



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA
DE MÉXICO

FACULTAD DE CIENCIAS

Influencia de la densidad local en la defensa del nido ante
congéneres en el bobo de patas azules (*Sula nebouxii*):
poniendo a prueba la hipótesis de la presión de los intrusos en
un ave colonial

T E S I S

QUE PARA OBTENER EL TÍTULO DE:

BIÓLOGA

P R E S E N T A:

Rosario Azul Castañeda Ugalde



DIRECTOR DE TESIS:

Dr. Sergio Iván Ancona Martínez

Cd. Mx. 2023



Universidad Nacional
Autónoma de México

Dirección General de Bibliotecas de la UNAM

Biblioteca Central



UNAM – Dirección General de Bibliotecas
Tesis Digitales
Restricciones de uso

DERECHOS RESERVADOS ©
PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

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

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

A Paola Ugalde, la mujer que me concedió
la vida y la libertad para vivirla.

AGRADECIMIENTOS ACADÉMICOS

Agradecemos a la Dirección General de Vida Silvestre de la Secretaría de Medio Ambiente y Recursos Naturales (SEMARNAT), la Comisión Nacional de Áreas Naturales Protegidas (CONANP), la Dirección del Parque Nacional Isla Isabel y la Secretaría de Gobernación por otorgar los permisos para trabajar en Isla Isabel. La Secretaría de Marina Armada de México y nuestros amigos de la comunidad de pescadores y prestadores de servicios ecoturísticos de Isla Isabel por su apoyo logístico; el traslado de equipo, víveres y personal entre la costa y la isla, lo cual sería imposible sin su ayuda.

A la Universidad Nacional Autónoma de México, por el apoyo administrativo y financiero (Proyecto PAPIIT IN205819), en particular a la Dirección y la Secretaría Administrativa del Instituto de Ecología por proveernos el apoyo para poder mantener el proyecto y trasladarnos de forma segura a pesar de los retos logísticos y sanitarios impuestos por la pandemia. Agradecemos a Cristina Rodríguez por el apoyo logístico y administrativo, y a Mónica Epigmenio por su apoyo en la colecta de datos conductuales.

A Hugh Drummond, por enseñarnos el camino y apoyarnos para andarlo; a quienes lo siguieron y han mantenido abierta la brecha: Cristina Rodríguez, José Luis Osorno † y decenas de voluntarios, quienes han hecho un enorme esfuerzo para mantener el monitoreo de la reproducción de los bobos de patas azules en Isla Isabel desde hace más de 40 años.

A los profesores y estudiantes del taller de Biología de la Conducta, a Hugh, Oscar Sánchez-Macouzet y Santiago Ortega por las discusiones académicas que favorecieron la planeación de este proyecto,

Mi mayor agradecimiento para Sergio Ancona, tutor de esta tesis, por brindarme la oportunidad y la confianza para desarrollar el proyecto, por impulsarme a crecer académica y personalmente, por su paciente guía y su gran ejemplo de trabajo, por acompañarme hasta el final del camino siempre con la mejor disposición.

AGRADECIMIENTOS PERSONALES

Quiero agradecer de forma muy especial a mi compañera de vida, mi mamá, quien nunca ha soltado mi mano, me ha brindado el apoyo incondicional para cumplir mis sueños y caprichos y a su manera, me ha amado intensamente desde el primer momento.

A mi “Ita” que, aunque ya no está conmigo, la recuerdo echándome porras y abriendo las puertas de su casa con mucho amor, detalles y un taquito para el hambre. Te extraño.

A mi “Tata” que, además de su compañía y cuidados, se animó a visitarme en Isla Isabel durante mi estancia en campo, definitivamente un recuerdo que me marcó el corazón.

A mi tía Avril, por su guía espiritual, cuidados de mamá y siempre alentarme a cumplir mis deseos.

A mi tía Krystal, por ser un gran ejemplo de ambición, trabajo duro, compasión y diversión..

A Diego y Rodrigo, por enseñarme el amor incondicional y desinteresado.

A mi tía Rosa, la responsable de mi pasión e interés en las plantas.

A Frida, Darwin y Sanza, fieles compañeros peludos; seres de luz que me han acompañado en todo momento y que han traído mucha alegría a mi vida.

A Gerardo Vela de la Rosa, un hombre que hace ¡BUM!

A Dany Campos, una mujer hermosa, trabajadora y sensible, por tu incondicional amistad y apoyo.

A Brian Olvera, ojalá me hubieras durado muchos años más. Tú recuerdo siempre estará en mi memoria. Gracias por hacer del CCH Sur un lugar increíble.

A Alejandro Lima, por las risas y la gran amistad que contigo atesoro. Siempre tendrás un pedacito de mi corazón.

A mis mejores amigos y confidentes, Eduardo Ferreriz y Carlos Fera, dos increíbles biólogos con los que he compartido un sinfín de aventuras de todo tipo y que han sido dos soportes enormemente importantes en mi vida.

A Mónica Epigmenio, por brindarme su gran amistad y ser mi compañera durante cinco semanas en Isla Isabel, también por ayudar a tomar los datos para mi tesis.

A Brenda Vicario y Paulina Álvarez, amigas que son como hermanas.

A Paola Pichardo, mi compañera de revisión y de aventuras en el servicio social, por tu disposición para construir nuestra amistad, por los momentos mágicos que vivimos en la Isla, los cuidados y el cariño, por tu compañía, por escucharme y confiar en mí.

A Eduardo Pacheco, por la amistad, la compañía y el apoyo que me has brindado a lo largo de todos estos años.

A Erik Rodríguez, un gran ejemplo de estudio, trabajo y amistad sincera. Me siento muy afortunada de haber coincidido contigo, siempre hay que estar juntas.

A Javier de Loera, Sergio Hernández, Braulio Morales y Erick Gordillo, el conjunto de amigos más divertido e increíblemente inteligentes que conozco.

A Luis Martínez, por la paciencia y la bonita amistad que me ha acompañado día con día.

A Luis Díaz; Alejandro Solís; Luis Innocence y a sus hijas; Abraham Solís; José Ortiz; Emilio, Belén y Nubia Sartiaguín; y, Rafael Mata. Mis sinceros agradecimientos por

compartirme su amistad, ponerme un plato en su mesa, por su muy divertida compañía y por hacerme sentir parte de su familia nayarita.

A la Isla Isabel, por la vida que resguarda en su interior, por acogerme entre las ramas y el follaje de sus árboles, por enseñarme encantadores amaneceres, cálidos atardeceres y, por las noches, lienzos estrellados, cielos donde nubes y fragatas se suspenden en el viento.

ÍNDICE

1. Resumen	7
2. Introducción	9
3. Métodos	14
3.1 Sitio de estudio	14
3.2 especie de estudio	15
3.3 Procedimientos generales de campo	16
3.4 Muestreos y registros de conducta	17
3.5 Análisis estadísticos	18
3.5.1 Cómputo de variables principales y tipo de análisis	1
3.5.2 Selección preliminar de variables independientes	20
3.5.3 Selección de modelos	20
4. Resultados	
4.1 Evaluando la hipótesis de la presión del intruso usando la densidad local de nidos	22
4.2 Evaluando la hipótesis de la presión del intruso usando la densidad local de adultos	23
5. Discusión	31
6. Literatura citada	37
7. Apéndice I	39
8. Apéndice II	40

RESUMEN

La defensa agresiva del nido es un componente fundamental del cuidado parental en las aves, ya que favorece la adecuación de los padres a través de incrementos en la probabilidad de supervivencia de la progenie. Sin embargo, la defensa agresiva del nido puede implicar costos, como incrementos en el riesgo de lesiones potenciales y reducciones en el tiempo y la energía requeridos para realizar otras actividades vitales. Por lo tanto, es de esperarse que las aves adultas defiendan con mayor o menor intensidad su nido en función de los beneficios y costos que esto les brinda bajo contextos ecológicos específicos, como el grado de presión que ejerce la presencia y frecuencia de intromisión de otros congéneres a sus territorios de anidación. La *hipótesis de la presión del intruso* propone que un mayor asedio por parte de los congéneres en el entorno inmediato, medido como la densidad local, induce una respuesta territorial más intensa, y por lo tanto, afecta el balance entre los costos y beneficios de la defensa territorial en animales. Esta hipótesis ha sido evaluada únicamente en machos y en relación con la defensa de territorios de alimentación, apareamiento y descanso, pero no se ha evaluado su posible aplicabilidad en la defensa agresiva del nido en aves, y se desconoce si las hembras podría ser sensibles a dicha presión de los intrusos en especies donde ambos sexos participan en el cuidado parental, como las aves marinas. En esta tesis puse a prueba si una mayor presión de los congéneres en el entorno social inmediato, medida como el número de nidos vecinos en un radio de 10 metros alrededor del nido focal y el número de adultos vecinos presentes en un radio de 10 metros alrededor del nido focal en el momento de la prueba, induce una defensa agresiva del nido más intensa en el bobo de patas azules, un ave marina colonial con cuidado biparental. El análisis de la defensa agresiva del nido de 70 machos y 82 hembras durante la temporada reproductiva de 2020 reveló que ni la densidad

local de nidos ni la densidad local de vecinos influyen en el número de conductas agonísticas que los bobos reproductores emiten ante un estímulo fotográfico que simula la aproximación de un conespecífico al nido. Los resultados de esta investigación sugieren que el entorno social inmediato no influye en la intensidad con la que machos y hembras del bobo de patas azules defienden su nido. La explicación de estos resultados podría atribuirse a que a largo plazo hay una reducción en la agresión entre vecinos (hipótesis del “querido enemigo”) y sus costos; o porque probablemente la respuesta conductual a la presión de intrusos solamente se despliega de forma intensa durante el establecimiento de territorios, pero una vez que se ha establecido el nido y comienzan la incubación o la crianza, esta respuesta ya no es beneficiosa y desaparece. Otro factor importante a considerar es la presentación del estímulo inerte que asemeja a una adulto desconocido, puesto que este podría no inducir una respuesta tan intensa como la que podría producir un congénere, el cual podría responder conductualmente.

INTRODUCCIÓN

La defensa agresiva del nido es un componente fundamental del cuidado parental en las aves porque reduce el riesgo de depredación de la progenie (Montgomerie y Weatherhead, 1988). Además, en aves coloniales donde varios congéneres coinciden en un tiempo y espacio determinados durante la temporada reproductiva, la defensa agresiva del nido puede reducir el riesgo de infanticidio causado por los posibles ataques de congéneres vecinos (Drummond, González y Osorio, 1986; Castillo, González y Mellink, 2013).

La intensidad con la que las aves defienden su nido puede variar entre individuos y a lo largo de la vida de un individuo (Trivers, 1972; Montgomerie y Weatherhead, 1988) en función de diferentes factores. La etapa de desarrollo del nido puede influir fuertemente en la intensidad con la que las aves lo defienden (Andersson et al., 1980). Por ejemplo, en la golondrina ártica (*Sterna hirundo*), la frecuencia de ataques hacia un señuelo que simula la aproximación de un heteroespecífico al sitio de anidación es moderada antes de la puesta e incrementa sustancialmente durante el periodo de incubación, y la intensidad de estos ataques aumenta de forma importante durante la crianza de los polluelos (Lemmetyinen, 1971). En varias especies de aves, las conductas de defensa del nido emitidas por los padres se hacen más frecuentes o intensas conforme los polluelos van creciendo en edad y tamaño (Curio, 1975; Greig-Smith, 1980).

La edad de los adultos es otro factor que influye fuertemente en la defensa agresiva del nido en las aves. Por ejemplo, en el bobo de patas azules (*Sula nebouxii*) se ha documentado que la defensa agresiva del nido ante la aproximación de un intruso humano incrementa progresivamente con la edad hasta un nivel máximo a los 11-12 años, y tiende a disminuir conforme avanza la edad (Ortega et al., 2017). Asimismo, los machos y hembras pueden participar de manera diferente en la defensa del nido. En el tordo alirrojo (*Agelaius*

phoeniceus) midieron las respuestas de defensa del nido ante las monturas taxidérmicas de tres distintos depredadores y aunque en promedio las hembras emiten más vocalizaciones por unidad de tiempo, los machos muestran conductas de defensa del nido más intensas (Knight y Temple, 1988).

Un factor ambiental poco estudiado que puede influir de forma importante en la intensidad de defensa del nido es el ambiente social, entendido como el conjunto de interacciones que los individuos sostienen con ciertos congéneres y heteroespecíficos en su entorno inmediato (Pathak y Casper, 2001). Estas interacciones son importantes para el comportamiento social y la adecuación de los individuos, ya que pueden hacer que estos cambien o modulen sus respuestas conductuales (Siracusa et al., 2017). El entorno social puede imponer diferentes retos a los individuos y forzarlos a incrementar la intensidad con la que defienden sus nidos en un momento y lugar determinados. Por ejemplo, el entorno social puede variar en función de la densidad de congéneres, y es de esperarse que una mayor agregación de congéneres ejerza una presión mayor en los individuos que defienden un territorio de anidación porque ello podría implicar un incremento en la frecuencia de intromisiones por parte de los vecinos y en la emisión de más conductas agonísticas o conductas agonísticas más intensas para repelerlos (Myers, Connors y Pitelka, 1979).

La sensibilidad a la presión que ejercen los intrusos en la defensa del territorio utilizado para la alimentación y la reproducción ha sido reportada en la ardilla roja americana (*Tamiasciurus hudsonicus*), donde la probabilidad de emitir vocalizaciones por parte de los machos propietarios de un territorio incrementó con la densidad de congéneres vecinos en un radio de 130 m. Una mayor densidad de vecinos ha sido interpretada como un indicador de una alta disponibilidad de alimento y condiciones óptimas para la reproducción (Shonfield et al., 2012). De manera que aquellos individuos que poseen territorios de buena calidad pueden

experimentar una fuerte presión por parte de intrusos congéneres (Myers, Connors y Pitelka, 1979; Norton et al. 1982). La evidencia de esto último se ha encontrado en ungulados como el antilope jeroglífico (*Tragelaphus scriptus*), donde los machos que poseen territorios más grandes, y que por consiguiente concentran un mayor número de hembras reproductivas, están expuestos a una mayor frecuencia de intromisiones a sus territorios por parte de machos vecinos (Wronski y Plath, 2006). Análisis recientes en invertebrados proveen evidencia adicional de que los individuos pueden responder a incrementos en la presión que ejercen los congéneres, medida como una mayor densidad de congéneres en el entorno inmediato, incrementando la intensidad con la que defienden sus territorios. En el cangrejo nadador (*Portunus trituberculatus*), la manipulación experimental de la densidad de congéneres adujo que con una mayor cantidad de intrusos aumenta el número de conductas agonísticas emitidas por los machos por unidad de tiempo (Zhu et al., 2022).

La hipótesis de la presión de los intrusos fue propuesta originalmente para explicar un patrón común en animales territoriales: un tamaño de los territorios menor y una superposición de territorios mayor en áreas que concentran más recursos alimenticios, y su examinación ha estado limitada a machos (Myers, Connors y Pitelka, 1979; Zhu et al. 2022; Shonfield et al. 2012, Torsten y Plath, 2006). La examinación de esta hipótesis se ha extendido, sobre todo en años recientes, a especies territoriales que defienden sitios propicios para la reproducción o el descanso (Yosef y Grubb, 1994), y para investigar la influencia que tiene el grado de agregación de congéneres o la tasa de intrusión de congéneres al territorio en diferentes componentes de la conducta territorial de los machos, como la frecuencia o la probabilidad de emitir conductas agonísticas y la complejidad del canto en algunas aves (Zhu et al. 2022; Shonfield et al. 2012; Hill et al. 2017). Sin embargo, hasta ahora, ningún estudio ha explorado la presión que ejercen los intrusos congéneres en la defensa agresiva del nido en aves con cuidado biparental que se reproducen colonialmente, como la mayoría de las aves

marinas (Schreiber y Burger, 2002). Las aves que anidan en colonias suelen agruparse en parches distribuidos de manera no aleatoria (Brown y Rannala, 1995), estas agrupaciones podrían denotar sitios de mejor calidad (Fretwell y Lucas, 1970) los cuales podrían ser concurridos con mayor frecuencia y en los cuales podría haber mayor competencia por establecer territorios. Las incursiones e intentos recurrentes de otros congéneres por establecer nidos en estos sitios podría forzar a los dueños de territorios establecidos a defender con mayor intensidad sus nidos. Estas relaciones no han sido investigadas. La examinación de esta hipótesis en aves coloniales con cuidado biparental es teóricamente relevante porque la presión que ejercen los intrusos puede ser alta en estas especies por su alto grado de agregación durante la temporada reproductiva y puede influir en los costos y los beneficios de la defensa territorial (Stamps, Buechner y Kryshnan, 1987) y por lo tanto, en la evolución de la conducta social en machos y hembras.

En varias especies de aves se ha documentado una relación positiva entre la intensidad con la que los padres defienden el nido y el éxito de este (Greig, 1980; Andersson, Wiklund, y Rundgren, 1980; Blacher y Robertson, 1982), ya que la defensa agresiva del nido incrementa las probabilidades de supervivencia de la descendencia. Sin embargo, la defensa agresiva del nido también implica costos para los padres, ya que las contiendas entre congéneres pueden escalar en términos de frecuencia e intensidad y producir lesiones o incluso la muerte (Mitani, Watt y Amsler, 2010). Las confrontaciones también conllevan tiempo y energía que podrían ser utilizados en la búsqueda de alimento, el empollamiento, la alimentación de los polluelos u otras actividades esenciales para la adecuación. De manera que la inversión en la defensa agresiva del nido en las aves debe optimizarse en función del contexto ecológico específico (Montgomerie y Weatherhead 1988), y la presión que ejercen los congéneres en el entorno social inmediato podría ser un factor clave.

En esta tesis me propuse investigar si los machos y hembras del bobo de patas azules, una ave marina con cuidado biparental que anida colonialmente en islas e islotes a lo largo del océano Pacífico tropical oriental, desde Perú hasta el Golfo de California (Nelson 2005), incrementan la intensidad con la que defienden su nido ante la aproximación de otro bobo adulto en función de la presión que ejercen sus congéneres en el entorno social inmediato, medida como la densidad local de nidos y adultos congéneres en su vecindario. Los bobos de patas azules son un modelo de estudio ideal para poner a prueba la hipótesis de la presión de los intrusos sobre la defensa agresiva del nido en aves. Estos bobos anidan sobre el suelo plano con poca o ninguna vegetación, ponen de 1 a 3 huevos y logran emplumar de 0 a 3 crías (González y Osorno, 1987). Ambos sexos contribuyen al cuidado de la prole de forma equitativa a lo largo de los 40 a 48 días que dura la incubación y de los 3 a 4 meses de crianza, hasta el emplumado de las crías. El cuidado de las crías implica la defensa del nido y del territorio contra intrusos conspecíficos y heterospecíficos (Ortega et. al., 2017) de forma individual o en conjunto por ambos miembros de la pareja. Durante la defensa del nido se pueden observar diferentes conductas ritualizadas, originalmente descritas por Nelson (2005). En promedio, los machos defienden el nido con mayor intensidad, medida como la frecuencia de conductas agonísticas emitidas, ante la aproximación simulada de un adulto intruso durante la incubación y la crianza que las hembras (Sanchez-Macouzet y Drummond 2011). En la colonia de bobos de patas azules de Isla Isabel, Nayarit, el sitio donde realicé este estudio, la variación en la agregación de nidos es alta, y las parejas reproductoras sostienen interacciones agonísticas recurrentes con sus vecinos cercanos a lo largo de la temporada reproductiva (Medina, Drummond y Kim, 2009).

Puse a prueba la hipótesis de que una mayor agregación de congéneres en el entorno inmediato impone una mayor presión sobre los adultos reproductores para defender su nido, induciendo una defensa agresiva del nido más intensa en ambos sexos ante la aproximación

de un conespecífico al nido. Para evaluar esta hipótesis, puse a prueba dos predicciones: las hembras y machos del bobo de patas azules emiten más conductas agonísticas por unidad de tiempo ante la aproximación simulada de un conespecífico a su nido cuando (i) el número de nidos y (2) el número de bobos adultos es mayor en un radio de 10 m alrededor de su nido.

MÉTODOS

Sitio de estudio

El estudio tuvo lugar en la colonia de pájaros bobos de patas azules de Isla Isabel (**Fig. 1**), una isla volcánica ubicada en el Océano Pacífico (21° 52' N, 105° 54' O), frente a la costa del Estado de Nayarit (ver **Apéndice I**). El hábitat predominante en la Isla Isabel es un bosque deciduo compuesto de papelillo (*Euphorbia schlechtendalii*) y roache (*Crataeva tapia*), con parches de pastizal (Poaceae y Cyperaceae), roca y arena. El monitoreo de la reproducción de los bobos de patas azules tiene lugar en el extremo este de la isla, en dos áreas que en conjunto abarcan 26,889 m², una ubicada al norte (Zona de Trabajo) y otra ubicada al sur (Costa Fragatas) (**Apéndice I**). Dentro de estas dos áreas de estudio se presenta una densidad de obstáculos, rocas y troncos de árboles heterogénea que varía con un gradiente que va de norte a sur. Asimismo, esta densidad de obstáculos naturales varía con un gradiente este-oeste, siendo menor en el este, en proximidad con la costa (Ramos, 2019). Las áreas de estudio están divididas en cuadrantes de aproximadamente 20 x 20 metros; los cuadrantes que se encuentran en la playa o cerca del borde del bosque tienen poca o ninguna sombra de árboles y se encuentran visualmente expuestos, mientras que los cuadrantes que se ubican dentro del bosque se benefician de la cobertura de obstáculos naturales y parches de sombra (Montes, Drummond, Kim; 2009).

Especie de estudio

En esta ave marina colonial, los machos suelen establecer y mantener territorios mediante peleas y conductas agonísticas ritualizadas antes de adquirir pareja (Nelson, 1978). En la colonia de bobos de Isla Isabel, las parejas que ya se han formado y que han establecido un territorio exploran varios sitios de anidación dentro de su territorio y preparan varios de estos lugares para su posible uso antes de seleccionar el sitio definitivo para anidar (Stamps et al., 2002). Los adultos se alimentan de peces pelágicos como arenques, anchovetas y sardinas (Ancona et al. 2012) y no están sujetos a la depredación en tierra (Ramos, 2019). Las crías de 1-5 días de edad suelen ser depredadas por culebras falsa coralillo *Lampropeltis polyzona* (Ortega et al. 2021), y pueden ser agredidas letalmente por vecinos congéneres. El infanticidio por parte de adultos vecinos es común en el bobo de patas azules, particularmente en territorios con una alta densidad de nidos y donde suele haber pocos obstáculos naturales; estas condiciones facilitan el desplazamiento de las crías y la agresión de los adultos vecinos a cortas distancias (Castillo, González, Mellink, 2014). El infanticidio puede ocurrir en casos donde las crías salen de sus nidos e incursionan en territorios vecinos, por ejemplo, si los padres desatienden el nido o cuando el alimento no es suficiente para alimentar a todas las crías en el nido y la cría dominante, usualmente la cría mayor, expulsa a su hermano del nido o la cría subordinada abandona el mismo de forma voluntaria (Drummond y García, 1989). La expulsión de la cría subordinada del nido natal incrementa la probabilidad de que esta sea agredida letalmente por adultos vecinos.

En Isla Isabel, ambos sexos son fieles de por vida a su primer sitio de anidación, el cual se ubica a unas pocas decenas de metros de su sitio natal (Osorio-Beristain y Drummond 1993; Kim et al. 2007). La mayoría de las hembras y machos del bobo de patas azules en Isla Isabel se reproducen por primera vez entre los 2-6 años de edad (Drummond et al. 2003), y su

desempeño reproductivo, medido como la fecha de puesta de su primer huevo o el número de emplumados producidos por evento reproductivo, mejora progresivamente con la edad hasta alcanzar un pico a los 8-9 años, y disminuye con la edad a partir de los 10-11 años (Velando et al. 2006; Beamonte-Barrientos et al. 2010).

Procedimientos generales de campo

Desde 1988, se registra anualmente el contenido de los nidos (i.e., sitios con huevos o crías) y la supervivencia de los huevos y crías cada 3-6 días durante cinco meses (febrero a julio) en dos áreas de estudio en Isla Isabel. Todos los nidos se marcan con estacas numeradas y se registra la identidad de cada adulto reproductor, grabada en un anillo de acero que es colocado en su tarso izquierdo (Drummond et al; 2003). La densidad de nidos es variable dentro de las dos áreas de estudio, y suele ser mayor en el borde del bosque que al interior de éste (Montes-Medina et al. 2009). El número de nidos que se establecen en las dos áreas de estudio en Isla Isabel presenta una alta variación anual (median = 1032; intervalo de variación: 34 - 1801 nidos; datos basados en 34 temporadas reproductivas, de 1989 a 2022), y se estima que estas dos áreas albergan en conjunto alrededor del 65% de los nidos que se establecen en Isla Isabel en un año dado (Ancona et al., 2011). Durante la revisión de nidos, cada cría es identificada individualmente mediante un anillo de plástico que, a los 70 días de edad, es reemplazado por un anillo de acero grabado con una identidad alfanumérica única (Drummond et al., 2003). Además, cuando las crías cumplen 70 días, se pesan y se les mide la longitud del pico y la ulna (Drummond et al., 2003). Gracias a este monitoreo es posible tener un registro de las historias de vida individuales de la mayoría de los bobos que anidan en la colonia de Isla Isabel.

Muestreo y registros de conducta

Realicé observaciones preliminares de diez nidos para cotejar que mis registros de conducta eran consistentes y confiables entre sí y en comparación con los de otro observador. Inicié el registro formal de conducta hasta contar con al menos el 90% de coincidencia en la identificación de las categorías conductuales de interés entre mis registros sucesivos y los de otro observador.

Las observaciones de conducta se llevaron a cabo entre el 26 de marzo y 1 de abril de 2020. Mi muestra consistió en 152 individuos, 82 hembras y 70 machos, que tenían huevos o crías dentro de sus nidos. Elegí a los sujetos de estudio de forma oportunista: los ensayos se aplicaron a todo adulto que fuera encontrado cuidando un nido en ausencia de su pareja, sin conocer previamente ni la identidad ni la edad de cada individuo focal, y sin tener conocimiento previo del contenido de su nido. Observé a cada individuo focal una sola vez. Realicé el registro de conducta entre las 0700 h y las 1100 h, o por la tarde entre las 1500 h y las 1800 h.

Simulé la intrusión de un bobo desconocido dentro del territorio de cada individuo focal usando una fotografía a color impresa en madera de un bobo de patas azules de tamaño real (42 cm de alto) en posición de alerta. El estímulo se posicionó de manera vertical y de frente al sujeto de estudio, a una distancia de 90 cm de este, siguiendo los procedimientos descritos por Sánchez-Macouzet y Drummond (2011) (**Figs. 2a y 2b**). El uso de este estímulo es eficaz para inducir diferentes conductas de defensa del nido en los bobos de patas azules de Isla Isabel (Sánchez-Macouzet y Drummond 2011; este estudio). Para realizar cada prueba, otra observadora y yo nos aproximamos a cada nido focal de forma sigilosa y en silencio. En todos los casos, yo me detuve a una distancia de ~10 metros del centro del nido focal, mientras la otra observadora continuaba caminando y se detenía a ~90 cm del centro del nido

focal para colocar el estímulo cubierto con una tela camuflada. Tras colocar el estímulo, la observadora de apoyo se retiraba inmediatamente hacia mi posición, se colocaba detrás de mí para ocultarse y se mantenía en silencio e inmóvil para no causar perturbación en los nidos cercanos. Después de que transcurrieran cinco minutos desde la colocación del estímulo cubierto, tiempo en que ambas observadoras nos manteníamos inmóviles y en silencio y el sujeto focal podía habituarse al estímulo cubierto y a nuestra presencia (Sánchez-Macouzet y Drummond, 2011), la observadora de apoyo descubría súbitamente el estímulo removiendo la tela camuflada al tirar de un cordón sujeto a esta.

Registré la respuesta de cada sujeto focal al estímulo durante cuatro minutos a partir del momento en que este dirigió su pico hacia el estímulo descubierto (**Fig. 3**). Durante los cuatro minutos que duró cada observación, registré las frecuencias absolutas de cinco conductas involucradas en la defensa agresiva del nido con base en las descripciones de Nelson (2005): “handling nest material”: el ave toca, sujeta o arroja con su pico materiales como ramas, hojas, tierra o rocas; “yes head-shaking”: el ave realiza movimientos oscilatorios verticales con la cabeza (cada episodio de yes head-shaking termina cuando el ave baja la cabeza dirigiendo el pico hacia el suelo y empieza nuevamente al elevar el pico y realizar los movimientos oscilatorios ya descritos); “menacing”: el ave dirige su pico hacia el estímulo mientras lo abre con una amplitud ≥ 30 grados; “wing flailing”: el ave extiende las alas mientras alarga el cuello y dirige su cabeza hacia el estímulo; “pecking”: el ave proyecta su pico hacia el estímulo y tiene contacto con este.

Análisis estadísticos

Cómputo de variables principales y tipo de análisis

Estimé la intensidad de la defensa del nido como el número total de conductas de defensa registradas en los cuatro minutos en que cada sujeto focal fue observado. Otros índices de

intensidad como la ponderación o cuantificación separada de conductas cuyo despliegue puede implicar un mayor gasto energético o mayor riesgo de lesiones potenciales (e.g., wing flailing) suelen dar resultados que son consistentes con los obtenidos usando la frecuencia absoluta de conductas de defensa (Sánchez-Macouzet y Drummond 2011), y por lo tanto, no fueron utilizados en este estudio. Para poner a prueba la hipótesis de la presión del intruso usé modelos lineales generalizados (GLMs) con una distribución de errores binomial negativa y una función de enlace *log* para lidiar con la sobredispersión (Zuur et al. 2009) en los valores de intensidad de defensa del nido (variable dependiente). Utilicé dos sucedáneos del nivel de presión que ejercen los intrusos en la defensa del nido: el número de nidos vecinos en un radio de 10 metros alrededor del nido focal (densidad local de nidos) y el número de adultos vecinos presentes en un radio de 10 metros alrededor del nido focal en el momento de la prueba (densidad local de adultos). Asumí que el número de nidos y adultos en un radio de 10 metros reflejaba la densidad local a la que cada nido focal estaba sujeto en su vecindario porque comúnmente se observan interacciones sociales entre adultos reproductores dentro de este radio (Kim, Torres y Drummond, 2009).

Hice modelos separados utilizando solamente uno de estos sucedáneos, ya que la densidad local de nidos y la densidad local de adultos están altamente correlacionadas (GLM: $\beta = 0.88$, $F = 496.75$, $P = < 0.001$) y, por lo tanto, su alta colinealidad podría dar lugar a coeficientes cuya magnitud o dirección son poco confiables. La muestra de 152 individuos incluyó 66 individuos (43%) que pertenecían al mismo nido, es decir, 33 machos que eran pareja de 33 hembras incluidas en la muestra. El uso de modelos mixtos (GLMMs) incluyendo la identidad del nido como un factor aleatorio que permitiera considerar la falta de independencia estadística entre los puntajes de defensa del nido de ambos miembros de cada pareja no fue posible debido a la falta de convergencia de dichos modelos mixtos. Esta falta de convergencia podría deberse a que la varianza explicada por el factor aleatorio es poca. En

consecuencia, consideré los puntajes de machos y hembras como datos independientes en mis análisis.

Selección preliminar de variables independientes

Para reducir la complejidad estadística de los análisis y partir de un conjunto de modelos que no estuvieran parametrizados en exceso, hice una selección preliminar de las covariables a incluir en los modelos iniciales. Primero, usé un GLM con distribución binomial negativa y función de enlace *log* para examinar si el contenido del nido (dos categorías: solamente huevos = 0, o al menos una cría = 1), la posición del nido focal en dirección este-oeste, desde el borde del bosque hacia el interior del mismo, la posición del nido en dirección sur-norte, hora de la prueba, la fecha Juliana de la prueba y la fecha estandarizada de puesta del primer huevo de cada sujeto focal influyen en la respuesta ante el estímulo presentado. Ninguna de estas covariables candidatas tuvo una influencia en la intensidad de la defensa del nido (el coeficiente estimado para su relación con la intensidad de la defensa del nido no fue estadísticamente diferente de cero, ver **Apéndice II**) y por lo tanto no fueron consideradas en los modelos posteriores. La edad de las crías no fue incluida en este modelo preliminar porque solamente 25 individuos experimentales tenían nidos con crías, lo cual resultó ser un tamaño de muestra insuficiente para examinar la posible influencia de la edad de las crías en la intensidad de la defensa del nido.

Selección de modelos

Realicé todos los análisis en el programa de cómputo estadístico y programación *R* (R Code Team, 2020. Vers: 4.0.2), usando los paquetes “lmer4” (Bates et al., 2015. Vers: 1.1-23 y REF), “MASS” (Venables y Ripley, 2002. Vers:7.3-51.6), “glmmTMB” (Brooks et al., 2017 Vers: 1.0.2.1), lattice (Deepayan, 2008. Vers: 0.20-41), “AICcmodavg” (Mazerolle, 2020. Vers: 2.3-1), “MuMIM” (Barton, 2020. Vers:1.43.17), “car” (Fox y Weisberg, 2019. Vers:

3.0-10), “arm” (Gelman y Yusing, 2020. Vers: 1.11-2), “bblme” (Bolker y R Core Team, 2020. Vers: 1.0.23.1), “DHARMa” (Hartin, 2021. Vers: 0.4.1), “precitmeans” (Luo et al., 2020. Vers: 1.0.4), “visreg” (Breheny Y Burchett, 2017. Vers: 2.7.0), “ggplot2” (Wickham, 2016. Vers: 3.3.2) y “pscl” (Jackman, 2020. Vers: 1.5.5). Para examinar cómo la densidad local de nidos influye en la intensidad de defensa del nido, comparé una serie de modelos competidores derivados a partir de un GLM global (distribución de errores binomial negativa y una función de enlace *log*) que incluía las expresiones lineales y cuadráticas de la densidad local de nidos y de la edad de cada individuo focal, el sexo de cada individuo focal (variable categórica con dos niveles) y las interacciones densidad de nidos*edad y densidad de nidos *sexo. Repetí estos modelos sustituyendo la densidad local de nidos por la densidad local de adultos. Todas las variables se estandarizaron antes del ajuste del modelo para minimizar la colinealidad entre los términos lineales y cuadráticos de las variables independientes de interés y para facilitar la interpretación de los parámetros estimados, usando la función *rescale* del paquete *arm* (Gelman, 2008). Utilicé el Criterio de Información Teórica de Akaike ajustado para muestras pequeñas (AICc) para identificar el o los modelos que tuvieran un mayor apoyo estadístico en los datos. El mejor ajuste lo proporcionó el modelo que tuvo el valor de AICc más bajo. Una diferencia entre cualquier modelo *i* dado y el modelo con mayor apoyo en los datos > 2 unidades en sus puntuaciones de AICc ($\Delta_i > 2$) fue considerada como una diferencia real entre sus respectivos ajustes con los datos (Johnson y Omland, 2004). Para reducir la incertidumbre en el proceso de selección de modelos, calculé las ponderaciones de Akaike (w_i) para estimar el apoyo relativo de cada modelo competidor en los datos (Burnham y Anderson, 2002), y usé un enfoque de promediado multimodelo para estimar los coeficientes que describen las relaciones de interés con base en el subconjunto de modelos con mejor ajuste y apoyo relativo y que en conjunto tenían un w_i acumulado de aproximadamente 0.95 (Cade, 2015).

RESULTADOS

La intensidad de la defensa del nido varió de 0 a 87 conductas en 4 minutos entre los 152 adultos de la muestra. La densidad local de nidos varió de 0 a 22 nidos en un radio de 10 metros, mientras que la densidad local de adultos varió de 0 a 40 adultos presentes en el momento de la prueba en un radio de 10 metros en torno al nido focal.

Evaluando la hipótesis de la presión del intruso usando la densidad local de nidos

El modelo con mayor apoyo incluyó la interacción densidad local de nidos * sexo ($w_i = 0.446$), mientras que el segundo modelo con mayor apoyo en los datos incluyó esta misma interacción más la expresión cuadrática de la densidad local de nidos ($w_i = 0.328$). Los modelos restantes difirieron en más de dos unidades de AICc con respecto al modelo con mayor apoyo en los datos, y por consiguiente, tuvieron un apoyo en los datos muy bajo (w_i menor o igual a 0.055; **Tabla 1**). Con base en los cinco modelos mejor posicionados en función de sus puntuaciones de AICc y que en conjunto tuvieron un w_i acumulado de aproximadamente 0.95 (i.e., los dos primeros modelos con mayor apoyo en los datos más tres modelos: densidad local de nidos * sexo + edad + edad², densidad local de nidos * edad + densidad local de nidos² + edad², y densidad local de nidos * edad + sexo + densidad local de nidos² + edad²), estimé el valor promedio ponderado de los coeficientes de los términos e interacciones de interés. Los coeficientes ponderados de los términos lineales y cuadráticos de la densidad local de nidos y de la edad del individuo focal, así como de las interacciones densidad local de nidos * sexo y densidad local de nidos * edad no fueron estadísticamente diferentes de cero (**Tabla 2**). Por lo tanto, resolví que no hay una influencia de la densidad de nidos por sí sola ni en interacción con el sexo o la edad sobre la conducta de defensa de los bobos. La intensidad de la defensa del nido difirió estadísticamente entre machos y hembras ($\beta = 1.16$, IC 95% = 0.77 - 1.55). La mediana de la frecuencia de conductas de defensa del

nido de los machos fue 26 conductas en 4 min, esto fue 3.71 veces más grande que la de las hembras, la cual tuvo un valor de 7 (**Fig. 4**).

Evaluando la hipótesis de la presión del intruso usando la densidad local de adultos

El modelo que incluyó la interacción densidad de adultos vecinos * sexo fue el modelo que tuvo mayor apoyo en los datos ($w_i = 0.595$). El segundo modelo con mayor apoyo en los datos incluyó esta misma interacción más la expresión cuadrática de la densidad local de adultos ($w_i = 0.201$), pero difirió en más de dos unidades de AICc respecto al primer modelo. Los modelos restantes difirieron en más de cuatro unidades de AICc respecto al primer modelo y, por consiguiente, tuvieron un apoyo en los datos sustancialmente menor (**Tabla 3**). Con base en los cinco modelos con mayor apoyo en los datos (los dos primeros modelos mejor posicionados con base en sus valores de AICc y otros tres modelos: vecinos adultos * sexo + edad + edad², vecinos adultos * edad + sexo + edad², y vecinos adultos * edad + vecinos adultos * sexo + edad²), y que en conjunto sumaron un apoyo relativo del 95% aproximadamente, estimé el valor promedio ponderado de los coeficientes de los términos e interacciones de interés. Los coeficientes ponderados de los términos lineales y cuadráticos de la densidad local de adultos vecinos y de la edad del individuo focal, y los coeficientes de las interacciones densidad local de adultos vecinos * sexo y densidad local de adultos vecinos * edad no fueron estadísticamente diferentes de cero (**Tabla 4**). Por lo tanto, resolví que no hay una influencia de la densidad de adultos vecinos ni por sí sola ni en interacción con el sexo o la edad. La intensidad de la defensa del nido difirió estadísticamente entre machos y hembras ($\beta = 1.16$, IC 95% = 0.77 - 1.56).



Fig 1. Colonia de pájaros bobos de patas azules de Isla Isabel, Nayarit (*Fotografía: Hugh Drummond*).

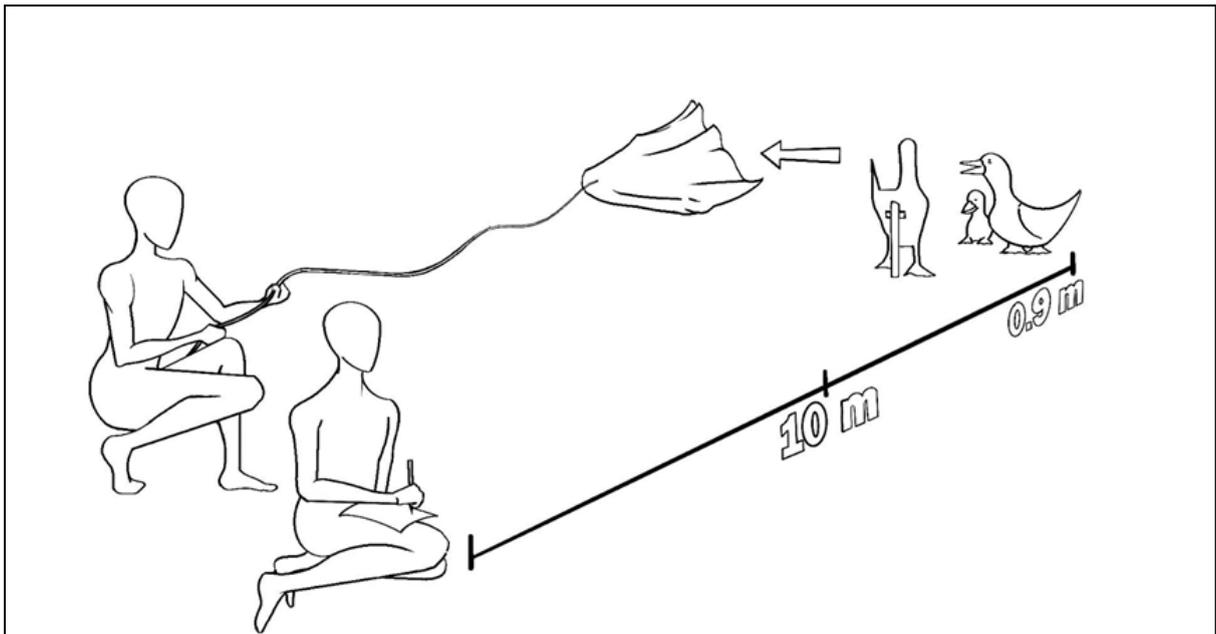


Fig. 2a



Fig. 2b

Fig 2a y 2b. 2a. Esquema donde se muestra el registro de conductas de defensa ante el estímulo fotográfico posicionado de manera vertical y de frente al sujeto de estudio a una distancia de 90 cm de este (*Ilustración: Daniela Fernández Velasco*). Figura modificada de Sánchez y Drummond, 2009 2b. Estímulo fotográfico cubierto y posicionado frente al sujeto de estudio (*Fotografía: Mauricio Acuña*).

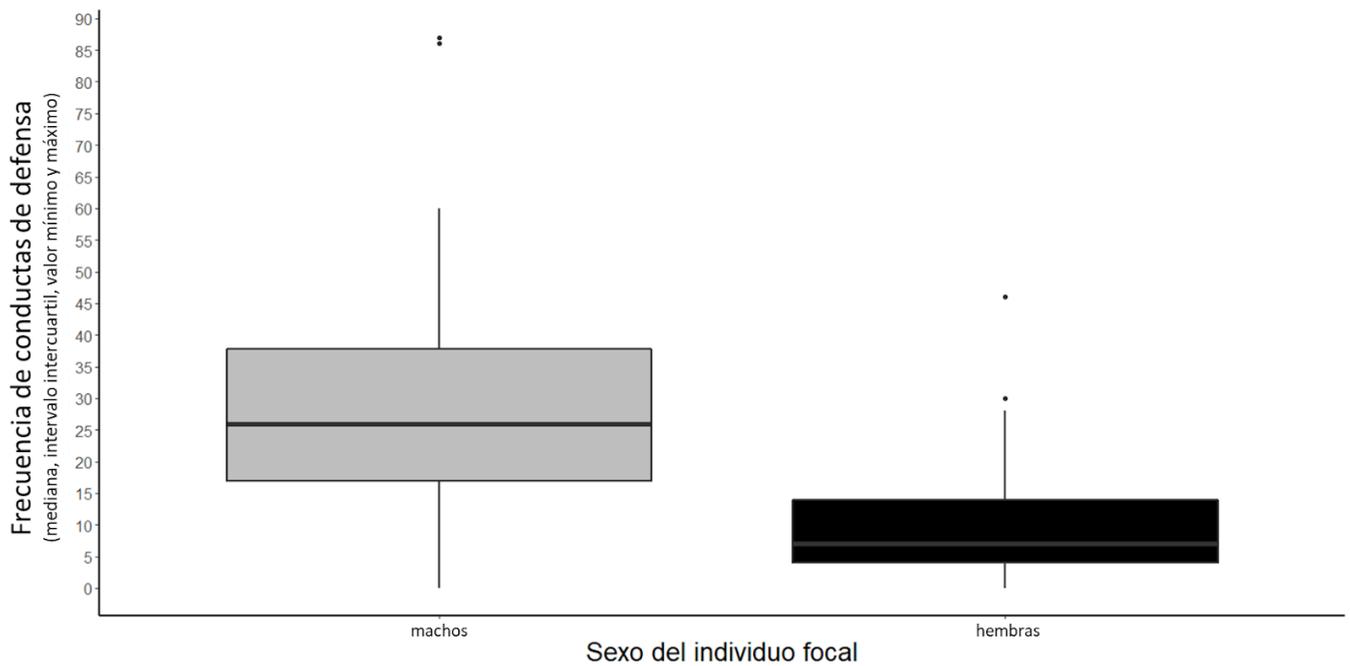


Fig 3. Frecuencia de conductas de defensa del nido registradas en cuatro minutos, emitidas por 70 machos y 82 hembras del pájaro bobo de patas azules ante la presencia de un estímulo fotográfico que simuló la aproximación de un bobo adulto intruso al nido. La diferencia en las frecuencias de conductas de defensa del nido entre machos y hembras fue estadísticamente diferente de cero cuando se puso a prueba la hipótesis de la presión del intruso usando modelos lineales generalizados que incluyen la densidad de nidos vecinos o el número de adultos presentes en el vecindario al momento de la prueba como variable independiente. Se presenta un diagrama de caja para ilustrar esta diferencia entre los sexos usando los valores “crudos” de frecuencia de conductas de defensa.

Tabla 1. Selección de modelos competidores que investigan la relación entre la intensidad de la defensa del nido, medida como la frecuencia total de conductas de defensa registradas en cuatro minutos, y la densidad de nidos vecinos en el pájaro bobo de patas azules (*Sula nebouxii*). Los modelos se clasifican según su apoyo relativo de acuerdo a los valores de AICc, de menor a mayor. Notaciones: $\Delta AICc$ = la diferencia en los valores de AICc entre un modelo (*i*) dado y el modelo con mayor apoyo en los datos ; w = peso de Akaike; K = número de parámetros.

Modelo	AICc	K	$\Delta AICc$	w_i
<i>densidad nidos * sexo</i>	1148.1	5	0.00	0.446
<i>densidad nidos * sexo + densidad nidos²</i>	1148.7	6	0.61	0.328
<i>densidad nidos * sexo + edad + edad²</i>	1152.3	7	4.20	0.055
<i>densidad nidos * edad + sexo+ edad²</i>	1152.3	7	4.22	0.054
<i>densidad nidos * edad + sexo+ densidad nidos² + edad²</i>	1152.8	8	4.66	0.043
densidad nidos * sexo + edad+ densidad nidos ² + edad ²	1153.1	8	4.94	0.038
densidad nidos * edad + densidad de nidos * sexo + edad ²	1154.4	8	6.25	0.020
densidad nidos * edad + densidad nidos * sexo + densidad nidos ² + edad ²	1154.6	9	6.53	0.017
nulo	1200.3	2	52.18	0.000
densidad nidos	1201.3	3	53.15	0.000
densidad nidos + densidad nidos ²	1201.6	4	53.48	0.000
densidad nidos * edad + densidad nidos ² + edad ²	1205.0	7	56.87	0.000
densidad nidos * edad + edad ²	1205.3	6	57.20	0.000

Tabla 2. Coeficientes ponderados de los términos principales y las interacciones de interés a partir de cinco modelos con mayor apoyo estadístico en los datos (w_i acumulado ~ 0.95), implementados para examinar la influencia de la densidad local de nidos en la intensidad de defensa del nido en machos y hembras del bobo de patas azules. Los términos de interés cuyos coeficientes fueron estadísticamente diferentes de cero se resaltan en negritas. Para el factor sexo, las hembras fueron la categoría de referencia.

	Estimado	95% IC	
		2.5%	97.5%
Intercepto	2.226	1.668	2.784
Densidad local de nidos	0.003	-0.084	0.090
Sexo	1.165	0.769	1.561
Densidad local de nidos * sexo	-0.012	-0.070	0.046
Densidad local de nidos ²	0.003	-0.002	0.007
Edad	-0.043	-0.213	0.127
Densidad local de nidos * edad	0.002	-0.006	0.009
Edad ²	0.002	-0.006	0.009

Tabla 3. Modelos competidores que examinan la relación entre la intensidad de la defensa del nido y el número de adultos presentes en el vecindario al momento de realizar los registros de conducta en la colonia de bobos de patas azules de Isla Isabel. Los modelos se clasifican según su apoyo relativo de acuerdo a los valores de AICc, de menor a mayor. Notaciones: $\Delta AICc$ = la diferencia en los valores de AICc entre cada modelo (*i*) dado y el modelo con mayor apoyo en los datos; *w* = peso de Akaike; *K* = número de parámetros.

Modelo	AICc	K	$\Delta AICc$	w_i
<i>vecinos adultos * sexo</i>	1149.0	5	0.00	0.595
<i>vecinos adultos * sexo + vecinos adultos²</i>	1151.1	6	2.17	0.201
<i>vecinos adultos * sexo + edad + edad²</i>	1153.1	7	4.16	0.074
<i>vecinos adultos * edad + sexo + edad²</i>	1153.7	7	4.77	0.055
<i>vecinos adultos * edad + vecinos adultos * sexo + edad²</i>	1155.3	8	6.37	0.025
<i>vecinos adultos * sexo + edad + vecinos adultos² + edad²</i>	1155.4	8	6.39	0.024
<i>vecinos adultos * edad + sexo + vecinos adultos² + edad²</i>	1155.9	8	6.97	0.018
<i>vecinos adultos * edad + vecinos adultos * sexo + vecinos adultos² + edad²</i>	1157.6	9	8.63	0.008
nulo	1200.3	2	51.33	0.000
<i>vecinos adultos</i>	1202.0	3	53.00	0.000
<i>vecinos adultos + vecinos adultos²</i>	1203.7	4	54.76	0.000
<i>vecinos adultos * edad + edad²</i>	1206.1	6	57.12	0.000
<i>vecinos adultos * edad + vecinos adultos² + edad²</i>	1207.6	7	58.64	0.000

Tabla 4. Coeficientes ponderados para los coeficientes de los términos principales y las interacciones de interés a partir de cinco modelos con mayor apoyo estadístico en los datos, implementados para examinar la influencia de la densidad local de adultos vecinos en la intensidad de defensa del nido en machos y hembras del bobo de patas azules. Los términos de interés cuyos coeficientes fueron estadísticamente diferentes de cero se resaltan en negritas. Para el factor sexo, las hembras fueron la categoría de referencia.

	Estimado	95% IC	
		2.5%	97.5%
Intercepto	8.654	1.639	2.677
Vecinos adultos	1.014	-0.019	0.047
Sexo	3.414	0.814	1.641
Vecinos adultos * sexo	0.987	-0.044	0.019
Vecinos adultos ²	0.999	-0.001	0.001
Edad	0.966	-0.203	0.134
Vecinos adultos * edad	1.000	-0.004	0.005
Edad ²	1.002	-0.005	0.009

DISCUSIÓN

Los resultados de este estudio sugieren que la intensidad con la que los machos y hembras del bobo de patas azules defienden sus nidos no está relacionada con la densidad local de nidos o de adultos presentes en su vecindario. Por lo tanto, la hipótesis que propone que los costos de la defensa territorial incrementan cuando hay una mayor agregación de congéneres en las áreas de alimentación o reproducción, i.e., *hipótesis de la presión de los intrusos* (Myrs, Connors y Pitelka, 1979; Temeles, 1987; Norman y Jones, 1984) no tuvo apoyo en mis datos.

La predicción de que los adultos emiten un mayor número de conductas agonísticas por unidad de tiempo hacia un estímulo que simula la aproximación de un intruso desconocido al sitio de anidación conforme incrementa la densidad de nidos y adultos en el entorno inmediato se basa en dos supuestos que parecen cumplirse en la colonia de bobos de Isla Isabel. El primero es que existe variación en la calidad de los sitios de anidación y por tanto en la ocupación de esos sitios. En nuestras áreas de estudio en Isla Isabel, la concentración de nidos varía de forma descendente desde la línea de playa hacia el interior del bosque (Medina, Drummond y Kim, 2009). Esta agregación diferencial de nidos sugiere que los sitios de anidación más abiertos y cercanos a la playa son preferidos por los bobos, porque podrían proveerles beneficios en términos de un fácil acceso a sus nidos (Medina, Drummond y Kim, 2009). El segundo supuesto es que los individuos que anidan en sitios con mayor densidad de nidos en áreas cercanas a la playa se ven forzados a interactuar con un mayor número de congéneres potencialmente interesados en establecerse en esos sitios o que transitan por ahí, i.e., están expuestos a mayor presión por parte de congéneres intrusos. Las interacciones agonísticas entre adultos de ambos sexos que anidan contiguamente dentro de nuestras áreas de estudios son frecuentes, y es de esperarse que lo sean aún más en las zonas donde se concentra la mayor densidad de nidos vecinos (Kim, Torres y Drummond, 2009).

Además, los bobos que anidan al interior del bosque suelen aterrizar en zonas más abiertas cercanas a la playa a su regreso de los viajes de pesca, de manera que los adultos que anidan en zonas cercanas a las playa están expuestos a interacciones adicionales con adultos que no son vecinos pero que transitan por su vecindario durante gran parte del día y la noche (Montes, Drummond y Kim., 2009).

La hipótesis de la presión de los intrusos ha obtenido apoyo en estudios correlacionales y experimentales usando atributos conductuales como variables de respuesta. Estos estudios sugieren que la tasa de intrusión o el número de congéneres en un área determinada tienen una fuerte influencia en la conducta territorial de los individuos en diversas especies animales como ardillas, antílopes, cangrejos y aves (Stamps y Buechner, 1985; Shonfield et al. 2012; Wronski y Plath, 2006; Zhu et al. 2022; Hill et al. 2017). La respuesta a la presión que ejercen los congéneres puede variar en función de la edad de los individuos que defienden un territorio (Arcese, 1987; Wronski y Plath, 2006), y los costos de la defensa territorial pueden llegar a ser demasiado elevados cuando el número de congéneres o la tasa de intrusión son muy altos, forzando a los animales a constreñir sus territorios o tolerar intrusos en sus territorios (Wronski y Plath, 2006). En contraste con análisis anteriores en otras especies, en este estudio, ni el número de nidos, ni el número de adultos en un radio de 10 metros en torno a cada nido focal por sí mismos, ni en interacción con el sexo y la edad del individuo focal, influyeron en la conducta de defensa del nido de hembras y machos del bobo de patas azules ante la simulación de una intrusión de un bobo adulto desconocido. Este resultado en el bobo de patas azules puede deberse a diferentes factores, los cuales discuto a continuación.

Los bobos de patas azules que viven en vecindarios donde la densidad de nidos es más alta o donde hay un número de adultos congéneres más elevado podrían no haber presentado una conducta de defensa del nido más intensa ante el estímulo si una mayor participación en

conductas agonísticas implica altos costos energéticos o riesgo de lesiones potenciales (Greenwood, 1980). Una disminución en la frecuencia o intensidad de la conducta de defensa territorial cuando la densidad de intrusos potenciales es demasiado alta, ha sido documentada en diversos estudios con vertebrados (Stamps y Buechner, 1985; Shonfield et al., 2012; Wronski y Plath, 2006) e invertebrados (Zhu et al., 2022), y esta relación ha sido atribuida a una reducción en los costos que conlleva la defensa territorial. Además, una moderación de la intensidad de la conducta territorial en especies que anidan en colonias altamente pobladas como los bobos de patas azules (Nelson, 2006) sería benéfica para los individuos, ya que esa energía podría ser invertida en la incubación, el cuidado de las crías y la búsqueda de alimento.

Una hipótesis alternativa que podría explicar estos resultados negativos en el bobo de patas azules es la del “querido enemigo” (Fisher, 1954; Temeles, 1994), la cual propone que a largo plazo hay una reducción en la agresión entre vecinos, ya sea porque los vecinos representan un menor riesgo en la pérdida de recursos o porque hay menor necesidad de confrontación para definir un rol dominante (Temeles, 1954; Ydenberg, Giraldeau y Falls, 1988). Un supuesto fundamental de la hipótesis del querido enemigo es el reconocimiento entre individuos (Beletsky y Oriana, 1989; Grabowska-Zhang, Wilkin y Sheldon, 2012), y este supuesto parece cumplirse en el bobo de patas azules, ya que machos y hembras aceptan la aproximación de sus consortes al nido al regreso de los viajes de pesca, pero no de cualquier otro adulto o cría, y este reconocimiento es mediado por vocalizaciones (Dentressangle, Aubin y Mathevon, 2012) y posiblemente por otras señales visuales que no han sido exploradas. Sin embargo, si los machos y hembras de bobos de patas azules distinguen a los adultos con los que anidan en contigüidad de aquellos intrusos que transitan por su vecindario y ajustan la intensidad de su defensa territorial en función de este reconocimiento, aún está por verse. La manipulación que realicé en este estudio no permite distinguir si este es el caso.

Otra explicación de por qué la frecuencia de conductas de defensa no se relaciona con la densidad de nidos y el número de adultos en el vecindario podría ser porque esta relación solamente existe durante el establecimiento de territorios, pero después se desvanece cuando los bobos han establecidos sus nidos y están ocupados en otros aspectos del cuidado parental como la incubación y la crianza. Los machos comienzan a preparar un sitio de anidación dentro del territorio establecido antes de formar una pareja, y las hembras eligen posteriormente a los machos (Osorio, Beristain y Drummond, 1993). Una vez establecida la pareja, ambos consortes participan en la elección del sitio de anidación, dentro del territorio del macho, aunque es la hembra quien define el sitio donde se depositan los huevos (Stamps et al. 2002). Durante el establecimiento de territorios, cuando los machos negocian los linderos con otros machos vecinos, podría ser el periodo en el que la presión de los intrusos podría ser mayor (Stamps et al. 2002). Sin embargo, la presión de los intrusos puede ser continua aunque menor durante los 40-44 días de incubación y los 3-4 meses de crianza ya que ambos sexos suelen defender agresivamente el nido ante la aproximación de adultos o crías ajenas que suelen transitar en los vecindarios (Osorio, Beristain y Drummond, 1993). Una aproximación exitosa para evaluar esta hipótesis podría incluir la respuesta de ambos sexos en diferentes momentos, desde el establecimiento del territorio pasando por la incubación y la crianza.

Es probable además que la presentación de un estímulo inerte que asemeja a un adulto desconocido no induce una respuesta tan intensa como la que podría producir un bobo real, el cual puede responder con conductas agonísticas al emisor. La mayoría de los estudios que han examinado la influencia de la densidad de congéneres en la conducta territorial han utilizado estímulos naturales (Zhu et al. 2022; Shonfield et al. 2012; Hill et al. 2017), los cuales involucran intercambio de estímulos auditivos, olfativos, etcétera, que no fueron presentados en este estudio y que podrían ser importantes para poner a prueba esta hipótesis

en el bobo de patas azules. Para estudios posteriores en aves coloniales se recomienda hacer observaciones de interacciones naturales entre vecinos y desconocidos.

Un análisis anterior en el bobo de patas azules reveló que la densidad de nidos vecinos en un radio de 5 m en torno al nido focal no inducía una conducta territorial más intensa en hembras y machos adultos que crecieron como crías dominantes o subordinadas en su nido natal en Isla Isabel (Sánchez y Drummond, 2011). Sin embargo, la muestra utilizada en ese análisis previo no era adecuada para poner a prueba la hipótesis de la presión de los intrusos, ya que estaba acotada únicamente a adultos con historias de desarrollo muy específicas y que estuvieran cuidando nidadas de una a tres crías de entre 10 y 11 días de edad (Sánchez y Drummond, 2011). Sin embargo, en concordancia con ese estudio previo en el bobo de patas azules, mis análisis revelaron que los machos presentaron una frecuencia mediana de conductas de defensa del nido que fue 3.71 veces mayor que la que se registró en las hembras. Por lo tanto, los resultados de esta tesis proveen evidencia adicional de que en el bobo de patas azules, los machos suelen estar más involucrados en la defensa territorial que las hembras (Guerra y Drummond, 1995). Es importante mencionar que la interacción entre el sexo del individuo focal y la densidad local de nidos y de adultos en los modelos estadísticos no tuvo apoyo estadístico, por lo que los machos invierten más en la defensa del nido independientemente de la densidad del vecindario.

En conclusión, la densidad de nidos y de adultos vecinos en el entorno social inmediato no influye en la intensidad con la que machos y hembras del bobo de patas azules defienden su nido, lo que sugiere que estas aves coloniales no son sensibles a la presión que sus vecinos u otros posibles intrusos en tránsito pueden ejercer en el mantenimiento del territorio de anidación, al menos durante el periodo de incubación y crianza. Esta aparente insensibilidad puede ser beneficiosa en las aves coloniales porque probablemente implica una reducción de

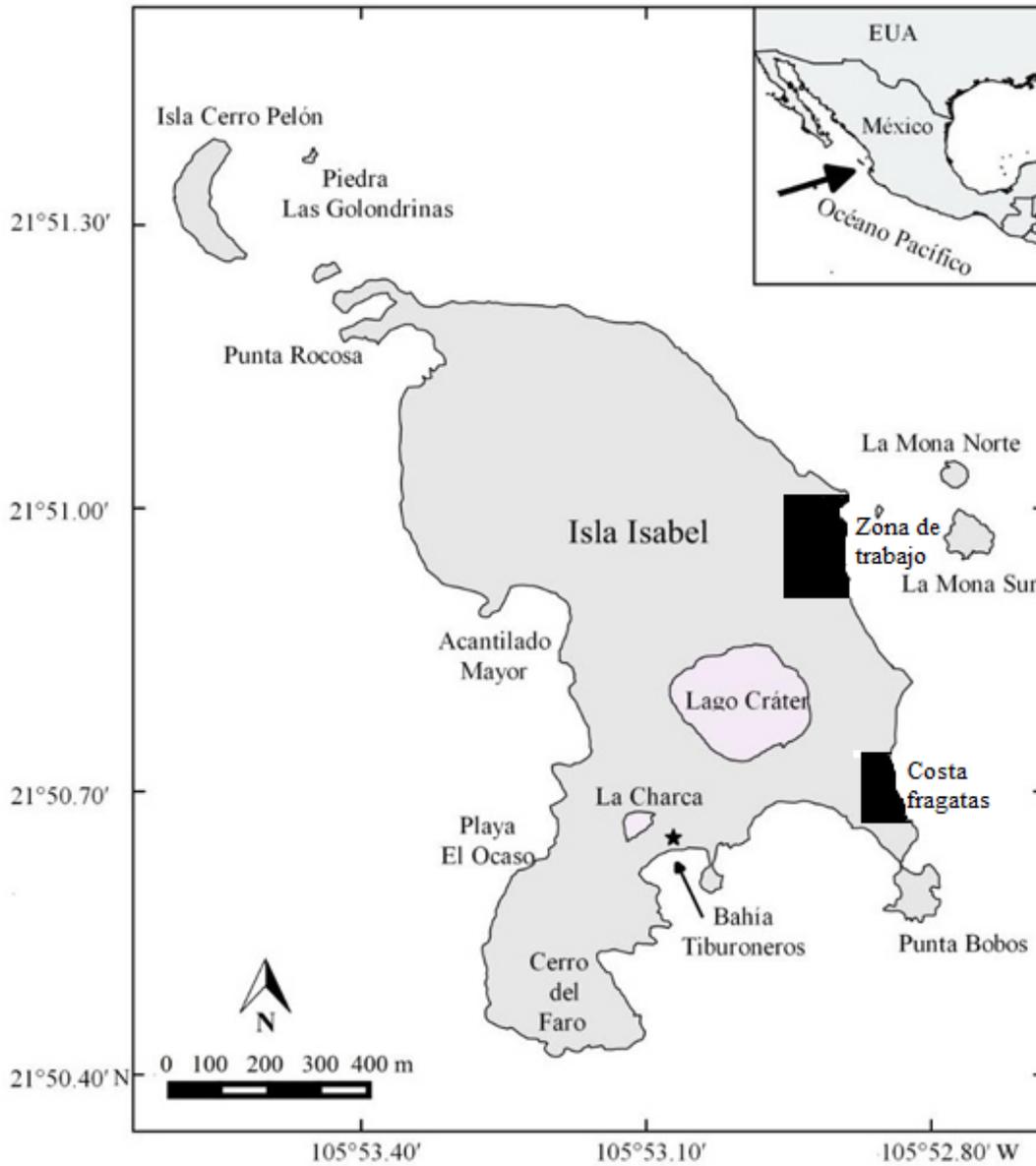
los costos de la defensa agresiva del nido y del territorio en zonas de anidación con altas densidades, donde las interacciones agonísticas entre congéneres suelen ser frecuentes (Medina, Drummond y Kim, 2009). Los bobos de Isla Isabel son fieles de por vida a su primer sitio de anidación en su colonia natal, el cual suele localizarse a unas pocas decenas de metros de su nido natal (Medina, Drummond y Kim, 2009). La moderación de la intensidad de la defensa agresiva del nido ante congéneres en vecindarios con alta densidad de nidos podría estar mediada entonces por el reconocimiento entre individuos que suelen compartir vecindario de forma repetida durante su vida. Otros estudios en aves coloniales son necesarios para determinar qué tan generalizables son estos resultados en aves coloniales.

LITERATURA CITADA

1. Ancona, S; Sánchez, S; Rodríguez, C y Drummond H. (2011) *El Niño in the warm tropics: local sea temperature predicts breeding parameters and growth of Blue-footed Boobies*. J Anim Ecol 80:799–808
2. Andrew, G y Yu-Sung, S. (2020). *arm: Data Analysis Using Regression and Multilevel/Hierarchical Models*. R package version 1.11-2. <https://CRAN.R-project.org/package=arm>
3. Ben Bolker and R Development Core Team (2020). *bbmle: Tools for General Maximum Likelihood Estimation*. R package version 1.0.23.1. <https://CRAN.R-project.org/package=bbmle>
4. Breheny P and Burchett W (2017). *Visualization of Regression Models Using visreg*. The R Journal, 9: 56-71.
5. Brown, C y Rannala, B. (1995). *Colony choice in birds: models based on temporally invariant site quality*. Behav Ecol Sociobiol 36, 221–228
6. Cade, B. (2015). “*Model Averaging and Muddled Multimodel Inferences*.” Ecology 96 (9): 2370–82.
7. Castillo, J; González, E y Mellink, E. (2014). *Adoption and infanticide in an altricial colonial seabird, the Blue-footed Booby: The roles of nest density, breeding success, and sex-biased behavior*. Journal of Ornithology, 155, 135-144
8. Dongwen, L; Siva, G y John, K. (2020). *predictmeans: Calculate Predicted Means for Linear Models*. R package version 1.0.4. <https://CRAN.R-project.org/package=predictmeans>
9. Douglas, B; Martin, M; Ben, B y Steve, W. (2015). *Fitting Linear Mixed-Effects Models Using lme4*. Journal of Statistical Software, 67(1), 1-48.
10. Drummond, H y Garcia, C. (1989). *Food shortage influences sibling aggression in the blue-footed booby*. Animal Behaviour, 37, 806–819.
11. Florian, H. (2021). *DHARMA: Residual Diagnostics for Hierarchical (Multi-Level / Mixed) Regression Models*. R package version 0.4.1. <https://CRAN.R-project.org/package=DHARM>
12. Fretwell, S y Lucas, H. (1970). *On Territorial Behaviour and Other Factors Influencing Habitat Distribution in Birds*. I. Theoretical Development. Acta Biotheoretica, 19, 16-36.
13. Marc, J. (2020) *AICcmodavg: Model selection and multimodel inference based on (Q)AIC(c)*.
14. Gelman, A. 2008. “*Scaling Regression Inputs by Dividing by Two Standard Deviations*.” Statistics in Medicine 27(15): 2865–73
15. González, E. y Osorno, J. (1987). *Dinámica de la territorialidad en una colonia de bobo de patas azules, Sula nebouxii, en Isla Isabel, Nayarit, México*.
16. Guerra, M y Drummond, H. (1995). *Reversed Sexual Size Dimorphism and Parental Care: Minimal Division of Labour in the Blue-Footed Booby*, Behaviour, 132(7-8), 479-496.
17. Hausfater G, Hrdy SB. (1984) *Infanticide: comparative and evolutionary perspectives*. New York, NY: Aldine Publishing
18. John, F y Sanford, W. (2019). *An {R} Companion to Applied Regression*, Third Edition. Thousand Oaks CA: Sage. URL: <https://socialsciences.mcmaster.ca/jfox/Books/Companion>.
19. Kamil Barton (2020). *MuMIn: Multi-Model Inference*. R package version 1.43.17. <https://CRAN.R-project.org/package=MuMIn>
20. Kim, Sin-Yeon., Torres, Roxana y Drummond, Hugh. (2009). *Simultaneous positive and negative density-dependent dispersal in a colonial bird species*. Ecology. 90. 230-9. 10.1890/08-0133.1.
21. Mitani, J; Watts, D y Amsler S. (2010) *Lethal intergroup aggression leads to territorial expansion in wild chimpanzees*. Curr. Biol. 20, R507–R508.

22. Mollie, E; Kasper, K; Koen, J; Arni, M; Casper, W; Anders, N; Hans, J; Martin, M y Benjamin, M. (2017). *glmmTMB Balances Speed and Flexibility Among Packages for Zero-inflated Generalized Linear Mixed Modeling*. The R Journal, 9(2), 378-400.
23. Montgomerie, R y Weatherhead, P. (1988). *Risks and rewards of nest defence by parent birds robert*. Quarterly Review of Biology, 63, 167-187.
24. Myers, J; Connors, P y Pitelka. (1979). *Territory size in wintering sanderlings: the effects of prey abundance and intruder density*.
25. Nelson, R. J. (2005). *Biology of aggression*. New York, NY: Oxford University Press.
26. Ortega, S; Sánchez, O; Urrutia C y Drummond, Hugh. (2017). *Age-related parental care in a long-lived bird: implications for offspring development*. Behavioral Ecology and Sociobiology.
27. Pathak, E y Casper, M. (2001). *A definition of "social environment"*. American journal of public health. 91. 465.
28. Price, K; Boutin, S; y Ydenberg, R. (1990). *Intensity of territorial defense in red squirrels: An experimental test of the asymmetric war of attrition*. Behavioral Ecology and Sociobiology, 27,217-222.
29. R Core Team (2020). *R: A language and environment for statistical computing*. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. URL <https://www.R-project.org/>
30. R package version 2.3-1. <https://cran.r-project.org/package=AICcmodavg>.
31. Sánchez, O y Drummond, H. (2011). *Sibling bullying during infancy does not make wimpy adults*. Biology Letters, 7, 869-871.
32. Sarkar, Deepayan (2008) *Lattice: Multivariate Data Visualization with R*. Springer, New York. ISBN 978-0-387-75968-5
33. Shonfield, J; Taylor, R; Boutin, S; Humphries, M y McAdam, A. (2012). *Territorial defence behaviour in red squirrels is influenced by local density*. Behaviour, 149, 369-390.
34. Simon, J. (2020). *pscl: Classes and Methods for R Developed in the Political Science Computational Laboratory*. United States Studies Centre, University of Sydney. Sydney, New South Wales, Australia. R package version 1.5.5. URL <https://github.com/atahk/pscl/>
35. Siracusa, E; Boutin, S; Humphries, M; Gorrell, J; Coltman, D; Danzter, B; Lane, J y McAdam, A. (2017). *Familiarity with neighbours affects intrusion risk in territorial red squirrels*. Animal Behaviour, 133, 11-20.
36. Stamps J, Calderón-De Anda M, Perez C, Drummond H. (2002). Collaborative tactics for nestsite selection by pairs of Blue footed Boobies. Behaviour 139:1383–1412
37. Temeles, E. (1987). *The Relative Importance of Prey Availability and Intruder Pressure in Feeding. Territory Size Regulation by Harriers, Circus cyaneus*. Oecologia, Vol. 74, No. 2, pp. 286-297.
38. Temeles, E. (1994). *The role of neighbours in territorial systems: When are they 'dear enemies?'* Animal Behaviour, 47, pp. 339-350
39. Torrescano, C; Lara, R; Torres, L y Cortés, M. (2016). *Composición de la ictiofauna capturada en la pesquería artesanal de la Isla Isabel (sureste del Golfo de California), México*. Latin american journal of aquatic research, 44(4), 792-799.
40. Venables, W. y Ripley, B. (2002). *Modern Applied Statistics with S*. Fourth Edition. Springer, New York. ISBN 0-387-95457-0
41. Wickham, H. *ggplot2: Elegant Graphics for Data Analysis*. Springer-Verlag New York, 2016.
42. Zuur, A; Ieno, E; Walker, N; Saveliev, A y Smith, G. (2009). *Mixed effects models and extensions in ecology with R*. Statistics for Biology and Health.

APÉNDICE I



Adaptado de Torrescano, C; Lara, R; Torres, L y Cortés, M. (2016). Composición de la ictiofauna capturada en la pesquería artesanal de la Isla Isabel (sureste del Golfo de California), México. Latin American Journal of Aquatic Research, 44(4), 792-799.

APÉNDICE II

	Estimado	2.5%	95% IC 97.5%
Intercepto	3.048	0.140	6.027
Contenido del nido	-0.148	-0.782	0.483
Coordenadas X	0.000	-0.005	0.006
Coordenadas Y	0.002	-0.004	0.009
Hora de prueba	-0.000	-0.000	0.000
Fecha de la prueba	-0.001	-0.036	0.034
Fecha de puesta	-0.097	-2.015	1.842

Tabla 1. Selección preliminar de covariables.