



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO

FACULTAD DE CIENCIAS

¿Es el tamaño del nido una señal sexualmente
seleccionada en el bobo café *Sula leucogaster*
leucogaster?

T E S I S

QUE PARA OBTENER EL TÍTULO DE:

B I Ó L O G A

P R E S E N T A:

Nadia Libertad Neri Vera

DIRECTORA DE TESIS:

Dra. Laura Roxana Torres Avilés

2011





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.

1. Datos del alumno.

Neri
Vera
Nadia Libertad
57300365
Universidad Nacional Autónoma de México
Facultad de Ciencias
Biología
303222930

2. Datos del Asesor.

Dra.
Laura Roxana
Torres
Avilés

3. Datos del sinodal 1

Dra.
María Isabel
López
Rull

4. Datos del sinodal 2

Dr.
Alejandro Ariel
Ríos
Chelen

5. Datos del sinodal 3

Dr.
Carlos
Cordero
Macedo

6. Datos del sinodal 4

Dr.

Jorge Humberto

Vega

Rivera

7. Datos de la Tesis.

¿Es el tamaño del nido una señal sexualmente seleccionada en el bobo café

Sula leucogaster leucogaster?

46 pp

2011

8. Palabras clave: señales sexuales, elección de pareja, bobo café, nido

AGRADECIMIENTOS

Es difícil saber por dónde empezar cuando se tiene a tantas personas a quien agradecer. Quizás lo más adecuado es empezar por las personas que han hecho posible que logre este pequeño paso en mi recorrido por la vida académica, (espero sea muy largo).

A la Dra. Roxana Torres, por su paciencia, por saber entenderme cuando estaba hecha un lío, y especialmente por aceptarme sin seguridad alguna de que fuera un buen elemento y supiera enfrentar la vida de campo, por darme la oportunidad de conocer increíbles lugares y por abrirme las puertas al estudio de la conducta animal, fomentar mi pensamiento crítico y comenzar mi formación.

A Gustavo Tomas y Luisa Amo por ser una de las mentes tras mi proyecto de tesis, ayudarme en el campo y sobre todo por aguardar las ganas de ahogarme en el mar en un momento de esos de desesperación.

A mis sinodales: Dra. Isabel López, Dr. Alejandro Ríos, Dr. Carlos Cordero y Dr. Jorge Vega por todos sus comentarios. A Roberto Munguía por ayudarme incansablemente y sin cobro (eso espero), durante un par de semanas frustrantes y por evitar su enfado al no ver los frutos de esa ayuda en ésta tesis. A Rosa Ana Sánchez por su amable ayuda y sin duda valiosos comentarios.

A Isabel por creer en mí siempre, aún más que yo, mostrarme tanto apoyo y ayuda, compartir conmigo poco más de un año lleno de experiencias padres y adrenalinosas y hacerme parte de todas ellas, siendo siempre una excelente compañera, gran amiga y consejera, por toda tu comprensión y más que todo, por ser una gran maestra. Es por mucho gracias a ti que lo he logrado!

A Rene por ser el primero en fomentar mi interés en el estudio de la conducta animal, por estar siempre disponible para contestar mis constantes dudas, estadísticas y no tanto, que puedo decir me toco un excelente hermano mayor académico.

A Víctor, Pável, Ornela y Edgar Ávila por su ayuda en campo y apoyo logístico.

Al proyecto PAPIIT IN228309 por su financiamiento para el desarrollo del trabajo y por la beca que me proporciono.

A mi mami a quien le estoy agradecida infinitamente, gracias por tu enorme apoyo en todos los sentidos, tu incansable labor por darme ánimos cuando flaqueaba, por tenerme paciencia y no unirte al coro del ¿para cuándo?, en fin por estar ahí y ser siempre mi timón. Pa igualmente gracias por aguantarme hasta este momento y demostrarme todo tu cariño. Hagan de esta pequeña meta una suya pues es debido a ustedes que la he alcanzado.

A mis Manos (Tino y Aida) a quienes les agradezco por tenerme paciencia, y no enfurecer demasiado cuando me ausentaba. A mi Mano por ser mi compañero nocturno y a mi Mana por no echarme de las áreas comunes.

A mis amigos; Jennifer, Ricardo, Mariana, Christian, Vanessa, Edgar (Edgaru), Alejandra (Alecita), Víctor (Jedi), Ramiro (Rami), Paulina (mi Pau), Caro, Laura, Rubén, Isabel, Bibiana y a todos aquellos a los que he abandonado en el camino, gracias por estar ahí, compartir muchas vivencias...simplemente por formar parte de mi vida.

Jenny infinitas gracias por todo, eres un motor en mi vida, en todos los sentidos de ella, en esté andar has sido un impulso muy importante, compañera y cómplice incondicional de cada momento y sin duda parte fundamental de éste “por fin”. Ricardito gracias por tu compañía, por todos los momentos que hemos compartido y por tu ayuda constante en la parte creativa de éste asunto. Alecita gracias por compartir conmigo ya varios años siendo mi amiga y confidente. Muchas gracias chicos los quiero muchísimo.

A mis compañeros del labo de Conducta Animal, GR y GT; Rene, las Natalias, Evelyn, Elia, Irene, Ilu, Marcela, Ruth, Ale, Chelen, Yoli, Eira, Jaime, Monse, Pablo, Ornela, Edgar, Melissa. Todos ustedes hacen cada día en el labo especial y muy agradable. A Tino por hacer del labo un lugar muy ameno con sus charlas, cantos y siempre gran disposición para aclarar cualquier duda y por cuidarme siempre y buscarme hogar cada lunáticos.

Carnalito y Bibian gracias por compartir conmigo todos los días en el laboratorio, todas nuestras dudas, platicas científicas y de la vida cotidiana, deseos y frustraciones, por convertirse en dos increíbles amigos.

Por fin he terminado, a TODOS MUCHAS GRACIAS!, ésta casi fue la parte más difícil de la tesis.

INDICE

Resumen	6
Introducción	7
Justificación.....	13
Objetivo	14
Hipótesis	14
Predicciones.....	14
Metodología	
Zona de Estudio.....	15
Especie de Estudio.....	15
Procedimiento experimental.....	16
Observación de Conducta.....	18
Confiabilidad entre observadores.....	18
Análisis Estadístico.....	19
Resultados	
Descripción del tamaño de los nidos.....	21
Experimento.....	21
Efecto de la manipulación en la conducta del macho.....	22
Efecto de la manipulación en la conducta de la hembra.....	23
Efecto de la altura del nido en la probabilidad de puesta y fecha de puesta.....	27
Discusión.....	28
Literatura Citada.....	34
Apéndice 1.....	44

RESUMEN

Muchas especies de aves construyen nidos durante su reproducción con el fin de brindar a la crías la protección necesaria para su desarrollo y supervivencia. Recientemente se ha sugerido que la variación intra-específica en el tamaño y forma del nido pudo haber evolucionado como una señal sexual. Según ésta idea el nido podría funcionar como una forma de fenotipo extendido del individuo que lo construye, indicando así su condición y su disposición en el cuidado de las crías. En la presente tesis evaluamos esta hipótesis en el bobo café *Sula leucogaster leucogaster* en donde los machos realizan la mayor parte del trabajo de construcción de nido. Durante el periodo de cortejo y construcción de nido, aumentamos la altura máxima de los nidos de un grupo de parejas y realizamos observaciones de conducta el día de la manipulación. Encontramos que los machos del grupo aumentado incrementaron su tasa de conductas de cortejo y construcción, en comparación con los machos control. Por su parte, las hembras del grupo aumentado, a diferencia de las controles, permanecieron más tiempo en el nido, disminuyeron su tasa de conductas de construcción y aumentaron su frecuencia de cópulas. No obstante, no encontramos efectos de la manipulación de la altura del nido en la probabilidad y fecha de puesta. En conjunto los resultados sugieren que en el bobo café, ambos miembros de la pareja son capaces de ajustar su conducta inmediata de acuerdo a las características del nido.

INTRODUCCIÓN

*D*arwin (1871) sugirió que **la selección sexual** surge de las ventajas que ciertos individuos tienen sobre otros del mismo sexo y especie respecto a la reproducción. La selección sexual es un proceso evolutivo que ocurre cuando los individuos compiten o eligen pareja para obtener más y mejores oportunidades de apareamiento. La selección sexual puede favorecer la evolución de rasgos útiles en la competencia por parejas entre miembros del mismo sexo, o de rasgos que incrementan el atractivo de los individuos para los miembros del sexo opuesto (Darwin 1859). Así podemos distinguir dos mecanismos de selección sexual: **la selección intrasexual**, en la que generalmente los machos compiten con otros machos para obtener pareja, y **la selección intersexual** o elección de pareja donde habitualmente las hembras eligen con que individuos aparearse (Darwin 1871; Cunningham y Birkhead 1998; Dugatkin 2009).

Los dos mecanismos de la selección sexual implican una interacción y un intercambio de información entre individuos de la misma especie. Así, machos y hembras se beneficiarán de un sistema de señalización en el que el emisor de una señal pueda demostrar su calidad, condición o estatus y así quizá adquirir más y/o mejores parejas, mientras que los receptores (los individuos a los cuales va dirigida la señal) puedan evaluarla y elegir una pareja de buena calidad (Zahavi 1975, Andersson 1986). La selección sexual está estrechamente relacionada con el desarrollo de **un sistema de comunicación** basado en señales.

Zahavi (1975) sugirió que las hembras deberían de utilizar como indicador de calidad individual señales que sean costosas de producir, de modo que los individuos de baja calidad no puedan producirlas. En este escenario existen dos tipos de costos: **“los costos directos”**, que ejercen una influencia negativa inmediata en la adecuación de los individuos, como aumento en la tasa de depredación y parasitismo y **“los costos indirectos”**, que surgen a través de efectos fisiológicos por la producción y mantenimiento de una señal, como incremento en el gasto energético o reducción de la

inmunocompetencia (Hamilton y Zuk 1982, Folstad y Karter 1992, Kotiaho 2001). De esta manera, la posesión de un carácter sexualmente seleccionado es una “prueba” de la calidad del individuo, que permite a la hembra discriminar y asegurarse que ha elegido entre los mejores genotipos de los machos presentes. Hay numerosos trabajos que han encontrado dichos costos asociados a caracteres sexualmente seleccionados. Por ejemplo, en la golondrina común, el tamaño de la cola influye en las decisiones de apareamiento de las hembras (machos con colas más largas son más atractivos; Møller 1994), aunque es un carácter costoso en términos de aerodinámica de vuelo, eficiencia de forrajeo e inmunocompetencia, los machos que poseen colas más largas tienen tasas de supervivencia (respecto a la depredación) más altas y mayor capacidad para hacer frente a un reto inmunitario que los machos con colas cortas (Møller y De Lope 1994; Saino y Møller 1996; Møller y Nielsen 1997). En el bobo de patas azules el color de las patas de los machos es una característica que depende de los carotenoides y se relaciona con la condición nutricional del individuo. Cuando el color de patas se deteriora las hembras disminuyen el cortejo, la frecuencia de cópulas y su inversión en los huevos (Torres y Velando 2003; Velando *et al.* 2006). Además, se ha demostrado que la coloración del plumaje y otros rasgos basados en pigmentos carotenoides en muchas aves como el carbonero común (*Parus major*) y la gaviota pati-amarilla (*Larus michahellis*) reflejan la condición física actual y el estatus inmunológico y antioxidante (Patrick *et al.* 2007; Pérez *et al.* 2008).

Al igual que los ornamentos morfológicos y despliegues de comportamiento, existen otros tipos de señales de calidad o condición que “se extienden más allá del cuerpo”, por lo que se han llamado **fenotipo extendido** (Dawkins 1982). Al igual que cualquier otra característica fenotípica, la variación en las características del fenotipo extendido tiene una base genética y puede influir en la probabilidad de que estos genes pasen a las siguientes generaciones (Dawkins 1982). Los caracteres del fenotipo extendido, semejante a cualquier otra característica fenotípica, proveen información confiable a un receptor ya que por lo general su expresión también implica costos

(Schaedelin y Taborsky 2009). Una forma de fenotipo extendido es la construcción de artefactos que realizan una gran diversidad de especies animales (revisión en Hansell 2005). Por ejemplo, en las arañas *Nephilengys cruentata* la estructura de las telarañas funciona como un indicador del tamaño corporal del constructor, y el tamaño del individuo es un buen predictor del resultado de una contienda (las arañas más grandes ganan los combates); así las arañas pueden evitar un enfrentamiento con individuos más grandes (Schuck-Paim 2000). En las aves hay varios ejemplos de señales de fenotipo extendido que parecen jugar un papel importante en la selección sexual y la selección social (Schaedelin y Taborsky 2009; Mainwaring y Hartley 2009; Sergio *et al.* 2011). Un ejemplo muy espectacular ocurre en los pájaros pergoleros, en que los machos construyen estructuras con ramas o pastos decoradas con flores u otros objetos (“bowers”) que las hembras evalúan durante la elección de pareja; sólo los machos con mayor estatus de dominancia y en mejor condición (menor carga parasitaria) pueden mantener y defender bowers muy decorados (Borgia 1985, *et al.* 1985; Doucet y Montgomerie 2003). En el milano negro (*Milvus migrans*) la cantidad de decoración del nido incrementa las tasas de depredación, únicamente los individuos con mayor estatus de dominancia (mejor condición corporal, edad y calidad de territorio) pueden responder al incremento en el riesgo de depredación y defender su territorio de otros conspecíficos (Sergio *et al.* 2011).

Durante el proceso de elección de pareja, las hembras pueden evaluar en los machos varios rasgos de manera simultánea, como por ejemplo despliegues visuales u ornamentos coloridos, señales vocales, comportamiento de cortejo, construcción de objetos, etc., integrando así un sistema de comunicación complejo basado en señales múltiples (Andersson 1994; Moller *et al.* 1998). Existen dos hipótesis para explicar la evolución y el mantenimiento del uso de señales múltiples: la hipótesis de los mensajes múltiples propone las diferentes señales proveen información distinta de la condición y la hipótesis de las señales redundantes propone que cada rasgo se correlaciona con algún aspecto de la condición, de manera que al ser evaluados juntos proporcionan un indicador general de la calidad de la pareja (Moller y Pomiankowski 1993; Johnstone 1995). En

cualquier caso, el uso de ornamentos múltiples en la selección de pareja refuerza la honestidad de las señales, ya que hace más difícil que individuos de baja calidad expresen varias señales al mismo tiempo (Zahavi 1975), haciendo así más confiable la elección y reduciendo los costos asociados a los errores en la elección de pareja (Candolin 2003).

Por ejemplo, en el cardenal (*Cardinalis cardinalis*) machos y hembras evalúan a sus parejas por el color de su plumaje, pico y rostro (Jawor et al. 2003; Jawor y Breitwisch 2004). Las hembras del papamoscas cerrojillo (*Ficedula hypoleuca*) evalúan diversos caracteres del macho; la reflectancia UV del plumaje, el tamaño de su parche alar, su tamaño corporal y su versatilidad de cato (Sirkiä y Laaksonen 2009). En el pergolero satinado (*Ptilonorhynchus violaceus*) las hembras utilizan las características fenotípicas (ej. coloración de plumaje), los despliegues de comportamiento del macho y la calidad del “bower” que construyen para evaluar a sus posibles parejas (Doucet y Montgomerie 2003; Robson et al. 2005).

Durante la época reproductiva muchas especies de aves crían en nidos. Un nido puede definirse como una estructura construida por los padres cuya principal función es la de contener y proteger a la descendencia durante su desarrollo temprano (Collias y Victoria 1978; Gill 1995; Fargallo et al. 2001). Diversos trabajos han mostrado que los nidos proveen el microclima adecuado para el éxito de la incubación de los huevos (Hoi et al. 1996) ya que aíslan a los huevos y a las crías de condiciones ambientales adversas (Gill 1995) y brindan protección contra depredadores (Quader 2006). Se utiliza una gran diversidad de materiales en la construcción de los nidos. Normalmente, material vegetal como ramas, pasto, líquenes y hojas, material animal como pelo y plumas y material inorgánico como piedras y barro, entre otros (Gill 1995; Møller 1994). La forma y composición de los nidos varía en las diferentes especies de aves en función del contexto ecológico de cada una. Además de las variaciones inter-específicas es común observar variaciones intra-específicas (Hoi et al. 1996) que pueden deberse a diferencias poblacionales, por ejemplo en el tipo de depredadores, condiciones ambientales, o disponibilidad de materiales (Hoi et al. 1996; Soler et al. 1998a). Los nidos también

pueden variar debido a diferencias en la inversión parental (no todos los padres invierten lo mismo en la reproducción ya que su inversión puede relacionarse con el momento y/o valor reproductivo que depende de factores ecológicos y sociales) y/ o debido a diferencias en la calidad de los padres, de manera que los individuos de mejor calidad podrán construir nidos mejores (Pogány y Székely 2007; Soler *et al.* 1998a).

La construcción del nido es una actividad costosa en términos de energía invertida en la colecta, procesamiento y ensamblaje del material, de competencia por el material con otros machos, de riesgo de depredación de los adultos y/o del nido al ser más conspicuo (Hansell 2005), por lo que puede considerarse que esta conducta compromete la inversión en otros comportamientos reproductivos (Collias y Collias 1984; Møller 1994; De Neve *et al.* 2004; Hansell 2005). Recientemente se ha sugerido que la variación intra-específica en el tamaño y forma del nido pudo haber evolucionado como una señal sexual (De Neve y Soler 2002; Soler *et al.* 1998a). De acuerdo con esta hipótesis **el nido podría funcionar como un fenotipo extendido** (Barber *et al.* 2001; Dawkins 1982; Schaedelin y Taborsky 2009), mediante el cual las hembras evalúan la calidad de sus parejas potenciales en función de ésta señal (Soler *et al.* 1998b; Barber *et al.* 2001). En especies donde el éxito de la crías depende de alguna característica del nido y los machos participan en la construcción del nido como parte del cuidado parental, las hembras podrían evaluar la calidad de los machos como posibles padres en términos de voluntad para invertir en la descendencia, la experiencia o edad, la habilidad de construcción del macho y su capacidad para mantener un nido, además de su condición física (Moreno *et al.* 1994; Evans 1997; Hoi *et al.* 1996; Soler *et al.* 1998b; De Neve y Soler 2002; Fargallo *et al.* 2001; Møller 2005; Metz *et al.* 2009; Soler *et al.* 2007; Tomas *et al.* 2006). Por ejemplo, en la urraca de pico negro (*Pica pica*), en la ratona de dorso leonado (*Thryothorus leucotis*) y en la golondrina común (*Hirundo rustica*) se encontró que el tamaño del nido o la contribución a la construcción del nido del macho están relacionados positivamente con la tasa de provisión de alimento del macho a las crías y con la calidad del alimento proporcionado (De Neve *et al.* 2004; Gill y Stutchbury 2005; Soler *et al.* 1998b). Aunado a

esto, la evaluación del nido como señal de fenotipo extendido podría acarrear beneficios a las hembras que se manifiesten en un incremento en la sobrevivencia o el atractivo de su descendencia ya que la construcción del nido y el tamaño del nido tienen una base heredable, promoviendo que la descendencia también sea capaz de construir nidos grandes (Schleicher *et al.* 1996; Møller 2005; Pogány y Székely 2007). Por lo tanto, en algunas especies con cuidado parental que dependen en cierta forma de la construcción de un nido para su éxito reproductivo, esta evaluación facilita la elección o la evaluación de la pareja, permitiendo a la hembra ajustar su esfuerzo reproductivo en función de la calidad del macho (De Neve y Soler 2002; Møller 1994; Soler *et al.* 1998b).

Una predicción crucial que se desprende de esta hipótesis es que las hembras deberían responder apropiadamente a las características de los nidos. Existe evidencia de que las hembras modifican su inversión materna en relación al tamaño del nido (Slagsvold 1989; Moreno *et al.* 1994; Soler *et al.* 1996, 2001; Hoi *et al.* 2003; Møller 2005), a la tasa de construcción del macho (Szentirmai, *et al.* 2005), e incluso a la cantidad de material depositado en el nido (López-Rull *et al.* 2009; Moreno *et al.* 1994; Polo y Veiga 2006). Por ejemplo, se ha encontrado que en algunas aves como en la urraca de pico negro, en la golondrina común, en la collalba negra (*Oenanthe leucura*) y en el carbonero común (*Parus major*) las hembras establecen puestas más tempranas y más grandes, cuando es mayor el tamaño del nido que el macho construye, su actividad de construcción o la cantidad de material de nido aportada (Slagsvold 1989; Moreno *et al.* 1994; Soler *et al.* 1996, 2001; Hoi 2003; Møller 2005; Álvarez y Barba 2008). En el baloncito común (*Remiz pendulinuz*) las hembras incrementan su inversión materna durante la crianza cuando los machos emplean más tiempo en la construcción del nido (Szentirmai *et al.* 2005), y las hembras del estornino negro (*Sturnus unicolor*) aumentan el número de descendencia producido y producen más crías machos cuando sus parejas depositan mayor cantidad de material verde al nido que es un despliegue de cortejo de los machos que actúa como una señal de su atractivo (Polo *et al.* 2004; López-Rull y Gil 2009).

A pesar de que existe evidencia de que algunos aspectos del nido o su construcción afectan la inversión materna aún se desconoce si el nido o su construcción podrían influir en la respuesta de las hembras durante el cortejo y la probabilidad de establecer una puesta. En esta tesis investigamos si el tamaño del nido funciona como indicador de calidad del macho en el bobo café (*Sula leucogaster leucogaster*) y si las hembras modifican su cortejo en función del tamaño del nido. El bobo café es una especie adecuada para estudiar la posible función señalizadora del nido ya que durante la etapa de cortejo los machos participan en el 83% de la construcción del nido y las hembras el 17%. El nido presenta variación en tamaño; diámetro, profundidad y especialmente en su altura (ver resultados). Ya que el tamaño de puesta del bobo café es en promedio de dos huevos, el diámetro no es muy variable. Debido a lo anterior la altura podría ser una de las variables de tamaño del nido más importantes, ya que puede evitar la pérdida de los huevos y las crías en sitios de anidación con pendiente pronunciada. Aunado a esto, la manipulación experimental del tamaño de los nidos es relativamente sencilla ya que los nidos son accesibles (los construyen en el suelo) y su construcción no es demasiado elaborada. Además es fácil realizar observaciones conductuales ya que estas aves toleran la presencia humana sin alterar aparentemente su comportamiento. Si la altura del nido da información sobre la calidad del macho, esperamos que las hembras modifiquen su conducta de acuerdo a las características de éste. Para poder evaluar ésta idea, se aumentó la altura de un grupo de nidos (nidos aumentados) y se analizó el efecto de esta manipulación sobre el comportamiento de cortejo de las hembras, y sobre la probabilidad y fecha de puesta en comparación con un grupo de nidos controles.

OBJETIVO

El objetivo de este estudio es evaluar si la variación en la altura del nido es una característica sexualmente seleccionada en el bobo café.

HIPÓTESIS

En el bobo café la variación en la altura del nido es un indicador que las hembras utilizan en la evaluación de su pareja.

PREDICCIONES

- 1) Las hembras cortejarán y copularán más con los machos del grupo aumentado que con los machos controles.
- 2) Las parejas del grupo aumentado tendrán mayor probabilidad de puesta y puestas más tempranas que las parejas del grupo control.

MÉTODOS

Zona de estudio

El estudio se llevó a cabo de junio a agosto del 2009 en la colonia reproductiva de bobo café que anida en la Isla Larga en el Parque Nacional Isla Marietas, Nayarit (105° 36'N, 20° 43'W). La isla cuenta con una extensión aproximada de 41.2 has. En la Isla Larga el bobo café es una de las especies de aves más abundantes que se reproducen a lo largo del año (CONANP-SEMARNAT 2007).

Especie de estudio

El bobo café pertenece a la familia *Sulidae* del orden Pelicaniforme. Es un ave marina socialmente monógama que se distribuye principalmente en los trópicos. Es un ave de larga vida, un individuo puede vivir hasta 25 años, y se estima que la mortalidad en el primer año de vida es del 70% (Cohen 1988). Posee un plumaje monomórfico en la mayoría de su distribución, excepto en el este del Pacífico tropical donde todas las poblaciones exhiben plumaje sexualmente dimórfico (Tershy 1998; Tershy y Croll 2000).

El bobo café comienza a reproducirse en promedio a los 3 años de edad y posee un ciclo reproductivo de al menos ocho meses: tres a cuatro semanas de cortejo, apareamiento y construcción del nido, seis semanas de incubación, y entre 13 a 14 semanas hasta que la cría comienza a volar (Nelson 2005). La inversión parental en el bobo café es muy costosa, ya que aunque los pollos alcanzan la edad de vuelo alrededor de los 100 días, los padres siguen alimentándolos por tres a ocho semanas después de la edad en que inician el vuelo (Ceyca 2007). En general la duración del ciclo reproductivo es variable dependiendo de la disponibilidad de alimento (Magaña 1992; Nelson 2005).

El bobo café anida en el suelo, en terrenos con pendientes pronunciadas o escarpadas y también en terrenos planos. La distancia entre nidos varía dependiendo de su ubicación, pero en las zonas con mayor densidad de aves los nidos se encuentran dispuestos a una distancia aproximada de dos metros (observación personal). El nido puede ensamblarse

con ramitas, tallos, huesos, desechos, entre otros y en el Atolón Kure, Isla Ascensión, Islas del Mar del Coral, e Isla Willis, los nidos tienen un diámetro aproximado de 33 a 45 cm y una profundidad de cuatro cm, aunque el tamaño del nido suele variar dependiendo de la disponibilidad de material y de la exposición del sitio de anidación (Nelson 1978, 2005). Nelson (1978) indica que en sitios de anidación que poseen pendiente, la principal función de la construcción del nido parece ser proteger a los huevos de posibles pérdidas.

Ambos miembros de la pareja participan en la construcción del nido (Cohen 1988; Nelson 2005), aunque el macho aporta la mayor parte del material de construcción, en ocasiones acarreándolo de lugares alejados, y posiblemente invierte considerable tiempo en el arreglo del material (observación personal). Nelson (1978) sugiere que en el bobo café la actividad de construcción del nido es muy importante en la formación del lazo de pareja y está estrechamente relacionada con la ocurrencia de cópulas, particularmente en etapas cercanas a la puesta del huevo, cuando típicamente el macho aporta más material del nido y obtiene cópulas en repetidas ocasiones en un corto plazo. Igualmente el despliegue de conductas de construcción de nido tiene un papel notable durante los encuentros agonísticos, y puede representar un símbolo de dominancia (Nelson 1978).

Procedimiento experimental

Se capturaron 90 machos que ya tenían una pareja. Se consideró pareja a una hembra y un macho que permanecían junto a un nido sin huevos durante el momento de la captura, que se realizó durante la noche para disminuir la perturbación debida a la manipulación. Las capturas se hicieron mediante la técnica de “lampareo”, que consiste en deslumbrar al ave mientras se encuentra perchada (Torres y Velando 2003 y 2005). A cada macho se le colocó una anilla de plástico numerada en la pata derecha, y se marcó con plumón indeleble negro en el pecho el número de la anilla correspondiente con el fin de facilitar su identificación durante las observaciones de conducta. Para disminuir la perturbación las hembras no fueron capturadas. Debido a que los bobos cafés durante la noche no

duermen siempre sobre o junto a su nido, es posible que algunos de los machos capturados no pertenecieran al nido más cercano donde fueron capturados. Por ello, para los análisis solo se incluyeron los nidos donde el macho y la hembra estuvieron cortejando juntos en el nido al día siguiente. Los nidos de los machos capturados se marcaron con banderas numeradas y fueron asignados aleatoriamente a un grupo control (N=40) o a un grupo aumentado (N=50). Al día siguiente de la captura, los nidos del grupo aumentado fueron levantados procurando no deshacer su estructura y para aumentar su altura, debajo de ellos, se colocaron aproximadamente 10 cm de hojas de macollos de las dos especies más comunes y más usadas en la construcción del nido del bobo café en Isla Larga (*Tripsacum dactyloides* y *Cyperus lygularis*). El macollo extra que se aportó a los nidos fue colectado en zonas alejadas de los sitios de anidación, para evitar disminuir la disponibilidad de material de los nidos del vecindario. Los nidos del grupo control se levantaron y se regresaron a su lugar de origen sin modificar la altura del nido, de manera que fueron tratados de forma similar que los nidos aumentados. En cada nido se midió con un flexómetro (± 1 cm) el diámetro mayor (N = 90 nidos) y menor (N = 86), la altura mayor (N = 90) y menor (N = 86), y la profundidad de cuenco (N = 90) antes y después de la manipulación (los nidos control se midieron sólo en una ocasión) y se contó el número de plumas que tenían (Figura 1). Las manipulaciones de los nidos se realizaron de las 13:00 a las 15:00 hrs, que es cuando hay menos actividad de cortejo en la colonia. Todos los nidos se monitorearon diariamente para registrar el día de puesta del primer huevo.



Figura 1. Ejemplo de nido aumentado antes y después de su modificación. Se indican las variables medidas para estimar la dimensión del nido.

Observación de Conducta

Para evaluar si el tamaño del nido afecta la conducta de cortejo de la hembra se realizaron observaciones de los 90 nidos manipulados. Todos los registros de conducta se realizaron entre el 16 y 22 de julio. Los registros de conducta se llevaron a cabo el mismo día de la manipulación del nido, de las 17:00 a las 20:00 hrs, que es cuando hay más actividad de cortejo en la colonia. Los registros de conducta fueron realizados por seis observadores que se ubicaron a una distancia aproximada de 5 metros de los nidos focales. Cada observador registró la conducta de al menos 3 parejas simultáneamente con ayuda de binoculares, para poder leer las anillas y las marcas en el pecho. Se registró la frecuencia absoluta de las siguientes conductas: **aporte de material de nido**, cuando el macho o la hembra presentan material del nido a su pareja; **arreglo de material de nido**, cuando el macho o la hembra movían material del nido sin mostrarlo a su pareja; **“sky pointing”**, cuando el macho apuntaba con su pico al cielo y eleva levemente la cola; **paseos**, cuando el macho o la hembra caminan con un andar “elegante”, con la cabeza erguida y el cuello ligeramente girado; **picos**, cuando había contacto de picos dentro de la pareja; **vocalizaciones**, cuando el macho o la hembra emiten una vocalización estereotipada hacia su pareja (descripción detallada en Nelson, 2005). Se registró también la frecuencia absoluta de **cópulas o intentos de cópula** cuando el macho subió al dorso de la hembra e

intentó o logró establecer contacto entre cloacas. Para el análisis estadístico estas dos variables las unimos en una sola debido a que la frecuencia de estos comportamientos es baja. Con el fin de estimar el tiempo de permanencia del macho y la hembra en el nido se realizaron registros de barrido cada 5 minutos anotando la presencia o ausencia de los individuos focales.

Confiabilidad entre observadores

Antes de iniciar formalmente los registros de conducta se realizaron pruebas de confiabilidad entre los observadores (Martin y Bateson 1991). Las confiabilidades consistieron en el registro simultáneo e independiente de la conducta de cortejo de una misma pareja focal por al menos 2 observadores. Las confiabilidades entre observadores se consideraron adecuadas cuando la correlación entre los registros de dos observadores fue mayor al 90% (Correlaciones de Pearson; todas las correlaciones $\geq r = 0.99$, $P = 0.002$).

Análisis estadístico

Para los análisis las conductas se agruparon en (1) conductas relacionadas con la construcción del nido (aporte de material de nido y arreglo del material), a las que llamaremos de aquí en adelante **construcción de nido**, y (2) conductas de exhibición y reconocimiento de pareja (“sky pointing”, paseos, picos y vocalizaciones), a las que llamaremos **cortejo**. Se calculó la tasa de construcción de nido y la tasa de cortejo dividiendo la frecuencia de las conductas entre el tiempo en minutos que pasó en el territorio el macho o la hembra durante el periodo de observación, respectivamente. De los 90 nidos manipulados sólo se analizó la conducta de cortejo de 35 nidos (17 nidos controles y 18 nidos aumentados), debido a que solo en esta submuestra el macho o la hembra, estuvieron presentes por lo menos cinco minutos durante el periodo de observación (presencia del macho: 78.57 ± 57.00 , rango 5-195 minutos; presencia de la hembra: 57.00 ± 54.94 , rango 5-195 minutos). Se incluyeron los registros de 5 minutos o

más tiempo de permanencia debido a que el tiempo que la hembra o el macho estuvieron presentes, aún cuando fuera bajo, no parece sesgar la tasa de conducta calculada. El tiempo que los machos y las hembras focales estuvieron en el territorio durante las observaciones no se relacionó con la tasa de cortejo (Regresión lineal: machos $r = 0.06$, $P = 0.13$; hembras $r = 0.05$, $P = 0.18$), la tasa de construcción de nido (machos $r = 0.03$, $P = 0.26$; hembras $r = 0.0001$, $P = 0.96$), o la frecuencia de cópulas ($r = 0.0001$, $P = 0.96$; ver análisis de posibles datos influyentes en Apéndice 1-Tabla 1).

El efecto de la manipulación del tamaño del nido sobre el tiempo que el macho, la hembra o la pareja pasaron en el territorio, la conducta de construcción de nido del macho y la conducta de cortejo de la hembra se analizaron mediante modelos lineales generales con distribución normal (GLM, por sus siglas en inglés; Grafen y Hails 2002). Ya que los residuales de la conducta de cortejo del macho y la conducta de construcción de nido de las hembras no tenían una distribución de error conocida, se analizaron mediante GLMs, cuyos parámetros fueron obtenidos mediante cuasi-verosimilitud (Littell *et al.* 2002). Debido a que es esperable que las tasas de cortejo y construcción de nido de las hembras estén relacionadas con las tasas de cortejo y construcción de nido de los machos, los análisis de las hembras incluyeron además del factor tratamiento (control y aumentado), la conducta del macho como una covariable. El efecto del tratamiento sobre la frecuencia de cópulas fue analizado utilizando un modelo lineal generalizado con una distribución de error Poisson y una función de enlace log (Dodson 2002; Littell *et al.* 2002). Se repitieron los análisis de cortejo, construcción de nido de las hembras, y frecuencia de cópulas sólo con las parejas que establecieron una puesta.

El efecto de la manipulación del tamaño del nido en la fecha de puesta y la probabilidad de establecer una puesta se analizó en las 90 parejas mediante GLMs con una distribución de error normal en el primer caso y con una distribución de error binomial y una función de enlace logit en el segundo caso (Dodson 2002; Littell *et al.* 2002).

RESULTADOS

Descripción del tamaño de los nidos

Los nidos del bobo café en Isla Larga muestran una considerable variación natural en sus dimensiones (diámetro mayor 58.65 ± 10.85 , rango 33-85 cm; altura mayor 5.70 ± 2.97 , rango 1-14.5cm; profundidad 3.36 ± 1.36 , rango 1-7 cm, N = 90 nidos; diámetro menor 49.12 ± 10.26 , rango 28-76 cm; altura menor 2.19 ± 1.87 , rango 0-8 cm, N = 86 nidos). Sin embargo, los nidos presentan más variación en su altura (coeficientes de variación: diámetro mayor 18.50%; diámetro menor 20.89%; altura mayor 52.16%; altura menor 85.58%; profundidad 40.45%). En todos los casos los nidos se construyen con hojas de macollo (*Tripsacum dactyloides*). Además, el 82% de los nidos presentaban plumas, como las que recubren su cuerpo y plumas de vuelo (número promedio de plumas por nido 5.05 ± 5.57 , rango 0-25, N= 90 nidos). Las plumas se encuentran sobre el nido, tanto en el cuenco como en la superficie, sin parecer haber sido entretejidas.

Experimento

Antes de la manipulación no se encontraron diferencias en el tamaño de los nidos de los grupos control y aumentado (diámetro mayor $t = -1.31$, $P = 0.19$; diámetro menor $t = -0.39$, $P = 0.69$, N = 84; altura mayor $t = 0.17$, $P = 0.85$; U de Mann-Whitney: altura menor $Z = -0.33$, $P = 0.74$, N = 84; profundidad de cuenco $Z = -1.05$, $P = 0.29$, N = 88). Sin embargo, después de la manipulación los nidos en el grupo aumentado fueron en promedio tres veces más altos que los nidos del grupo control (altura mayor de los nidos control 5.62 ± 2.86 , rango 1-15 *versus* altura mayor de los nidos aumentados 15.27 ± 3.68 , rango 10.5-26; altura menor de los nidos control 2.26 ± 1.90 , 0-8 *versus* altura menor de los nidos aumentados 10.75 ± 3.21 , 10-21; Prueba de t para altura mayor $t = -13.24$, $P = 0.000$, N = 88; U de Mann-Whitney: altura menor $Z = -7.59$, $P = 0.000$, N = 84). Después de la manipulación, las medidas de diámetro y profundidad no difirieron entre los nidos

controles y aumentados (diámetro mayor $t = -0.07$, $P=0.94$, $N = 88$; diámetro menor $t = -0.98$, $P = 0.32$, $N = 84$; profundidad de cuenco $t = -0.64$, $P = 0.51$, $N = 88$). Igualmente, en los nidos en que se realizaron las observaciones de conducta, después de la manipulación sólo la altura de los nidos controles y aumentados fue significativamente diferente (altura mayor $t = -7.82$, $P = 0.000$; altura menor $Z = -4.39$, $P = 0.000$; diámetro mayor $t = 0.15$, $P = 0.87$; diámetro menor $Z = -1.01$, $P = 0.31$; profundidad $t = -0.98$, $P = 0.33$; $N = 35$ nidos).

Efecto de la manipulación en la conducta del macho

El tiempo que el macho estuvo presente en el territorio no difirió entre los individuos del grupo control y aumentado ($F_{(1,34)} = 1.34$, $P = 0.25$). Sin embargo, los machos del grupo aumentado tuvieron una tasa de cortejo 50% mayor, que los machos del grupo control ($\chi^2 = 3.99$, $P = 0.04$; Figura 2). Los machos del grupo aumentado tendieron a realizar tasas más altas de construcción de nido respecto a los machos del grupo control, los machos del grupo aumentado tuvieron una tasa de construcción del nido 61% mayor que los machos del grupo control ($F_{(1,34)} = 4.13$, $P = 0.053$; Figura 3).

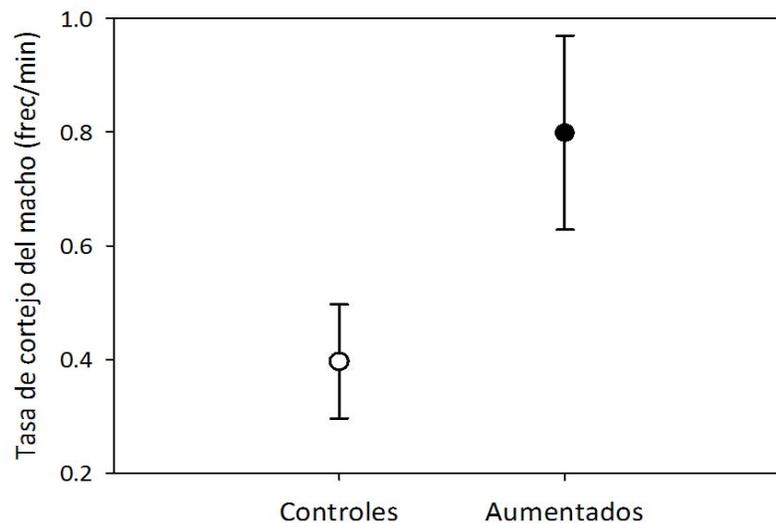


Figura 2. Tasa de cortejo (frecuencia/min) de los machos en los grupos control ($N=17$) y aumentado ($N=18$). Se muestran los promedios \pm EE.

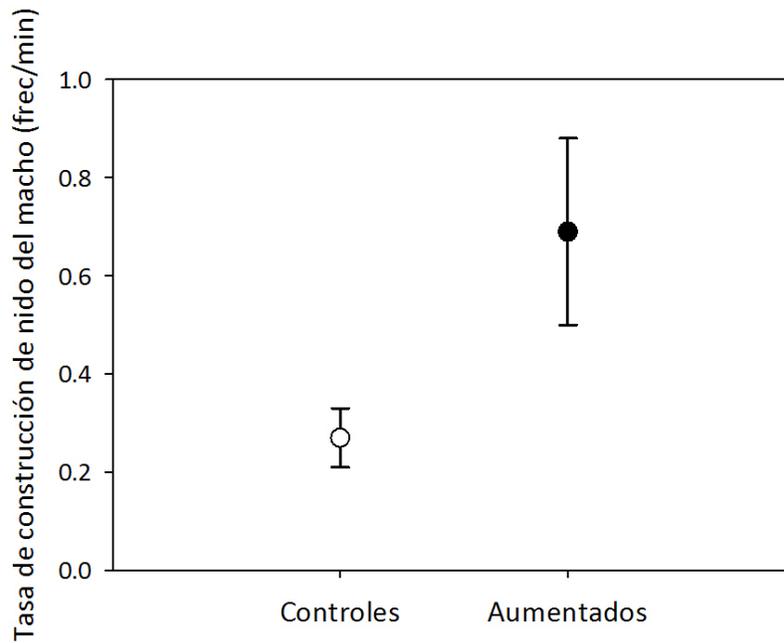


Figura 3. Tasa de construcción de nido (frecuencia/min) de los machos en los grupos control (N=17) y aumentado (N=18). Se muestran los promedios \pm EE.

Efecto de la manipulación en la conducta de la hembra

Las hembras del grupo aumentado permanecieron 57% más tiempo en el territorio que las hembras del grupo control ($F_{(1,34)} = 4.44$, $P = 0.04$; Figura 4). La presencia de las hembras de ambos grupos en el territorio se relacionó positivamente con la presencia del macho ($F_{(1,34)} = 3.86$, $P = 0.05$; interacción tratamiento-presencia del macho: $F_{(1,34)} = 0.14$, $P = 0.70$). No se detectaron diferencias en el tiempo que estuvieron presentes ambos miembros de la pareja juntos en el nido entre los grupos control y aumentado ($F_{(1,34)} = 0.87$, $P = 0.35$).

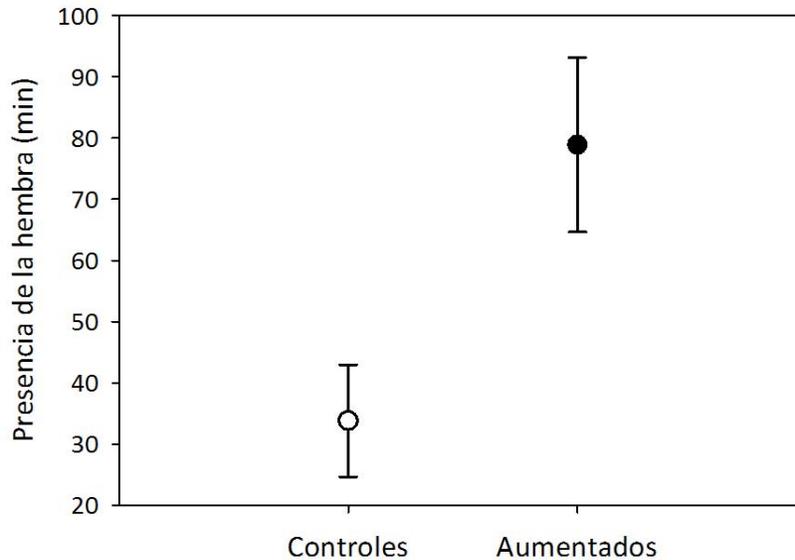


Figura 4. Presencia de las hembras (min) en el nido en los grupos control (N=17) y aumentado (N=18). Se muestra promedio \pm EE.

No se encontraron diferencias en la tasa de cortejo de hembras en los grupos control (0.65 ± 0.15) y aumentado (0.58 ± 0.15) ($F_{(1,34)} = 0.43$, $P = 0.51$), aunque en los dos grupos la tasa de cortejo de las hembras se relacionó positivamente con la tasa de cortejo de los machos ($F_{(1,34)} = 28.20$, $P = <0.0001$; interacción tratamiento-cortejo del macho: $F_{(1,34)} = 1.57$, $P = 0.22$). Cuando se considero la tasa de construcción de nido de los machos, las hembras del grupo control tuvieron tasas de construcción de nido (0.18 ± 0.11) más altas que las hembras del grupo aumentado (0.13 ± 0.05) (tratamiento: $\chi^2 = 0.02$, $P = 0.87$; tasa de construcción de nido del macho: $\chi^2 = 10.16$, $P = 0.001$; interacción tratamiento*tasa de construcción de nido del macho: $\chi^2 = 4.77$, $P = 0.02$; Figura 5). Debido a que la frecuencia de conductas aumenta al acercarse la fecha de puesta repetimos los análisis usando solo la muestra de parejas que establecieron una puesta (7 controles y 10 aumentadas). No encontramos diferencias en la tasa de cortejo entre las hembras del grupo control (0.86 ± 0.32) y aumentado (0.68 ± 0.23) (tratamiento $F = 0.21$, $P = 0.65$, días previos a la puesta $F = 0.02$, $P = 0.88$, cortejo del macho $F = 14.26$, $P = 0.002$, tratamiento*cortejo del macho $F = 3.98$, $P = 0.06$). Se obtuvo un resultado similar de la

tasa de construcción de nido de las hembras de las parejas que establecieron una puesta, las hembras del grupo control tuvieron tasas de construcción de nido mayores (0.33 ± 0.27) que las hembras del grupo aumentado (0.18 ± 0.09) cuando sus parejas tuvieron tasas de construcción de nido más altas (tratamiento $F = 0.82$, $P = 0.38$, días previos a la puesta $F = 1.60$, $P = 0.22$, construcción de nido del macho $F = 11.64$, $P = 0.005$, tratamiento*construcción de nido del macho $F = 0.21$, $P = 0.01$).

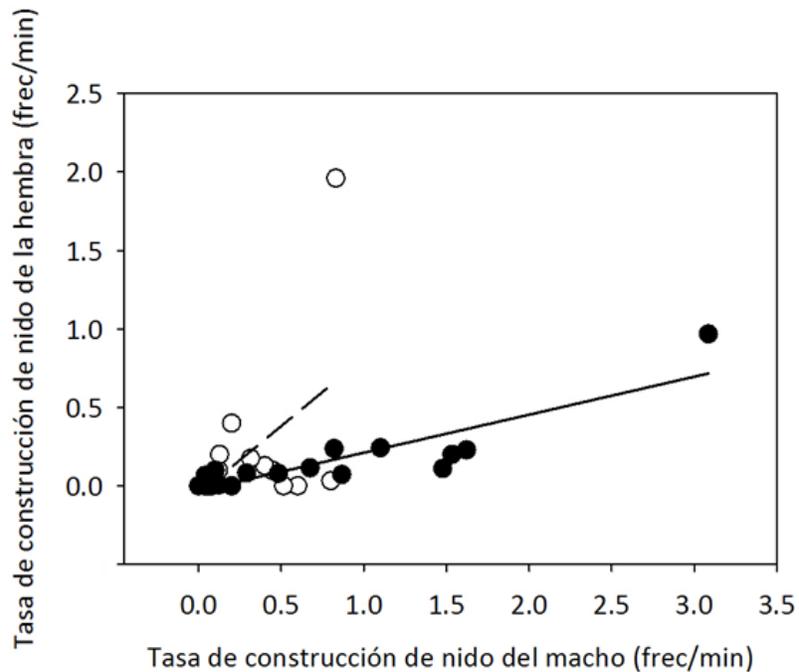


Figura 5. Tasa de construcción de nido de las hembras (frecuencias/min) en relación con la tasa de construcción de nido de los machos (frecuencias/min) en los grupos control (N=17) (símbolos abiertos, línea punteada) y aumentado (N=18) (símbolos cerrados, línea sólida).

La frecuencia absoluta de cópulas no fue diferente entre las parejas de los nidos control (0.65 ± 0.24) y aumentado (1.11 ± 0.34) ($\chi^2 = 2.16$, $P = 0.14$), pero se relacionó positivamente con la tasa de construcción de nido de los machos ($\chi^2 = 4.80$, $P = 0.02$). A pesar de que el punto más extremo no es un punto influyente estadísticamente (3.08 en Apéndice1, Tabla1; Distancia de Cook < 1), al repetir el análisis sin este punto la relación desapareció ($\chi^2 = 1.30$, $P = 0.25$). Sin embargo, cuando se repitió el análisis usando solo las

parejas que establecieron una puesta, la frecuencia de cópulas aumentó con la tasa de cortejo de los machos en ambos grupos, pero fue mayor en las parejas del grupo aumentado que en las controles solo cuando la tasa de cortejo de los machos fue baja, aunque las diferencias fueron sólo marginales para la interacción entre tratamiento y cortejo (tratamiento $\chi^2 = 2.49$, $P = 0.11$, días previos a la puesta $\chi^2 = 13.01$, $P = 0.0003$, cortejo del macho $\chi^2 = 7.24$, $P = 0.007$, tratamiento*cortejo del macho $\chi^2 = 3.48$, $P = 0.062$).

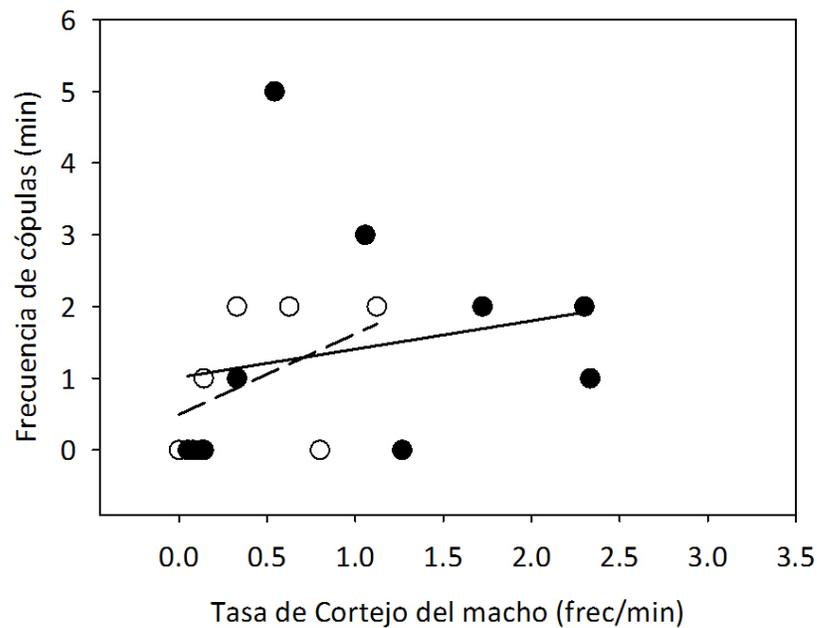


Figura 6. Frecuencia de cópulas (min) de las parejas que establecieron una puesta en relación con la tasa de cortejo de los machos (frecuencia/min) en los grupos control (N=7) (símbolos abiertos, línea punteada) y aumentado (N=10) (símbolos cerrados, línea sólida).

Efecto de la altura del nido en la probabilidad de puesta y fecha de puesta

De las 90 parejas únicamente 43 establecieron una puesta, 20 controles y 23 aumentados. No se encontraron diferencias en la probabilidad de establecer una puesta entre los grupos control y aumentado ($\chi^2 = 0.14$, $P = 0.70$). De igual forma no hubo diferencias en la fecha de puesta del grupo control (191.10 ± 20.99) y aumentado (188.00 ± 16.80 ; $F_{(1,42)} = 0.30$, $P = 0.58$).

DISCUSIÓN

En este estudio evaluamos experimentalmente si la variación en la altura, una de las características más variables del nido, es un indicador que las hembras usan para evaluar a su pareja en el bobo café. Contrario a lo esperado, las hembras del grupo aumentado no difirieron en sus tasas de cortejo, en la probabilidad de establecer una puesta ni en las fechas de puesta. Sin embargo, comparadas a las hembras del grupo control, las hembras del grupo aumentado tuvieron tasas de construcción de nido más bajas, pasaron más tiempo junto al nido y tendieron a aumentar su frecuencia de cópulas. En este trabajo nos planteamos evaluar el posible papel de la variación en la altura del nido como un indicador que las hembras usan para evaluar a los machos, sin embargo, la manipulación de la altura del nido influyó en la conducta del macho. Los machos del grupo aumentado tuvieron tasas mayores de cortejo y construcción del nido comparado con los machos controles.

La manipulación de la altura de los nidos no resultó en un incremento en el tiempo de permanencia del macho en el nido, pero si en su conducta de cortejo y de construcción de nido. Varias hipótesis no excluyentes podrían explicar el cambio en la conducta de los machos. Primero, si los nidos más grandes son atractivos para las hembras, los machos podrían aumentar su actividad de cortejo y construcción del nido promoviendo que las hembras dirijan su atención a este rasgo (hipótesis de señales múltiples redundantes, revisión en Candolin 2003). Segundo, un incremento en el tamaño de los nidos podría ser un indicador para los machos de que sus parejas han incrementado su actividad de construcción ya sea porque son hembras que están cercanas a la puesta y por lo tanto en su periodo fértil y/o porque son hembras de buena calidad dispuestas a invertir en su reproducción actual, lo que desencadenaría una mayor inversión de los machos en el cortejo y construcción del nido para aparearse con estas hembras. A pesar de que en promedio las hembras participan menos en la construcción del nido que los machos (del

total de la actividad de construcción del nido que registramos el 17% lo realizaron las hembras y el 83% los machos), es posible que, la actividad de construcción del nido de las hembras varíe en función de la calidad o momento reproductivo de ésta (ej. Tomas *et al.* 2006; Mainwaring y Hartley 2009). Tercero, es posible que un repentino incremento en el tamaño del nido sea percibido como el resultado de la actividad de un macho rival, por lo que el macho focal incrementaría su conducta de cortejo y construcción de nido, para mostrar a la hembra su calidad y afianzar su lazo de pareja. Finalmente, es posible que el arreglo del material del nido tras la manipulación experimental no haya sido adecuado y los machos invirtieran más tiempo en su reacomodo. Aunque desconocemos las razones por las cuales los machos modificaron su conducta, los resultados indican claramente que los machos son capaces de percibir cambios en la altura de sus nidos, y ante un aumento en esta característica del nido responden incrementando su actividad de cortejo y construcción.

Las hembras de los grupos control y aumentado de todas las parejas observadas no difirieron en sus tasas de cortejo, pero si en sus tasas de construcción de nido. Las hembras del grupo control presentaron tasas de construcción de nido más altas que las hembras del grupo aumentado, a pesar de que los machos en el grupo aumentado incrementaron sus conductas de cortejo y de construcción del nido y típicamente, las tasas de las conductas durante el cortejo de machos y hembras se correlacionan positivamente (ej. Beamonte-Barrientos 2005). Es posible que ante un nido grande (que podría indicar que la construcción está completa), las hembras disminuyan en particular su actividad relacionada con la construcción del nido y ahorren energía para la puesta de huevos. En este sentido, las hembras podrían beneficiarse al elegir permanecer con machos que poseen nidos grandes. Por otra parte, las hembras del grupo aumentado pasaron más tiempo junto al nido que las hembras controles. Es posible que en el bobo café, la respuesta de las hembras a un nido más grande sea incrementar el tiempo que pasan junto al nido y no incrementar su cortejo. En algunas especies se ha visto que al acercarse la fecha de puesta la hembra pasa más tiempo cerca del nido (ej. Fitch y Shugart

1984; Osorio-Beristain y Drummond 1998), lo que sugiere que el hecho de que las hembras del grupo experimental incrementaran el tiempo en el nido podría aumentar la probabilidad de establecer una puesta. De cualquier forma, en nuestro estudio, debido a que los machos incrementaron su conducta de cortejo y construcción de nido en el grupo aumentado, no podemos discernir si las hembras permanecieron más tiempo en los nidos debido al aumento en la altura del nido, al incremento en la conducta del macho o a ambos.

Nelson (1978) sugirió que en el bobo café la frecuencia de cópulas se asocia a las tasas de conductas de cortejo y particularmente a las tasas de construcción de nido. En nuestro estudio, en la muestra total de parejas observadas la relación de la tasa de cortejo y de construcción de nido con la frecuencia de cópulas es poco robusta, y no encontramos diferencias en la frecuencia de cópulas entre las parejas del grupo aumentado y las parejas del grupo control, aún cuando los machos del grupo aumentado presentaron mayores tasas de cortejo y construcción del nido que los machos control. Sin embargo, cuando analizamos la muestra de parejas que establecieron una puesta, es decir, las parejas para las que pudimos determinar posteriormente que tan lejos estaban de la fecha de puesta (es decir el número de días previos a la puesta), encontramos una interacción marginalmente significativa entre el tratamiento y la conducta del macho. Cuando la tasa de cortejo de los machos fue baja, la frecuencia de cópulas fue mayor en el grupo experimental que en el control, pero no así cuando la tasa de cortejo del macho fue alta. Si las hembras pueden evaluar diferentes o varias señales, dependiendo del contexto, (**hipótesis de las señales múltiples**; ver más abajo), cuando el cortejo de los machos es bajo, es posible que las hembras dirijan su atención a otro atributo o indicador del macho que le permita evaluarlo de forma adecuada. Bajo este escenario las hembras podrían evaluar alguna característica del nido más que la conducta de su pareja. Este resultado deberá confirmarse en estudios futuros con un tamaño de muestra más grande.

Ni la probabilidad de establecer una puesta ni la fecha de puesta difirió entre las parejas del grupo control y aumentado. Es posible que la dificultad de detectar

diferencias en la probabilidad y fecha de puesta entre los grupos se deba a que hubo una amplia variación entre la fecha en que se llevó a cabo la manipulación y la fecha del establecimiento de las puestas de las parejas del grupo control (21.50 ± 19.55) y aumentado (17.00 ± 15.25). El tamaño del nido parece ser muy dinámico ya que su tamaño está relacionado con la actividad de la pareja y con la actividad de otros coespecíficos: en el bobo café los machos continuamente roban material de nido a sus vecinos más cercanos (observación personal). Por lo tanto, el efecto de nuestra manipulación en la decisión de establecer una puesta pudo haber sido muy reducido en aquellas hembras que aun estaban lejos de su periodo fértil.

Debido a que ambos miembros de la pareja respondieron a la modificación en la altura del nido, es posible que el nido funcione como un indicador de calidad para ambos sexos y que tanto la hembra como el macho evalúen a sus parejas en función de este atributo (**hipótesis de la selección sexual mutua**). Aunque típicamente los ornamentos extravagantes son expresados en los machos, hay numerosas aves donde ambos sexos presentan ornamentación (ej. Devlin y Burley 2003; Kraaijeveld *et al.* 2004, 2007). Tradicionalmente la expresión de ornamentos en las hembras era explicada como una correlación genética de la selección actuando sobre los rasgos de los machos (i.e., ambos poseen información genética para la expresión del rasgo) (Darwin 1971). Sin embargo, existe cada vez más evidencia de que la expresión de ornamentos femeninos está relacionada con la condición de la hembra, la resistencia a parásitos y la supervivencia de las crías (Potti y Merino 1996; Roulin *et al.* 2001; Velando *et al.* 2001; Jawor *et al.* 2004) y es favorecida por la preferencia de los machos (Arnold *et al.* 2002; Pilastro *et al.* 2003; Velando y Torres 2003; Griggio *et al.* 2005). En especies socialmente monógamas con cuidado biparental obligado los atributos de calidad que evalúan los individuos de una pareja podrían ser los mismos en machos y en hembras ya que ambos miembros desempeñan un papel similar en la reproducción (Andersson 1994; Amundsen 2000; Kraaijeveld *et al.* 2007). En este escenario, es esperable que exista elección de pareja mutua basada en atributos que permitan evaluar la calidad parental de la pareja. En

algunas especies de aves marinas también se ha demostrado que ocurre elección mutua (ej. Jones y Hunter 1993, 1999; Torres y Velando 2005), y el bobo café es un buen candidato, ya que es socialmente monógamo y ambos padres invierten en el cuidado de las crías durante un periodo de tiempo muy largo (Nelson 1978). Además, tanto la hembra como el macho invierten en la construcción del nido.

Nuestros resultados sugieren que las hembras (y posiblemente ambos miembros de la pareja) evalúan más de una señal (ej. tamaño y/o contribución a la construcción del nido, cortejo y apariencia física) al momento de elegir una pareja. El hecho de que los machos expresen varias señales simultáneas puede explicarse bajo la hipótesis de los mensajes múltiples en donde cada caracter provee información acerca de diferentes aspectos de calidad, o bien bajo la hipótesis de las señales redundantes en donde la misma información de calidad se repite en los distintos ornamentos (Moller y Pomiankowski 1993). En cualquiera de los dos casos, el uso de ornamentos múltiples en la selección de pareja refuerza la honestidad de las señales, ya que hace más difícil que individuos de baja calidad expresen varias señales al mismo tiempo (Zahavi 1975), haciendo así más confiable la elección y reduciendo los costos asociados a los errores en la elección de pareja (Candolin 2003). Los machos de bobo café presentan diversos atributos que podrían estar sujetos a selección sexual, como por ejemplo la coloración tegumentaria de la cara, las patas y el pico, el plumaje blanquecino de la cabeza y la garganta, el cortejo ritualizado y la construcción de nido. Es posible que las hembras utilicen todos estos atributos en su conjunto a la hora de elegir a su pareja.

En conclusión, nuestra manipulación experimental tuvo un efecto en la conducta de cortejo y construcción de nido de los machos, en la permanencia de las hembras en los nidos, en la conducta de construcción de nido de las hembras y en la frecuencia de cópulas. Sin embargo, estos efectos no se reflejaron claramente en las decisiones reproductivas inmediatas de las hembras, como son la probabilidad de puesta y la fecha de puesta de los huevos. En conjunto, los resultados sugieren que la altura del nido podría funcionar como un indicador mutuo que podría favorecer la evaluación de la pareja. En estudios futuros sería necesario evaluar otros indicadores de la inversión reproductiva de las hembras y los machos en función de las características del nido.

LITERATURA CITADA

- Álvarez, E., y E. Barba. 2008. *Nest quality in relation to adult bird condition and its impact on reproduction in Great Tits Parus major*. Acta Ornithologica 43: 3-9.
- Amundsen, T. 2000. *Why are female birds ornamented?* Trends in Ecology and Evolution 15(4): 149-155.
- Andersson, M. 1986. *Evolution of condition –Dependent sex ornaments and mating Preferences: Sexual Selection Based on Viability Differences*. Evolution 40(4): 804-816.
- Andersson, M. 1994. *Sexual selection*. Princeton University, New Jersey. 599 pp.
- Arnold, K. E., I. P. F. Owens, y N. J. Marshall. 2002. *Fluorescent signaling in parrots*. Science 295: 92.
- Barber, I., D. Nairn y F. Huntingford. 2001. *Nest as ornaments: revealing construction by male sticklebacks*. Behavioral Ecology 12(4): 390-396.
- Beamonte-Barrientos, R. 2005. *¿Ajustan las hembras su inversión en la puesta en relación al color de las patas del macho?* Tesis de Licenciatura. Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México. México, 45 pp.
- Borgia, G. 1985. *Bower quality, number of decorations, and mating success of male satin bowerbirds (Ptilonorhynchus violaceus): an experimental analysis*. Animal Behaviour 33:266-271
- Borgia, G. S. Pruett-Jones y M. Pruett-Jones. 1985. *The evolution of bower-building and the assessment of male quality*. Z. Tierpsychol 67: 225-236.
- Candolin U. 2003. *The use of multiple cues in mate choice*. Biological Reviews 78: 575-595.

- Ceyca, J.P. 2007. *Ecología reproductiva del pájaro bobo café (Sula leucogaster) en Morros de Potosí, Guerrero, durante la temporada de anidación*. Tesis de Maestría. Posgrado en Ciencias en Ecología Marina, Centro de Investigación Científica y de Educación Superior de Ensenada, Baja California, México. 82 pp.
- Cohen, E., 1988. *La reducción de la nidada en el bobo café (Sula leucogaster nesiones, Heller y Snodgrass 1901)*. Tesis de Licenciatura. Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México. México, 83 pp.
- Collias, N. y E. Collias. 1984. *Nest Building and Bird Behavior*. Princeton, New Jersey: Princeton University Press.
- Collias, N. E. y J. K. Victoria. 1978. *Nest and mate selection in the village weaverbird (Ploceus cucullatus)*. *Animal Behaviour* 26: 470-475.
- CONANP-SEMARNAT. 2007. *Programa de Conservación y manejo Parque Nacional Islas Marietas*. México, 159 pp.
- Cook, D. 1977. *Detection of influential observation in linear regression*. *Technometrics* 19(1): 15-18.
- Cunningham, E. y T. Birkhead, 1998. *Sex roles and sexual selection*. *Animal Behaviour*, 56:1311-1321.
- Darwin, C. 1859 (1998). *On the Origin of Species*. Oxford University. 439 pp.
- Darwin, C. 1871 (1981). *The descent of man, and selection in relation to sex*. Princeton University. 475 pp.
- Dawkins, R. 1982. *The extended phenotype. The gene as the unit of selection*. Freeman and Company, San Francisco. 307 pp.

- De Neve, L. J. Soler, M. Soler y T. Pérez. 2004. *Nest size predicts the effect of food supplementation to magpie nestlings on their immunocompetence: an experimental test if nest size indicating parental ability*. Behavioral Ecology 15(6): 1031-1036.
- De Neve, L., y J. Soler. 2002. *Nest-building activity and laying date influence female reproductive investment in magpies: an experimental study*. Animal Behaviour, 63: 975-980.
- Devlin, J. y N. Tyler. 2003. *Mate choice for multiple ornaments in the California quail, Callipepla californica*. Animal Behaviour 65: 69-81.
- Dobson, A. 2002. *An introduction to generalized linear models*. Second Edition. Chapman y Hall/CRC, USA. Pp. 225.
- Doucet, S. y R. Montgomerie. 2003. *Multiple sexual ornaments in satin bowerbirds: ultraviolet plumage and bowers signal different aspects of male quality*. Behavioral Ecology 14(4):503-509.
- Dugatkin, L. A. 2009. *Principles of animal behavior*. Norton, New York. 641 pp.
- Evans, M. 1997. *Nest building signals male condition rather than age in wrens*. Animal Behaviour 53: 749-755.
- Fargallo, J. León, A. Potti, J. 2001. *Nest-maintenance effort and health status in chinstrap penguins, Pygoscelis Antarctica: the functional significance of stone-provisioning behavior*. Behavioral Ecology and Sociobiology 50:141-150
- Fitch, M. y G. Shugart. 1984. *Requirements for a mixed reproductive strategy in avian species*. The American Naturalist 124(1): 116-126.
- Folstad, I. y A. Karter. 1992. *Parasites, Bright Males, and Immunocompetence Handicap*. The American Naturalist 139 (3):603-622.

- Gill, F. 1995. *Ornithology*. Freeman and Company, USA, 766 pp.
- Gill, S. y B. Stutchbury. 2005. *Nest building is an indicator of parental quality in the monogamous neotropical buff-breasted wren (Thryothorus leucotis)*. The American Ornithologists' Union 122(4): 1169-1181.
- Grafen A. y R. Hails. 2002. *Modern Statistics for the life sciences*. Oxford University Press. 351 pp.
- Griggio, M., F. Valera, A. Casas, y A. Pilastro. 2005. *Males prefer ornamented females: a field experiment of male choice in the rock sparrow*. Animal Behaviour 69: 1243-1250.
- Hamilton, W. y Zuk, M. 1982. *Heritable true fitness and bright birds: A role for parasites?* Science 218(4570):384-387.
- Hansell, M. 2005. *Animal Architecture*. Oxford Animal Biology Series, Oxford University Press, New York. Pp. 322.
- Hoi, H., B. Schleicher y F. Valera. 1996. *Nest size variation and its importance for mate choice in penduline tits, Remiz pendulinus*. Animal Behaviour 51: 464-466.
- Hoi, H., R. Václav y D. Slobodova. 2003. *Postmating sexual selection in house sparrows: can females estimate "good fathers" according to their early parental effort?* Folia Zool 52(3):299-308.
- Jawor, J. M., N. Gray, S. M. Beall, y R. Breitwisch. 2004. *Multiple ornaments correlate with aspects of condition and behaviour in female northern cardinals Cardinalis cardinalis*. Animal Behaviour 67:875-882.
- Jawor, J. S. Linville, S. Beall y R. Breitwisch. 2003. *Assortative mating by multiple ornaments in northern cardinals (Cardinalis cardinalis)*. Behavioral Ecology 14(4): 515-520.

- Jawor, J. y R. Breitwisch. 2004. *Multiple ornaments and sexual selection in a socially monogamous passerine, the northern cardinal (Cardinalis cardinalis)*. *Ethology* 110(2): 113-126.
- Johnstone, R. 1995. *Honest Advertisement of multiple qualities using multiples signals*. *Journal Theoretical Biology* 177:87-94.
- Jones, I. y F. Hunter. 1993. *Mutual sexual selection in a monogamous seabird*. *Nature* 362: 238-239.
- Jones, I. y F. Hunter. 1999. *Experimental evidence for mutual inter- and intrasexual selection favouring a crested auklet ornament*. *Animal Behaviour* 57:521-528.
- Kotiaho, J. 2001. *Costs of sexual traits: a mismatch between theoretical considerations and empirical evidence*. *Biological Reviews of the Cambridge Philosophical Society* 76: 365-376.
- Kraaijeveld, K., F. Kraaijeveld-Smit y J. Komdeur. 2007. *The evolution of mutual ornamentation*. *Animal Behaviour* 74: 657-677.
- Kraaijeveld, K., J. Gregurke, C. Hill, J. Komdeur y R. A. Mulder. 2004. *Mutual ornamentation, sexual selection, and social dominance in the black swan*. *Behavioural Ecology* 15: 380-389.
- Littell, R., W. Stroup y R. Freund. 2002. *SAS for linear models*. Fourth Edition. SAS Institute Inc., USA. Pp. 465.
- López-Rull, I. y D. Gil. 2009. *Do female spotlee starlings Sturnus unicolor adjust maternal investment according to male attractiveness?* *Journal of Avian Biology* 40: 254-262.

- Magaña, S. 1992. *La sincronía reproductiva del bobo café Sula leucogaster nesiones frente a la depredación de sus crías por la culebra falso coralillo Lampropeltis triangulum nelson*. Tesis de Licenciatura. Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México, México.
- Mainwaring, M. y I. Hartley. 2009. *Experimental evidence for state-dependent nest weight in the blue tit, Cyanistes caeruleus*. Behavioural Processes 81:144-146.
- Martin, P. y P. Bateson. 1991. *La medición del comportamiento*. Alianza, Madrid. 237 pp.
- Metz, M., G. Klump y T. Friedl. 2009. *Male nest-building behavior and mating success in the red bishop (Euplectes orix)*. Behaviour 146: 771-794.
- Møller, A. P. y F. De Lope. 1994. *Differential cost of a secondary sexual character: an experimental test of the handicap principle*. Evolution 48(5):1676-1683.
- Møller, A. P. 1994. *Sexual selection and the barn swallow*. Oxford University, New York. 365 pp.
- Møller, A. P. 2005. *Rapid change in nest size of a bird related to change in a secondary sexual character*. Behavioral Ecology 17:108-116.
- Møller, A. P. y A. Pomiankowski. 1993. *Why have birds got multiple sexual ornaments?* Behavioral Ecology and Sociobiology 32: 167-176.
- Møller, A. P. y J. Nielsen. 1997. *Differential predation cost of a secondary sexual character: sparrowhawk predation on barn swallows*. Animal Behaviour 57: 1545-1551.
- Moreno, J., M. Soler, A. Møller. 1994. *The function of stone carrying in the black wheater, Oenanthe leucura*. Animal Behaviour 47: 1297-1309.
- Nelson, B. 1978. *The Sulidae: gannets and boobies*. Oxford University Press, Oxford. 1012 pp.

- Nelson, B. 2005. *Pelicans, Cormorants and their relatives*. Oxford University Press, New York. 397-394 pp.
- Osorio-Beristain, M. y H. Drummond. 1998. *Non-aggressive mate guarding by blue-footed booby: a balance of female and male control*. Behavioral Ecology and Sociobiology 43:307-315.
- Patrick, F., B. Tschirren, J. Gasparini, y H. Richner. 2007. *Carotenoid-Based plumage colors and immune function: is there a trade-off for rare carotenoids?*. The American Naturalist 169: 137-144.
- Pérez, C., M. Lores y A. Velando. 2008. *Availability of nonpigmentary antioxidant affects red coloration in gulls*. Behavioral Ecology 19(5): 967-973.
- Pilastro, A., M. Griggio, y G. Matessi. 2003. *Male rock sparrows adjust their breeding strategy according to female ornamentation: parental or mating investment?* Animal Behaviour 66: 265-271.
- Pogány, A. y T. Székely. 2007. *Female choice in the penduline tit Remiz pendulinus: the effects of nest size and male mask size*. Behaviour 144:411-427.
- Polo, V. y J. Veiga. 2006. *Nest ornamentation by female plotless starlings in response to a male display: an experimental study*. Journal of Animal Ecology 75: 942-947.
- Polo, V., J. Veiga, P. Cordero, J. Viñuela y P. Monaghan. 2004. *Female starlings adjust primary sex ratio in response to aromatic plants in the nest*. The Royal Society London 271: 1929-1933.
- Potti, J., y S. Merino. 1996. *Decreased levels of blood trypanosome infection correlate with female expression of a male secondary sexual trait: implications for sexual selection*. Proceedings of the Royal Society of London 263:1199-1204.

- Quader, S. 2006. *What makes a good nest? Benefits of nest choice to female bay weavers (Ploceus philippinus)*. The American Ornithologists' Union 123(2):475-486.
- Robson, T., A. Goldizen y D. Green. 2005. *The multiple signals assessed by female satin bowerbirds: could they be used to narrow down females' choices of mates?* Biology Letters 1: 264-267.
- Roulin, A., C. Riols, C. Dijkstra, y A. L. Ducrest. 2001. *Female plumage spottiness signals parasite resistance in the barn owl (Tyto alba)*. Behavioral Ecology 12:103-110.
- Saino, N. y A. P. Møller. 1996. *Sexual ornamentation and immunocompetence in the barn swallow*. Behavioral Ecology 7(2):227-232.
- Schaedelin, F. y M. Taborsky. 2009. *Extended phenotypes as signals*. Biological Reviews 84: 293-313.
- Schleicher, B., H., Hoi y F. Valera. 1996. *Seasonal change in female mate choice criteria in penduline tits (Remiz pendulinus)*. Ardeola 43(1):19-29.
- Schuck-Paim, C. 2000. *Orb-webs as extended-phenotypes: web design and size assessment in contests between Nephilengys cruentata females (Araneae, Tetragnathidae)*. Behaviour 137: 1331-1347.
- Sergio, F., J. Blas, G. Blanco, A. Tanferna, L. López, J. Lemus y F. Hiraldo. 2011. *Raptor nest decorations are a reliable threat against conspecifics*. Science 331: 327-331.
- Sirkiä, P. y T. Laaksonen. 2009. *Distinguishing between male and territory quality: females choose multiple traits in the pied flycatcher*. Animal Behaviour 78: 1051-1060.
- Slagsvold, T. 1989. *On the evolution of clutch size and nest size in passerine birds*. Oecologia 79:300-305.
- Soler, J., A. Møller y M. Soler. 1998a. *Nest building, sexual selection and parental investment*. Evolutionary Ecology 12:427-441.

- Soler, J., J. Cuervo, A. Møller y F. De Lope. 1998b. *Nest building is a sexually selected behaviour in the barn swallow*. *Animal Behaviour* 56:1435-1442.
- Soler, J., L. De Neve, J. Martínez y M. Soler. 2001. *Nest size affects clutch size and the start of incubation in magpies: an experimental study*. *Behavioral Ecology* 12(3):301-307
- Soler, J., M. Martín-Vivaldi, C. Haussy y A. Møller. 2007. *Intra- and interspecific relationships between nest size and immunity*. *Behavioral Ecology* 18:781-791.
- Soler, M., J. Soler, A. Møller, J. Moreno y M. Lindén. 1996. *The functional significance of sexual display: stone carrying in the black wheatear*. *Animal Behaviour* 51:247-254.
- Szentirmai, I., J. Komdeur y T. Székely. 2005. *What makes a nest-building male successful? Male behavior and female care in penduline tits*. *Behavioral Ecology*. 16:994-1000.
- Tershy, B. 1998. *Sexual Dimorphism in the brown booby*. Tesis de Doctorado. Universidad de Cornell, EUA. 157 pp.
- Tershy, B. y D. Croll. 2000. *Parental investment, adult sex ratios, and sexual selection in a socially monogamous seabird*. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 48: 52-60
- Tomás, G., S. Merino, J. Moreno, J. Sanz, J. Morales y F. García. 2006. *Nest weight and female health in the blue tit (Cyanistes caeruleus)*. *The American Ornithologists' Union* 123 (4):1013-1021.
- Torres, R. y A. Velando. 2003. *A dynamic trait affects continuous pair assessment in the blue-footed booby, Sula nebouxii*. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 55:65-72.
- Torres, R. y A. Velando. 2005. *Male preference for female foot color in the socially monogamous blue-footed booby, Sula nebouxii*. *Animal Behaviour* 69:59-65.

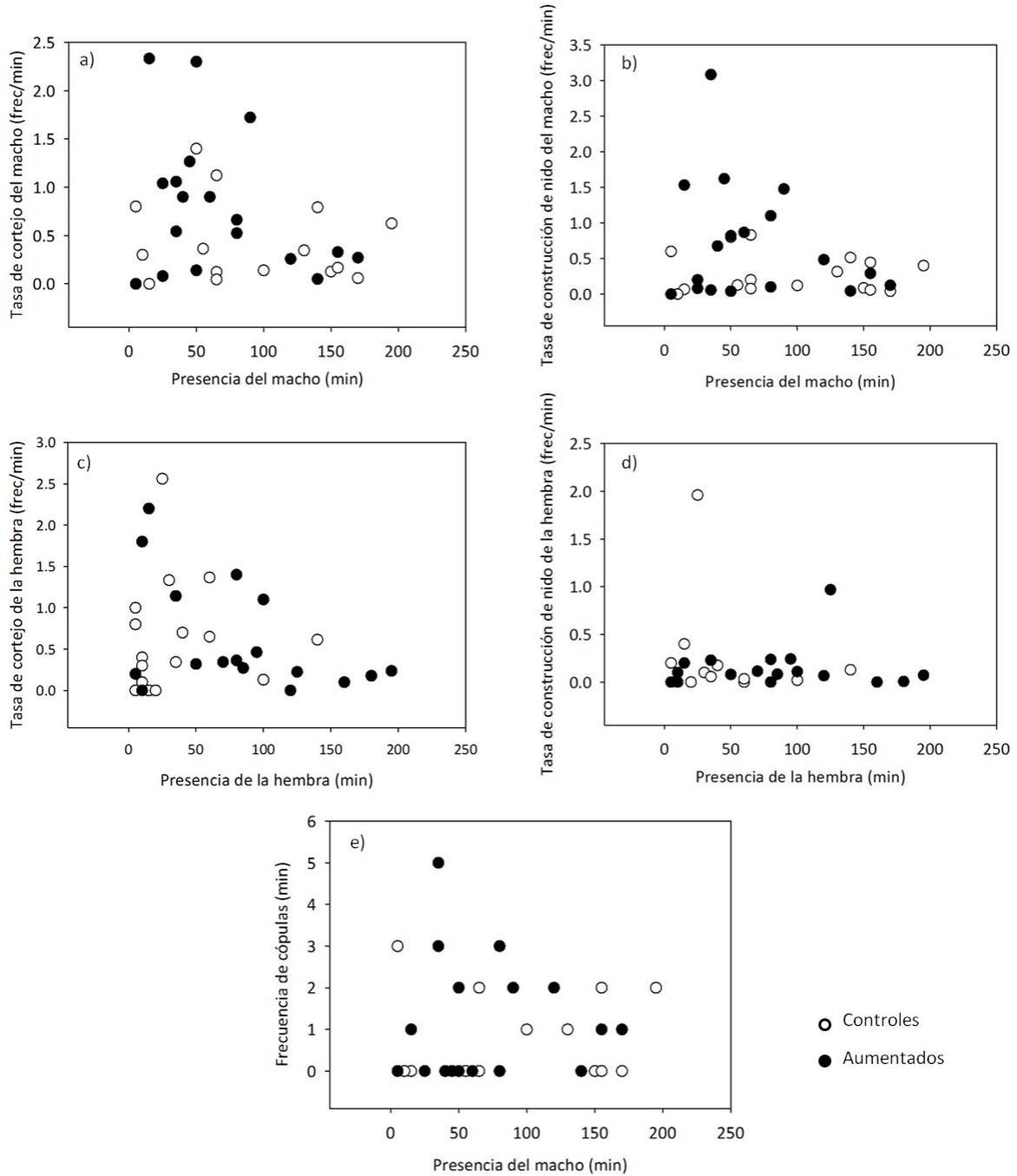
Velando, A., C. M. Lessells, y J. C. Marquez. 2001. *The function of female and male ornaments in the Inca Tern: evidence for links between ornament expression and both adult condition and reproductive performance*. Journal of Avian Biology 32 (4):311-318.

Velando, A., R. Beamonte y R. Torres. 2006. *Pigment-based skin color in the blue-footed booby: an honest signal of current condition used by females to adjust reproductive investment*. Behavioural Ecology 149: 535-542.

Zahavi, A. 1975. *Mate Selection-A Selection for a Handicap*. Journal of Theoretical Biology 53: 205-214.

APÉNDICE 1.

Graficas del análisis de regresión de la tasa de conducta, construcción de nido y frecuencia de cópulas con la presencia de la hembra o el macho



Apéndice 1 - Figura 1. Relación de la presencia del macho o la hembra con su tasa cortejo (machos: $r = 0.06$, $P = 0.13$; hembras: $r = 0.05$, $P = 0.18$; a y c, respectivamente), tasa de

construcción de nido (machos: $r = 0.03$, $P = 0.26$; hembras: $r = 0.0001$, $P = 0.96$; b y d, respectivamente), frecuencia de cópulas ($r = 0.0001$, $P = 0.96$; e) en ambos grupos (control y aumentado) (n=35)

Apéndice 1 -Tabla 1. Análisis de distancias de Cook para datos influyentes de la tasa de cortejo y construcción de nido de los machos, tasa de cortejo y construcción de nido de las hembras y frecuencia de cópulas del grupo control (n=17) y aumentado(n=18) en relación con presencia del macho o la hembra. En la tabla se muestra que ninguno de los valores de las conductas observadas es mayor a 1, señalando que no son datos estadísticamente influyentes (Cook 1977).

Cortejo machos	Construcción machos	Cortejo Hembras	Construcción hembras	Cópulas
0.00050	0.00161	0.00058	0.01941	0.03606
0.00001	0.00031	0.00627	0.00014	0.02140
0.01165	0.00407	0.01049	0.03287	0.00773
0.03397	0.00642	0.00039	0.00685	0.07745
0.08036	0.04712	0.00627	0.04322	0.12711
0.01008	0.00368	0.50525	0.17592	0.01236
0.01476	0.01016	0.00627	0.00014	0.03255
0.01252	0.00205	0.00300	0.02129	0.01768
0.01536	0.00775	0.00564	0.02822	0.00773
0.06127	0.02881	0.00461	0.02878	0.01757
0.00770	0.00454	0.00087	0.00806	0.00013
0.00910	0.00672	0.00151	0.00487	0.02171
0.00648	0.00851	0.00379	0.00873	0.02405
0.02719	0.04121	0.00564	0.01342	0.01940
0.00453	0.00760	0.00029	0.00442	0.00862
0.00103	0.00032	0.00002	0.00005	0.00020
0.02685	0.00280	0.00189	0.00006	0.00925
0.05647	0.03895	0.00049	0.02238	0.01205
0.00050	0.00017	0.00090	0.00355	0.00030
0.00344	0.00037	0.00079	0.00379	0.01823
0.00224	0.01717	0.01631	0.01256	0.26310
0.13655	0.00327	0.00079	0.03147	0.01494
0.01540	0.01246	0.00249	0.01910	0.00925
0.00023	0.00560	0.00087	0.07578	0.00733
0.01839	0.05662	0.00057	0.00946	0.01001
0.00274	0.00453	0.00920	0.00006	0.00811
0.00749	0.37947	0.21076	0.00472	0.06972
0.08036	0.04712	0.00564	0.03766	0.02140
0.03725	0.02075	0.00627	0.02341	0.01444
0.24264	0.07338	0.00024	0.13283	0.00036
0.00681	0.01242	0.00353	0.00167	0.01444
0.00016	0.01362	0.00116	0.00016	0.04173
0.00108	0.00464	0.02218	0.00388	0.00039
0.01410	0.00872	0.00627	0.02341	0.01768
0.00221	0.00053	0.00027	0.00227	0.01091

*Valor influyente ≥ 1