70
J) b960♀-c112♂	a	49a	4 abril	4	7	16 abril	5	8	13	14.85	0.82	3.20
K) b835♀-e489♂	b	55	3 "	5	17	9 mayo	2	20	37	42.93	7.13	12.45

* Nidos con crías = nidos que tenían al menos una cría.

a = Se observó focalmente a partir de la formación de pareja y hasta la puesta del primer huevo.

b = Se observó focalmente a partir de la formación de pareja, pero no puso huevos en el área de estudio. El macho terminó incubando una roca.

c = Se observó focalmente después de la formación de pareja y hasta la puesta del primer huevo.

d = No se observó focalmente. Esta pareja sirvió para obtener datos sobre la edad de la primera reproducción y el éxito reproductivo en 1997 y 1998.

Apéndice 3

Antecedentes de los sujetos y la distancia entre el nido natal y su primer nido.

Anillo	Número y ubicación* del nido natal			Número y ubicación de su primer nido			Distancia
A) e323♀	94-1018	ZT	51-42-181-232	97-424	ZT	53-54-084-004	42.40 m
e469♂	94-1142	ZT	49a-55-074-210			"	31.00 m
B) e074♀ ♦				97-970	ZT	53-54-083-070	
c571♂	94-486	ZT	47-05-047-089			"	77.40 m
F) f020♀	95-279	ZT	52-52-036-010	97-1016	ZT	52-53-132-007	28.40 m
b917♂	94-924	ZT	51-42-062-257			"	34.00 m
G) f106♀	95-264	ZT	18-24-127-036	97-1036	ZT	09-15-055-192	32.40 m
b893♂	94-593	ZT	08-10-037-356			"	16.00 m
I) c639♀	94-934	ZT	24-43-100-280	97-2647	ZT	54-54-065-282	41.00 m
c632♂	94-612	ZT	55-48-140-081	97-559	ZT	54-46-096-142	15.40 m
				97-2647	ZT	54-54-065-282 ■	28.00 m ■
J) b960♀ ♦				97-1168	ZT	49a-49-099-185	
c112♂	93-220	ZT	49-49-053-108			"	11.00m
K) b835♀ ♣	94-361	ZT	04-04-022-108		ZT	55-55-175-301	67.00m
e489♂	94-1053	ZT	27-33-121-211			"	96.00 m
C) f052♀	95-160	ZT	49-49-158-311	97-990	ZT	49 ^a -49-034-120	13.00 m
c529♂	94-563	ZT	49-49-113-082			"	9.20 m
E) f059♀	95-246	ZT	54-45-048-003	97-1011	ZT	13-20-069-289	26.60 m
c595♂	94-930	ZT	51-43-166-142			"	60.80 m
D) f157♀	95-249	ZT	54-54-026-065	97-999	ZT	51-42-1670-231	49.20 m
e174♂	94-1055	ZT	53a-53-108-223			"	43.40 m
H) f185♀	95-651	ZT	47-47-075-176	97-2760	ZT	52-44-1240-139	60.80 m
e385♂	94-1022	ZT	52-53-166-003			"	6.80 m

* Los datos de la ubicación del nido están organizados de la siguiente manera: cuadrante-árbol-distancia (en decímetros)-grados.

♦ Las hembras b960 y e074 fueron anilladas como adultas reproductoras en la Zona de Trabajo en 1993 y en 1994, respectivamente.

♣ No puso huevos; sin embargo, se obtuvo la distancia con respecto al sitio importante (d) donde el macho terminó incubando una roca.

■ Ubicación del segundo nido establecido por el ♂ c632 con la hembra focal c639 y la distancia entre este nido y el nido natal del macho.

Apéndice 4

El éxito reproductivo y la distancia entre el nido establecido con el sujeto focal y los nidos establecidos anteriormente por las 2 hembras anilladas como adultas (desde su primer nido registrado, hasta la temporada de 1997) y del macho c632.

Nido (año-número)	Ubicación*	Distancia	Pareja	Éxito reproductivo
♀ e074				
94-268	ZT 53a-54-071-149	10.00 m	♂a641	Cría 1 ♂ c987 Cría 2 ♀ e075
95-249	ZT 54-54-026-065	10.60 m	♂a641	Cría 1 ♀ f157
96-413	ZT 53-45-140-110	13.60 m	♂a641	Cría 1 f716 Cría 2 f781
97-970 ♦	ZT 53-54-083-070	----	♂c571	Cría 1 murió
97-1196	ZT 53-54-087-134	9.00 m	♂c571	Sólo tuvo huevos
♀ b960				
93-217	ZT 49a-49-113-089	12.30 m	♂ b957	Cría 1 c006 Cría 3 c011
94-1411	ZT 49a-49-098-201	0.60 cm	♂ a384	Sólo tuvo huevos
95-148	ZT 49-49-100-220	19.60 m	♂ a384	Cría 1 murió
95-743	ZT 49-48-063-089	23.60 m	♂ a384	Cría 1 murió Cría 2 murió
96-253	ZT 49-48-058-291	25.40 m	♂ a384	Cría 1 no se anilló Cría 2 f477
97-376	ZT 49-48-093-277	25.60 m	♂ a384	Sólo tuvo huevos
97-1168♦	ZT 49 ^a -49-099-198	----	♂ e112	Cría 1 no se anilló
♂ c632				
97-559	ZT 54-46-096-142	16.20 m	♀ S/A	Sólo tuvo huevos
97-2647♦	ZT 54-54-065-282	----	♀ c639	Sólo tuvo huevos

* Los datos de la ubicación del nido están organizados de la siguiente manera:
cuadrante-árbol-distancia (en decímetros)-grados.

♦ Nido establecido con el sujeto focal.

Apéndice 5

El éxito reproductivo en 1998 de algunos de los sujetos seleccionados en 1997, y la distancia entre el nido que establecieron en 1998 y el nido establecido en 1997.

Nido (año-número)	Ubicación*	Distancia	Sujeto	Pareja	Éxito reproductivo
98-180	ZT 49-49-066-182	5.70 m	♀ f052	♂ c529♦	Sólo tuvo huevos
98-153	ZT 49-56-163-191	33.00 m	♀ b960	♂ b619	Cría 1 murió Cría 2 h627
98-158	ZT 49-48-122-263	27.80 m	♀ b835 ●	S/A	Sólo tuvo huevos
98-681	ZT 52-		♂ b917	♀ f922	Cría 1
98-278	ZT 14-15-041-136	8.00 m	♂ b893		Sólo tuvo huevos
98-281	ZT 54-45-040-233	18.20 m	♂ c632	♀ e550	Cría 1 murió
98-179	ZT 49-49-086-209	2.20 m	♂ c112	♀ c684	Cría 1 murió Cría 2
98-193	ZT 55-47-052-192	16.60 m	♂ e489 ●		Sólo tuvo huevos

* Los datos de la ubicación del nido están organizados de la siguiente manera:
cuadrante-árbol-distancia (en decímetros)-grados.

- ♦ Este macho se reprodujo por segunda ocasión con la misma hembra en 1998, por lo que también fue sujeto en 1997.
- Estos sujetos focales no pusieron huevos en 1997; sin embargo, se obtuvo la distancia con respecto al sitio importante (d) donde el macho terminó incubando una roca.

Apéndice 6

Edad en 1997 cuando se reprodujeron por primera vez y orden de nacimiento (1ª, 2ª ó 3ª cría) en el nido natal de los sujetos de la muestra grande.

Sujeto	Edad (años) en 1997	Tamaño de nidada natal (crías)	Orden de nacimiento (1ª, 2ª ó 3ª cría)
A) e323♀	3	1	1ª
e469♂	3	3	1ª
B) e074♀ *			
e571♂	3	1	1ª
C) f052♀	2	1	1ª
c529♂	3	1	1ª
D) f157♀	2	1	1ª
e174♂	3	2	1ª
E) f059♀	2	2	1ª
c595♂	3	1	1ª
F) f020♀	2	1	1ª
b917♂	3	2	1ª
G) f106♀	2	1	1ª
b893♂	3	1	1ª
H) f185♀	2	1	1ª
e385♂	3	1	1ª
I) e639♀	3	3	1ª
e632♂	3	2	1ª
J) b960♀ *			
e112♂	4	2	2ª
K) b835♀	3	3	3ª
e489♂	3	1	1ª

* Se desconoce los antecedentes de las 2 hembras anilladas como adultas reproductoras en la Zona de Trabajo en 1993 y 1994, respectivamente.

Apéndice 7

La distancia entre los sitios importantes y el nido de la pareja focal en 1997.

Pareja	Sitio(s) importante(s)	Distancia (metros) con respecto al nido	(x ± de)
A) c323♀-e469♂	a	5.30	
	b	4.40	
	c	4.20	
	d	6.40	
B) e074♀-e571♂	e	5.60	4.60 ± 1.22
	r	5.00	
	t	2.60	
	w	4.00	
	y	8.00	
F) f020♀-b917♂	a	4.00	4.86 ± 2.80
	d	2.60	
	m	3.20	
G) f106♀-b893♂	m	3.20	
H) f185♀-e385♂	a	1.60	
I) c639♀-c632♂	g	20.20	14.45 ± 8.13
	q	8.70	
J) b960♀-c112♂	5	2.60	6.00 ± 4.80
	14	9.40	
K) b835♀-e489♂ ♦	a	4.20	2.28 ± 1.10
	b	1.80	
	c	1.80	
	g2	1.40	
	j	2.20	

♦ Esta pareja no puso huevos en 1997; sin embargo, se obtuvieron las distancias con respecto al sitio importante (d) donde el macho terminó incubando una roca.

Apéndice 8

La distancia entre otras ubicaciones y el nido de la pareja focal en 1997.

Pareja	Otras ubicaciones	Distancia (metros) con respecto al nido	(x ± de)
A) e323♀-e469♂	b	3.00	10.22 ± 11.84
	c	6.40	
	d	5.20	
	e	45.40	
	f	2.00	
	g	16.40	
	h	7.60	
	i	27.80	
	j	2.00	
	k	7.00	
	l	4.10	
	n	6.10	
	o	19.60	
	p	4.00	
z	2.20		
y	4.80		
B) e074♀-c571♂	a	2.00	6.77 ± 5.46
	al	2.20	
	f	5.60	
	g	4.00	
	h	4.00	
	i	2.60	
	k	2.40	
	l	12.00	
	m	11.60	
	n	9.00	
	o	15.80	
	p	4.00	
	q	15.60	
	s	6.50	
	u	7.80	
	v	2.00	
x	4.40		
y	6.20		
z	1.80		
aa	15.60		
ab	20.00		
ac	1.20		
af	4.20		
ag	2.00		

ESTA TESIS NO SALE
DE LA BIBLIOTECA

Continuación del apéndice 8.

Pareja	Otras ubicaciones	Distancia (metros) con respecto al nido	(x ± de)
F) f020♀-b917♂	b	6.40	10.04 ± 8.64
	c	7.30	
	e	2.80	
	f	3.60	
	g	2.60	
	h	1.60	
	j	4.00	
	l	0.70	
	m	9.10	
	n	13.00	
	o	16.30	
	p	18.60	
	q	18.70	
	sp♂1	23.90	
np♀♂1	13.90		
Isla árboles	32.00		
r	1.00		
s	7.00		
x	8.40		
G) f106♀-b893♂	b	4.20	3.64 ± 1.68
	c	3.00	
	d	2.00	
	e	2.20	
	f	1.60	
	g	2.40	
	h	1.80	
	i	5.50	
	j	3.30	
	k	3.60	
	l	4.50	
	n	3.00	
o	4.20		
p	5.80		
()	7.60		
H) f185♀-c385♂	b	2.20	5.18 ± 2.95
	c	3.00	
	d	9.40	
	e	5.80	
	g	3.00	
	h	7.50	
	i	8.40	
	j	2.20	

	a	12.60	
	b	13.00	
	c	11.00	
	d	9.20	
	e	10.60	
	f	9.80	
	h	21.00	
	i	15.40	
	j	22.20	
	k	5.60	
I) c639♀-c632♂	k*	6.80	8.12 ± 5.62
	l	4.60	
	n	3.40	
	o	4.50	
	p	1.60	
	r	2.50	
	s	5.00	
	t	5.40	
	u	3.00	
	v	2.00	
	w	11.50	
	x	3.60	
	y	4.30	
	z	10.40	
	na	4.00	
	6	2.40	
	7	5.60	
	8	6.60	
	9	7.80	
	11	2.00	
J) b960♀-c112♂	12	1.50	5.77 ± 4.05
	13	3.10	
	15	7.60	
	16	2.00	
	17	11.50	
	18	13.40	
	a1	5.40	
	e2	2.40	
	f	8.20	
	g1	1.20	
	h	4.00	
K) b835♀-c489♂ †	i	1.80	3.70 ± 2.38
	k	6.20	
	(--)	1.80	
	l	3.40	
	m	5.60	
	n	0.80	

† Esta pareja no puso huevos en 1997; sin embargo, se obtuvieron las distancias con respecto al sitio importante (d) donde el macho terminó incubando una roca.

Apéndice 9

La distancia entre el sitio preferido de la hembra y el sitio preferido del macho (según la tasa máxima de nestpointing de la hembra y del macho).

Parejas	Sitio preferido ♀	Sitio preferido ♂	Distancia (metros)
B) C571-E074	j	b	4.40
F) B917-F020	k	a	4.00
I) C632-C639	m	g	20.20
		q	8.70
K) E489-B835	d	c	1.80

Apéndice 10:

La tasa promedio* de nestpointing y nestcleaning de las hembras en presencia y ausencia del compañero de reproducción, de los días que precedieron la puesta del primer huevo.

	Nestpointing		Nestcleaning	
	Presencia	Ausencia	Presencia	Ausencia
A) e323♀	1.31	0	0.64	0.79
B) e074♀	1.72	0	1.68	0.28
F) f020♀	3.12	0	3.37	3.25
G) f106♀	2.04	0	2.32	1.83
H) f185♀	2.08	0	2.64	0.66
I) c639♀	1.73	0	2.13	3.66
J) b960♀	2.66		3.33	
K) b835♀	2.39	0	2.35	2.40

* El espacio en blanco indica que la hembra no pudo ser observada focalmente en ausencia del compañero de reproducción.

Continuación del apéndice 10:

La tasa promedio de nestpointing y nestcleaning de los machos en presencia y ausencia del compañero de reproducción, de los días que precedieron la puesta del primer huevo.

	Nestpointing		Nestcleaning	
	Presencia	Ausencia	Presencia	Ausencia
A) e469♂	0.67	0	1.20	2.00
B) e571♂	1.31	0.14	1.88	0.14
F) b917♂	1.17	0	3.55	0.5
G) b893♂	0.94	0	3.04	2.42
H) e385♂	0.26	0	3.44	0
I) c632♂	1.09	0	1.60	3.00
J) e112♂	0.32	0	1.33	0
K) e489♂	0.50	0	1.86	1.31

Apéndice 11; figuras 1-32

Las tasas de nestpointing y nestcleaning de la hembra y del macho de las 8 parejas focales, en los sitios importantes y otras ubicaciones.

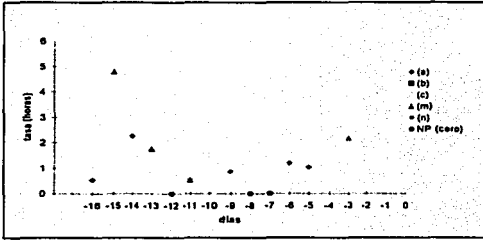


Figura 1. Nestpointing de la hembra de la pareja A (e323-e469).

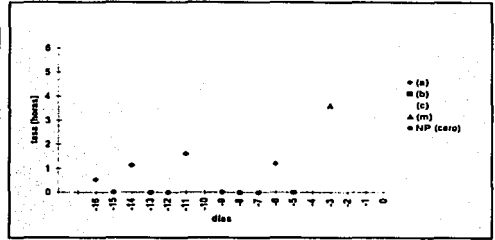


Figura 2. Nestpointing del macho de la pareja A.

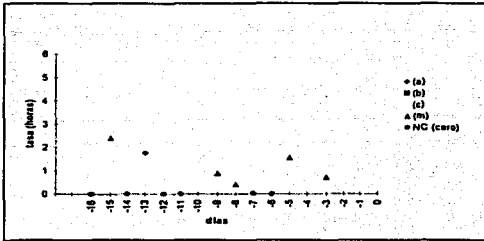


Figura 3. Nestcleaning de la hembra de la pareja A.

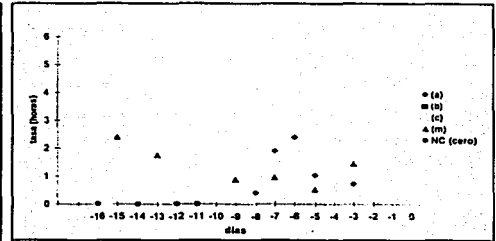


Figura 4. Nestcleaning del macho de la pareja A.

TESIS CON
FALLA DE ORIGEN

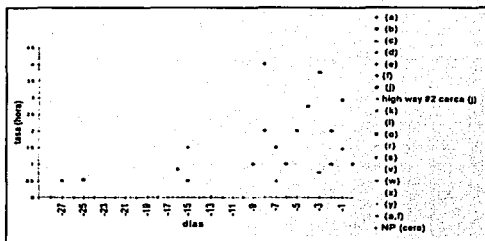


Figura 5. Nestpointing de la hembra de la pareja B (e074-c571).

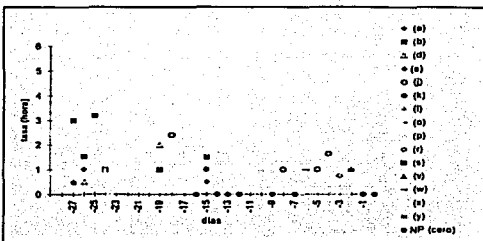


Figura 6. Nestpointing del macho de la pareja B.

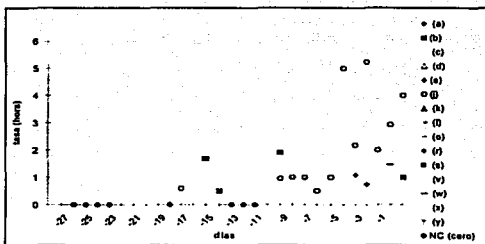


Figura 7. Nestcleaning de la hembra de la pareja B.

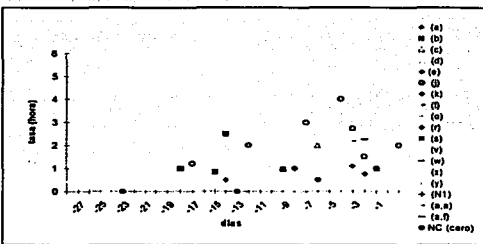


Figura 8. Nestcleaning del macho de la pareja B.

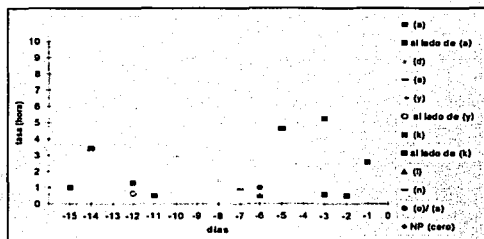


Figura 9. Nestpointing de la hembra de la pareja F (020-b917).

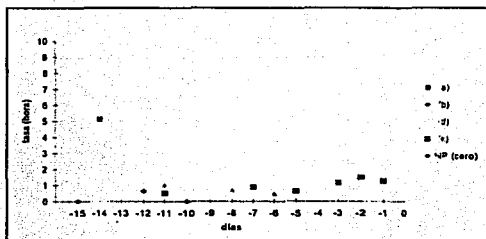


Figura 10. Nestpointing del macho de la pareja F.

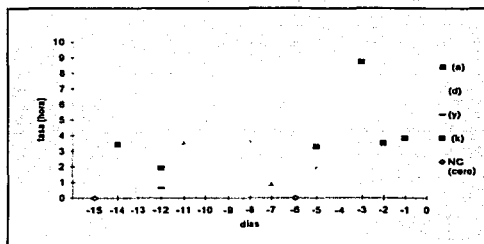


Figura 11. Nestcleaning de la hembra de la pareja F.

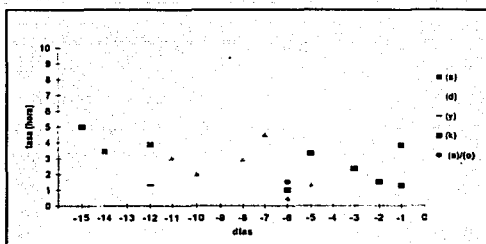


Figura 12. Nestcleaning del macho de la pareja F.

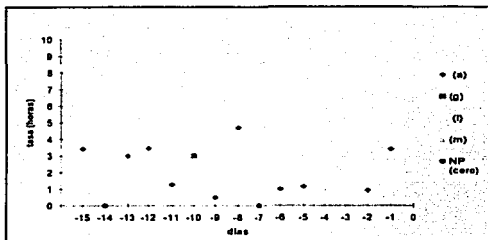


Figura 13. Nestpointing de la hembra de la pareja G (1106-b893).

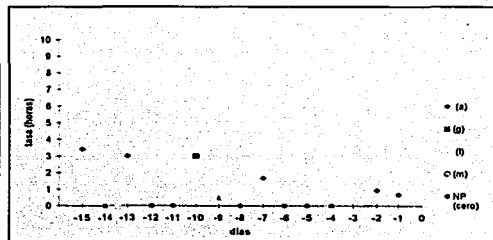


Figura 14. Nestpointing del macho de la pareja G.

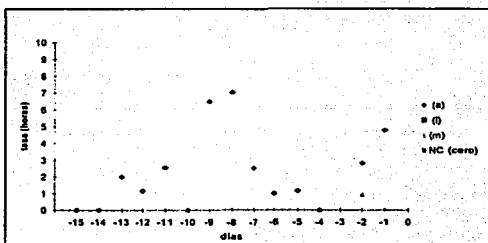


Figura 15. Nestcleaning de la hembra de la pareja G.

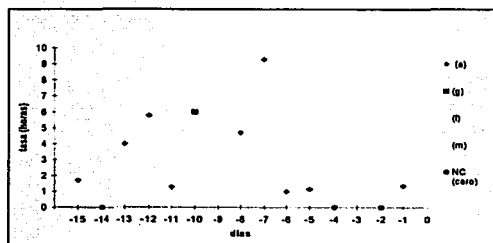


Figura 16. Nestcleaning del macho de la pareja G.

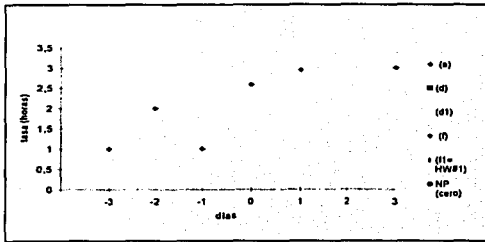


Figura 17. Nestpointing de la hembra de la pareja H (f185-e385).

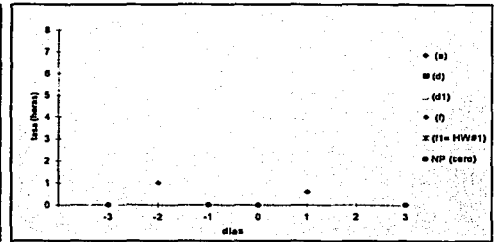


Figura 18. Nestpointing del macho de la pareja H.

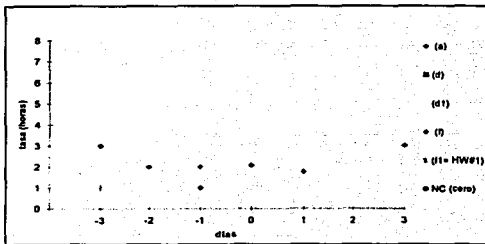


Figura 19. Nestcleaning de la hembra de la pareja H.

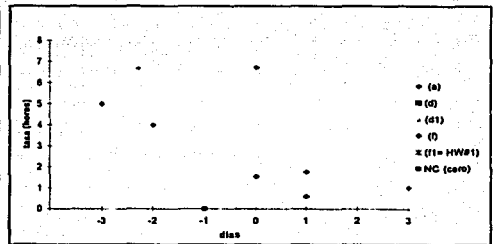


Figura 20. Nestcleaning del macho de la pareja H.

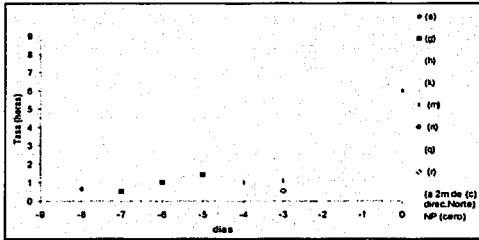


Figura 21. Nestpointing de la hembra de la pareja I (c639-c632).

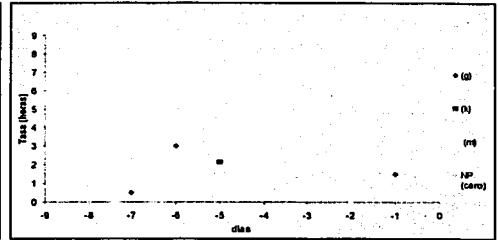


Figura 22. Nestpointing del macho de la pareja I.

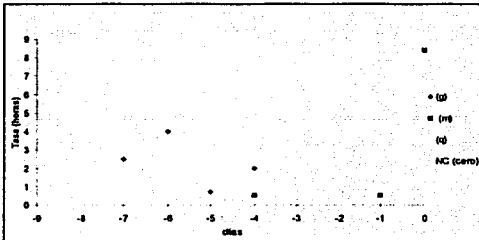


Figura 23. Nestcleaning de la hembra de la pareja I.

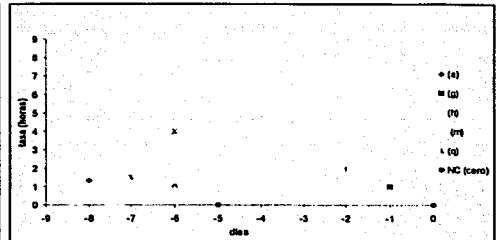


Figura 24. Nestcleaning del macho de la pareja I.

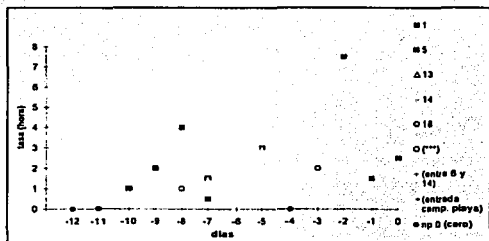


Figura 25. Nestpointing de la hembra de la pareja J (b960-c112).

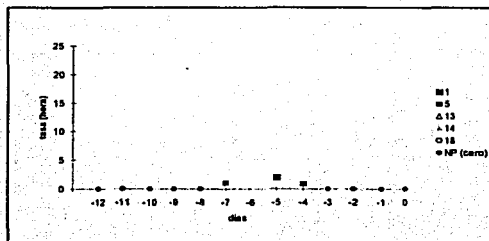


Figura 26. Nestpointing del macho de la pareja J.

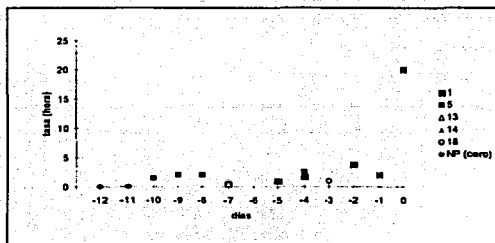


Figura 27. Nestcleaning de la hembra de la pareja J.

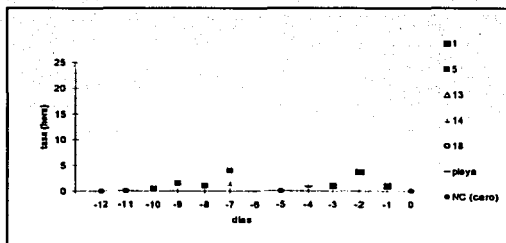


Figura 28. Nestcleaning del macho de la pareja J.

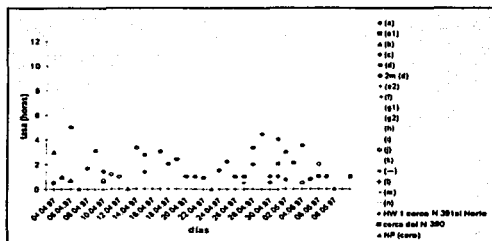


Figura 29. Nestpointing de la hembra de la pareja K (b835-e489).

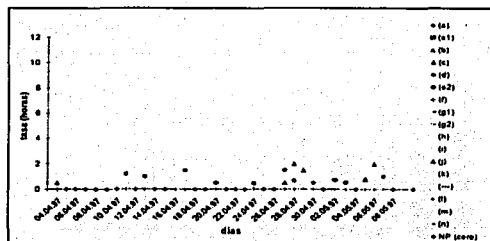


Figura 30. Nestpointing del macho de la pareja K.

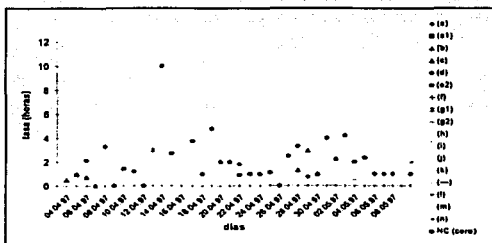


Figura 31. Nestcleaning de la hembra de la pareja K.

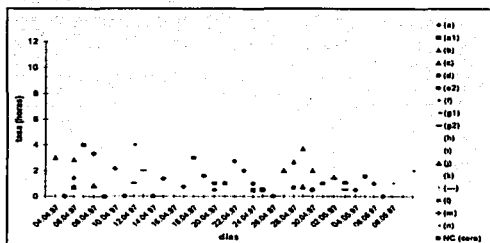
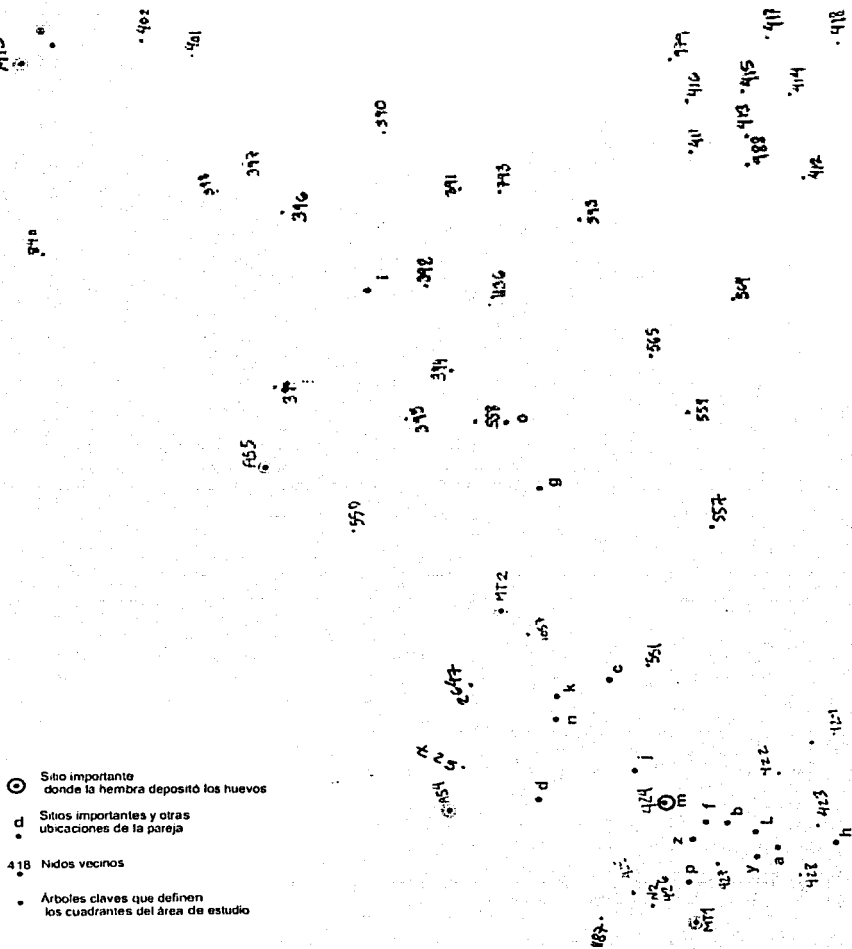
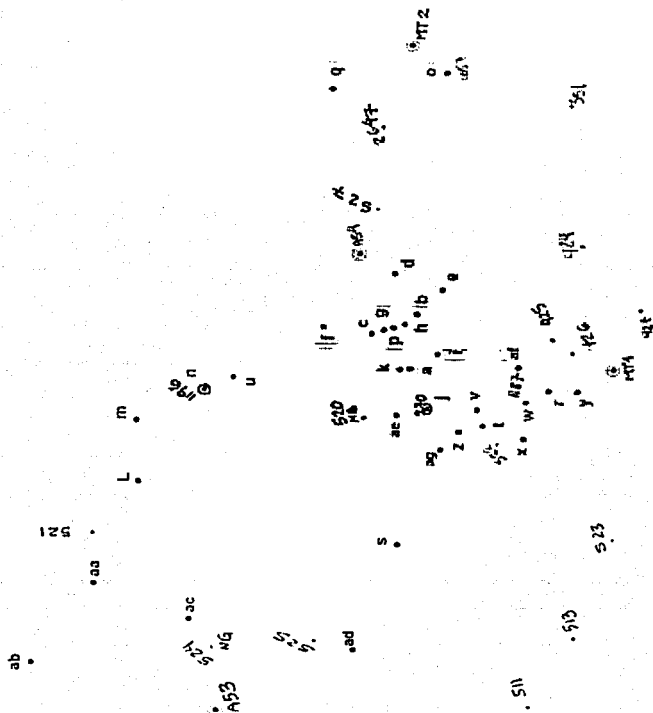


Figura 32. Nestcleaning del macho de la pareja K.

Apéndice 12. Mapa de la pareja A (e469-4323)



Apéndice 13. Mapa de la pareja B (c571-e074)



○ Sitio importante
donde la hembra depositó los huevos

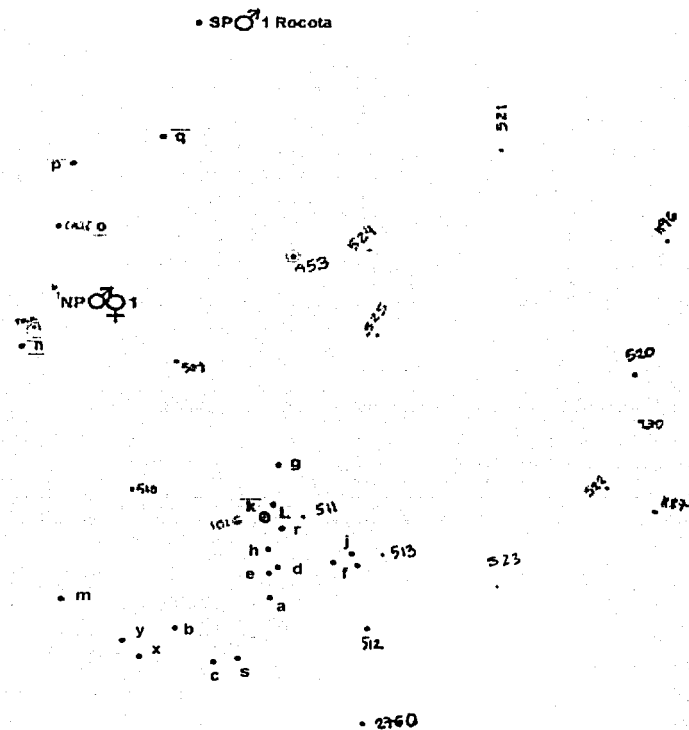
● Sitios importantes y otras
ubicaciones de la pareja

418 Nidos vecinos

● Árboles claves que delimitan
los cuadrantes del área de estudio

Apéndice 14. Mapa de la pareja F (b917-1020)

Isla de Árboles



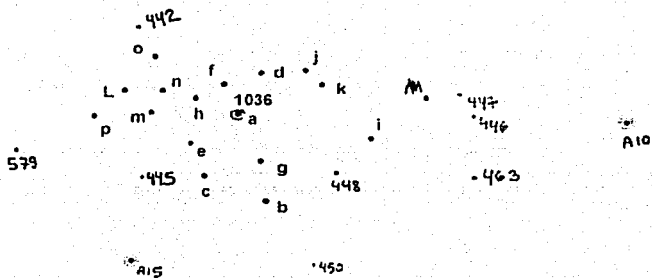
⊙ Sitio importante
donde la hembra depositó los huevos

d
• Sitios importantes y otras
ubicaciones de la pareja

418 Nidos vecinos

• Árboles claves que definen
los cuadrantes del área de estudio

Apéndice 15. Mapa de la pareja G (f106-b893)



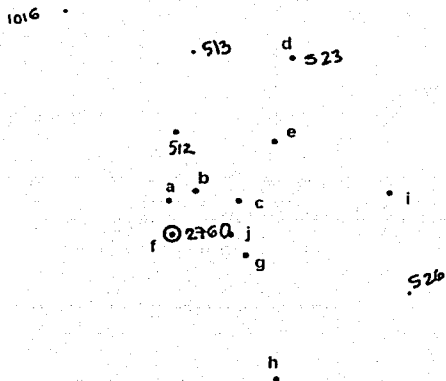
⊙ Sitio importante
donde la hembra depositó los huevos

d Sitios importantes y otras
ubicaciones de la pareja

418 Nidos vecinos

• Árboles claves que definen
los cuadrantes del área de estudio

Apéndice 16. Mapa de la pareja H (e385-f185)



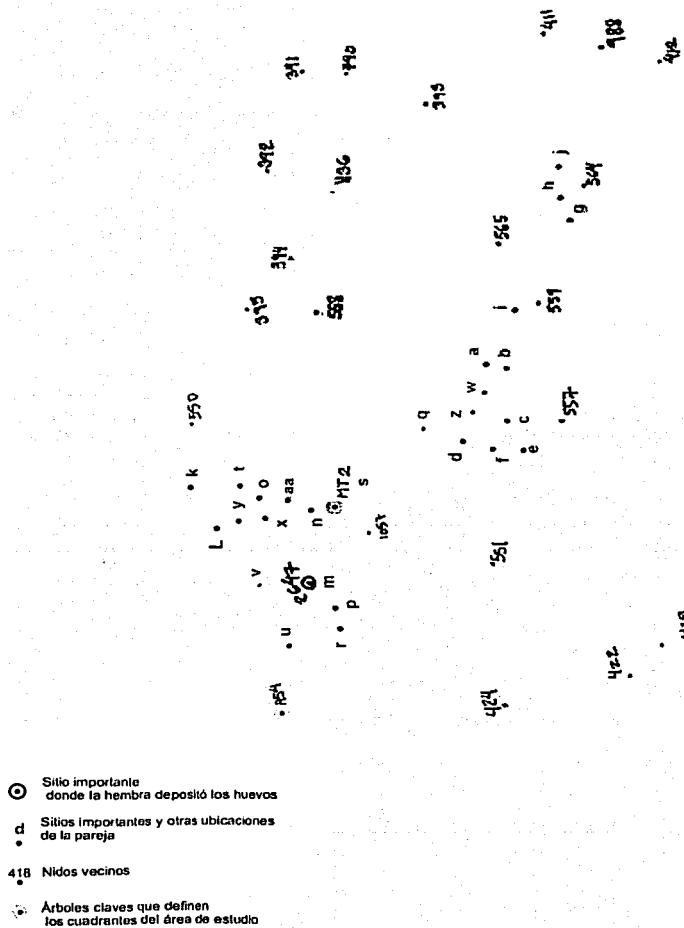
⊙ Sitio importante
donde la hembra depositó los huevos

d Sitios importantes y otras
ubicaciones de la pareja

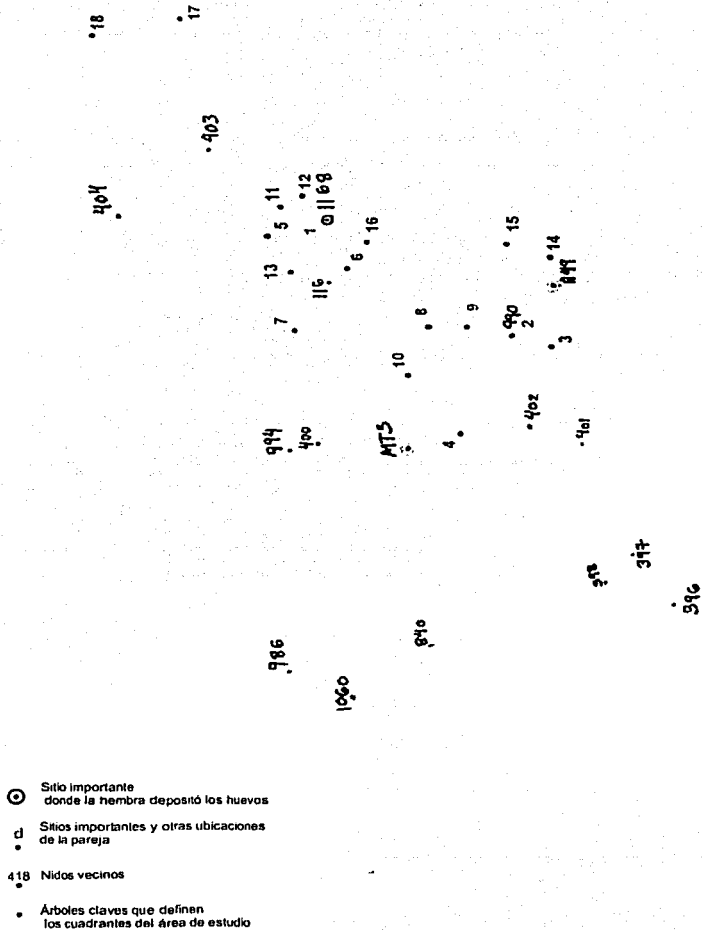
418 Nidos vecinos

• Árboles claves que definen
los cuadrantes del área de estudio

Apéndice 17. Mapa de la pareja I (c632-c639)



Apéndice 18. Mapa de la pareja J (c112-b960)



Apéndice 19. Mapa de la pareja K (b835-e489)

