



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA
DE MÉXICO

FACULTAD DE CIENCIAS

CONDUCTA Y ÉXITO REPRODUCTIVO DEL BOBO DE PATAS AZULES
(*Sula nebouxi*) EN RELACIÓN A LA DISTANCIA
A LA COSTA DE LA ISLA ISABEL

T E S I S

QUE PARA OBTENER EL TÍTULO DE:

BIOLOGO

P R E S E N T A :

ADOLFO CHRISTIAN MONTES MEDINA

DIRECTOR DE TESIS:
DR. HUGH DRUMMOND DUREY



FACULTAD DE CIENCIAS
UNAM

2008



Universidad Nacional
Autónoma de México



UNAM – Dirección General de Bibliotecas
Tesis Digitales
Restricciones de uso

DERECHOS RESERVADOS ©
PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

Todo el material contenido en esta tesis esta protegido por la Ley Federal del Derecho de Autor (LFDA) de los Estados Unidos Mexicanos (México).

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

A mi familia y amigos

AGRADECIMIENTOS

Por sobre todas las cosas, agradezco y dedico esta tesis a mis padres, Adolfo y Norma, sin su apoyo incondicional y su educación ejemplar no hubiera llegado a este punto de mi vida, gracias por darme todo y espero que este sea uno de tantos logros que logremos juntos en la vida.

Agradezco de igual manera a mis hermanos, Mónica e Israel, que pese a que no siempre concordamos en todo y las diferencias muchas veces nos crea abismos, saben que parte de este logro es por ustedes, porque en las buenas y en las malas siempre me han apoyado.

Gracias a mis tutores: a Hugh Drummond, que desde el primer momento que hablamos supo venderme la conducta animal y la cual adoro ahora, le agradezco su apoyo, sus enseñanzas y las facilidades para realizar esta tesis; a Sin-Yeon Kim (Yeon), que hubiese hecho sin ti, me ayudaste y me hiciste un mejor estudiante, además de que gracias a ti termine con este gran proyecto, lástima que no pudiste ver el resultado final de tan largo camino, ante todo una gran amiga. Además agradezco a mis sinodales Adolfo, Enrique y Patricia por sus buenos comentarios y consejos.

Además de los anteriores, también agradezco a Roxana Torres y Alejandro González por todo su apoyo y por hacer realidad el poder haber ido a la isla. También un agradecimiento a Miguel Moreno, que influyó mucho en mi decisión de estudiar la conducta animal con su clase de Evolución.

Terminando con la familia y los tutores-sinodales, siguen los amigos, los amigos incondicionales de la carrera que tuve fortuna conocer desde un principio y que les debo

tanto, tantos recuerdos, tantas historias, tantas enseñanzas, tantos consejos. Sinceramente, quiero mencionarlos porque me importa mucho, aunque la lista es larga (por orden de aparición mental): Mariana R., Angela, Carlos, Dalia, Jessica, Abril, Laila, Melissa, Maya, Dulce, Martín, Paulo, Daniela, Ileana, Mariana ojiclara, Pilar, Eleonora, Eugenio... Gracias a todos por su apoyo, a algunos les debo más que a otros, pero en general cada uno me enseñó algo de la vida....Gracias...

Seguido de los amigos de la carrera, siguen las excelentes amistades que conocí en el Instituto de Ecología, les agradezco muchísimo el apoyo para terminar esta tesis. A Cristina (Momo) por todo el apoyo en la redacción, motivación y entendimiento de mi tesis, por soportarnos mutuamente en la Isla y sobre todo por la gran amistad que compartimos. A Nat, Bety, Oscar, Aressia, Fabrice, Rene, Myrna, esa gran generación Monera 2006 que me ayudó tanto en el campo como en el laboratorio, gracias por sus consejos, ayuda y por aguantarme este largo rato. Gracias también a los miembros del laboratorio que me ayudaron tanto, aguantaron tanto y por tantas risas a Karina, Alejandra baja, Eira, Irene, Nuria, Ruth, Chelen, Ileri, Omar y Cheko.

Antes de que estas páginas sean más que mi tesis en si, agradezco a los pescadores de la Isla Isabel, a Yamaha, a el Poli, a mi cuñada Victor, a Chapo, a Nando, a Ito, a Chero, a Angel, al abuelo y a Caín, gracias por su amistad y por todo el apoyo en la isla.

Agradezco a Cristina Rodríguez por el apoyo tanto en la Isla como en la base de datos, agradezco a SEMARNAT y a la Armada de México por su apoyo logístico y a CONACyT y al Instituto de Ecología de la UNAM por su apoyo económico.

Y por último y no por eso menos importante, doy las gracias a esta grandiosa casa de estudios, la Universidad Nacional Autónoma de México.

...La teoría de ella, la gran teoría de su vida, la que la mantiene en vigor es que la felicidad, la verdadera felicidad, es un estado mucho menos angélico y hasta bastante menos agradable de lo que uno tiende siempre a soñar. Ella dice que la gente acaba por lo general sintiéndose desgraciada, nada más que por haber creído que la felicidad era una permanente sensación de bienestar, de gozoso éxtasis, de festival perpetuo. No, dice ella, la felicidad es bastante menos (o quizás bastante más, pero de todos modos otra cosa) y es seguro que muchos de esos presuntos desgraciados son en realidad felices, pero no se dan cuenta, no lo admiten, porque ellos creen que están muy lejos del máximo bienestar...

Mario Benedetti

...no había causas concretas para la tristeza, salvo las congénitas, las que vienen adscritas al mero hecho de vivir o morir...

Mario Benedetti

ÍNDICE

	Página
Resumen	2
Abstract	3
Introducción	4
Hipótesis y predicciones	8
Métodos	9
a) Área de estudio y especie	9
b) Mapeo de los nidos	11
c) Registro del desempeño reproductivo y edad.....	12
d) Observaciones conductuales	13
e) Análisis estadísticos	14
Resultados	16
a) Éxito reproductivo y conducta en relación a la cercanía a la costa	16
b) Anidación selectiva cerca de la costa	21
Discusión	25
a) Asociación entre el nido y el éxito reproductivo	25
b) Asociación entre la posición del nido y la conducta	25
c) Distancia a la costa y distribución de progenitores	27
Conclusiones	29
Apéndice	30
Referencias	32

RESUMEN. Se examinó la posible asociación entre la posición del nido con la edad, la conducta y el desempeño reproductivo de los progenitores en dos áreas de la colonia del bobo de patas azules (*Sula nebouxii*) en Isla Isabel Nayarit, México. Los bobos que anidaron cerca de la costa, donde la densidad de nidos fue más alta, pusieron sus huevos más temprano y emplumaron más crías, presentando similitudes en dos áreas de la colonia. En el área sur, la proximidad a la costa se asoció a crías con un mayor tiempo despiertas y mayor tiempo realizando conducta de alas caídas, en ambos progenitores con más interacciones contra otras especies, y en las madres con mayor acicalamiento. En el área norte, las edades de los progenitores aumentaron cerca de la costa. Los patrones de densidad de nidos, fecha de puesta y la edad de los progenitores sugieren que estos bobos prefirieron anidar cerca de la costa, posiblemente porque los beneficios, incluidos un fácil despegue y aterrizaje y una mayor facilidad para encontrar pareja son mayores que los costos, como el clima inclemente, la alta densidad de progenitores y ectoparásitos e interacciones interespecíficas negativas. Además de la aparente preferencia, el mayor éxito reproductivo de los bobos cerca de la costa indica que los beneficios superan a los costos.

Abstract. We examined the relationships between breeding site location and age, behavior and performance of breeders in two study areas of a blue footed booby colony. Birds nesting closer to the coast, where nest density is highest, laid earlier and fledged more chicks, as did birds in the southern plot generally. In the southern plot, proximity to the shore was associated with more wakefulness and wing dropping in chicks, more interactions of parents with other species and more preening by female parents. In the northern plot, ages of breeders increased closer to the shore. The pattern of nest density, laying date and age distribution suggests that the boobies prefer to nest close to the shore, possibly because the benefits (including easy landing and take-off and higher breeding success), are greater than the costs (inclement weather, high breeder and ectoparasite density and negative social interactions).

INTRODUCCIÓN

La selección de hábitat es un factor de suma importancia en la vida de la mayoría de los animales. Los organismos seleccionarán el hábitat que brinde el beneficio neto máximo, que depende de la calidad del hábitat. La calidad del hábitat depende de factores bióticos, (densidad de conespecíficos, depredadores y parásitos) y abióticos (fisonomía y geología del hábitat) (Cody, 1985; Sutherland, 1996).

En la "distribución despótica ideal" (*ideal despotic distribution*) los hábitats de mayor calidad son preferidos y se ocupan primero, y los individuos menos competitivos son desplazados a lugares de menor calidad (Fretwell, 1969). Los individuos que llegan temprano o con alto rango de dominancia suelen establecerse primero y ocupar los hábitat de alta calidad. La mayoría de los modelos de selección de hábitat asumen que su calidad biótica disminuye con la densidad de coespecíficos (Morris, 1989; Rosenzweig, 1991) porque cuando la densidad aumenta, aumenta también la interferencia coespecífica, la depredación, la carga parasitaria y las enfermedades, entre otros factores. Los individuos que seleccionan lugares con menor densidad pueden evitar los efectos negativos de sobrepoblación (Stokes & Boersma, 2000). Los organismos coloniales parecen haber aceptado ciertos costos para obtener beneficios netos (Stokes & Boersma, 2000). En especies coloniales como las aves marinas, los hábitats de mayor calidad tienen mayor densidad de progenitores y muchas veces presentan un mayor éxito reproductivo (Ryder & Ryder, 1981; Pugsek & Diem, 1983), siendo muy pocos los estudios donde ocurre lo contrario [por ejemplo, el pingüino de Magallanes (*Spheniscus magellanicus*), Stokes & Boersma, 2000].

Las aves con mayor calidad fenotípica (frecuentemente aves maduras) suelen arribar

primero al hábitat (Kokko, 1999), establecerse más temprano en territorios de mejor calidad para la crianza [por ejemplo la Gaviota argéntea (*Larus argentatus*), Monaghan, 1980; Ostrero común, (*Haematopus ostralegus*) Goss-Custard et al., 1982; Pavito migratorio (*Setophaga ruticilla*), Francis & Cooke, 1986; Hunt, 1996; Chipe flanco castaño (*Dendroica pensylvanica*), King & DeGraaf, 2004; Potts et al., 1980] y poner más temprano sus huevos (Aebischer et al., 1996; Hasselquist, 1998; Forstmeier, 2002; Nisbet et al., 2002). En general, las aves de mejor calidad son las de mayor capacidad competitiva, quienes pueden recuperarse rápidamente de los gastos de un viaje largo y son más capaces de obtener y mantener un territorio, así como mantener la pareja (Kokko, 1999).

En aves, existen diferentes beneficios y costos relacionados a la colonialidad. Los posibles beneficios incluyen el ganar información de la posición de fuentes de comida o de pareja, evitar a los depredadores y una mayor oportunidad de cópulas extra-pareja (Brown et al., 2000; Krause & Ruxton, 2002). Además reproducirse en una colonia podría brindar mayor acceso a los recursos como alimentos y parejas y un buen ambiente, donde los factores bióticos y abióticos serían los ideales para el desarrollo de las crías. Los costos para las aves coloniales pueden ser una mayor transmisión de ectoparásitos, cleptoparasitismo (robo de comida), y mayor competencia por nidos, oportunidades de apareamiento, material para anidar y comida. La interferencia entre coespecíficos frecuentemente resulta en la pérdida de huevos o crías, mayor atracción de depredadores, mayor gasto energético debido a las interacciones conductuales y, por último, mayor probabilidad de dirigir el cuidado parental hacia crías no emparentadas (Brown et al., 2000; Krause & Ruxton, 2002).

Entre los factores que afectan el éxito reproductivo en aves están la edad y la condición física de los progenitores, la temporada de crianza y, en especies coloniales, la

posición del nido en la colonia y el tamaño de la colonia (Birkhead, 1977; Ryder & Ryder, 1981; Shaw, 1986; Hill & Gates, 1988; Perdeck & Cave, 1992; Pärt, 2001; Geslin et al., 2004). Otros factores incluyen la disponibilidad de alimento, la competencia, la depredación y el comportamiento social (Horn, 1968; Perrins, 1970; Tenaza, 1971; Young, 1963), Aves marinas coloniales que crían en sitios preferidos generalmente logran un éxito de eclosión y de emplumado superior, un menor stress a causa de depredadores y coespecíficos, y una menor depredación (por ejemplo el centro fue preferido en comparación con la periferia) (Coulson, 1968; Tenaza, 1971; Dexheimer & Southern, 1974; Ryder & Ryder, 1981; Patterson, 1982; Becker, 1995; Regehr et al., 1998).

En este estudio, investigamos las correlaciones entre la posición del nido dentro de la colonia y el desempeño reproductivo y algunas conductas como la densidad y la edad en el bobo de patas azules (*Sula nebouxii*), un ave marina colonial que anida en la Isla Isabel en Nayarit, México. En la zona de estudio los nidos se distribuyen con una concentración mayor cerca de la costa disminuyendo conforme se aleja de ésta (observación personal). La distribución temporal y espacial de los nidos del bobo de patas azules de la Isla Isabel sugieren que los nidos cercanos a la costa son preferidos. En la zona de estudio, Lira (2001) encontró que los bobos que anidan cerca de la costa tienen una menor distancia de desplazamiento antes del despegue y presentan un menor número de interacciones con otros bobos durante el desplazamiento, con respecto a los bobos que anidan lejos de la costa. Sin embargo, pareciera que cerca de la costa los bobos sufren mayor disturbio y estrés térmico y tienen una mayor densidad de ectoparásitos (observación personal).

Para entender la distribución espacio-temporal de nidos, se compararon varios aspectos de la reproducción y de la densidad de nidos en dos áreas de la colonia, el área sur y el área norte, que difirieron en la accesibilidad de las aves para despegar y aterrizar cerca

de los nidos, como consecuencia de la estructura de la vegetación. En las dos áreas se relacionó el desempeño reproductivo de cada pareja con la distancia de su nido de la costa. En adición, en el área sur, se analizó aspectos de la conducta de los progenitores y sus crías que pueden indicar los costos de anidar a diferentes distancias de la costa. Finalmente, se investigó si la preferencia de hábitat de los bobos está relacionada con la distancia del nido, tomando como indicadores de preferencia la densidad de nidos, la fecha de puesta y la edad de los progenitores.

HIPÓTESIS Y PREDICCIONES

Pusimos a prueba las siguientes hipótesis en relación a la anidación en la zona de estudio.

Hipótesis 1. Cerca de la costa los bobos tienen un mayor éxito reproductivo a pesar de incurrir en mayores costos de interacción, de acicalamiento y de termorregulación.

Predicción 1a: Los bobos que aniden cerca de la costa tienen un mayor éxito reproductivo.

Predicción 1b: Los bobos que aniden cerca de la costa se acicalan más, termorregulan más, interactúan más con coespecíficos y otras especies, y duermen menos.

Hipótesis 2. Los bobos anidan selectivamente cerca de la costa.

Predicción 2a: Cerca de la costa hay una mayor densidad de nidos.

Predicción 2b: Cerca de la costa las puestas se establecen más temprano.

Predicción 2c: Cerca de la costa los progenitores son de mayor edad.

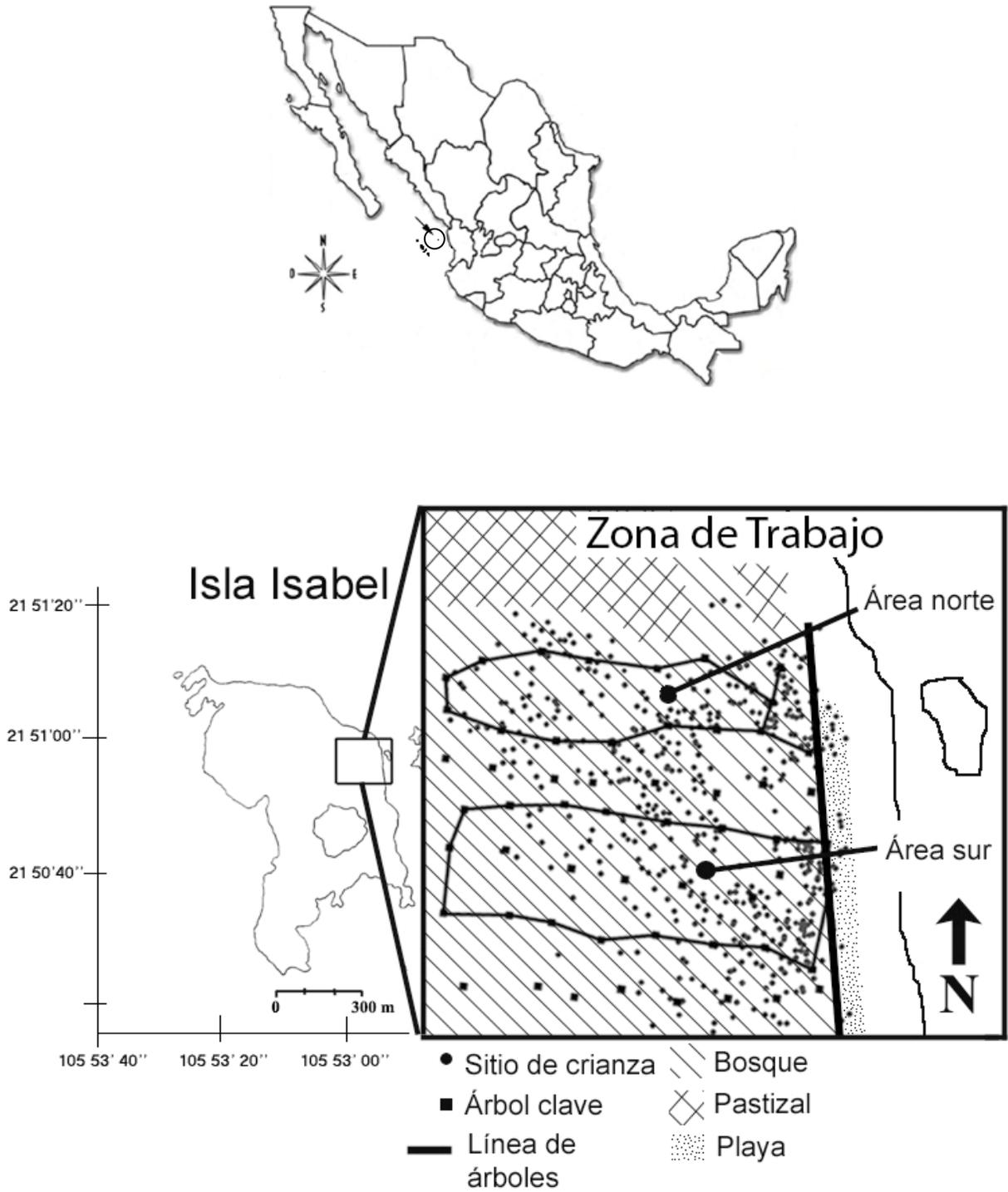
MÉTODOS

Área de estudio y especie

Isabel es una isla volcánica de 1.3×1.7 km que se localiza aproximadamente a 28 Km. de la costa de Nayarit ($21^{\circ}52'N$, $105^{\circ}54'O$) en el Pacífico Mexicano; allí el bobo de patas azules anida en terrenos horizontales en un bosque de roache (*Crataeva tapia*) y en las playas y pastizales adyacentes. Desde 1989 la reproducción de los bobos ha sido sistemáticamente monitoreada cada año en una zona de $20,800 \text{ m}^2$ (Fig.1) y las crías emplumadas han sido marcadas con anillos de metal numerados (Drummond et al., 2003).

Los machos obtienen sus territorios al comienzo de la temporada, los defienden en el transcurso de la temporada y tanto los dos padres como las crías ambulatorias son fieles a su territorio hasta que éstas últimas empluman (Nelson, 1978). Generalmente son las hembras las que eligen al macho, sin embargo puede existir elección de ambas partes. Después de formar pareja, ambos progenitores seleccionan un nido dentro del territorio (Nelson, 1978; Stamps et al., 2002). Una vez puestos los huevos, hembra y macho cuidan los huevos y las crías durante aproximadamente cinco meses y medio, hasta que las crías se independizan aproximadamente a los 4 meses de edad (Nelson, 1978; Torres & Drummond, 1999a). El tamaño promedio del territorio del bobo es de 6.4 m^2 durante el periodo de incubación y 14.1 m^2 30 días después de la eclosión, edad en la cual las crías aumentan su movilidad y se desplazan en el territorio (González & Osorno, 1987). Generalmente la puesta media de huevos de nidada es de uno a dos, o hasta tres huevos (Castillo y Chávez-Peón, 1983); y empluman de una a dos, excepcionalmente tres crías. El desempeño reproductivo de los machos y las hembras disminuye a partir de los 8-10 años de edad (Velando et al., 2006; Kim, et al., 2007).

Figura 1. Mapa mostrando las dos áreas de estudio, la distribución de nidos y la distribución de la vegetación en la Isla Isabel.



Desde principios de febrero hasta julio del 2006, se registró la conducta y la reproducción del bobo de patas azules (*Sula nebouxii*) en Isla Isabel. Trabajé en dos áreas de la zona de estudio, separadas entre sí por aproximadamente 33 m y abarcando un total de 11,541 m² (Fig. 1). En el área sur, de 116 × 51 m, la densidad de árboles aumenta de este a oeste. El área norte, de 120 × 25 m, se localizaba adyacente a un pastizal (de Graminae, Poaceae y Cyperaceae) con una altura aproximada de 0.50 a 2.10 m (Fig. 1; González & Osorno, 1987; Lira, 2001). El anillado anual de las crías emplumadas en la zona de estudio desde 1989 nos permitió identificar las edades de 79.0% de los machos progenitores y 79.6% de las hembras progenitoras.

Mapeo de los nidos

En su conjunto, las áreas sur y norte comprendieron 18 cuadrantes de aproximadamente 20 × 20 m, definidos por árboles marcados en sus esquinas, los cuales fueron mapeados al inicio del estudio poblacional. A partir de marzo a finales de junio del 2006, cada nido fue mapeado midiendo la distancia (con una resolución de 10 cm) y su dirección desde el centro del nido focal al centro del árbol clave más cercano al nivel del piso (Kim et al., 2007; Osorio-Beristain & Drummond, 1993). Las posiciones de los nidos fueron expresadas en dos coordenadas lineales originadas a partir del árbol clave en la esquina sureste de la zona de estudio. Las fechas de puesta fueron contadas a partir de la primera puesta de la temporada (30 Noviembre 2005 = día 1).

Se calculó la distancia entre cada nido y la línea de árboles del límite este del bosque, nuestro referente de la costa (Fig. 1). Como un índice de densidad de nidos

alrededor de cada nido, se midió la distancia de cada nido a su vecino más cercano. Para el área sur, a principios de abril, se midió en el campo la distancia de cada nido focal al nido del vecino más cercano. Para el área norte, se midieron estas distancias a partir del mapeo de los nidos al final de la temporada. Dicho mapa incluía nidos que todavía no existían a principios de abril. A pesar de este sesgo en cuanto a la medición de nuestro indicador de densidad local en ambas áreas, encontramos los resultados esperados, por lo que el sesgo no generó un resultado inválido.

Registros del desempeño reproductivo y edad

Para cuantificar el desempeño reproductivo (fecha de puesta y éxito reproductivo en cada nido), se registró el contenido de cada nido (número de huevos, número de crías) hasta que todas las crías habían emplumado (a la edad de 70 días), con registros cada 3 o 6 días del 23 de febrero al 28 de junio del 2006. En total, se registraron 244 nidos en el área sur y 208 nidos en el área norte. Cada número de anillo de los progenitores fue registrado y confirmado tres veces. La fecha de puesta se registró en el momento en que aparecían los huevos durante el periodo de seguimiento de la colonia. Cuando los huevos habían sido puestos antes de iniciar el periodo de seguimiento, la fecha de puesta se estimó a partir de la fecha de eclosión o con base en curvas de crecimiento de la ulna y culmen de las crías en la Isla Isabel (ver también Torres & Drummond, 1999b; Drummond et al., 2003). El éxito reproductivo fue el número de crías emplumadas por nido.

Observaciones conductuales

Entre el 23 de marzo y 30 de abril del 2006, se registró en el área sur la conducta de padres y crías en 51 nidos con dos crías de 30 a 70 días de edad que se encontraban en sitios de fácil observación. Se observaron dos nidos simultáneamente cada día. Observando cada familia desde 8 a 12 m. durante 5 horas (07:00 a 10:00 y 15:00 a 17:00 horas) en un solo día. Se aplicó una mancha de pintura roja o azul a las cabezas y los cuerpos de las dos crías un día antes, para distinguirlas (Drummond & García-Chavelas, 1989).

Las 5 horas de observación fueron subdivididas en intervalos de 2 minutos, en donde al final de cada intervalo con ayuda de un cronómetro se registró si cada sujeto se encontraba o no durmiendo, acicalándose o realizando termorregulación (jadeo y alas caídas) (muestreo por exploración o *scan sampling*). Con base en estos registros se calculó la proporción del tiempo total que cada individuo estuvo durmiendo, acicalándose o termorregulándose. El acicalamiento y las conductas de termorregulación fueron expresados en proporción del tiempo total despierto. En adición, se registraron las frecuencias absolutas de las interacciones agonísticas (alarmas y agresiones) en contra de individuos coespecíficos y interespecíficos [como la gaviota de Heermann (*Larus heermanni*) y la iguana café (*Ctenosaura pectinata*)].

Se registró la conducta de dormir cuando los ojos del ave estaban cerrados y su cabeza descansaba sobre su tórax (adultos y algunas crías) o sobre cualquier substrato (crías), alarma cuando un macho emitió un silbido y las hembras un gruñido en dirección hacia individuos coespecíficos o interespecíficos, y agresión cuando los padres o crías realizaban *wing-flailing*, *jabbing* o *yes headshaking* con contacto directo al individuo agredido (Nelson, 1978). Para una descripción más completa de las conductas registradas

ver Apéndice 1.

Por último, se registró el número de eventos en que coespecíficos e interespecíficos que pasaron dentro de un radio de 3 m desde el centro del nido focal, sin distinguir entre diferentes individuos intrusos.

Análisis estadísticos

Se usaron pruebas paramétricas cuando la distribución de datos cumplía con los supuestos de una distribución normal, y en caso contrario pruebas no paramétricas. Se reporta la media \pm error estándar. Para probar los efectos de la distancia a la línea de árboles, la fecha de puesta y el área de estudio sobre el éxito reproductivo, se emplearon Modelos Lineales Generalizados (MLG) con una distribución de error Poisson y una función logarítmica (Crawley, 2003). Aunque en un inicio no se contemplaba controlar fecha de puesta cuando se analizó la relación entre distancia a la línea de árboles y éxito reproductivo, finalmente se controló debido a la asociación que existe con ambas variables. Para probar los efectos de la distancia a la línea de árboles y área sobre fecha de puesta y la distancia al vecino más cercano, se emplearon MLG con una distribución de error Gamma y función recíproca (Crawley, 2003). Los modelos inicialmente incluían todas las variables explicativas y sus interacciones de dos vías, y los modelos finales fueron seleccionados eliminando secuencialmente las interacciones no significativas y posteriormente los efectos principales no significativos. La significancia reportada para cada variable restante es la desviación observada después de eliminarla del modelo.

Para conocer si existía asociación entre la distancia a la línea de árboles y las conductas observadas o la edad, se emplearon pruebas de correlación de Pearson cuando los

datos eran paramétricos y Spearman en caso contrario, cuando los datos no se distribuían de manera normal. Las pruebas de correlación se llevaron a cabo usando SPSS (SPSS Inc, Versión 11.0) y los modelos lineales generalizados usando R (R Development Core Team, Versión 2.3.1).

RESULTADOS

Éxito reproductivo y conducta en relación a la cercanía a la costa

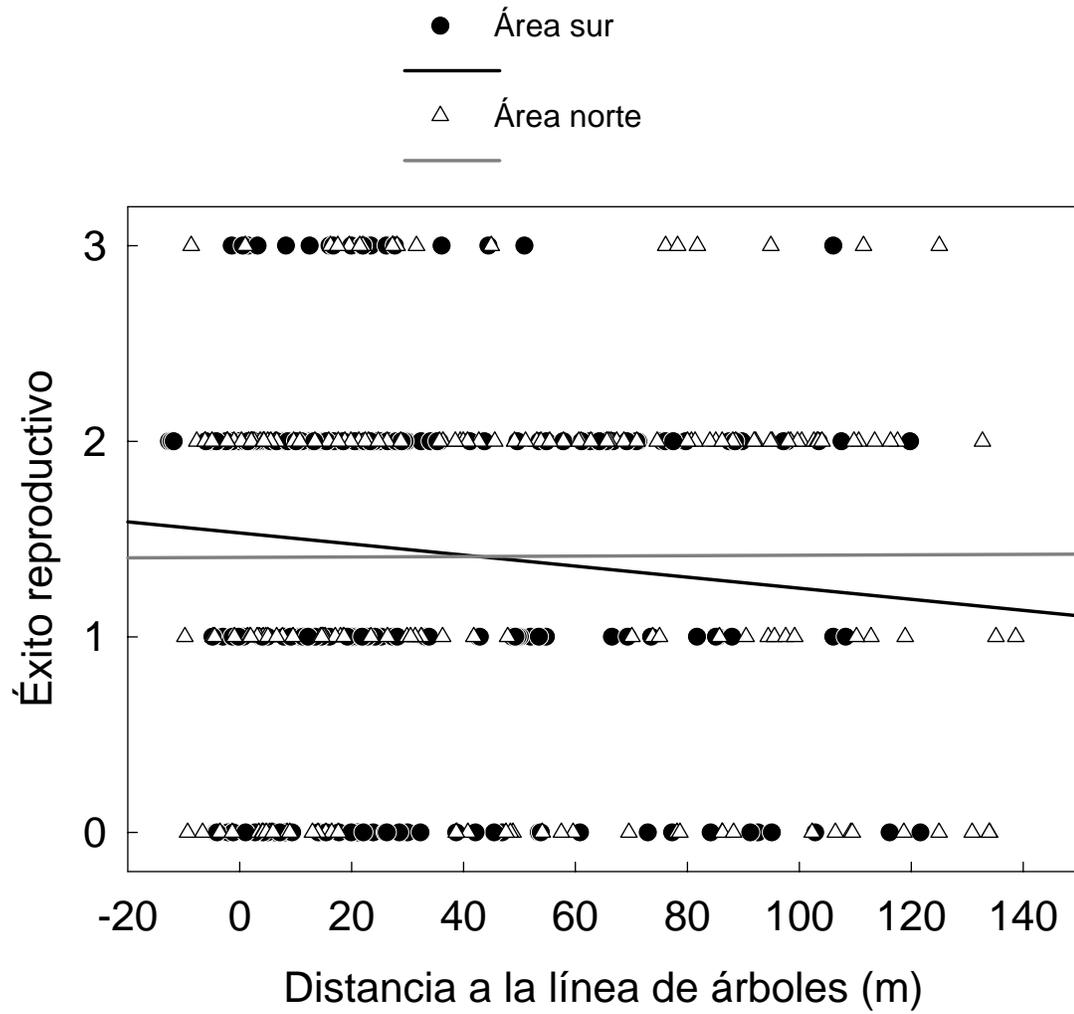
Parte de la varianza en el éxito reproductivo (número de crías emplumadas) fue explicada por fecha de puesta, área y distancia a la línea de árboles (Cuadro 1). Las aves en el área sur emplumaron en promedio más crías que aquellas en el área norte (Cuadro 1; sur: 1.45 ± 0.06 crías, $N = 243$; norte: 1.37 ± 0.07 crías, $N = 207$); progenitores tempranos emplumaron más crías que progenitores tardíos (Cuadro 1); y entre más cercano de la línea de árboles una pareja anidó, más crías emplumó (Cuadro 1; Fig. 2).

En el área sur, la distancia a la línea de árboles se correlacionó significativamente con el porcentaje de tiempo empleado en dormir en la primera y segunda crías, pero no en adultos (Cuadro 2). Las crías cerca de la línea de árboles durmieron menos. Además, el tiempo despierto fue mayor en progenitores machos que en hembras (machos: 141.0 ± 11.54 min; hembras: 131.7 ± 11.54 min, $N = 51$), y mayor en primeras crías que segundas crías (primer cría: 259.1 ± 5.35 min; segunda cría: 249.0 ± 5.87 min, $N = 51$). Por otro lado, también en el área sur las hembras cerca de la línea de árboles dedicaron mayor proporción de su tiempo despiertas al acicalamiento que las hembras lejos de la línea de árboles, pero este patrón no fue significativo en machos ni en crías (Cuadro 2). No hubo correlación entre la distancia a la línea de árboles y el porcentaje de tiempo despierto empleado en jadeo, en ningún miembro de la familia (Cuadro 2).

Cuadro 1. Resumen de un Modelo Lineal Generalizado con una distribución de error *Poisson* y una función log examinando los efectos de fecha de puesta, distancia a la línea de árboles y área sobre el éxito reproductivo (número de crías emplumadas).

Variable	Desviación	g.l.	<i>P</i>
Fecha de puesta	132.26	1,439	< 0.001
Distancia a la línea de árboles	14.432	1,439	< 0.001
Área	4.291	1,439	< 0.05
Fecha de puesta × distancia a la línea de árboles	7.662	1,439	< 0.05
Fecha de puesta × área	0.32	1,439	0.572
Distancia a la línea de árboles × área	0.395	1,439	0.530
Fecha de puesta × distancia a la línea de árboles × área	0.723	1,439	0.395

Figura 2. Asociación entre la distancia a la línea de árboles y el éxito reproductivo (número de crías emplumadas) en las áreas sur ($N = 243$ nidos) y norte ($N = 193$ nidos). Las líneas ajustadas son la regresión lineal.



Cuadro 2. Correlaciones entre conductas de adultos y crías y la distancia de su nido a la línea de árboles. Se muestra el porcentaje de tiempo empleado en dormir, el porcentaje del tiempo despierto haciendo otras conductas, y la frecuencia de interacciones coespecíficas y interespecíficas por hora de observación. Pruebas estadísticas: r_s = rango de correlación de Spearman, r = correlación de Pearson.

	Individuo	Media \pm ES	<i>N</i>	Distancia a la línea de árboles
Dormir (%)	Machos	4.86 \pm 1.32	47	$r = 0.04, P = 0.79$
	Hembras	2.64 \pm 0.56	46	$r_s = 0.07, P = 0.63$
	1era cría	13.63 \pm 1.78	51	$r = 0.34, P < 0.05^*$
	2da cría	17.02 \pm 1.96	51	$r = 0.37, P < 0.01^*$
Acicalamiento (%)	Machos	18.84 \pm 2.59	25	$r = -0.20, P = 0.35$
	Hembras	15.27 \pm 2.88	23	$r = -0.42, P < 0.05^*$
	1era cría	26.20 \pm 1.89	28	$r = -0.13, P = 0.50$
	2da cría	23.64 \pm 1.90	28	$r = -0.30, P = 0.12$
Jadeo (%)	Machos	22.22 \pm 3.49	47	$r = -0.02, P = 0.90$
	Hembras	25.06 \pm 3.50	46	$r_s = -0.23, P = 0.12$
	1era cría	23.29 \pm 1.95	51	$r = -0.06, P = 0.67$
	2da cría	22.55 \pm 2.23	51	$r = -0.21, P = 0.15$
Alas caídas (%)	Machos	0.82 \pm 0.54	47	$r = -0.11, P = 0.46$
	Hembras	1.65 \pm 0.74	46	$r_s = 0.10, P = 0.51$
	1era cría	7.04 \pm 1.07	51	$r_s = -0.56, P < 0.01^*$
	2da cría	8.82 \pm 1.26	51	$r_s = -0.28, P < 0.05^*$

Alarmas y agresiones contra coespecíficos	Machos	5.02 ± 1.03	47	r = -0.21, P = 0.16
	Hembras	5.21 ± 0.76	46	r = -0.21, P = 0.17
	1era cría	1.85 ± 0.38	51	r = 0.19, P = 0.16
	2da cría	1.53 ± 0.34	51	r = -0.27 P = 0.054
Alarmas y agresiones contra interespecíficos	Machos	0.83 ± 0.19	47	r = -0.36, P < 0.05*
	Hembras	1.00 ± 0.27	46	r = -0.45, P < 0.01*
	1era cría	0.23 ± 0.10	51	r = 0.17, P = 0.23
	2da cría	0.18 ± 0.04	51	r = -0.09, P = 0.49

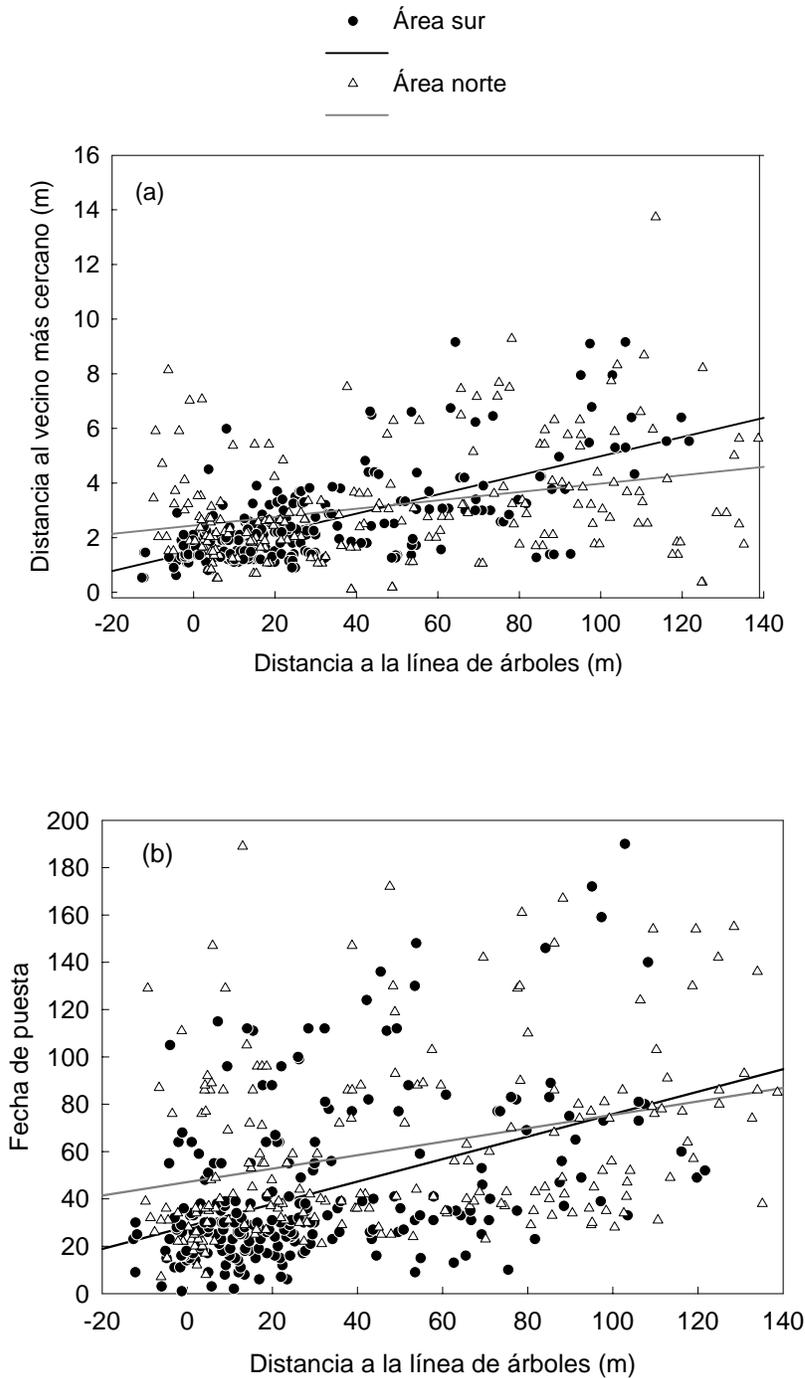
Entre más cercanas estuvieron las crías de la línea de árboles, mayor tiempo pasaron despiertas realizando alas caídas, pero no hubo evidencia de esta relación en adultos (Cuadro 2).

La distancia a la línea de árboles no se correlacionó con la frecuencia de las interacciones agonísticas (alarmas y agresiones) con coespecíficos en ningún miembro de la familia (Cuadro 2). Sin embargo, machos y hembras que anidaron cerca de la línea de árboles mostraron significativamente más interacciones agonísticas con otras especies como la gaviota de Heermann (*Larus heermanni*), la iguana café (*Ctenosaura pectinata*), el garrapatero asurcado (*Crotophaga sulcirostris*) y la lagartija rayada (*Aspidoscelis costata*) (Cuadro 2). La distancia a la línea árboles se asoció significativamente con el número de individuos coespecíficos y interespecíficos que pasaron dentro de los 3 m del nido (MLG: Desviación $_{1,30} = 299.05$, $P < 0.001$), encontrando que los nidos cercanos a la costa presentaron mayor número de individuos que pasaron dentro del rango de 3 metros.

Anidación selectiva cerca de la costa

En el análisis de la distancia del vecino más cercano, la interacción entre área y distancia a la línea de árboles fue significativa (MLG: Desviación $_{1,439} = 7.36$, $P < 0.001$). Cuando se analizó por separado en cada área, la asociación positiva entre la distancia del vecino mas cercano y la distancia a la línea de árboles fue significativo tanto el área sur como la norte (Fig. 3a; MLG: sur: Desviación $_{1,242} = 97.24$, $P < 0.001$; norte: Desviación $_{1,196} = 25.36$, $P < 0.001$) y el efecto parece más fuerte en el área sur. En ambas áreas la densidad de progenitores disminuyó entre más se alejaba de la línea de árboles (Fig. 3a).

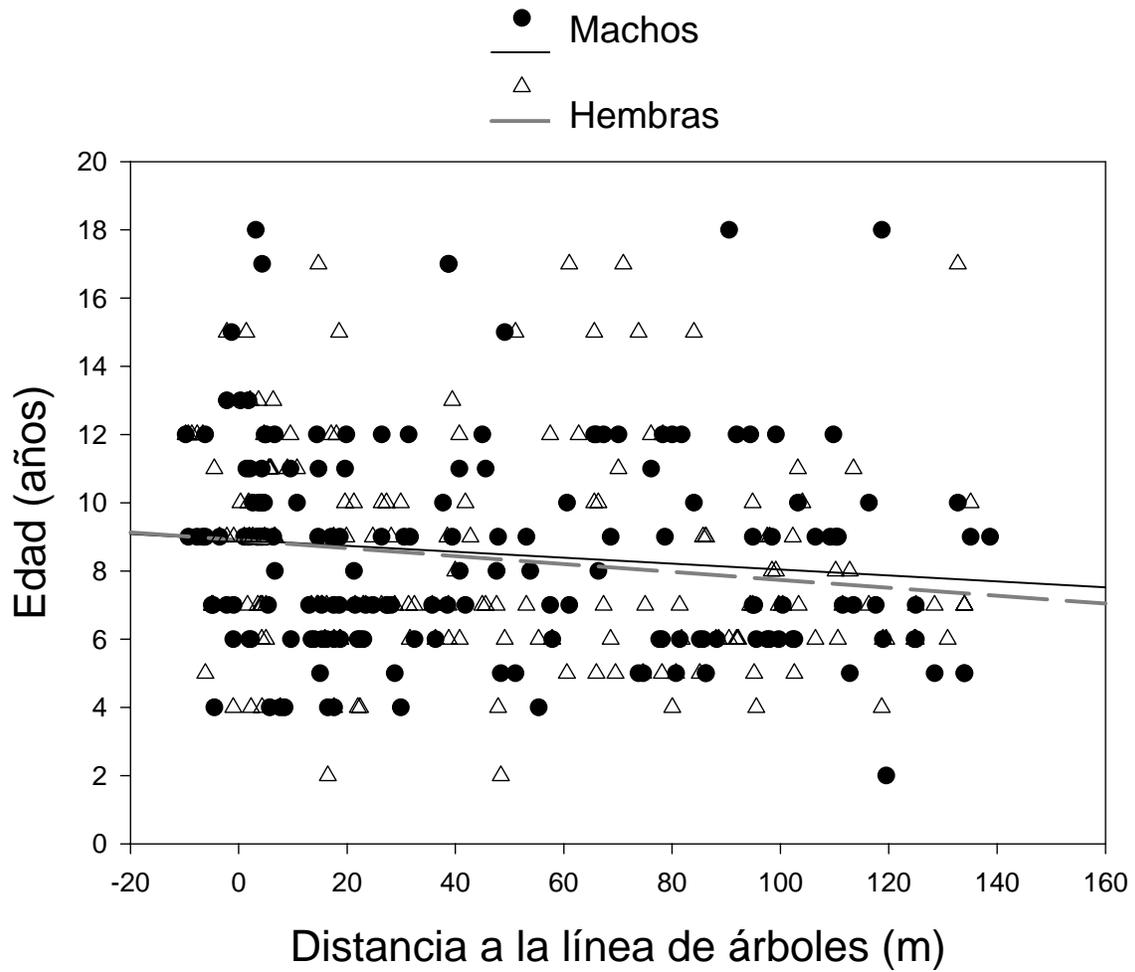
Figura 3. Asociaciones entre distancia a la línea de árboles y (a) la distancia al vecino más cercano (densidad) y (b) fecha de puesta en las áreas sur ($N = 244$ nidos) y norte ($N = 198$ nidos). Las líneas ajustadas son la regresión lineal. Para la Figura b, en la fecha de puesta el día 1 = 30 Noviembre 2005.



La variación en fecha de puesta se explicó tanto por el área como por la distancia a la línea de árboles (MLG: distancia a la línea de árboles: $\text{Desviación}_{1,439} = 0.0003$, $P < 0.001$; área: $\text{Desviación}_{1,439} = 0.0003$, $P < 0.001$), y la interacción área y distancia a la línea de árboles no llegó a la significancia (MLG: $\text{Desviación}_{1,439} = 0.000002$, $P = 0.06$). Las aves del área sur pusieron más temprano que las aves del área norte (sur: días 42.4 ± 2.1 , $N = 244$; norte: días 61.9 ± 2.7 , $N = 208$) y en las dos áreas entre más cercano estuvo el nido a la línea de árboles, más temprano ocurrió la puesta (Fig. 3b).

Para el análisis de edad y ubicación, se utilizaron pruebas no paramétricas debido a que los datos no se distribuían de manera normal. En el área sur, no hubo correlación significativa entre la distancia a la línea de árboles y la edad de machos ni hembras (Rango de correlación de Spearman: machos: $r_s = 0.01$, $P = 0.86$, $N = 177$; hembras: $r_s = 0.05$, $P = 0.49$, $N = 175$). En el área norte, hubo una correlación negativa significativa entre la distancia a la línea de árboles y la edad de ambos sexos (Rango de correlación de Spearman: machos: $r_s = -0.171$, $N = 171$, $P < 0.05$; hembras: $r_s = -0.217$, $N = 167$, $P < 0.01$), sugiriendo que los progenitores de mayor edad anidaron más cerca de la línea de árboles (Fig. 4).

Figura 4. Asociación entre la distancia a la línea de árboles y la edad de los progenitores en el área norte (machos: $N = 171$; hembras: $N = 167$). Las líneas ajustadas son la regresión lineal.



DISCUSIÓN

Asociación entre la posición del nido y el éxito reproductivo

En Isla Isabel, el disturbio, el kleptoparasitismo por gaviotas, la falta de sombra y la supuesta alta densidad de ectoparásitos pudieron perjudicar la crianza de las aves que anidan cerca de la costa. Sin embargo, los progenitores cerca de la costa tuvieron mayor éxito reproductivo que los progenitores en el interior del bosque. Arribar temprano a la colonia podría permitir a los bobos elegir un sitio que brinde un fácil despegue y aterrizaje, reduciendo los costos del desplazamiento hacia los sitios de despegue y de las interacciones con coespecíficos (Lira, 2001). Además, un aterrizaje cerca de la costa podría reducir el riesgo de muerte ya que en observaciones personales algunos bobos quedaban atrapados en las ramas que intentaban acceder dentro del bosque. Además, la asociación entre la distancia a la costa y el éxito reproductivo podría deberse a una superior calidad de los progenitores.

Asociación entre la posición del nido y la conducta

La heterogeneidad en las condiciones físicas del hábitat, la densidad de progenitores y el estrés social dentro de las áreas de estudio posiblemente afectan de manera diferente la conducta de los progenitores y de las crías en relación a la distancia a la costa. Las crías cerca de la costa durmieron menos debido tal vez al mayor disturbio en zonas de anidación densa donde además abundan más las iguanas y gaviotas, aunque estos efectos no aparecieron en adultos. Dormir poco podría perjudicar a las crías cerca de la costa en

cuanto a gasto energético, recuperación de funciones fisiológicas y riesgo de depredación (Meddis, 1975).

Los ectoparásitos de aves perjudican la supervivencia y el crecimiento de crías (Moller, 1990; Richner et al., 1993) y su densidad parece estar positivamente correlacionada con la densidad del hospedero en la zona de estudio, por lo que suponemos que existe una mayor infestación cerca de la costa debido a que existe mayor densidad de bobos (observación personal). En nuestro estudio, adultos y crías sufrieron infestaciones de garrapatas (*Ornithodoros* sp.) durante la anidación. Las altas tasas de acicalamiento de las hembras que anidaron cerca de la costa implican que la supuesta carga alta de ectoparásitos ahí es una desventaja de anidar a altas densidades, aunque el acicalamiento también sirve para limpiar y aceitar las plumas. El acicalamiento puede reducir el tiempo disponible para otras actividades como forrajeo, alimentación de crías y dormir (Christe et al., 1996).

Los progenitores podrían tener una mayor frecuencia de interacciones con interespecíficos cerca de la costa, debido a la alta densidad allí de gaviotas de Heermann (*Larus heermanni*) e iguanas caféas (*Ctenosaura pectinata*), quienes al parecer son atraídos por los numerosos bobos y que carroñan o cleptoparasitan el alimento de sus crías. Además, cerca de la costa no encontramos una cubierta vegetal como dentro del bosque y existe un mayor número de individuos que pasan cerca del nido (entre ellos gaviotas), por lo que por lo que suponemos que cerca de la costa es más sencillo para las gaviotas localizar a los padres cuando estas se encuentran alimentando a sus crías.

Para muchas aves marinas con anidación abierta en zonas tropicales, el calor es estresante para las crías y adultos (Bartholomew & Dawson, 1954; Howell & Bartholomew, 1962) y las condiciones termales en los nidos pueden afectar el desarrollo, crecimiento y supervivencia de las crías (Salzman, 1982). Jadeo y alas caídas permiten a las aves reducir

el calor corporal. Las crías cerca de la costa dejaron caer sus alas más persistentemente quizás debido a que cerca de la costa existió una menor cobertura vegetal, quedando expuesto a una radiación solar intensa durante toda la mañana y el medio día (observación personal). Diversos autores han sugerido que la vegetación puede proveer a las crías con una importante protección contra un microclima desfavorable (Salzman, 1982; Kim & Monaghan, 2005a,b).

Distancia a la costa y distribución de progenitores

La mayor densidad de nidos y la puesta temprana de huevos cerca de la costa indican una posible preferencia de los bobos de la zona de estudio por anidar allí. Además en el área norte, el aumento en la edad de las aves entre más cerca de la costa demuestra una preferencia de los bobos con mayor experiencia por anidar allí. Sin embargo, este patrón no fue observado en el área sur, aunque todas las edades estaban representadas en ambas áreas. La falta de una relación entre la edad y distancia a la costa en el área sur indica que la edad no es un factor determinante en la selección de hábitat y es probable que en algunos contextos otros factores se sobrepone a los efectos de edad. En aves migratorias, los individuos que se encuentran en mejores condiciones y que son más viejos frecuentemente arriban temprano a los nidos, se aparean más temprano y tienen mayor éxito reproductivo (Davis, 1976; Francis & Cooke, 1986; Hill, 1988; Perdeck & Cave, 1992; Moller, 1994; Lozano et al., 1996; Espie et al., 2000). Esto ocurrió en el área norte, donde las aves más viejas que generalmente son las de mejor condición (Velandó et al., 2006; Kim, Velandó, Torres & Drummond, manuscrito), ponen sus huevos más temprano y tienen un mayor éxito reproductivo. Las aves jóvenes pueden ser forzadas a ocupar nidos subóptimos por

progenitores más competitivos (Tenaza, 1971; Kokko et al., 2004; Kim et al., 2007), o tal vez son sólo aves que no pueden pagar el costo de arribar temprano (Kokko, 1999).

Es posible que en la zona de estudio, los machos se instalan primero cerca de la línea de los árboles porque es allí, donde los bobos se ven obligados a aterrizar y despegar, con lo que pueden interactuar con más hembras y encontrar una pareja. En consecuencia, cerca de la costa es donde los machos establecen sus territorios y las parejas sus nidos, no porque la favorezca la anidación (inclusive podría ser hasta perjudicial por la anidación), sino porque es un punto de encuentro para la elección de pareja (ver Wagner, 1993; Wagner et al., 2000; para la hipótesis de "lek oculto"). Una vez establecidos los nidos, anidar cerca de la costa brinda sitios de fácil despegue sin tener que caminar largas distancias e interactuar con coespecíficos hostiles (Lira, 2001).

CONCLUSIONES

1. En la zona de estudio de la Isla Isabel los bobos que anidaron cerca de la costa tuvieron un mayor éxito reproductivo, posiblemente por la facilidad de acceso a los recursos (pareja y sitios de despegue) que este sitio brinda.
2. Anidar cerca de la costa estuvo asociado con un menor tiempo de descanso, mayor tiempo de termorregulación (crías), mayores interacciones interespecíficas (progenitores), mayor tiempo acicalándose (hembras) y en general una mayor exposición a bobos e interespecíficos ajenos. Estos probables costos podrían deberse a un mayor disturbio por parte de bobos y otras especies, a la menor cobertura vegetal, la mayor densidad de bobos y ectoparásitos y la ubicación sobre rutas de acceso al interior de la colonia.
3. Cerca de la costa la anidación ocurrió más temprano, llegó a ser más denso y, en el área norte, involucró machos y hembras de mayor edad. Aparentemente, los bobos prefieren anidar cerca de la costa.
4. La aparente preferencia de los bobos por anidar cerca de la costa pese a los posibles costos podría indicar que los beneficios de anidar cerca de la costa superan a los costos.
5. Los resultados apoyan y confirman en parte las dos hipótesis planteadas.

Apéndice 1.

Conductas descritas por Nelson (1978), excepto cuando se indica lo contrario.

1. Conductas comunes

- a) **Dormir** es el tiempo con los ojos cerrados y el pico y cabeza apoyados sobre la parte dorsal de su cuerpo, sobre algún objeto como un tronco o en el suelo.
- b) En **acicalamiento** (*preening*) las aves "peinan" y pican sus plumas con el pico para limpiarlas, aceitarlas y controlar ectoparásitos. Esta conducta ocupa mucho tiempo.

2. Conductas agonísticas.

- a) **Yes head shaking** es un movimiento de inclinación de la cabeza de arriba hacia abajo tan rápido que la cabeza y el cuello vibran. Puede haber una inclinación o estiramiento del cuello hacia adelante acompañado de un sonido de aa'aa (Nelson, 1978). Esta conducta se consideró como agresión.
- b) **Jabbing** es un golpeteo rápido y vigoroso con la cabeza lanzándola para adelante, en seguida el ave gira su cuello y cabeza describiendo un círculo como en la acción de limpiarse el collar de plumas del cuello (Nelson, 1978). Esta conducta se consideró como agresión.
- c) En **Wing flailing** las alas son abiertas y agitadas en un movimiento más o menos violento de adelante hacia atrás de forma sincrónica, acompañadas de un grito o silbido. El ave dirige la cabeza hacia adelante haciendo lanceteos por delante del golpeteo de alas. El ave lo realiza en disputas de alta intensidad (Nelson, 1978). Esta conducta se consideró como agresión.
- d) **Correr agitando las alas** es el mismo conjunto de movimientos que *wing*

flailing, pero el ave lo realiza corriendo en dirección del rival (Nelson, 1978). Esta conducta se consideró como agresión.

- e) Las **alarmas** fueron tomadas cuando los individuos no realizaban ninguna de las acciones anteriormente descritas y se dispusieron sólo a emitir un silbido en el caso de los machos y un grito o gruñido en el caso de las hembras y las crías, a distancia del individuo agresor.

Las agresiones fueron consideradas cuando el agresor contactaba de forma directa a un vecino o un atacante, las alarmas cuando el agresor emitía una vocalización sin contacto directo.

3. Conductas termorregulatorias

- a) **Alas caídas** (*Wing dropping*) es la conducta de dejar caer las alas hasta el suelo o una posición media, en algunos casos extendidas lateralmente a pleno, esto para tener una regulación de temperatura corporal por la pérdida de calor. Generalmente va acompañada de jadeo.
- b) En **Jadeo** (*Panting*), con el pico ligeramente entreabierto, los adultos y las crías vibran la piel entre el rami de la mandíbula inferior, para aumentar el flujo de aire y así perder calor corporal (Nelson, 1978).

REFERENCIAS

- Aebischer, A., Perrin, N., Krieg, M., Studer, J. & Meyer, D. R. 1996. The role of territory choice, mate choice and arrival date on breeding success in the Savi's Warbler *Locustella luscinioides*. *Journal of Avian Biology*, **27**, 143-152.
- Bartholomew, G. A., Jr. & Dawson, W. R. 1954. Temperature Regulation in Young Pelicans, Herons, and Gulls. *Ecology*, **35**, 466-472.
- Becker, P. H. 1995. Effects of coloniality on gull predation on Common Tern (*Sterna hirundo*) chicks. *Colonial Waterbirds*, **18**, 11-22.
- Birkhead, T. R. 1977. The Effect of Habitat and Density on Breeding Success in the Common Guillemot (*Uria aalge*). *Journal of Animal Ecology*, **46**, 751-764.
- Brown, C. R., Brown, M. B. & Danchin, E. 2000. Breeding Habitat Selection in Cliff Swallows: The Effect of Conspecific Reproductive Success on Colony Choice. *Journal of Animal Ecology*, **69**, 133-142.
- Castillo, A. y Chávez-Peón, C. 1983. Ecología reproductiva e influencia del comportamiento en el control del número de crías en el bobo de patas azules *Sula nebouxii* en la Isla Isabel, Nayarit. Tesis de licenciatura, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México.
- Cody, M. L. 1985. *Habitat Selection in birds*. London: Academic Press, Inc.
- Coulson, J. C. 1968. Differences of the quality of bird nesting in the center and on the edges of a colony. *Nature*, **12**, 478-479.
- Crawley, M. J. 2003. *Statistical Computing: An Introduction to Data Analysis Using S-Plus*. Chichester: J Wiley.

- Christe, P., Richner, H. & Oppliger, A. 1996. Of great Tits and fleas: sleep baby sleep...
Animal Behaviour, **52**, 1087-1092.
- Davis, J. W. F. 1976. Breeding Success and Experience in the Arctic Skua, *Stercorarius parasiticus* (L.). *Journal of Animal Ecology*, **45**, 531-535.
- Dexheimer, M. & Southern, W. E. 1974. Breeding success relative to nest location and density in Ring-billed Gull colonies. *Wilson Bulletin*, **86**, 288-290.
- Drummond, H. & García-Chavelas, C. 1989. Food shortage influences sibling aggression in the blue-footed booby. *Animal Behaviour*, **37**, 806-819.
- Drummond, H., Torres, R. & Krishnan, V. V. 2003. Buffered development: resilience after aggressive subordination in infancy. *American Naturalist*, **161**, 794-807.
- Espie, R. H. M., Oliphant, L. W., James, P. C., Warkentin, I. G. & Lieske, D. J. 2000. Age-Dependent Breeding Performance in Merlins (*Falco columbarius*). *Ecology*, **81**, 3404-3415.
- Forstmeier, W. 2002. Benefits of early arrival at breeding grounds vary between males. *Journal of Animal Ecology*, **71**, 1-9.
- Francis, C. M. & Cooke, F. 1986. Differential timing of spring migration in wood warblers (Parulinae). *Auk*, **103**, 548-556.
- Fretwell, S. D. 1969. Dominance behaviour and winter habitat distribution in juncos (*Junco hyemalis*). *Bird Banding*, **34**, 293-306.
- Geslin, T., Questiau, S. & Eybert, M.C. 2004. Age-related improvement of reproductive success in Bluethroats *Luscinia svecica*: Capsule Young birds are less likely to have high reproductive success compared with older ones because of a lack of several skills influencing breeding performance. *Bird Study*, **51**, 178-184.

- González, E. & Osorno, J. L. 1987. Dinámica de la territorialidad en una colonia de Bobos de Patas azules "*Sula nebouxii*" en Isla Isabel, Nayarit, Mex. Tesis de licenciatura, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México.
- Goss-Custard, J. D., Durell, S. E. A. L. V. D., McGroarty, S. & Reading, C. J. 1982. Use of Mussel *Mytilus edulis* Beds by Oystercatchers *Haematopus ostralegus* According to Age and Population Size. *Journal of Animal Ecology*, **51**, 543-554.
- Hasselquist, D. 1998. Polygyny in Great Reed Warblers: A Long-Term Study of Factors Contributing to Male Fitness. *Ecology*, **79**, 2376-2390.
- Hill, G. 1988. Age, Plumage Brightness, Territory Quality, and Reproductive Success in the Black-Headed Grosbeak *Condor*, **90**, 379-388.
- Hill, S. R. & Gates, J. E. 1988. Nesting Ecology and Microhabitat of the Eastern Phoebe in the Central Appalachians. *American Midland Naturalist*, **120**, 313-324.
- Horn, H.S. 1968. The adaptive significance of colonial nesting in the Brewer's blackbird (*Euphagus cyanocephalus*). *Ecology*, **49**, 682-694.
- Howell, T. R. & Bartholomew, G. A. 1962. Temperature Regulation in the Red-Tailed Tropic Bird and the Red-Footed Booby. *Condor*, **64**, 6-18.
- Hunt, P. D. 1996. Habitat selection by American Redstart along a successional gradient in northern hardwoods forest: evaluation of habitat quality. *Auk*, **113**, 875-888.
- Kim, S.-Y. & Monaghan, P. 2005a. Effect of vegetation on nest microclimate and breeding performance of lesser black-backed gulls (*Larus fuscus*). *Journal of Ornithology*, **146**, 176-183.
- Kim, S.-Y. & Monaghan, P. 2005b. Interacting effects of nest shelter and breeding quality on behaviour and breeding performance of herring gulls. *Animal Behaviour*, **69**, 301-306.

- Kim, S.-Y., Torres, R., Rodriguez, C. & Drummond, H. 2007. Effects of breeding success, mate fidelity and senescence on breeding dispersal of male and female blue-footed boobies. *Journal of Animal Ecology*, **76**, 471-479.
- King, D. I. & DeGraaf, R. M. 2004. Effects of group-selection opening size on the distribution and reproductive success of an early-successional shrubland bird. *Forest Ecology and Management*, **190**, 179-185.
- Kokko, H. 1999. Competition for Early Arrival in Migratory Birds. *Journal of Animal Ecology*, **68**, 940-950.
- Kokko, H., Harris, M. P. & Wanless, S. 2004. Competition for breeding sites and site-dependent population regulation in a highly colonial seabird, the common guillemot *Uria aalge*. *Journal of Animal Ecology*, **73**, 367-376.
- Krause, J. & Ruxton, G. D. 2002. *Living in Groups*. Oxford: Oxford University Press.
- Lira, C. 2001. Influencia de la estructura del hábitat en el acceso del sitio de anidación del Bobo de Patas azules "*Sula nebouxii*" en la Isla Isabel, Nayarit, Mex.: Universidad Nacional Autónoma de México.
- Lozano, G. A., Perreault, S. & Lemon, R. E. 1996. Age, arrival date and reproductive success of male American Redstarts *Setophaga ruticilla*. *Journal of Avian Biology*, **27**, 164-170.
- Meddis, R. 1975. On the function of sleep. *Animal Behaviour*, **23**, 676-691.
- Moller, A. P. 1990. Effects of a Haematophagous Mite on the Barn Swallow (*Hirundo rustica*): A Test of the Hamilton and Zuk Hypothesis. *Evolution*, **44**, 771-784.
- Moller, A. P. 1994. Phenotype-dependent arrival time and its consequences in a migratory bird. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, **35**, 115-122.

- Monaghan, P. 1980. Dominance and dispersal between feeding sites in the herring gull (*Larus argentatus*). *Animal Behaviour*, **28**, 521-7.
- Morris, D.W. 1989. Density-dependent habitat selection: Testing the theory with fitness data. *Evolutionary Ecology*, **3**, 80-94.
- Nelson, J. B. 1978. *The Sulidae: Gannets and Boobies*. Oxford: Oxford University Press.
- Nisbet, I. C. T., Apanius, V. & Friar, M. S. 2002. Breeding performance of very old Common Terns. *Journal of Field Ornithology*, **73**, 117-124.
- Osorio-Beristain, M. & Drummond, H. 1993. Natal dispersal and deferred breeding in the blue-footed booby. *Auk*, **110**, 234-239.
- Pärt, T. 2001. Experimental evidence of environmental effects on age-specific reproductive success: the importance of resource quality. *Proceedings of the Royal Society B, Biological Sciences*, **268**, 2267-2271.
- Patterson, T. J. 1982. Timing and spacing of broods in the Black-headed Gull *Larus ridibundus*. *Ibis*, **107**, 433-459.
- Perdeck, A. C. & Cave, A. J. 1992. Laying Date in the Coot: Effects of Age and Mate Choice. *Journal of Animal Ecology*, **61**, 13-19.
- Perrins, C.M. 1970. The timing of birds breeding seasons. *Ibis*, **112**, 242-255.
- Potts, G. R., Coulson, J. C. & Deans, I. R. 1980. Population Dynamics and Breeding Success of the Shag, *Phalacrocorax aristotelis*, on the Farne Islands, Northumberland. *Journal of Animal Ecology*, **49**, 465-484.
- Pugesek, B. H. & Diem, K. L. 1983. A Multivariate Study of the Relationship of Parental Age to Reproductive Success in California Gulls. *Ecology*, **64**, 829-839.

- Regehr, H. M., Rodway, M. S. & Montevecchi, W. A. 1998. Antipredator benefits of nest-site selection in Black-legged Kittiwakes. *Canadian Journal of Zoology*, **76**, 910-915.
- Richner, H., Oppliger, A. & Christe, P. 1993. Effect of an Ectoparasite on Reproduction in Great Tits. *Journal of Animal Ecology*, **62**, 703-710.
- Rosenzweig, M.L. 1991. Habitat Selection and Population Interactions: The Search for Mechanism. *American Naturalist*, **137**, S5-S28.
- Ryder, P. L. & Ryder, J. P. 1981. Reproductive performance of Ring-billed Gulls in relation to nest location. *Condor*, **83**, 57-60.
- Salzman, A. G. 1982. The selective importance of heat stress in gull nest location. *Ecology*, **63**, 742-751.
- Shaw, P. 1986. Factors affecting the breeding performance of Antarctic Blue-Eyed Shags *Phalacrocorax atriceps*. *Ornis Scandinavica*, **17**, 141-150.
- Stamps, J., Anda, M. C.-d., Perez, C. & Drummond, H. 2002. Collaborative tactics for nestsite selection by pairs of blue-footed boobies. *Behaviour*, **139**, 1383-1412.
- Stokes, D. L. & Boersma, P. D. 2000. Nesting Density and Reproductive Success in a Colonial Seabird, the Magellanic Penguin. *Ecology*, **81**, 2878-2891.
- Sutherland, W. J. 1996. *From individual behaviour to population ecology*. New York: Oxford University Press.
- Tenaza, R. 1971. Behaviour and nesting success relative to nest location in Adelie Penguins. *Condor*, **73**, 81-92.
- Torres, R. & Drummond, H. 1999b. Variably male-biased sex ratio in a marine bird with females larger than males. *Oecologia*, **118**, 16-22.

- Torres, R. & Drummond, H. 1999a. Does large size make daughters of blue-footed boobies more expensive than sons?. *Journal of Animal Ecology*, **68**, 1133-1141.
- Velando, A., Drummond, H. & Torres, R. 2006. Senescent birds redouble reproductive effort when ill: confirmation of the terminal investment hypothesis. *Proceedings of the Royal Society B, Biological Sciences*, **273**, 1443-1448.
- Wagner, R. H. 1993. The pursuit of extra-pair copulations by female birds: a new hypothesis of colony formation. *Journal of Theoretical Biology*, **163**, 333-346.
- Wagner, R. H., Danchin, E., Boulinier, T. & Helfenstein, F. 2000. Colonies as by products of commodity selection. *Behavioral Ecology* **11**, 572-3.
- Young, E.C. 1963. Feeding habits of the South Polar Skua *Catharacta maccormicki*. *Ibis*, **105**, 301-318.