



**UNIVERSIDAD NACIONAL
AUTÓNOMA DE MÉXICO**

FACULTAD DE CIENCIAS

**Variación de la fecha de puesta del bobo
de patas azules**

T E S I S

**Que para obtener el título de:
BIÓLOGA
P R E S E N T A:**

BEATRIZ PEÑA ALVAREZ



FACULTAD DE CIENCIAS
UNAM

**Director de tesis:
DR. HUGH MICHAEL DRUMMOND DUREY**



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.

Con especial cariño a mi madre.

Agradecimientos

Quiero dar infinitas gracias...

A mis padres, María del Carmen Alvarez Texocotitla y Juan Peña García, porque nunca dejaron de creer en mí y por sus ánimos incansables.

A mis hermanos por su compañía y cooperación en la logística hogareña.

A mi asesor Hugh Drummond por su apoyo en la elaboración de mi tesis. Gracias por el tiempo y experiencia brindada para mejorar mi desenvolvimiento académico.

A María Cristina Rodríguez Juárez por su apoyo en mi introducción al uso de las bases de datos y sobre todo, por sus palabras de aliento cuando fueron necesarias.

A Roxana Torres, René Beamonte y Gabriel García por su ayuda en los análisis estadísticos.

A mis sinodales María del Coro Arizmendi, Adolfo Navarro, Katherine Renton y Alejandro Ríos, por sus valiosos comentarios a mi trabajo de tesis.

A Angélica Hernández, Nancy Hernández y Karina Chávez por ser mis compañeras, amigas y confidentes. Gracias por su apoyo en todo momento y sin condiciones.

A Ernesto Delgadillo, Omar Hernández y Luis Aldana por su compañía y amistad a lo largo del tiempo. Gracias por los bellos y divertidos momentos juntos.

A Claudia Valderrabano, Edgar Ávila, Sim Yeón Kim, Tatiana Benabides, Alejandro Ríos, René Beamontes, Aressia García, Eira Bermudes, Ruth Rodríguez, Christian Montes, Oscar Sánchez, Alejandra Ramos, y en general a todos mis compañeros y amigos del laboratorio de Conducta Animal del Instituto de Ecología quienes con la convivencia diaria se hicieron de mi afecto. Gracias por hacerme sentir como en familia.

A los revisores de la población de bobo de patas azules desde 1981 a 2005 que hicieron posible esta tesis con su esfuerzo en campo.

A Jorge Luis Inocencio (Yamaha) y en general a todos los pescadores de la Isla Isabel, Nayarit, por el apoyo logístico dentro de la isla.

A la SEMARNAT y la Marina por el apoyo logístico fuera y hacia la isla.

A CONACyT y PAPITT por el apoyo económico brindado en los proyectos 47599Q y IN200702-3, respectivamente y en general por el apoyo del avance de la ciencia en México.

A Deb Raj Aryal por su amor, paciencia y ánimos para la conclusión de este longevo capítulo en mi vida. Gracias por estar a mi lado, más allá de la distancia.

Y sobre todo, gracias a la vida por recordarme que nuestra mayor gloria no consiste en no haber caído nunca, sino en levantarse cada vez que caemos.



1. Datos del alumno

Apellido paterno: Peña

Apellido materno: Alvarez

Nombre(s): Beatriz

Teléfono: 41 71 06 99

Universidad Nacional Autónoma de México

Facultad de Ciencias

Carrera: Biología

Número de cuenta: 09601666-6

2. Datos del tutor

Grado: Dr.

Nombre(s): Hugh Michael

Apellido paterno: Drummond

Apellido materno: Durey

3. Datos del sinodal 1

Grado: Dr.

Nombre(s): Adolfo Gerardo

Apellido paterno: Navarro

Apellido materno: Sigüenza

4. Datos del sinodal 2

Grado: Dra.

Nombre(s): María del Coro

Apellido paterno: Arizmendi

Apellido materno: Arriaga

5. Datos del sinodal 3

Grado: Dra.

Nombre(s): Katherine

Apellido paterno: Renton

Apellido materno:

6. Datos del sinodal 4

Grado: Dr.

Nombre(s): Alejandro Ariel

Apellido paterno: Ríos

Apellido materno: Chelén

7. Datos del trabajo escrito.

Título: Variación de la fecha de puesta del bobo de patas azules

Número de páginas: 100 p.

Año: 2009

ÍNDICE

Resumen	7
INTRODUCCIÓN	8
Temporada reproductiva	8
El bobo de patas azules	12
MÉTODO GENERAL	14
CAPÍTULO I:	17
Fecha de puesta y éxito del nido	17
Preguntas	17
Método	17
Resultados	19
Discusión	26
CAPÍTULO II:	32
Supervivencia de puestas y nidadas tardías	32
Pregunta	32
Método	32
Resultados	33
Discusión	36
CAPÍTULO III:	39
Segundas puestas	39
Preguntas	39
Método	39
Resultados	41
Discusión	46
CAPÍTULO IV:	50

Característica de los individuos tardíos	50
Preguntas	50
Método	50
Resultados	53
Discusión	59
CAPÍTULO V:	62
Consecuencias de anidar tarde: la siguiente temporada	62
Preguntas	62
Método	62
Resultados	63
Discusión	69
RESUMEN DE RESULTADOS	71
Fecha de puesta y éxito del nido	71
Supervivencia de puestas y nidadas tardías	71
Segundas puestas	72
Característica de los individuos tardíos	73
Consecuencias de anidar tarde	74
CONCLUSIONES GENERALES	75
Literatura citada	78
APÉNDICES	84
Apéndice 1	84
Apéndice 2	87
Apéndice 3	91
Apéndice 4	96

Resumen

En muchas especies de aves los individuos que anidan más temprano tienen más éxito. La duración de la temporada de anidación varía ampliamente entre las especies de aves marinas. El bobo de patas azules (*Sula nebouxii*) en Isla Isabel demostró una temporada de anidación amplia. El presente estudio de 25 temporadas reproductivas de anidación por los bobos de patas azules en Isla Isabel describe la distribución temporal de las puestas durante la temporada de anidación, compara el esfuerzo reproductivo y éxito del nido de los individuos tempranos vs tardíos y determina si la anidación tardía se asocia con (a) la edad, (b) el número de intentos reproductivos, (c) el esfuerzo reproductivo en la anidación previa, (e) el cambio de pareja o (f) ventajas reproductivas en anidaciones posteriores.

La temporada de anidación del bobo de patas azules dura en promedio 161 días \pm 44 días, presentando un patrón bimodal de frecuencia de puestas con hasta la mitad de los nidos puestos en la segunda moda. En comparación con los bobos tempranos (de la primer moda de puestas), los bobos tardíos (de la segunda moda) suelen producir menos huevos, crías y volantones. El éxito del nido declina conforme avanza la temporada de puestas, pero en la mitad de las temporadas el éxito de las aves que inician la temporada de puestas (los pioneros) también es pobre.

La anidación tardía se logró explicar sólo parcialmente. Las anidaciones tardías generalmente no son segundas puestas ni resultan de un esfuerzo grande o prolongado en la temporada anterior, y la anidación tardía no parece aportar beneficios en la siguiente temporada. La anidación tardía parece explicarse parcialmente por la baja condición del reproductor, por juventud o senescencia, y por el cambio de pareja.

INTRODUCCIÓN

Temporada reproductiva

En las especies de aves marinas coloniales (95% de las aves marinas), la temporada de anidación (periodo entre la puesta del primer huevo en la colonia hasta la independencia alimenticia del último volantón) generalmente inicia con el retorno de las aves a la zona de anidación en un periodo relativamente corto de tiempo (Hamer *et al.* 2001). La temporada de anidación es incitada por la duración del día, un factor próximo que provoca una elaborada serie de cambios fisiológicos en los cuerpos de las aves (Baker 1938, Lambrechts *et al.* 1997), aunque la importancia de la duración de la luz del día podría disminuir hacia las zonas tropicales. La temperatura ambiental podría afectar también el inicio de la temporada, especialmente en aves de ambientes polares y templados (regiones entre los trópicos y los círculos polares; Hamer *et al.* 2001).

La disponibilidad del alimento para el desarrollo de las crías es considerado el factor último con más influencia en la temporada de anidación (Schreiber 2001, Winkler 2001). El alimento de las aves marinas no está uniformemente disponible en el espacio y tiempo dentro de los océanos, y sus fluctuaciones (debido a cambios en factores oceanográficos) indudablemente ejercen una influencia última y próxima (Hamer *et al.* 2001) sobre la temporada reproductiva de las aves marinas. Las aves requieren de más recursos conforme las crías tienen mayor edad y la mayoría de las especies acoplan el periodo de mayor demanda alimenticia con el periodo de disponibilidad de alimento (Le Corre 2001, Winkler 2001). Aves de ambientes cambiantes han evolucionado a mostrar flexibilidad en sus temporadas de anidación como respuesta a la cambiante disponibilidad de alimento (Winkler 2001).

Por otro lado, la duración de la temporada de anidación puede variar debido a la disponibilidad del alimento. Por ejemplo, cuando hay abundante alimento, la temporada de anidación podría extenderse, al prolongarse la temporada de puestas debido a la oportunidad de realizar con éxito segundos intentos reproductivos (Paredes *et al.* 2002); y cuando el alimento es escaso la temporada de anidación podría prolongarse debido al retraso del emplumado de las crías (Olsson y Brodin 1997). En la temporada de anidación de muchas poblaciones de aves marinas se presenta un pico de puestas (un aumento considerable en del número de puestas) pero cuando la duración de la temporada es larga se llegan a presentar más de un pico (Williams 1995).

En general, las condiciones ambientales pueden limitar la temporada de anidación de las aves. En la zona polar, las condiciones ambientales propicias para la reproducción son estacionales y breves. En la zona templada, estos efectos son menos marcados que los de la zona polar. En la zona tropical, las condiciones ambientales suelen ser más homogéneas; sin embargo, la disponibilidad del alimento es estacional y la mayoría de las especies de aves anidan estacionalmente (Hamer *et al.* 2001). Las poblaciones de aves de zonas tropicales ponen hasta en 6 (Winkler 2001) o más de los meses del año (Hamer *et al.* 2001).

Fecha de puesta y éxito de anidación

Durante la temporada de anidación de muchas poblaciones de aves, el éxito de anidación declina al avanzar la fecha de puesta (Perdeck y Cavé 1992, Rowe *et al.* 1994, Harris y Wanless 2004). Sólo en algunas poblaciones se ha detectado un bajo éxito de anidación también al inicio de la temporada (previo al pico; Sydeman *et al.* 1991, Brommer *et al.* 2002).

La variación individual de la fecha de puesta es afectada por la calidad individual (características que favorecen la producción de descendencia adulta de un animal; Barrows 2001), la cual es frecuentemente asociada a la condición corporal del ave, su edad y/o su experiencia reproductiva (Sydeman *et al* 1991, Robinson *et al* 2005). Las aves marinas con mayor calidad individual suelen anidar más temprano, con puestas más grandes y con más éxito en comparación con los de menor calidad individual (Sydeman *et al.* 1991, De Forest y Gaston 1996, Harris y Wanless 2004). Las aves maduras pueden anidar más temprano porque ellas acumulan más prontamente las reservas suficientes de grasa corporal necesarias en la reproducción en comparación con las jóvenes, debido posiblemente a diferencias en la eficiencia de forrajeo (Sydeman *et al.* 1991).

La sincronía de anidación es importante. Aves marinas con alta calidad individual suelen anidar sincrónicamente con el resto de la colonia. Las crías de las aves que anidan sincrónicamente con su colonia son menos depredadas y sufren menos muertes por ataques de adultos vecinos que las crías de aves que se reproducen en extrema asincronía con la colonia (Harris y Wanless 2004).

A menudo las aves jóvenes son menos competitivas que las aves maduras. Sydeman *et al.* (1991), reporta que el bajo éxito de anidación del pingüino enano (*Eudyptula minor*) es consecuencia principalmente de la desaparición de sus huevos; y sugiere que las aves jóvenes son poco capaces o deficientes en el forrajeo, incubación y protección del nido en comparación con las aves maduras.

La edad avanzada en un ave esta correlacionada con la pérdida de atributos sexuales y la senescencia. Esto ha sido evidenciado en aves silvestres (Bennett y Owens 2002). La teoría de inversión final asume que las aves reproductivas que

posiblemente anidan por última vez (por senectud o enfermedad) aumentan su esfuerzo reproductivo. Esta teoría ha sido confirmada para el bobo de patas azules (Montes 2008, Velando *et al.* 2006b) pero no en otras especies de aves marinas (como *Eudyptula minor*, Sydeman *et al.* 1991).

Cuando la variación de la fecha de puesta es amplia, vemos la necesidad de explicar la anidación tardía. En el pingüino de Humboldt (*Spheniscus humboldti*), la ocurrencia de anidaciones en fechas tardías ha sido explicada por segundos intentos reproductivos (doble anidación) de aves exitosas en la parte temprana o por la reposición de nidos perdidos de aves que anidaron temprano (Paredes *et al.* 2002). La probabilidad de que una pareja inicie tardíamente una segunda puesta después de producir una primera nidada exitosa generalmente declina a través de la temporada de anidación (Verboven y Vershulst 1996, Kus 2006). Sin embargo, la probabilidad de anidar por segunda vez depende de la experiencia reproductiva previa, la condición corporal (Olsson y Brodin 1997), y la duración de la disponibilidad del alimento en la zona de anidación (Verboven y Vershulst 1996).

En algunas especies, la fecha de puesta del individuo es afectada por el cambio de pareja. En aves marinas de larga vida, las parejas que anidaron juntas en temporadas anteriores anidan más tempranamente en la temporada y con más éxito que las parejas recién formadas (Brooke 1978). En principio, el retraso de la fecha de puesta podría estar relacionado al esfuerzo reproductivo en la temporada anterior, sin embargo no se ha estudiado esta posible relación en aves marinas.

Con el avance de la fecha de puesta, el éxito de anidación en la población suele declinar debido parcialmente al deterioro ambiental, provocado por los cambios en los factores oceanográficos, y las condiciones alimenticias asociadas a éste (Sydeman *et*

al. 1991). Las altas temperaturas en la superficie del agua están asociadas al fracaso de las anidaciones tardías (Sydeman *et al.* 1991, Schreiber y Burger 2001), y la baja productividad del agua (Vargas *et al.* 2005) con el retraso de la fecha de anidación de aves marinas (Boermsa 1978).

El bobo de patas azules

Trabajamos con el bobo de patas azules (*Sula nebouxi*), un ave marina, colonial y filopátrica (Osorio - Beristain y Drummond 1993) que se distribuye desde el Mar de Cortés hasta el Ecuador y las Islas Galápagos (Nelson 1978). El bobo de patas azules se alimenta básicamente de sardinas y anchovetas (Nelson 2005). Nelson (1978) considera posible que el bobo de patas azules anide anual y estacionalmente debido a la influencia alimenticia de la corriente oceánica de California.

El bobo de patas azules es socialmente monógamo; algunos individuos han permanecido fieles a su pareja hasta por 8 temporadas (Torres, datos no publicados) y otros se divorcian (López-Rull 2001). Las aves fieles anidan más temprano y con mayor éxito que las parejas que no habían anidado juntas (López-Rull 2001).

El periodo reproductivo de esta especie abarca aproximadamente de enero a julio (Drummond, com. pers.), y comprende el establecimiento del sitio de anidación, la elección de pareja, la puesta e incubación de los huevos y el cuidado de las crías (García-Cerecedo y Saavedra-Sordo 1997). Las hembras ponen de 1 a 3 huevos (2 huevos en promedio), en intervalos de 4 - 5 días entre cada huevo. Ambos padres incuban los huevos por un periodo promedio de 41 días (Nelson 1978, Drummond *et al.* 1986); y cuidan y alimentan a las crías hasta que alcanzan la independencia, a la edad aproximada de 120 días (Nelson 1978, Guerra y Drummond 1995). Estudios anteriores

indicaron que el éxito de eclosión y anidación del bobo de patas azules disminuyen conforme se retrasa la fecha de eclosión (García-Cerecedo y Saavedra-Sordo 1997). Desde 1981, el laboratorio de conducta Animal del Instituto de Ecología, UNAM ha realizado el estudio a largo plazo “Reproducción del Bobo de Patas Azules” en Isla Isabel, Nayarit, México. Observaciones directas en campo por este grupo de trabajo, durante 25 temporadas reproductivas, dejaron entrever una temporada de puestas extensa y bimodal, y un éxito de anidación desigual entre picos (modas; Drummond, com. pers.). El objetivo principal de esta tesis es describir y explicar la variación de la fecha de puesta del bobo de patas azules en Isla Isabel. Del objetivo principal se desprenden las siguientes metas particulares: (1) describir la distribución temporal de las puestas durante la temporada de anidación, (2) comparar el esfuerzo reproductivo y éxito de anidación de los individuos tempranos vs los tardíos, (3) determinar si la ocurrencia de la anidación tardía es explicada por (a) la edad, (b) el número de intentos reproductivos, (c) el esfuerzo reproductivo en una anidación previa, o (e) el cambio de pareja. (4) Determinar si la anidación tardía es una estrategia reproductiva con ventajas en la siguiente anidación. Cubriendo estas metas buscamos esclarecer si la anidación tardía es consecuencia de circunstancias desfavorables que franquean las aves, o una estrategia reproductiva que confiere ventajas reproductivas en anidaciones posteriores.

MÉTODO GENERAL

Se estudió la población del bobo de patas azules en Isla Isabel, Nayarit, México, ubicada a 21°52' latitud norte y 105°55' latitud oeste (Gaviño y Uribe 1978). La isla cuenta con una extensión de 194.2 km² (DOF 2006) con zonas de pastizal y bosque tropical deciduo (Gaviño y Uribe 1978). La temperatura ambiental mensual va de 22.6°C en enero a 30.3°C en septiembre, con precipitación estacional durante julio y octubre (DOF 2006). El área de estudio abarcó dos de las zonas de mayor densidad de nidos del bobo de patas azules: Zona de Trabajo, ubicada al noreste de la isla con una extensión aproximada de 20 800 m² y Costa Fragatas ubicada al sureste de la Isla con una extensión aproximada de 4 600 m² (Fig.1).



Figura 1. Área de estudio, Isla Isabel, Nayarit: Zona de Trabajo (ZT) y Costa Fragatas (CF).

El estudio se realizó con información generada por el estudio a largo plazo “Reproducción del Bobo de Patas Azules” del Laboratorio de Conducta Animal, Instituto de Ecología, en el cual participé como revisora en las temporadas 2002 y 2004. Se incluyeron datos de 23 temporadas reproductivas (1981-2005, excepto 1992, cuando la revisión se suspendió por el intenso efecto del fenómeno del Niño, ni 1988 porque la revisión no se realizó), entre febrero y julio, empezando durante el periodo de incubación y eclosión. En algunos análisis no se incluyó 2005 porque los datos no estaban disponibles al momento de realizarlos.

Cada nido (sitio con al menos un huevo y/o cría) dentro del área de estudio fue marcado con una estaca numerada y revisado cada cuarto día, o cada sexto día cuando la mayoría de las crías de la población tenía mas de 45 días, hasta que todas las crías del nido cumplieron 70 días. En las revisiones se registró el contenido del nido (número de huevos y/o crías), así como la identidad de los adultos presentes (sexo y número del anillo). Se anillaron las crías emplumadas a los 70 días y los adultos sin anillo. Cuando la fecha de puesta o de eclosión no fue observada directamente en las revisiones, esta fue inferida. En revisiones cada cuarto día, la fecha de puesta o eclosión fue estimada como dos días antes de la revisión en que la puesta fue vista por primera vez o el huevo como cría, respectivamente. En revisiones cada sexto día y cuando las crías fueron encontradas en la primera revisión, se asignó la fecha de eclosión, a partir de las medidas de pico y ulna (Drummond y Osorno 1992) y la fecha de puesta de 41 días antes de la eclosión (tiempo de incubación de esta ave, Castillo-Alvarez y Chávez-Peón 1983).

Diferentes herramientas estadísticas fueron usadas para analizar los datos

usando SPSS y Statistica. Se reportan media \pm desviación estándar ($\bar{x} \pm d.e$) y rango (valor mínimo – valor máximo registrados), excepto donde se indica otro análisis (p.ej. media \pm error estándar, $\bar{x} \pm e.e$). Excel y Sigma plot fueron usados para graficar los análisis. En gráficas de barras, las barras representan la frecuencia media de la variable analizada y las líneas representan la desviación o error estándar superior y/o inferior de los datos analizados.

Buscando cumplir con las metas ya mencionadas (en el último párrafo de la introducción) abordamos cinco temas de investigación: Fecha de puesta y éxito del nido, Supervivencia de puestas y nidadas tardías, Segundas puestas, Características de los individuos tardíos, y Consecuencias de anidar tarde. Estos temas dan origen a cinco capítulos con sus respectivas secciones de preguntas, método, resultado y discusión. Al final de la tesis se resumen los resultados principales de cada capítulo y se plantean las conclusiones generales.

CAPÍTULO I:

Fecha de puesta y éxito del nido

Preguntas

En muchas especies de aves los individuos que anidan más temprano tienen más éxito.

¿Cómo es la distribución de fechas de anidación del bobo de patas azules? ¿Será bimodal? ¿Existe relación entre la fecha de puesta y el éxito del nido?

Método

Se determinó el tamaño de puesta por el número máximo de huevos presentes simultáneamente en el nido. El tamaño de nidada se consideró como el número máximo de crías presentes en el nido, no necesariamente presentes simultáneamente. Por último, el éxito del nido se determinó como el número de crías en el nido que alcanzaron la edad de 70 días.

Se evaluó la fecha de puesta de dos formas: expresando la fecha de puesta de forma continua y en categorías (tempranas y tardías). Se manejó la fecha de puesta como variable continua al analizar la productividad reproductiva en 15 temporadas reproductivas (1986, 1989 - 1991, 1993 - 2002 y 2004). Las fechas de puesta fueron expresadas en números, contados a partir del día 1 = 5 de noviembre (la fecha de puesta mas temprana en 24 temporadas). Los análisis se llevaron a cabo mediante un modelo lineal generalizado (GLM, por sus siglas en inglés) con distribución Poisson (PROC GENMOD; en SAS Institute 1999). El modelo incluyó como variable dependiente al éxito del nido, y como variables independientes a: la temporada (año), la fecha de

puesta, la interacción temporada*fecha así como la interacción de fecha*fecha, y temporada*fecha*fecha, estas dos últimas porque se observó un efecto cuadrático en varias temporadas.

Para evaluar la fecha de puesta de forma categórica: Las frecuencias de puestas de las 22 temporadas de 1981 a 2004, fueron graficadas por separado contra la fecha de puesta en intervalos de cinco días. Posteriormente, para cada temporada, se definió una fecha de separación entre puestas tempranas y puestas tardías. La fecha de separación entre puestas tempranas y tardías fue la fecha intermedia entre un visual descenso e inmediato incremento de la frecuencia de puestas en la temporada. Para facilitar la visualización de la distribución de la frecuencia de puestas se graficó la suma de las 22 temporadas de dos maneras: alineadas por sus fechas de separación y por fecha del calendario.

El número de puestas tempranas versus tardías, de las 22 temporadas analizadas, fueron comparados con una prueba de t para muestras dependientes (t_{dep}). El tamaño de puesta, el tamaño de la nidada y el éxito del nido de las puestas tempranas y tardías se compararon usando una ANOVA de dos factores: fecha (temprana versus tardía) y temporada reproductiva para cada variable. Las interacciones fueron exploradas usando pruebas de efectos principales. Se aplicaron pruebas de t comparando tamaño de puesta, tamaño de nidada, y éxito del nido entre las puestas tempranas y tardías para cada temporada reproductiva, con ajuste Bonferroni.

Por último, se determinó la diferencia porcentual del tamaño de puesta, tamaño de nidada y éxito del nido entre nidos tempranos y tardíos promediando los promedios de cada categoría de todas las temporadas analizadas.

Las muestras para el tamaño de puesta, el tamaño de la nidada y el éxito del nido incluyeron respectivamente: todos los nidos revisados (22 temporadas: 1981 - 1986, 1989 - 1991, 1993 - 2004), los nidos revisados durante un mínimo de 50 días (las mismas 22 temporadas anteriormente nombradas) y nidos revisados durante un mínimo de 120 días (15 temporadas: 1986, 1989 - 1991, 1993 - 2002 y 2004). El criterio de observar únicamente los nidos revisados por 50 y 120 días contempla homogeneizar los tiempos de observación al desarrollo de las puestas y nidadas. La totalidad de las crías de una nidada de tres pollos deberían eclosionar en no más de 50 días y emplumar (llegar a los 70 días) en no más de 120 días. Se excluyeron del análisis del éxito del nido las temporadas de 1981 a 1985, 1987 y 2003 porque las puestas tardías no se observaron suficiente tiempo.

Resultados

Fecha de puesta

Durante las 22 temporadas reproductivas la puesta inició en promedio el 26 de diciembre (± 26 días, min = 5 de noviembre en 2000 y 2001, max = 5 de febrero en 1982) y terminó el 10 de junio (± 20 días, min = 29 de abril en 1989, max = 8 de julio en 2001), durando 161 días (± 44 días, min = 117 días en 1989, max = 246 días en 2001; Fig.2). La fecha promedio de separación entre puestas tempranas y puestas tardías fue el 4 de marzo (± 17 días; min = 30 de enero en 1989, max = 4 de abril en 1984, n = 22; Fig.2). El número de puestas tempranas versus tardías en cada temporada, no variaron significativamente ($t_{dep} = -0.25$, gl = 21, p = 0.807), dando un patrón bimodal claro en las fechas de puesta, con 340.3 ± 184.71 puestas tempranas y la otra mitad de $323.0 \pm$

249.81 puestas tardías (Figs. 2 y 3).

Éxito reproductivo

Al analizar la fecha de puesta de forma continua en los nidos revisados 120 días, las interacciones fecha de puesta* temporada, y fecha de puesta*fecha de puesta*temporada, fueron significativas (Tabla I). La fecha de puesta se relacionó significativamente con el éxito del nido en todas las temporadas reproductivas analizadas. En 8 temporadas hubo una relación lineal con mayor éxito del nido en los nidos establecidos al inicio de la temporada, y en las otras 7 temporadas hubo una relación de forma cuadrática con mayor éxito del nido en los nidos establecidos aproximadamente a la mitad de la parte temprana de la temporada (Fig. 4). En el 53% de las temporadas analizadas, las aves que pusieron en las primeras semanas de la temporada (pioneras) tuvieron el éxito del nido más elevado de la temporada, aunque en el resto de las temporadas parece que las pioneras anidaron prematuramente pues tuvieron un éxito de anidación reducido (Fig. 4).

En el modelo general, tomando todas las temporadas reproductivos en conjunto, la relación entre fecha de puesta y éxito del nido fue cuadrática, en el cual el número promedio de crías emplumadas por nido aumentó conforme al avance de la fecha de puesta. Hubo bajo éxito del nido al inicio de la temporada (0.8 ± 0.4 crías emplumadas por nido) pero incrementó (Fig. 5). El éxito del nido fue elevado especialmente para las aves que anidaron entre el 13 de diciembre (día 40 de la temporada de puesta) y el 11 de febrero (día 100). Luego el éxito del nido decayó repentinamente para las aves que anidaron entre el 12 de febrero (día 101) y el 12 de marzo (día 130) y siguió descendiendo para las aves que anidan durante el resto de la temporada. El éxito del

nido mas bajo se presentó durante la parte tardía de la temporada de puesta, con una productividad promedio de menos que 0.4 crías emplumados por nido (Fig. 5).

Al analizar la fecha de puesta por categorías (tempranas o tardías), la interacción de temporada * fecha tuvo un efecto significativo en el tamaño de puesta ($F_{\text{puesta}} = 11.10$, $gl = 21$, $14\ 549$, $p < 0.001$), tamaño de la nidada ($F_{\text{nidada}} = 20.81$, $gl = 21$, $14\ 023$, $p < 0.001$) y éxito del nido ($F_{\text{éxito del nido}} = 27.27$, $gl = 14$, $8\ 696$, $p < 0.001$). Al analizar el efecto principal de la fecha de puesta en cada temporada, la mayoría de las medias del tamaño de puesta (16 de 22 temporadas), tamaño de nidada (22 de 22 temporadas) y éxito del nido (12 de 15 temporadas) fueron significativamente mayores en puestas tempranas que en puestas tardías (con y sin corrección de Bonferroni, Tablas 1-3 del Apéndice 1). En comparación con los individuos de puesta tempranas, los individuos tardíos tuvieron un tamaño de puesta 12%, una nidada 74% y un éxito del nido 63% menores (Fig. 6). En el 7% de las temporadas la desventaja en el éxito del nido entre tempranos y tardíos fue menor a 20%.

Tabla I. Resultado del modelo lineal generalizado para evaluar la relación del éxito del nido con temporada reproductiva y fecha de puesta ($n = 8574$ nidos de 15 temporadas).

Efecto	Gl	χ^2	p
Éxito del nido y:			
Temporada	13	126.55	<0.0001
Fecha	1	22.29	<0.0001
Fecha*fecha	1	59.75	<0.0001
Temporada*fecha	13	91.25	<0.0001
Temporada*fecha*fecha	14	96.81	<0.0001

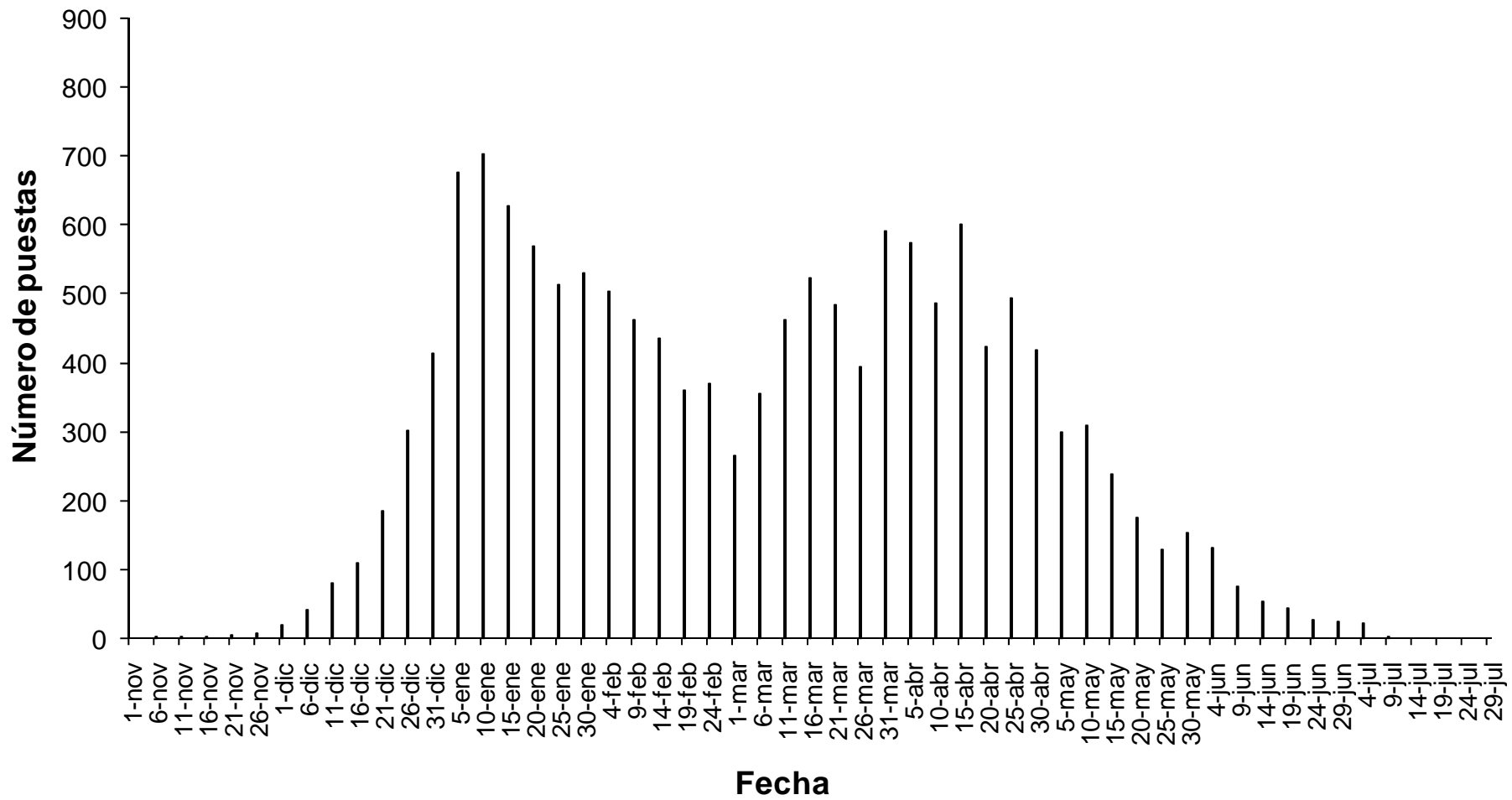


Figura 2. Frecuencia de puestas de acuerdo a la fecha de calendario en 22 temporadas (1981 - 1987, 1989 - 1991, 1993 - 2004).

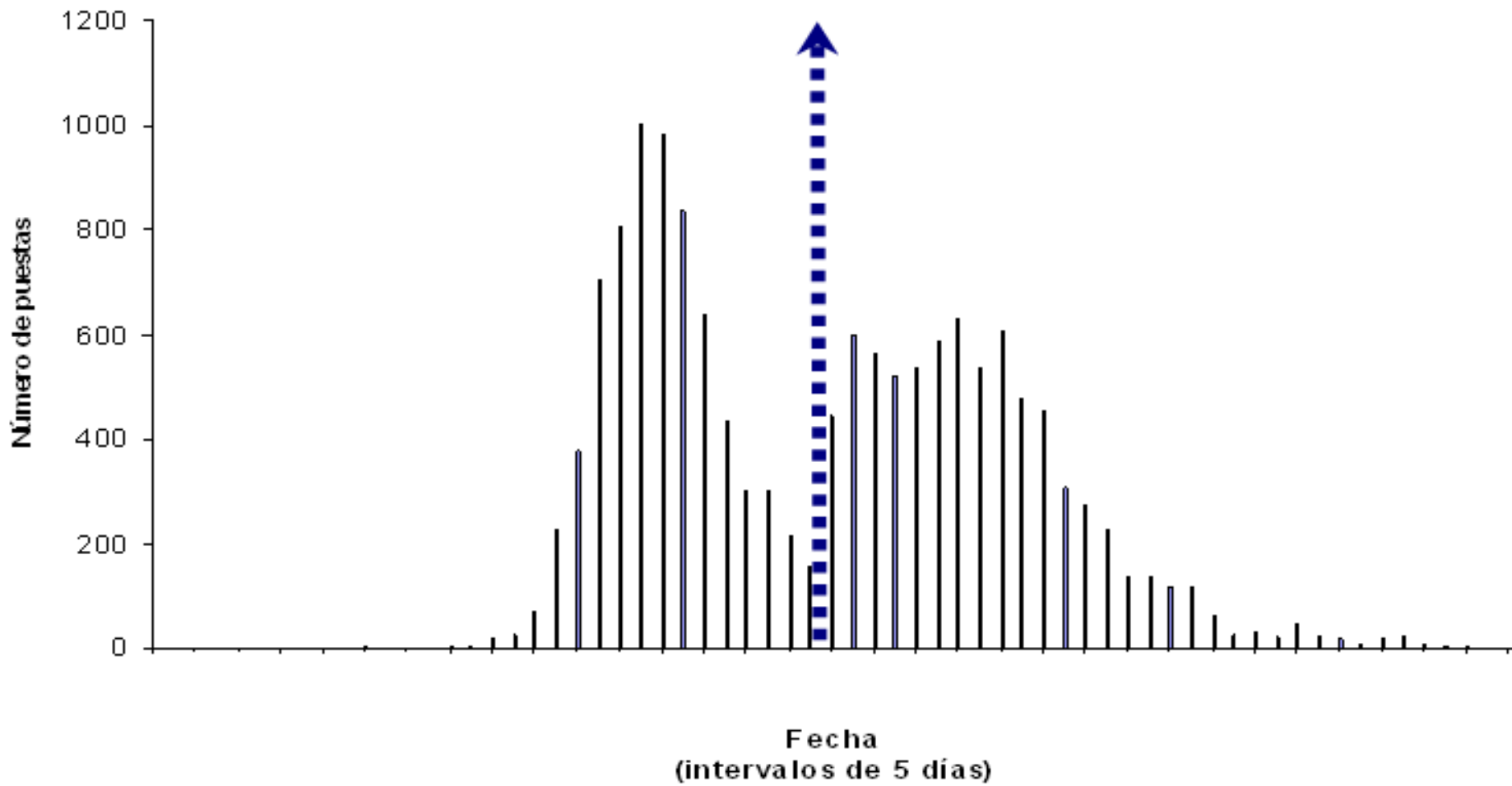


Figura 3. Frecuencia de puestas alineadas para hacer coincidir las 22 fechas de separación entre puestas tempranas y tardías (1981 -1987, 1989 - 1991, 1993 – 2004; Ver texto).

Número de crías emplumadas

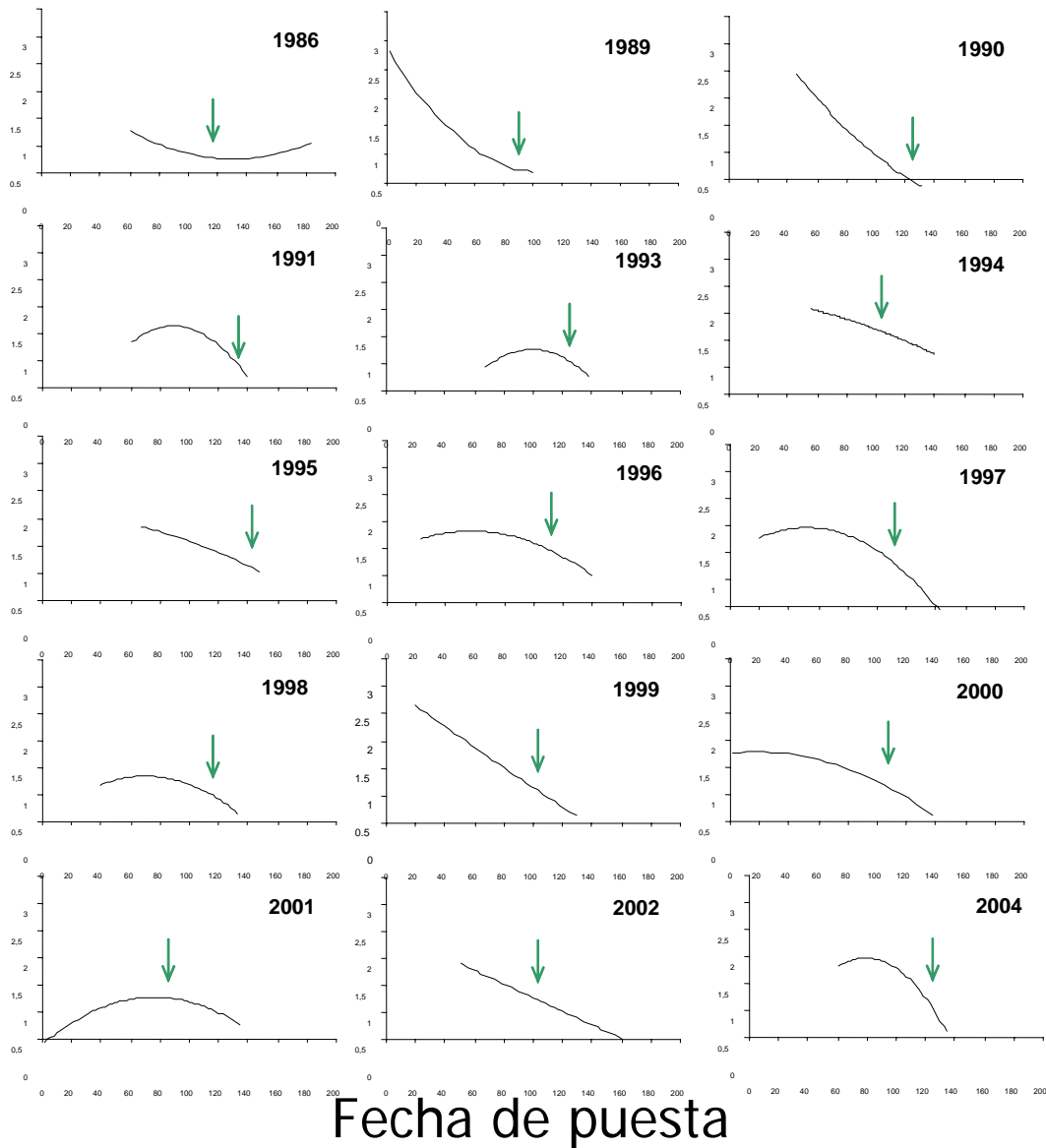


Figura 4. Relación entre fecha de puesta y éxito del nido en 15 temporadas reproductivas para los nidos registrados por 120 días mínimo. Flecha = fecha de separación entre nidos tempranos y tardíos.

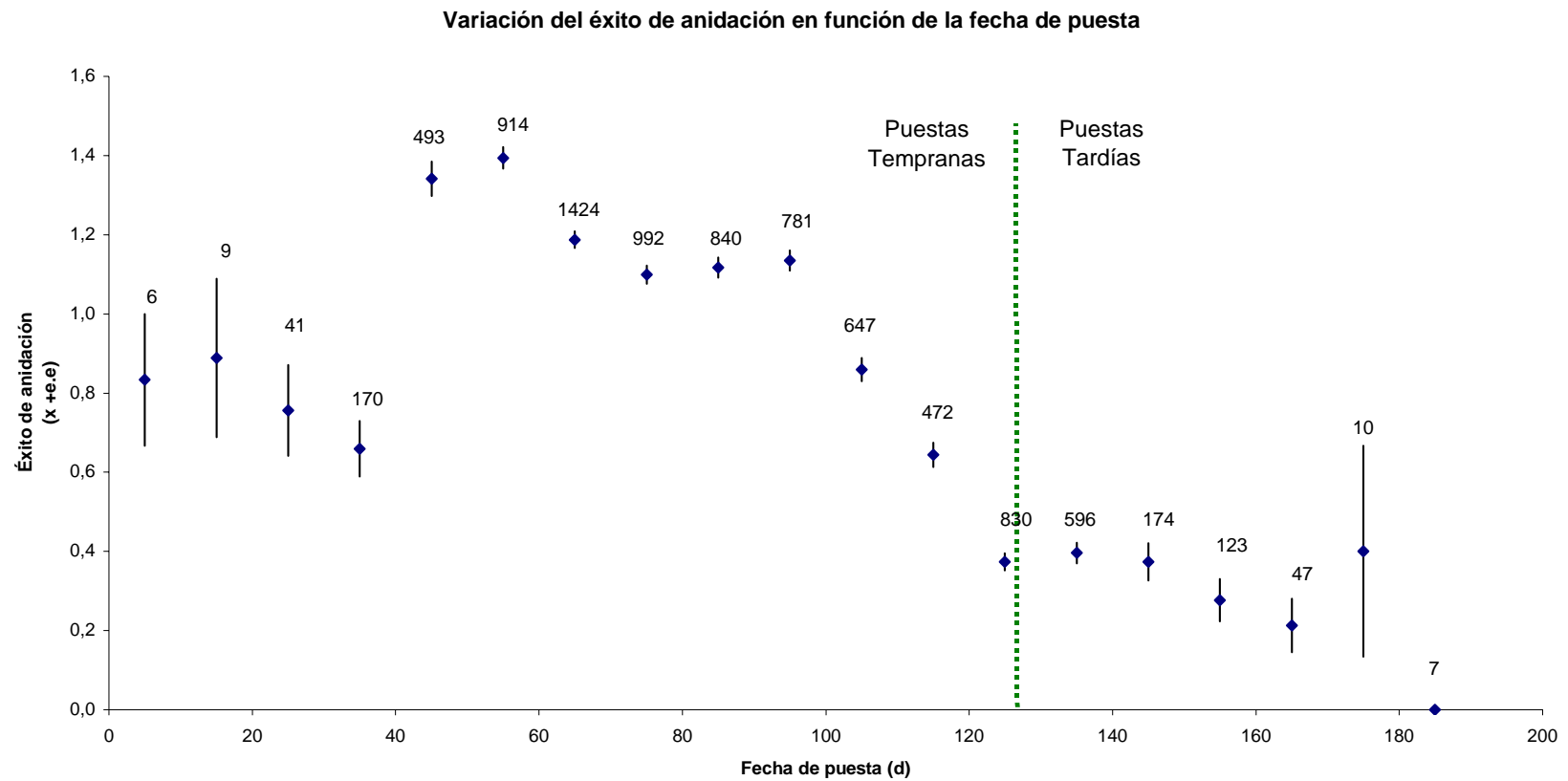


Figura 5. Éxito del nido según la fecha de puesta de 15 temporadas reproductivas (1986-1987, 1989-1991, 1993-2004). Día 1 = 5 de noviembre. Nidos observados por un mínimo de 120 días.

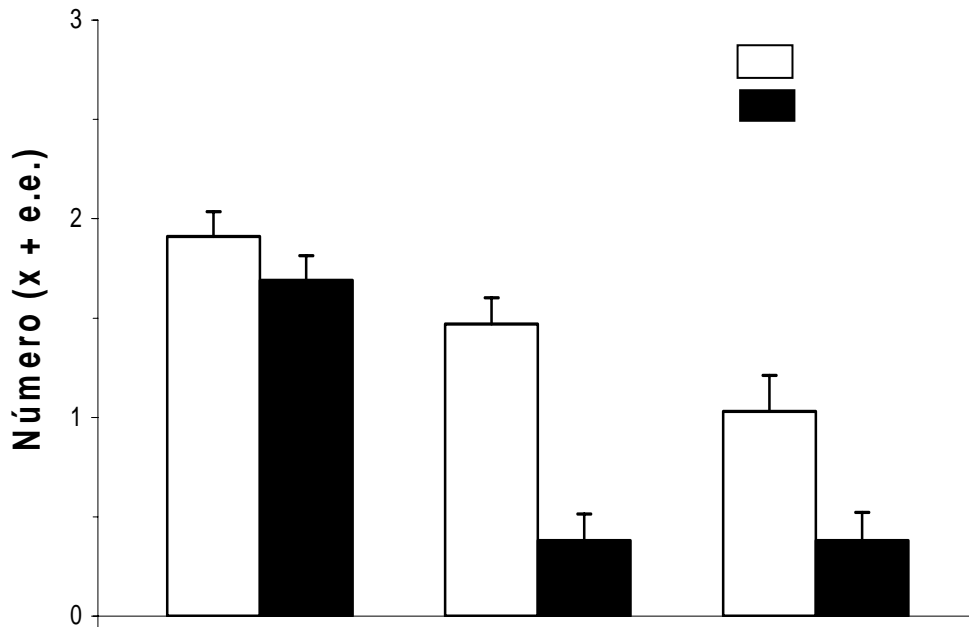


Figura 6. Tamaño de puesta (puesta), tamaño de nidada (nidada) y éxito del nido (éxito) de nidos tempranos y tardíos de 22, 22 y 15 temporadas reproductivas, respectivamente.

Discusión

Patrón bimodal y éxito del nido

La temporada de anidación del bobo de patas azules abarcó aproximadamente 161 días y fue bimodal. La anidación temprana estuvo relacionada con un mayor al éxito del nido, especialmente para las aves que pusieron entre los días 40 y 100 de la temporada de puesta. Posteriormente al día 100 de la temporada, el éxito del nido decayó. La distribución aproximadamente cuadrática de éxito del nido ha sido poco observada en aves marinas, pero se tiene registro de ella en la gaviota occidental (*Larus occidentalis*; Sydeman *et al.* 1991).

Es posible que el patrón bimodal de la temporada de puesta se presente por un aumento en la disponibilidad del alimento en la segunda parte de la temporada. Es común que las aves acoplen su temporada de puestas a la disponibilidad de alimento en el área de anidación, aumentando la probabilidad de abundancia del recurso durante la crianza (Faaborg 1988, Korpimäki y Hakkarainen 1991, Nager y Van Noorwijk 1995, Olsson y Brodin 1997, Le Corre 2001, Paredes *et al.* 2002, Bowler 2005). La abundancia de sardinas y anchovetas, principal alimento de los bobos (Nelson 1978), fluctúa en el océano Pacífico (Lluch-Belda *et al.* 1992) y en la dieta del bobo en isla Isabel (Drummond, com.pers.). El bobo es capaz de detectar la futura abundancia de su alimento en la temporada (Meraz 2005) por lo que es muy posible que la temporada de puestas se prolongue en una segunda ola de anidación al sincronizarse la puesta de algunos bobos a un segundo periodo de abundancia de las sardinas y anchovetas.

Meraz (2005) describe la migración de poblaciones de sardina, presa del Bobo de patas azules en Isla Isabel. Menciona que debido al enfriamiento del agua en Golfo de California en otoño, poblaciones de sardina crinuda norteñas migran hacia el sur de Sinaloa y Norte de Nayarit. Durante el invierno, las sardinas Monterrey también migran al sur, donde se reproducen y finalmente regresan a aguas norteñas en verano (Cisneros-Mata 1988 en Meraz 2005). Estos desplazamientos de peces hacia zonas aledañas a la Isla Isabel podrían incrementar el volumen de posibles presas para el Bobo de patas azules a partir de octubre y hasta abril, marcando dos olas de abundancia alimenticia: al inicio del otoño y al inicio del invierno.

Los regímenes de agua fría favorecen a las anchovetas mientras que los cálidos a las sardinas. El aumento de abundancia de la anchoveta está asociado a la

escasez de sardina y viceversa (Lluch-Belda *et al.* 1991, Lluch-Belda *et al.* 1992, Meraz 2005). La temperatura superficial del mar cerca de la isla Isabel aumentó gradualmente en la temporada de anidación del bobo, de enero ($24.3 \pm 1.2^\circ \text{C}$) a agosto ($30.0 \pm 0.3^\circ \text{C}$), en 11 años (1982-1993; datos de la Universidad de Columbia, E.U en García-Cerecedo y Saavedra-Sordo1997). Por lo anterior, posiblemente las sardinas y anchovetas coexisten cerca de la Isla durante la primera moda de puestas mientras que en la segunda moda de puestas las anchovetas prácticamente fueron desplazadas por el auge reproductivo de las sardinas y por el cambio de temperatura en el agua.

Por otro lado, el patrón bimodal de la temporada de puesta posiblemente se presente por otros aspectos, por ejemplo, en segundos intentos de anidación, o primeros intentos de anidación tardíos debidos a que no pudieron anidar temprano por alguna circunstancia desfavorable, o como parte de una estrategia de preparación reproductiva que resultan en beneficios en la siguiente temporada. Es posible, sin embargo, que lo que permite una segunda ola de anidación de aves retrasadas es la existencia de una segunda ola de abundancia de peces.

Posibles causas del efecto de la fecha

En general, los individuos que anidaron “temprano” tuvieron mayor tamaño de puesta, tamaño de nidada y éxito del nido que los que anidaron tarde. En promedio aproximadamente la mitad de las puestas pertenecieron a la segunda moda para la cual el éxito del nido es muy bajo. Cabe mencionar en este estudio podría haber una sobreestimación en el éxito del nido de los tardíos al eliminar sistemáticamente los nidos más tardíos y menos exitosos dado que no pudieron ser observados durante el criterio de 120 días. Sin embargo, también pudiera haber una sobreestimación en el

éxito de los nidos tempranos al excluir los nidos tempranos que fracasaron antes del inicio de las revisiones.

Probablemente el bajo éxito del nido de las aves tardías se debe al bajo éxito de eclosión de las tardías, presentando la mayor magnitud de diferencia entre aves tempranas y tardías para tamaño de nidada. El bajo tamaño de nidada y éxito del nido en las aves tardías podría ser explicado por el deterioro de las condiciones ambientales durante la temporada. El aumento de la temperatura del agua a lo largo de la temporada (García-Cerecedo y Saavedra-Sordo 1997) podría conducir a un descenso de la abundancia de ciertos peces presas. El calentamiento del agua en el Golfo de California permite la migración de las sardinas nuevamente al norte (Cisneros-Mata 1988 en Meraz 2005). El escaso alimento para las crías tardías durante la alimentación paterna y/o la transición hacia la independencia alimenticia, podría ser el factor que limita el éxito del nido.

Alternativamente, el éxito del nido podría descender a lo largo de la temporada debido a que las aves con mayor calidad o condición son las que logran anidar más temprano (Torres y Velando 2003). Es de esperarse que las aves o muy jóvenes (Sydeman *et al.* 1991, De Forest y Gaston 1996) o muy viejas (Torres y Velando 2007, Catry *et al.* 2006), o enfermas o de baja calidad genética, o que sufrieron condiciones adversas en su infancia, así como las aves con un esfuerzo grande en temporada reproductiva anterior (Verhulst y Tinbergen 1991) o que cambian de pareja (Brooke 1978, Van de Pol 2006), aniden más tarde y con menos éxito. Quizás la conducta de anidación tardía sea heredada de padres a hijos (Wiggins 1991).

Los pioneros de bajo éxito

En esta población de bobos, algunas de las aves inician su reproducción cuando las condiciones ambientales aparentemente son pobres, o cuando las condiciones sociales son pobres, por ejemplo a baja densidad poblacional. Posiblemente anidan antes del auge en las poblaciones de peces o antes de que se forme una masa crítica de peces en las cercanías de la isla o durante periodos de mal tiempo. Esto podría parecer una equivocación de las aves en iniciar la reproducción demasiado temprano, antes del inicio de las condiciones ambientales óptimas. Sin embargo, los bobos pioneros cuentan con posibles beneficios como el acceso a sitios de anidación y a parejas de mejor calidad (Møler 1994), y mayor oportunidad de anidar más de una vez en la temporada (Møler 1994, Kus 2006). Posiblemente, al inicio de la temporada aniden aves de alta calidad, es decir, bobos con mejor habilidad de forrajeo y que son más atractivos a otros bobos (Torres y Velando 2003). Así mismo, es notorio que en algunos años los pioneros parecen obtener el máximo beneficio de la anidación temprana.

El bajo éxito del nido de las aves pioneras en sólo algunas temporadas podría deberse a la variación entre temporadas en la disponibilidad de alimento (Nager y Van Noordwijk 1995). Dicha variabilidad podría estar asociada a cambios involucrados con el fenómeno "El Niño" (Boersma 1978, Meraz 2005). En las cercanías de la isla Isabel se han observado cambios en la temperatura de las aguas superficiales del mar (García-Cerecedo y Saavedra-Sordo 1997) y disponibilidad de alimento a lo largo de la temporada reproductiva de los bobos (Meraz 2005), que podrían acentuarse con el Niño (Boersma 1978).

Por otro lado, el bajo éxito del nido de las aves pioneras en sólo algunas temporadas podría ser debido a la variación en el riesgo de depredación de huevos y

crías al inicio de la temporada de anidación. Las puestas de las primeras aves en anidar en la temporada, cuando su colonia es poco densa, son más susceptibles a la depredación que los que anidan más adelante (Bowler 2005). En esta colonia de bobos, el principal depredador de huevos y crías de bobo es la gaviota parda (*Larus hermanni*; García- Cerecedo y Saavedra-Sordo 1997). Osorio - Beristain (datos sin publicar) registró a la gaviota parda como la depredadora del 29% de los huevos del bobo de esta misma población, por lo que es probable que la depredación forme parte de la explicación del bajo éxito de los bobos pioneros.

CAPÍTULO II:

Supervivencia de puestas y nidadas tardías

Pregunta

Es posible que el bajo éxito de los nidos tardíos sea debido al abandono de los nidos por los padres, lo cual indicaría que los intentos de anidación tardíos servirían en proporcionar una práctica para las aves o como ejercicio para preparar el terreno para la siguiente temporada. En ese caso se esperaría que la inversión en el intento tardío se limite abandonándolo tempranamente. ¿Qué tan pronto se pierden las puestas y nidadas tardías?

Método

Determinamos la edad a la pérdida de una puesta como el número de días entre la puesta del primer huevo y la pérdida del último huevo. Así mismo, determinamos la edad de pérdida de la nidada como el número de días entre la primera eclosión y la pérdida de la última cría. Analizamos la edad a la pérdida de los nidos tardíos de 22 temporadas reproductivas (1981a 2003). Los nidos tardíos se separaron en: (1) nidos que sólo tuvieron huevo(s), es decir, nunca se registro una eclosión, (2) nidos en que eclosionó al menos una cría pero ésta murió antes de llegar a la edad de emplumado (a los 70 días) y (3) nidos en que emplumó al menos una cría, incluyendo sólo los nidos revisados durante 120 días después de la puesta del primer huevo (nidos exitosos). Se excluyeron los nidos donde la hembra o el macho anidó en ambas partes de la temporada. La muestra de la temporada 1989 incluyó sólo 142 de los 579 nidos usados

en otros análisis por falta de la estimación de la fecha de puesta de 437 nidos.

Resultados

El total de puestas tardías analizadas fue 6 749, de las cuales pocas resultaron exitosas (9.2%); sin embargo, éstas tuvieron un éxito biológico importante ($\bar{x} = 1.28 \pm 0.47$ crías, $n = 621$). Del total de las puestas tardías, el 78.3% fracasó durante la incubación y el 12.5% fracasó antes de emplumar crías. De las 1 462 nidadas tardías que eclosionaron al menos una cría, sólo el 42.5% logró emplumar una o más crías.

Puestas perdidas

De 5287 puestas que no eclosionaron, 5 052 puestas tuvieron las estimaciones de las fechas de puesta del primer huevo y pérdida del último huevo. La edad a la pérdida en promedio fue de 20.6 días (± 17.14 días, rango: 1- 97 días). La pérdida de puestas disminuyó con la edad, el 25% de las puestas tardías fracasadas se perdieron en los primeros 5 días; y el 86.1% se perdieron antes de los 41 días (Fig. 7), edad promedio de eclosión de un huevo en ésta población (Castillo-Alvarez y Chávez-Peón 1983).

Nidadas perdidas

En 779 de las 841 nidadas tardías perdidas, se pudo estimar la edad a la pérdida de la nidada. La edad a la pérdida promedio fue a los 14.8 días ($+ 14.20$ días, rango: 1- 70 días de edad, aunque el 41.4% de las nidadas perdidas sucedió en los primeros cinco días de edad (Fig. 8).

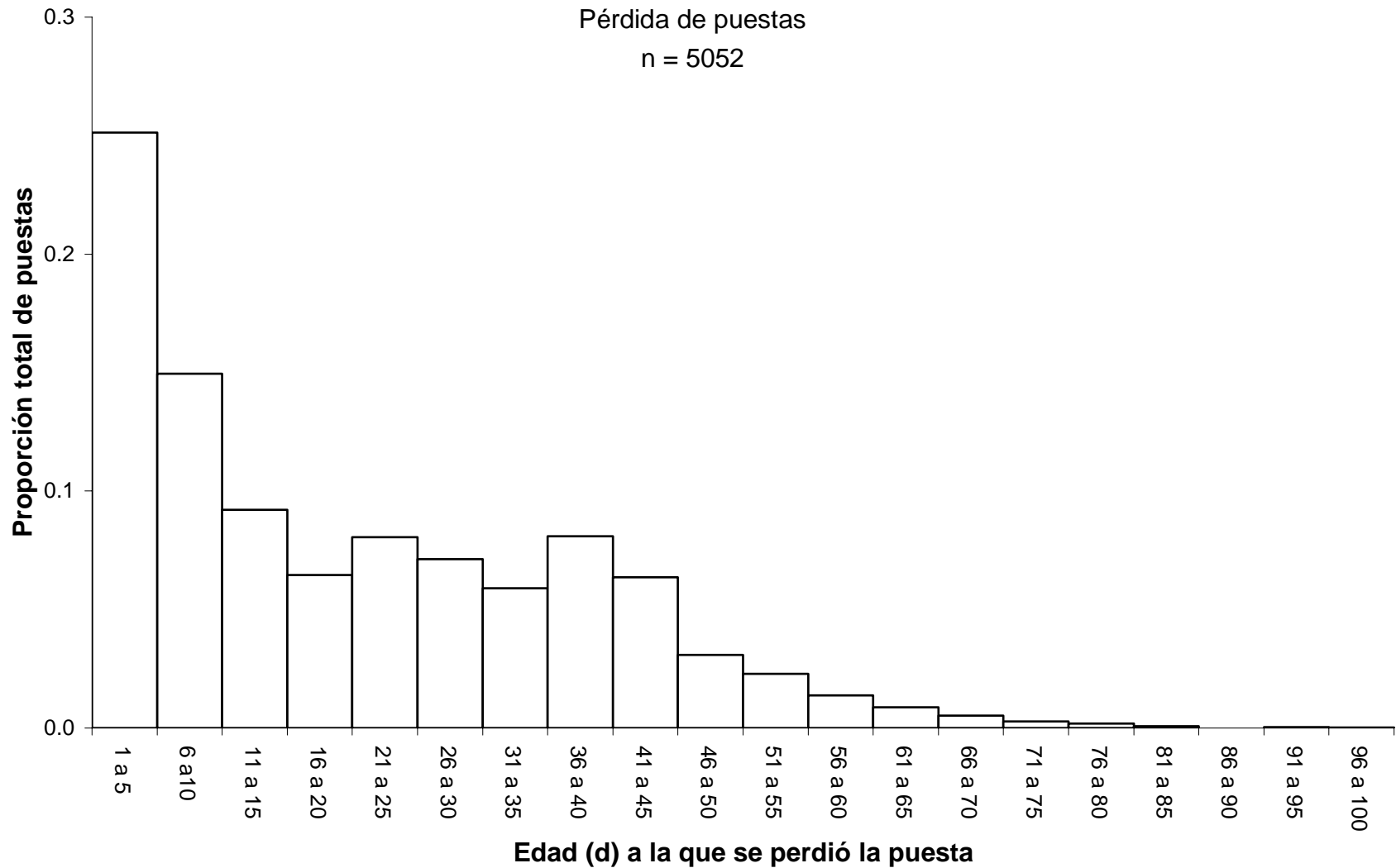


Figura 7. Proporción de puestas tardías perdidas a diferentes intervalos de edad para 22 temporadas reproductivas (1981 a 2003). n de los intervalos = 5052, 3783, 3028, 2563, 2237, 1830, 1470, 1172, 763, 442, 286, 170 y 100, 56, 30, 16, 7, 3, 3, 1, respectivamente.

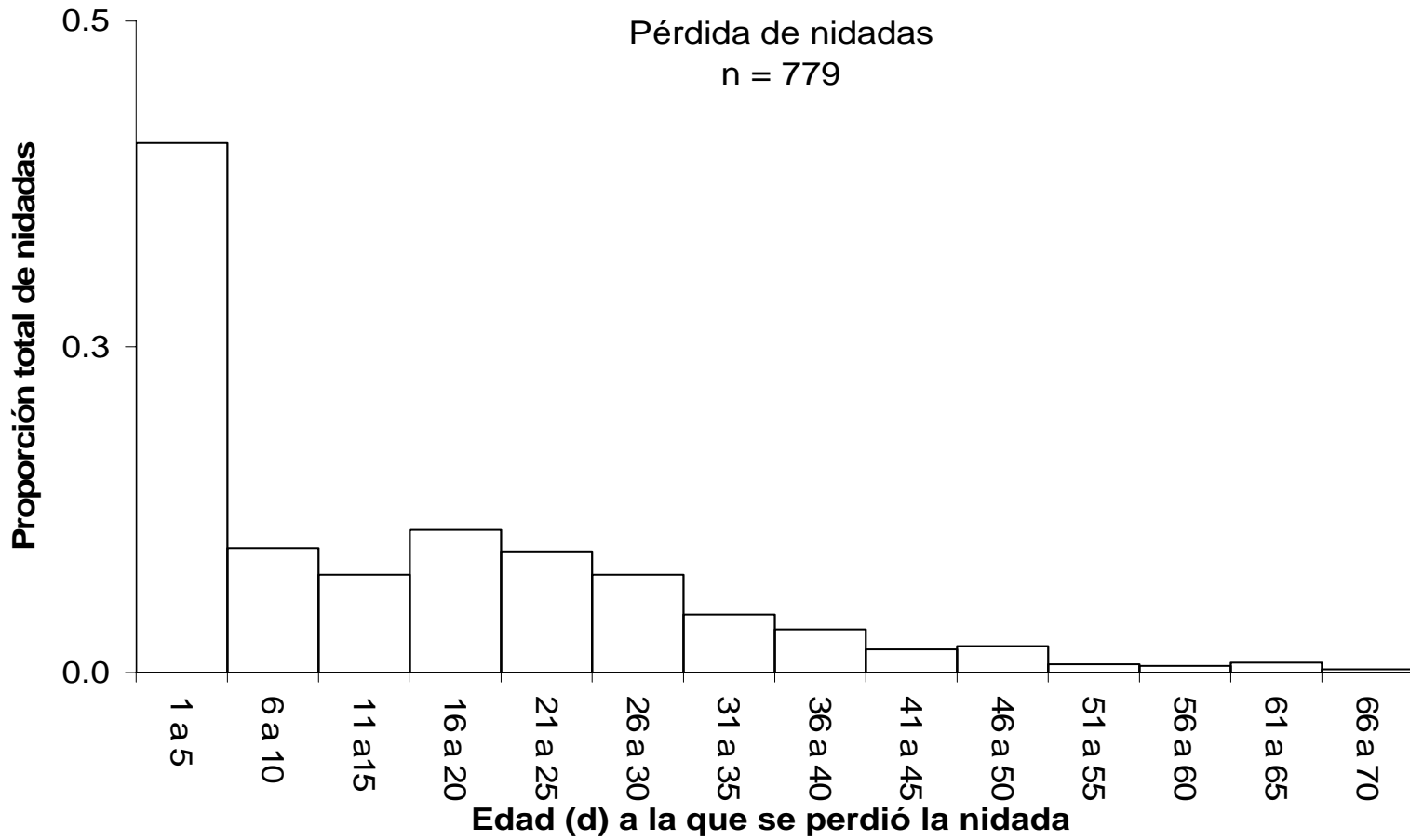


Figura 8. Proporción de nidadas tardías perdidas a diferentes intervalos de edad para 22 temporadas reproductivas (1981 a 2003). n de los intervalos = 319, 75, 59, 86, 73, 59, 35, 26, 14, 16, 5, 4, 6 y 2, respectivamente.

Discusión

Un alto porcentaje de 98.8% de nidos tardíos se pierde durante la temporada. La mayoría de estas pérdidas suceden en la primer semana después de la puesta o de la eclosión. Las causas principales de la pérdida de los nidos tardíos podrían ser el abandono o la depredación de los huevos y crías pequeñas como en lo reportado por Nelson (1978) para poblaciones del bobo de patas azules en islas Galápagos. La depredación podría ser un factor en la pérdida de nidos dado que en esta población hay una pérdida de 29% de los huevos tempranos por depredación es considerable en esta población (Osorio - Beristain, datos no publicados). Se podría esperar que la presión de depredación de huevos y crías fuera mayor en la parte tardía de la temporada de anidación debido a un aumento en la actividad de los depredadores atraídos por la densidad de aves en etapa reproductiva durante la temporada (Harris y Wanless 2004). La infertilidad de los huevos y la inviabilidad de las crías podrían influir también en la pérdida de las puestas y nidadas jóvenes.

Las aves tardías también experimentan mayor interacción intraespecífica en presencia de las aves tempranas y sus crías, que podría dificultar el cuidado de los huevos y las crías. La expansión del territorio ocurre cuando las crías son móviles (Gonzales del Castillo y Osorno 1987). La superposición de los territorios en expansión seguramente aumenta las interacciones agresivas entre vecinos, y éstas podrían restar tiempo o calidad de incubación a las puestas. Sin embargo, Oswald *et al.* (2005) encontró que las interacciones entre vecinos no son suficientes para explicar el bajo éxito de los nidos tardíos de la golondrina marina común (*Sterna hirundo*).

Tal vez el aumento estacional de la temperatura del aire y de la insolación podría dificultar el desarrollo de las puestas tardías, dificultando la incubación, y disminuyendo la probabilidad de supervivencia de las crías (Verhulst y Tinbergen 1991, Verhulst *et al.* 1995, Rowe *et al.* 1994, Rodríguez y Bustamante 2003, Arnold *et al.* 2004, Noker *et al.* 2005). Los padres podrían abandonar sus nidos en condiciones ambientales difíciles y evitar, con ello, arriesgar su propia supervivencia o futura adecuación, como se ha visto en otras aves marinas (Osorno 1999, Weimerskirch *et al.* 2000). Así mismo, la baja disponibilidad de sitios y parejas de buena calidad en fechas tardías (Ramos 2002) o un posible aumento en la carga parasitaria en la colonia podrían perjudicar el éxito de eclosión y del nido.

Se esperaría que la depredación se mantuviera constante durante la anidación, o que los depredadores tardaran más en encontrar los nidos susceptibles a depredación. De la misma manera, el impacto por infertilidad de huevos o inviabilidad de crías, la interacción interespecífica, las dificultades ambientales y la carga parasitaria, serían mas notables conforme el avance la edad del nido. Al parecer, ninguno de estos factores explican bien la pérdida tan pronta de los nidos.

La pérdida tan pronto de los nidos indica que podría ser debido al abandono del nido por los padres. En los bobos de patas azules, las aves con puestas de pocos días abandonan sus nidos más fácilmente que las aves con puestas de edad más avanzada (Drummond, com.pers.). El abandono o depredación de puestas o nidadas a pocos días de edad se podría deber a la falta de habilidad para incubar o defender las puestas debido a la inexperiencia

y/o excesiva juventud de los padres (Rowe *et al.* 1994, De Forest y Gaston 1996, García-Cerecedo y Saavedra - Sordo 1997, Arnold *et al.* 2004). La inexperiencia de los jóvenes podría incluir también la falta de habilidad en conseguir alimento, en coordinarse con la pareja para los cuidados de las crías, o en los mismos cuidados de los polluelos (por ejemplo, en el empollado, en la alimentación a los polluelos o en la defensa de la nidada ante los depredadores). Por lo tanto, el pronto abandono de los tardíos podría indicar que son de individuos jóvenes que faltan de experiencia para mantener el nido.

El que el 13.9% de las parejas tardías cuidaran puestas no eclosionadas durante más de 41 días (y hasta 97 días) y el que el 58.6% de los padres cuidaran de manera infructuosa crías hasta 69 días, nos muestra el intenso esfuerzo reproductivo de algunos para que sea simplemente una práctica de anidación.

CAPÍTULO III:

Segundas puestas

Preguntas

Quienes anidan tarde podrían ser individuos que primero intentaron anidar temprano. ¿Las puestas tardías son segundas puestas de individuos que tuvieron puesta temprana también?, ¿Tuvieron éxito sus primeras y segundas puestas?, ¿Un individuo puede cuidar dos nidos simultáneamente? y ¿Qué resultados obtiene?

Método

Se analizaron las puestas de hembras y machos (por separado) que anidaron en la parte tardía de la temporada, posterior a un intento de anidación exitoso o fracasado en la parte temprana, a los que nombramos individuos con *segundas puestas*.

Las muestras incluyeron segundas puestas de las 11 temporadas reproductivas con alta proporción de adultos anillados (1993 a 2003). Sólo se detectaron las segundas puestas de los individuos cuyos anillos se lograron observar en las dos anidaciones. Cabe mencionar que la detección de segundas puestas dependió de la proporción de adultos que llevaban anillo y su aumento durante el estudio. En 1993 estaban anilladas 39% de las de hembras y 36% de los machos en las dos zonas de trabajo, cifras que aumentaron a 71% y 67%, respectivamente en 2003. Los individuos con más de un intento en alguna de las partes de la temporada (temprana o tardía) fueron representados en la muestra por su última puesta temprana y/o su primera puesta

tardía en la temporada. Conservando con éste criterio, los nidos que por su fecha de puesta tendrían mayores probabilidades de éxito. Donde fue posible, confirmamos la identidad del adulto (hembra o macho) por tres lecturas independientes del anillo. Sin embargo, para el análisis de las segundas puestas incluimos los individuos aunque fueron identificados con la lectura de anillos una sola vez ya que los adultos con frecuencia huían y abandonaban las puestas.

Analizamos la proporción de puestas tardías que fueron segundas puestas, el destino de las segundas puestas, si los progenitores cambiaron de pareja entre su (última) puesta temprana y la (primera) puesta tardía. Además, determinamos el intervalo entre las dos puestas cuando la puesta temprana fracasó o la edad de cría sobreviviente más joven del primer nido exitoso (con crías de 70 días de edad) a la fecha cuando se estableció la segunda puesta. Los intervalos se obtuvieron usando machos y hembras cuyos anillos se leyeron al menos una vez en ambas partes de la temporada. El análisis fue corroborado con sólo machos y hembras con identidades confirmadas por tres lecturas tanto en la puesta temprana como en la puesta tardía. Aunque generalmente cada lectura fue correcta, se llevo a cabo ésta restricción para analizar con mayor certeza el cuidado parental de los machos a dos nidos simultáneamente.

Los intervalos de puesta y las edades de las crías a la segunda puesta, se compararon entre aves (hembras o machos) que cambiaron de pareja entre anidaciones versus las que la conservaron. Las comparaciones se realizaron con pruebas de t para muestras independientes (t_{ind}). Cuando las varianzas de los datos analizados fueron heterogéneas, se realizó la prueba de t para muestras independientes sin la asunción de igualdad de varianzas (t_{ind}^* ; Weinberg y Knapp

2002). Cuando los datos no fueron normales, las comparaciones fueron realizadas con la prueba *U* de Mann Whitney.

Resultados

En las 11 temporadas reproductivas hubo 4780 puestas tardías, de las cuales el 6% fueron segundas puestas de hembras (267) o machos (270) anillados. El $5.6 \pm 4.91\%$ de las hembras tardías (rango: 0.5 - 13.8%; $n = 11$ temporadas) y el $5.6 \pm 5.04\%$ de los machos tardíos (rango: 0.3 - 13.8%; $n = 11$ temporadas) en cada temporada establecieron segundas puestas. Estas proporciones fueron una subestimación de la proporción real debido a que la anillación de los bobos era incompleta y a la falta del registro de las identidades (anillos) de los individuos en nidos que se perdieron pronto y de los individuos no identificados en alguna o ambas partes de la temporada. En 3 de 11 temporadas las segundas puestas llegaron a representar más del 10% de las puestas tardías (hembras: 1999 - 2001; machos: 1997, 1999 y 2001; Tablas 1 y 2 del Apéndice 2).

Hembras

De las 267 hembras que anidaron temprano y tardío, 0.4% perdió su puesta temprana en etapa de huevo, 82.4% la perdieron en etapa de cría, y 17.2% lograron producir una o más crías emplumadas (sobrevivieron > 70 días) en la parte temprana de la temporada. Por otro lado, 15.3% de las 267 hembras que anidaron temprano y tardío, lograron emplumar crías sólo en su anidación tardía, mientras 0.8% (4.3% de las hembras exitosas en su primer anidación) lograron emplumar crías en ambas anidaciones. La mayoría de las hembras con segundas puestas anidaron tardíamente

con el mismo macho de la anidación temprana (46.4%), mientras el 22.5% con un macho diferente y 31.1% con un macho que no se supo si era el mismo o no (Tabla 1 del Apéndice 2).

Las 46 hembras que emplumaron crías (exitosas) en su anidación temprana pusieron su segunda puesta cuando la cría sobreviviente más joven de la nidada temprana tenía 109.6 ± 42.40 días de edad (rango: 10-166 días de edad, aunque una hembra lo hizo 31 días antes de que eclosionara la cría de la primer puesta). Sin embargo, hubo diferencia significativa en la edad de la cría mas joven de la anidación temprana entre las hembras exitosas que anidaron con el mismo macho en ambas anidaciones y las que cambiaron de pareja ($t_{ind}^* = 2.22$, $gl = 10.91$, $p = 0.048$). En el caso de las 19 hembras que anidaron con el mismo macho en ambas anidaciones, pusieron su segunda puesta cuando la cría sobreviviente más joven en el nido temprano tenía una edad de 121.2 ± 27.78 días (rango: 64 - 166 días), mayor que la de las 9 hembras que cambiaron de pareja y pusieron su segunda puesta cuando la cría más joven en el nido tenía 84.4 ± 45.58 días (rango: 10 – 136 días; Fig. 9). Las 18 hembras restantes no se supieron si cambiaron de pareja o no.

Las 221 hembras que fracasaron en su anidación temprana pusieron su segunda puesta 41.2 ± 22.14 días después de perder el último huevo o cría de su primer nido (rango: 7-131 días, aunque una hembra lo hizo 7 días antes de perder su puesta). Para las hembras que fracasaron en su anidación temprano, no hubo diferencia significativa entre hembras que cambiaron o no de pareja en el tiempo que tardaron en iniciar su anidación tardía ($U = 2260.0$, $gl = 156$, $p = 0.114$). Las 105 hembras tempranas fracasadas que anidaron con el mismo macho en ambas anidaciones, iniciaron su segunda puesta después de 35.3 ± 13.44 días de perder su nido temprano (rango: 19-

101 días), de forma similar a las 51 hembras que anidaron en su segunda puesta con un macho diferente al del primer nido (40.1 ± 22.31 días después; rango: 7-131 días, aunque una hembra lo hizo 7 días antes de perder su puesta. Las 65 hembras restantes no se supieron si cambiaron de pareja o no. No se registraron hembras con identidades confirmadas cuidando dos puestas o nidadas con crías menores de 90 días simultáneamente.

Machos

De los 270 machos que anidaron temprano y tardío, 0.7% perdieron su puesta temprana en etapa de huevo, 80.0% la perdieron en etapa de cría y 19.2% lograron producir una o más crías emplumadas (sobrevivieron > 70 días) en la parte temprana de la temporada. Por otro lado, 13.0% de los 270 machos que anidaron temprano y tardío, lograron emplumar crías sólo en su anidación tardía, mientras 2.2% (11.5% de los machos exitosos en su primer anidación) lograron emplumar crías en ambas anidaciones.

El 43.7% de los machos anidaron tardíamente con su misma hembra de la anidación temprana, el 23.7% con una hembra diferente y 31.1% con una hembra que no se sabe si era la misma o no (Tabla 2 del Apéndice 2).

Los 52 machos que emplumaron crías (exitosos) en su anidación temprana pusieron su segunda puesta cuando la cría sobreviviente más joven en el nido temprano tenía 92.0 ± 46.58 días edad (rango: 10 - 190 días de edad, aunque dos machos lo hicieron 18 y 11 días antes de que eclosionara la cría de la primer puesta). Al igual que para las hembras exitosas, hubo diferencia significativa en la edad de la cría mas joven de la anidación temprana entre los machos exitosos que anidaron con la

misma hembra en ambas anidaciones o que cambiaron de pareja ($t = 5.6$, $gl = 39$, $p < 0.001$). Para los 18 machos exitosos, que anidaron con la misma hembra en ambas anidaciones, la cría sobreviviente más joven en el nido temprano tenía una edad de 119.6 ± 26.74 días de edad (rango: 64 – 163 días de edad) al inicio del nido tardío, lo cual fue significativamente mayor que la de los 23 machos que cambiaron de pareja e iniciaron su nido tardío cuando la cría más joven en el nido tenía 57.6 ± 40.69 días de edad (rango: 10 – 127 días, aunque dos machos lo hicieron 18 y 11 días, respectivamente antes de que eclosionara la cría de la primer puesta; Fig.9). Los 11 machos restantes no se supieron si cambiaron de pareja o no.

Los 218 machos que fracasaron en su anidación temprana pusieron su segunda puesta 39.4 ± 20.04 días después de perder el último huevo o cría de su primer nido (rango: 0 – 134 días después, aunque 4 machos lo hicieron 36, 10, 10 y 3 días antes de perder su primer puesta, respectivamente). En el caso de los machos tempranos fracasados, 102 anidaron con la misma hembra después de 34.7 ± 11.71 días (rango: 19 – 99 días después) de perder su primer nido, mientras los 42 machos tempranos fracasados que cambiaron de pareja, tardaron significativamente mayor tiempo (40.0 ± 27.02 días después; rango 4 – 102 días después, aunque 4 machos lo hicieron 36, 10, 10 y 3 días antes de perder su primer puesta; $U = 1615$, $gl = 144$, $p = 0.020$). Los 74 machos restantes no se supo si cambiaron de pareja o no.

Cinco machos con identidades confirmadas en la parte temprana y tardía de la temporada (Tabla 3 del apéndice 2) cuidaban dos nidos (con huevos o crías) simultáneamente con hembras diferentes. Un macho (b990) cuidaba pollos de 20 días de edad cuando estableció la segunda puesta. Cuidó ambos nidos durante 10 días hasta que perdió las crías del primer nido y continuó incubando infructuosamente su

segunda puesta durante 69 días más. Tres machos (e232, c760 y c600) tenían crías de 30, 52 y 69 días de edad, respectivamente cuando pusieron la segunda puesta. Cuidaron los dos nidos al menos hasta la edad de emplumado (70 días) de las crías en el primero y perdieron sus segundas puestas después de 32, 66 y 70 días de infructuosa incubación, respectivamente. Un macho (c939) con una puesta incubada por 23 días estableció su segunda puesta y cuidó ambos nidos al menos hasta la edad de emplumado de las crías en ellos. Cabe notar que la detección de los individuos con segundas puestas fue a partir de análisis posteriores al monitoreo de la población y la conducta involucrada en las anidaciones simultáneas inferidas no fue observada.

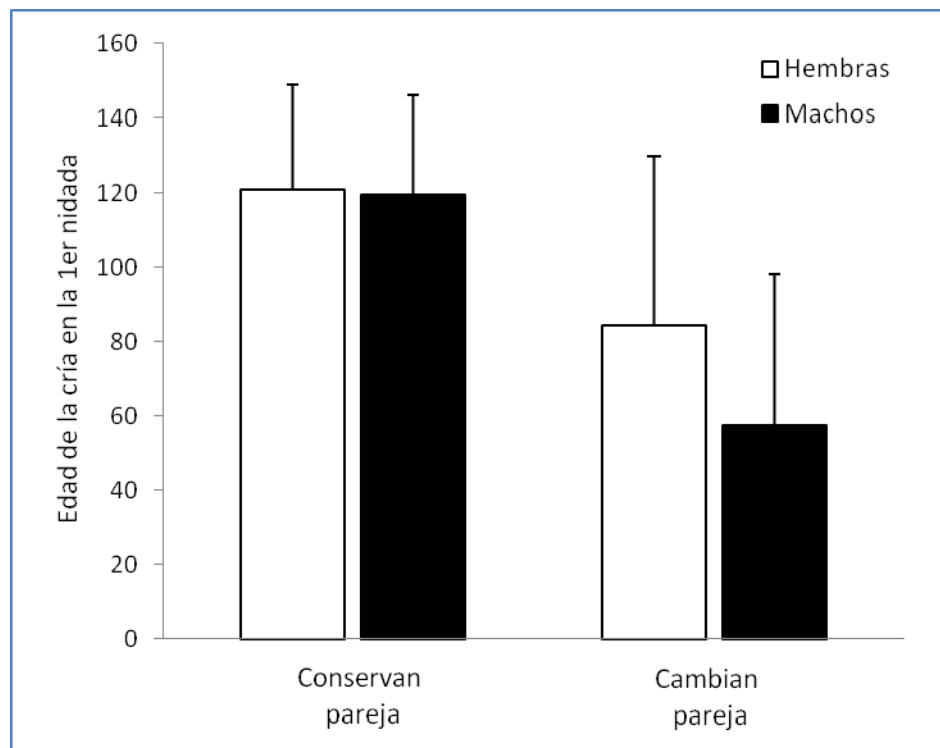


Figura 9. Edad promedio (+ d.e.) de cría sobreviviente más joven en el primer nido de individuos con segundas puestas, al iniciar la segunda puesta. Muestra de 28 hembras y 41 machos tardíos de 11 temporadas reproductivas (1993 a 2003) que emplumaron crías en su primer nido.

Discusión

Las segundas puestas de hembras y machos en 11 temporadas representaron sólo 6% del total de las puestas tardías. Esto está muy por debajo del 47% con el que fueron explicadas las segundas puestas establecidas por el pingüino Humboldt (*Spheniscus humboldti*) en su segunda moda de puestas (Paredes *et al.* 2002). En el presente estudio, podría haber una subestimación de la proporción real de segundas puestas debido a que la anillación de los bobos era incompleta y a la falta del registro de las identidades (anillos) de los individuos en nidos que se perdieron temprano y de los individuos no identificados en alguna o ambas partes de la temporada. Sin embargo, aún tomando en cuenta la posible subestimación de la proporción de puestas tardías que fueron segundas puestas, la proporción de éstas fue muy baja. Por lo cual, parece que la gran mayoría de los bobos que anida tarde está anidando por primera vez en la temporada.

La mayoría de las puestas tardías que eran segundas puestas, eran de aves que habían perdido su primer nido en etapa de cría, aunque es posible que subestimamos la proporción de individuos que habían perdido su primer nido en etapa de huevo. Las hembras y los machos que perdieron su primer puesta o nidada tardaron aproximadamente 5 semanas en volver a poner, independientemente de si cambiaron de pareja. La demora pudiera deberse al establecimiento de un nuevo territorio y a la necesidad de coordinarse conductualmente con la pareja y prepararse fisiológicamente para la puesta y la incubación.

Casi la quinta parte de las hembras y de los machos con segunda puesta tuvieron éxito en su primer puesta. Las hembras y los machos pusieron su puesta tardía

cuando la cría superviviente más joven en el nido temprano tenía una edad avanzada (115 y 90 días de edad, respectivamente). Las crías del bobo de patas azules terminan de emplumarse a los 92 días (hembras) u 86 días (machos) de edad (Drummond *et al.* 1991) y comienzan a volar a los 101-121 días de edad (aunque hay un reporte de vuelo a los 80 días de edad; Castillo-Alvarez y Chávez-Peón 1983), pero siguen siendo alimentados por sus padres varias semanas más. Hay reportes de alimentación a crías de incluso 138 días de edad (Torres y Drummond 1999). Al parecer, los machos exitosos ponen su segunda puesta cuando sus crías ya están emplumadas pero aún dependen de la alimentación parental, mientras que las hembras exitosas anidan por segunda vez cuando sus crías están completamente emplumadas y alimentándose por sí mismas.

Las hembras y machos exitosos que conservaron a su pareja establecen un segundo nido cuando su cría más joven sobreviviente en el primer nido tiene mayor edad que las que cambian de pareja. Esto podría sugerir que cuando las aves anidan con una pareja diferente disminuyen el cuidado a sus primeras crías, posiblemente deslindando esta responsabilidad a su primer pareja. Para los individuos que conservan su pareja, 120 días podría ser la edad mínima promedio de las crías en la que los padres pueden evitar o disminuir severamente el cuidado parental para iniciar una segunda puesta sin perjudicar el éxito de su primera nidada. Sin embargo, resulta sorprendente que algunos machos (5 de 86 machos con identidades confirmadas) tuvieron simultáneamente dos nidos con crías menores de 70 días o huevos. No sabemos si atendían a los dos, pero al parecer, una puesta o nidada joven requiere del cuidado de dos adultos. Falta analizar si las crías emplumadas en dos anidaciones exitosas de un individuo en la misma temporada efectivamente reclutan a la colonia, e

investigar los impactos de una segunda anidación sobre la supervivencia o reproducción posterior del progenitor.

En general, los machos inician su segunda puesta ligeramente más temprano que las hembras, irrespectivo de si fueron exitosos o fracasados en su primer puesta, o si cambian o conservan a su pareja. Esto sugiere que 1) los machos cuidan por menos días a las crías que las hembras (como encontró Nelson, 1978) y 2) que posiblemente, y al menos en algunos casos, la reducción del tiempo que los machos pasan con sus crías se debe a la búsqueda de una pareja nueva o al establecimiento de una nueva puesta. Sin embargo, alrededor del 23% de los individuos con puesta tardía (exitosos o fracasados) que era segunda puesta cambiaron de pareja y casi la mitad anidaba con la misma pareja, por lo que en sólo una minoría de casos pudo haber realizado la segunda anidación como estrategia de afianzar una pareja nueva. Por otro lado, el retraso en el inicio del nido tardío por las hembras comparado con los machos pudo deberse a la espera de las de las hembras por las condiciones fisiológicas necesarias para una nueva puesta, y al cuidado parental prolongado de la hembra a la primer nidada.

Sólo una minoría de las puestas tardías ocurre después de un primer intento fallido o exitoso de anidación, por lo que la mayoría de las puestas tardías requiere de otra explicación. Tal vez las puestas tardías son de aves que tardan en conseguir pareja y territorio por su inexperiencia reproductiva (por ser muy jóvenes y/o primerizas (Sydeman *et al.* 1991, De Forest y Gaston 1996) o por ser senescentes (Torres y Velando 2007, Catry *et al.* 2006). Alternativamente, podrían ser aves tomando un año de descanso y preparando el terreno para la siguiente temporada reproductiva, por ejemplo practicando habilidades que se requieren para la reproducción, estableciendo la relación de pareja, coordinándose con la pareja o apartando/probando territorios.

Estas explicaciones especulativas de la anidación tardía podrían ser relevantes también en el caso de las aves exitosas en una primera anidación que se lanzan a un segundo intento aún cuando la probabilidad de éxito es sólo del 4.3% (hembras) o 11.5% (machos).

CAPÍTULO IV:

Características de los individuos tardíos

Preguntas

¿Cómo explicamos que sólo algunos individuos aniden tarde? Los individuos tardíos podrían ser individuos: que (1) tuvieron nido la temporada reproductiva anterior, (2) hicieron un esfuerzo reproductivo mayor (mayor tamaño de puesta o nidada o número de volantones) durante la temporada anterior, (3) cambiaron su pareja de la temporada anterior, o que son (4) jóvenes o sin experiencia reproductiva o (5) viejos.

Método

Se analizaron los datos de las 10 temporadas reproductivas (1994 - 2003) para evaluar las características de las hembras y machos que anidaron tarde. Se excluyeron los individuos tardíos que fueron segundas puestas en la misma temporada. También fueron excluidos, los primeros nidos de los individuos que tuvieron más de un nido durante la temporada anterior a la analizada.

En cada temporada reproductiva se determinaron las proporciones de individuos (machos y hembras) tardíos y tempranos que tuvieron nido la temporada anterior. Las proporciones fueron normalizadas transformándolas al arcoseno de su raíz cuadrada antes de someterlas a alguna prueba estadística (Martin y Bateson, 1993).

Posteriormente, se aplicaron pruebas de t para muestras dependientes por temporada reproductiva para comparar entre los tempranos y tardíos las proporción de individuos

que anidaron en la temporada anterior.

Se evaluó el esfuerzo reproductivo en la temporada anterior por medio del tamaño de puesta, tamaño de nidada y el éxito del nido. Las muestras incluyeron únicamente individuos anillados en ambas temporadas. El tamaño de puesta se subestimó en los nidos donde las crías eclosionaron antes del inicio de las revisiones. Las muestras para analizar el efecto del tamaño de nidada y del número de crías emplumadas incluyeron sólo a los individuos cuyos nidos fueron seguidos por un mínimo de 50 y 120 días respectivamente, en la temporada anterior.

Se analizó el esfuerzo reproductivo (tamaño de puesta, tamaño de nidada y el éxito del nido) en la temporada reproductiva anterior para los individuos tempranos y tardíos mediante un ANOVA de dos vías, con los factores independientes de fecha (temprana y tardía) y temporada reproductiva. Cuando la interacción de fecha y temporada fue significativa en cualquiera de las variables de esfuerzo reproductivo, se puso a prueba el efecto de fecha en cada temporada por separado y se aplicó la corrección de Bonferroni correspondiente al número de pruebas (= temporadas; Weinberg y Knapp 2002).

Para ambos hembras y machos, se analizó la proporción de individuos tardíos y tempranos que cambiaron de pareja de la temporada anterior. El análisis se realizó únicamente para los individuos con pareja anillada en ambas temporadas. Las proporciones fueron transformadas al arcoseno de su raíz cuadrada y comparadas entre individuos tempranos y tardíos con pruebas de t para muestras dependientes por temporada reproductiva.

Para conocer la relación entre fecha de puesta y edad de los individuos se analizaron las fechas de puesta de las cohortes 1988, 1989 y 1991 (159, 645 y 429

crías por cohorte, respectivamente) desde un año a 17 años de edad. Las muestras quedaron representadas, por años de edad (hembras, machos), de la siguiente manera: 2 (11, 0), 3 (44, 20), 4 (134, 123), 5 (165, 177), 6 (159, 191), 7 (140, 147), 8 (164, 192), 9 (135, 147), 10 (125, 142), 11 (105, 125), 12 (84, 87), 13 (73, 65), 14 (26, 26), 15 (30, 35), 16 (20, 24) y 17 (1,1). Los individuos con varias puestas durante una misma temporada fueron representados por sus primeras puestas. Para controlar por variación entre temporadas reproductivas, las fechas de puesta fueron ordenadas dentro de cada temporada en rangos desde “1” (fecha de la primera puesta de la temporada) hasta “n” (fecha de la última puesta de la temporada). Luego el número de orden de la puesta en la temporada fue dividido por el número total de rangos en la temporada para generar el *rango proporcional de puesta*. Esto da una escala proporcional de 0 a 1, donde un valor cercano a 0 indica una puesta hacia el inicio de la temporada, y un valor cercano a 1 indica una puesta hacia el final de la temporada. Se usaron modelos lineales generalizados para medidas repetidas con datos faltantes (PROC MIXES en SAS; Institute 1999) para determinar si el rango proporcional de puesta en la temporada está relacionado con la cohorte o la edad de los individuos, incluyendo la identidad del individuo como medida repetida. Se utilizó la aproximación de Satterwait para calcular los grados de libertad del denominador (Littell *et al.* 1996).

Para conocer la proporción de nidos tardíos que son puestos por primerizos, se analizó la anidación de hembras y machos por separado en tres temporadas: 2000, 2001 y 2002. Se identificó a todas las crías anilladas en 1992 - 1999 que anidaron por primera vez en 2000, todas las crías anilladas en 1993 - 2000 que anidaron por primera vez en 2001 y todas las crías anilladas en 1994 – 2001 que anidaron por primera vez en 2002. Reclutamiento a edades mayores de 8 años es raro en ésta población

(Drummond *et al.* 2003).

Resultados

Tardíos vs tempranos con nido en la temporada anterior

En las 10 temporadas analizadas (1994 - 2003), la proporción de individuos que tuvieron nido en la temporada reproductiva anterior fue significativamente mayor para los individuos tempranos comparado con los tardíos, tanto para las hembras ($t = -9.72$, $gl = 9$, $p < 0.05$) como para los machos ($t = -7.47$, $gl = 9$, $p < 0.05$). En promedio, el $72 \pm 10\%$ de las hembras tempranas tuvieron nido en la temporada anterior, comparado con $46 \pm 11\%$ de las hembras tardías (Fig. 10; detalles por temporada en Tabla 1 del Apéndice 3). Así mismo, un promedio de $69 \pm 10\%$ de los machos tempranos tuvieron nido en la temporada anterior, comparado con $46 \pm 11\%$ de los machos tardíos (Fig. 10; detalles por temporada en Tabla 2 del Apéndice 3).

Esfuerzo reproductivo de tardíos vs tempranos en la temporada anterior

El tamaño de puesta en la temporada anterior de hembras y machos que tuvieron nido entonces fue ligeramente pero no significativamente mayor en las aves tempranas que en las tardías (Tabla III). Tanto para hembras como para machos, la temporada también afectó significativamente el tamaño de puesta pero la interacción fecha* temporada no fue significativa (Tabla III).

Para las hembras, la interacción fecha* temporada sobre el tamaño de la nidada en el nido de la temporada anterior fue significativa (Tabla III), es decir, en los resultados del ANOVA, el tamaño de la nidada se ve afectado por la fecha de puesta e ineludiblemente por la temporada. Para aislar el efecto de la fecha de puesta sobre el

tamaño de la nidada se evaluó la fecha de puesta en cada temporada. Las nidadas de las hembras tempranas fueron ligeramente más grandes que las de las hembras tardías en 8 de las 10 temporadas pero la diferencia fue significativa sólo en dos temporadas (Tabla 5 del Apéndice 3). Para los machos, el tamaño de la nidada de la temporada anterior fue ligeramente y significativamente mayor en los machos tempranos que los machos tardíos (Tabla III). La temporada también afectó significativamente el tamaño de la nidada pero la interacción fecha*temporada no fue significativa (Tabla III).

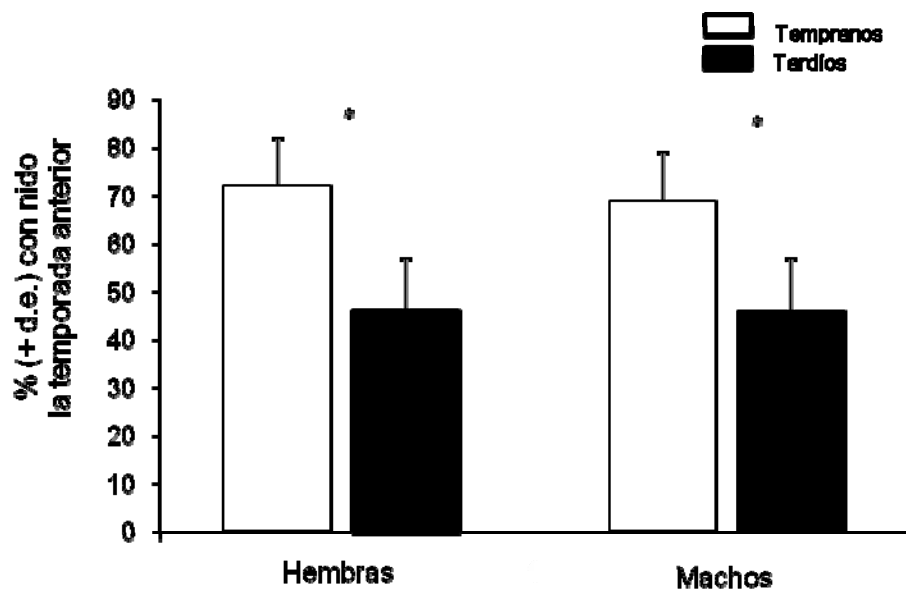


Figura 10. Porcentaje promedio de hembras y machos tardíos con nido en la temporada anterior para 10 temporadas reproductivas (1994 - 2003). N hembras / temporada = 403.9 ± 234.66 y 321.9 ± 169.78 tempranas y tardías, respectivamente. N machos / temporada = 399.2 ± 234.80 y 320.7 ± 162.47 , tempranos y tardíos, respectivamente.

Para hembras y machos, el éxito del nido en la temporada anterior fue ligeramente pero no significativamente en las aves tempranas que en las tardías (Tabla

III). La temporada también afectó significativamente el éxito del nido de la temporada anterior y la interacción fecha* temporada no fue significativa en ambos hembras y machos (Tabla III).

En resumen, el tamaño de puesta en la temporada anterior fue ligeramente pero no significativamente mayor para ambos hembras y machos tardíos que en los tempranos. Con relación al tamaño de la nidada y el éxito del nido en la temporada anterior, fueron mayores en hembras y machos tempranos que en hembras y machos tardíos, pero las diferencias fueron significativas únicamente en el caso de los machos y en dos de 10 temporadas para las hembras.

Tardíos vs tempranos que cambiaron de pareja

Hubo diferencia significativa entre los tempranos y los tardíos en el porcentaje de individuos que cambiaron pareja de la temporada anterior para las hembras ($t = 6.15$, $gl = 9$, $p < 0.05$) y los machos ($t = 5.82$, $gl = 9$, $p < 0.05$) tardíos. Un menor porcentaje de individuos tempranos cambiaron de pareja entre temporadas reproductivas (hembras $37 \pm 13\%$ y machos $36 \pm 12\%$) comparado con los individuos tardíos (hembra $62 \pm 8\%$ y machos $60 \pm 7\%$; Fig. 10 y detalles por temporada en Tabla 9 del Apéndice 3).

Asociación entre edad y fecha de puesta

La varianza en rango proporcional de puesta de hembras y machos de las cohortes 1988, 1989 y 1991 se relacionó con la edad (Tabla II) cuadrática: en promedio, los individuos jóvenes (2 - 3 años de edad) y los individuos de mayor edad (14 - 16 años) anidaron más tardíamente en comparación con los individuos de mediana edad (4 - 13 años de edad) durante sus intentos reproductivos (Fig. 11). No se encontró relación

entre la cohorte de procedencia de las crías y el rango proporcional de puesta (Tabla II).

Tabla III. Esfuerzo reproductivo de la temporada anterior de hembras y machos tempranos y tardíos.

Variable de esfuerzo reproductivo en la temporada anterior	Tempranos $X \pm$ d.e. (n)	Tardíos $X \pm$ d.e. (n)	ANOVA Efecto sobre variable de esfuerzo reproductivo anterior de:
<u>Hembras</u>			
Tamaño de puesta	1.93 \pm 0.02 (2 798)	1.91 \pm 0.02 (1 488)	$F_{\text{fecha}} = 0.67$, gl= 1, 4266, $P = 0.414$ $F_{\text{temporada}} = 25.61$, gl= 9, 4266, $P < 0.001$ $F_{\text{fecha*temporada}} = 25.61$, g l= 9, 4266, $P = 0.541$
Tamaño nidada	1.21 \pm 0.32 (2 736)	1.14 \pm 0.29 (1 469)	$F_{\text{fecha}} = 4.00$, gl= 1, 4185, $P = 0.046$ $F_{\text{temporada}} = 36.58$, gl= 9, 4185, $P < 0.001$ $F_{\text{fecha*temporada}} = 2.40$, gl= 9, 4185, $P = 0.01$
Éxito del nido	1.04 \pm 0.02 (2 180)	1.03 \pm 0.03 (1 183)	$F_{\text{fecha}} = 0.11$, gl= 1, 3343, $P = 0.741$ $F_{\text{temporada}} = 43.52$, gl= 9, 3343, $P < 0.001$ $F_{\text{fecha*temporada}} = 1.82$, gl= 9, 3343, $P = 0.060$
<u>Machos</u>			
Tamaño de puesta	1.91 \pm 0.02 (2 687)	1.90 \pm 0.02 (1 450)	$F_{\text{fecha}} = 0.02$, gl= 1, 4117, $P = 0.882$ $F_{\text{temporada}} = 19.10$, gl= 9, 4117, $P < 0.001$ $F_{\text{fecha*temporada}} = 0.73$, gl= 9, 4117, $P = 0.685$
Tamaño nidada	1.24 \pm 0.02 (2 226)	1.12 \pm 0.03 (1 429)	$F_{\text{fecha}} = 12.73$, gl= 1, 3635, $P < 0.001$ $F_{\text{temporada}} = 28.09$, gl= 9, 3635, $P < 0.001$ $F_{\text{fecha*temporada}} = 1.01$, gl= 9, 3635, $P = 0.432$
Éxito del nido	1.06 \pm 0.02 (1988)	0.96 \pm 0.03 (1153)	$F_{\text{fecha}} = 8.11$, gl= 1, 3121, $P = 0.004$ $F_{\text{temporada}} = 35.57$, gl= 1, 3121, $P < 0.001$ $F_{\text{fecha*temporada}} = 0.84$, gl= 9, 3121, $P = 0.583$

Tamaño de puesta = número de huevos; Tamaño de nidada = número de crías vistas simultáneamente en el nido; Éxito del nido = número de crías emplumadas.

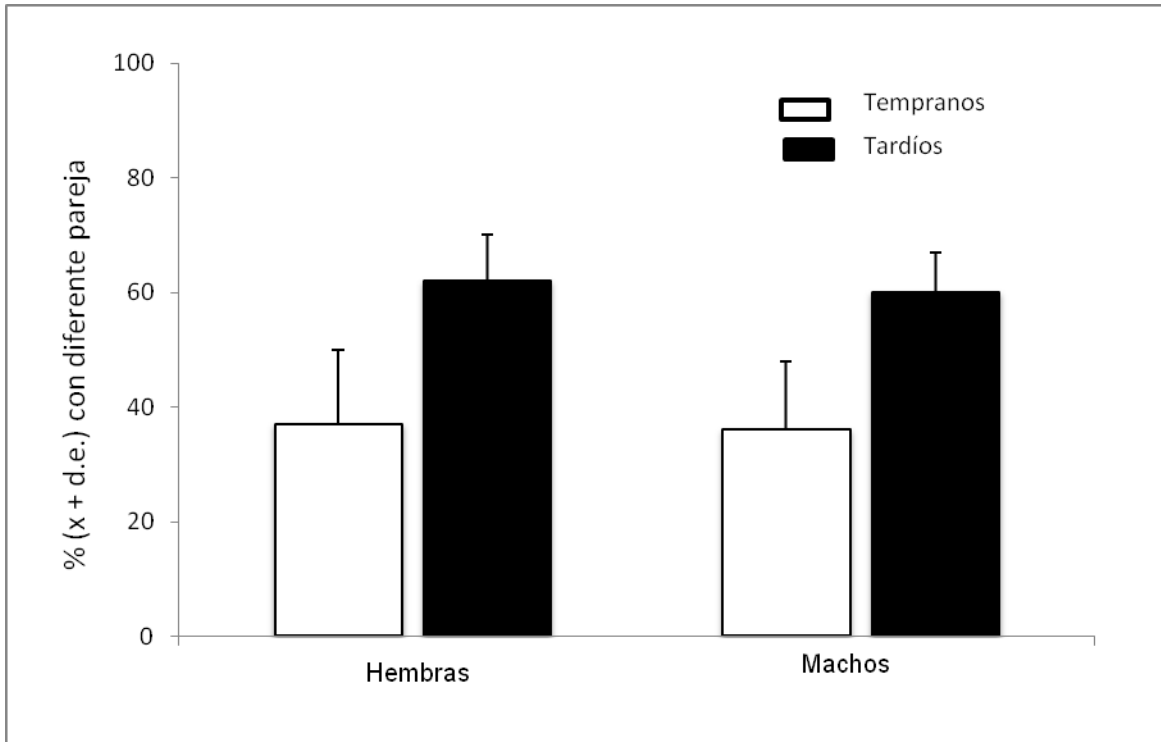
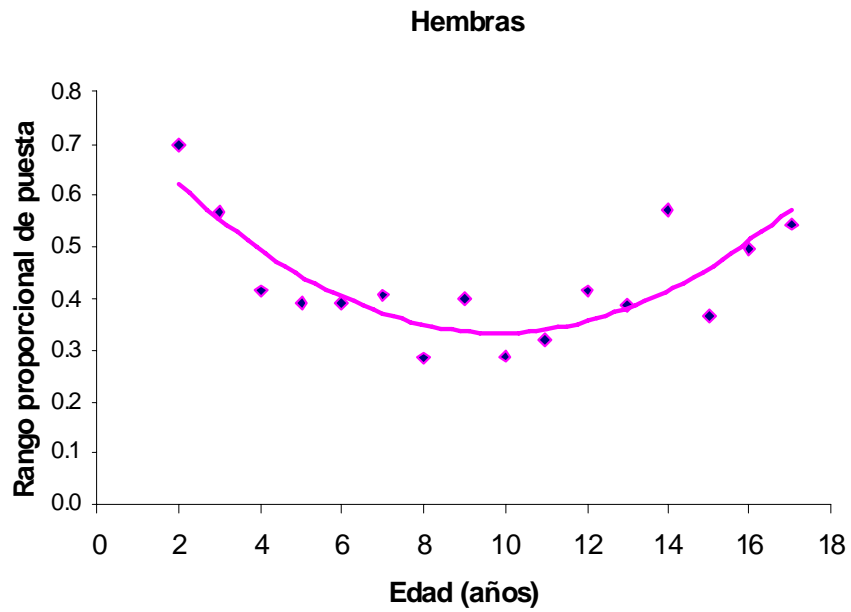


Figura 10. Porcentaje promedio de hembras y machos tempranos y tardíos que cambiaron de su pareja de la temporada anterior para 10 temporadas reproductivas (1994-2003). Hembras/temporada: $N = 211.1 \pm 116.34$ tempranos y 90.1 ± 55.46 tardías, Machos/temporada: $N = 206.0 \pm 113.82$ tempranos y 89.1 ± 56.10 tardíos.

Tabla II. Relación entre la edad y rango proporcional de puesta.

Efecto	G	F	p
Hembras (n = 1425 registros de 271 individuos)			
Cohorte	2,211	1,84	0,16
Edad	1,1396	77,35	<0,0001
Edad* Edad	1,1404	72,36	<0,0001
Machos (n = 1514 registros de 300 individuos)			
Cohorte	2,211	1,2	0,3
Edad	1,1483	64,09	<0,0001
Edad* Edad	1,1493	58,87	<0,0001

(a)



(b)

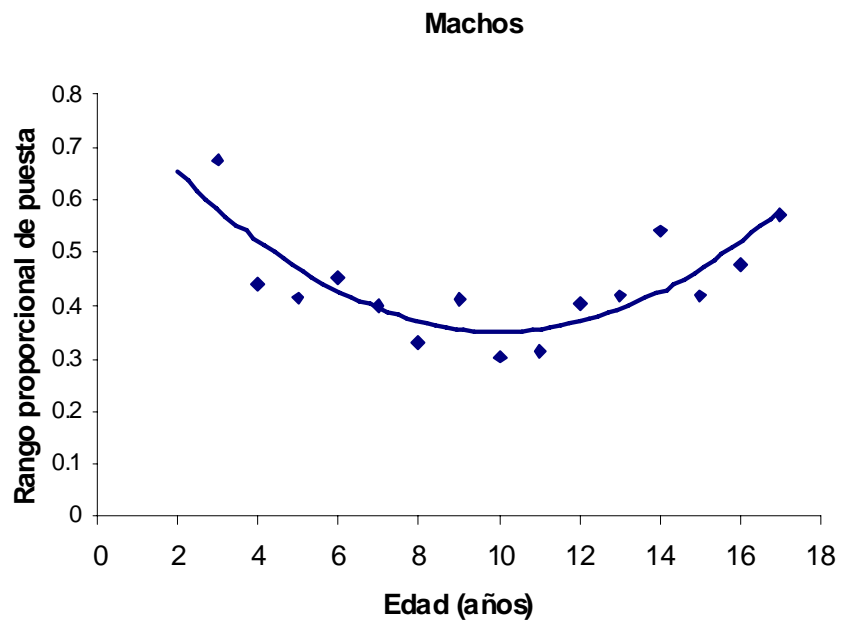


Figura 11. Relación entre rango proporcional de puesta y edad de (a) 271 hembras y (b) 300 machos, de las cohortes 1988, 1989 y 1991 hasta la temporada 2005.

Porcentaje de primerizos entre tardíos

En las tres temporadas analizadas (2000, 2001 y 2002) aproximadamente la quinta parte de los machos y de las hembras que anidaron tarde fueron aves anidando por primera vez en su vida, aunque este dato varió entre temporadas (Tabla IV).

Tabla IV. Porcentaje de individuos tardíos anidando por primera vez en su vida en tres temporadas.

Temporada	Hembras		Machos	
	n	(%)	n	(%)
2000	149	19.5	157	31.2
2001	438	26.7	425	20.2
2002	244	16.4	241	13.7
Promedio		20.9		21.7
d.e.		5.3		8.85

Discusión

Una menor proporción de los bobos tardíos anidaron en la temporada anterior, y en promedio los individuos tardíos tuvieron un esfuerzo reproductivo durante la temporada anterior semejante o incluso menor que los individuos tempranos. Por lo tanto, la anidación tardía no parece ser una consecuencia del esfuerzo reproductivo previo. Verhulst y Tinbergen (1991) tampoco encontraron ésta relación para el carbonerillo común (*Parus major*).

En cambio, más bobos tardíos que tempranos cambiaron de pareja entre temporadas, ya sea por mortalidad o divorcio (Brooke 1978, Van de Pol 2006). Por lo que el cambio de pareja aparenta ser una causa de la anidación tardía, como se ha observado en otras aves marinas (Coulson 1966, Brooke 1978). Alternativamente, quizás el cambio de pareja es producto de la anidación tardía, sin embargo, ese punto

será analizado en el siguiente capítulo.

Otros estudios han determinado que las anidaciones tardías podrían ser primeras anidaciones de aves que no logran anidar temprano por otras circunstancias desfavorables, por ejemplo, por ser aves viejas (Torres y Velando 2007, Catry *et al.* 2006) o muy jóvenes y sin experiencia reproductiva (Sydeman *et al.* 1991, De Forest y Gaston 1996). Quizás algunos de los individuos que cambiaron de pareja hayan sido los más jóvenes y sin experiencia o los más viejos y senescentes quienes carecieron de las cualidades para conseguir o retener una pareja o para defender un territorio. Lo cual podría estar asociado al cambio del rendimiento reproductivo del bobo según su edad. El rendimiento reproductivo de bobos jóvenes aumenta con la edad y decrece cuando inicia la senescencia, a los 10 –12 años (Velando *et al.* 2006b). Además, los individuos muy jóvenes (2 - 3 años de edad) y muy viejos (14 – 16 años de edad) estuvieron sobre representados en los nidos tardíos. Posiblemente a las aves jóvenes y viejas se les dificulta, más que a los de mediana edad, prepararse para la reproducción u obtener los recursos para ello (Catry *et al.*, 2006). Por lo anterior, la anidación tardía podría ser explicada por la anidación de individuos jóvenes y viejos. Sin embargo, esto únicamente de manera parcial, ya que sólo la quinta parte de la población tardía era primeriza, por lo que muy probablemente entre los individuos tardíos, la proporción de jóvenes es baja. De la misma manera la proporción de viejos entre bobos que anidan tarde en la población reproductiva probablemente también es baja dado que sólo el 14 % y 10.3 % de hembras y machos, respectivamente, alcanzan la edad de 14 años (Kim S.-Y. *et al.* 2007).

Seguramente además de los aspectos mencionados, otras circunstancias relacionadas con el ambiente, los individuos o la colonia podrían generar una segunda

ola de anidación, por ejemplo la suerte de los individuos en la pesca, la heredabilidad de la tendencia a anidar tarde (Wiggins 1991) y la anidación en sitios de baja calidad debido a la falta de disponibilidad de sitios de calidad en la parte tardía de la temporada.

CAPÍTULO V:

Consecuencias de anidar tarde: la siguiente temporada

Preguntas

El ser tardío puede no tener ventajas en la temporada actual pero ¿tendrá ventajas en la siguiente temporada? ¿Los individuos tardíos tendrán mayor probabilidad de anidar la siguiente temporada? ¿Adelantarán su fecha de puesta en la siguiente temporada o aumentarán su éxito del nido? ¿Los individuos tardíos afianzan su pareja para la siguiente temporada?

Método

Para investigar si la anidación tardía facilita el desempeño reproductivo en la siguiente temporada, se analizaron hembras y machos por separado de 11 temporadas reproductivas (1993 a 2003). Se incluyeron sólo los individuos anillados y fueron excluidos de las comparaciones los individuos que anidaron temprano y tarde en una misma temporada. A los individuos con más de un intento reproductivo en la siguiente temporada se les analizó sólo el primero.

Para ambos las hembras y los machos en cada una de las 11 temporadas, se calcularon las proporciones de individuos tempranos y tardíos que tuvieron nido en la siguiente temporada. Las proporciones fueron transformadas al arcoseno de su raíz cuadrada y comparados con pruebas de t para muestras dependientes por temporada. Las fechas de puesta en la siguiente temporada fueron expresadas en números (1 = 5 de noviembre, la fecha de puesta más temprana en 24 temporadas). Para analizar el

éxito del nido en la siguiente temporada, se tomaron dos muestras: 1) todos los individuos que anidaron y 2) los individuos que anidaron y cuyos nidos fueron seguidos mínimo por 120 días.

La fecha de puesta y el éxito del nido en la siguiente temporada se analizaron con ANOVA de dos vías, usando fecha (temprana y tardía) y temporada como variables independientes. Cuando la interacción de fecha y temporada fue significativa, se puso a prueba el efecto de la fecha en cada temporada por separado y se aplicó la corrección de Bonferroni correspondiente al número de pruebas (= temporadas; Weinberg y Knapp 2002).

Por último, se determinaron las proporciones de hembras y machos tardíos y tempranos que cambiaron su pareja en la siguiente temporada. Las muestras se limitaron a los individuos con pareja anillada en ambas temporadas. Las proporciones fueron transformadas al arcoseno de su raíz cuadrada y comparadas con pruebas de t dependientes por temporada. (Martin y Bateson, 1993).

Resultados

Probabilidad de anidar en la siguiente temporada

En las 11 temporadas analizadas (1993 - 2003) la probabilidad de anidar en la siguiente temporada fue similar entre los tempranos y tardíos para ambas las hembras ($t = -1.3$, $gl = 10$, $p = 0.220$) y los machos ($t = -0.39$, $gl = 10$, $p = 0.702$). El $71 \pm 14\%$ de las hembras tempranas y el $68 \pm 16\%$ de las hembras tardías con anillo tuvieron nido en la siguiente temporada (Fig. 12). Así mismo, el $68 \pm 18\%$ de los machos tempranos y el $68 \pm 16\%$ de los machos tardíos con anillo tuvieron nido en la siguiente temporada (detalles por temporada en Tabla 2 del Apéndice 4, Fig. 13).

Fecha de puesta en la siguiente temporada

En hembras, la anidación temprana vs tardía tuvo un efecto global significativo sobre fecha de puesta en la siguiente temporada, pero la interacción de fecha*temporada fue significativa (Tabla V). Para aislar el efecto de la fecha sobre la fecha de puesta en la siguiente temporada se evaluó la variable fecha de puesta en cada temporada. En general, las hembras tempranas anidaron un promedio de 9 días más temprano en la siguiente temporada que las hembras tardías, pero la diferencia fue significativa sólo en cuatro temporadas (Fig. 12, Tabla 3 del Apéndice 4). Para los machos, la fecha de puesta en la siguiente temporada fue significativamente más adelantada en los machos tempranos (Tabla V), con una diferencia promedio de 8 días que los machos tardíos (Fig. 13). La fecha de puesta en la siguiente temporada también estuvo relacionada significativamente con la temporada pero la interacción fecha*temporada no fue significativa (Tabla V).

Cabe mencionar que a los individuos que, en la siguiente temporada reproductiva, establecieron su nido al inicio de la temporada de revisión y fracasaron en etapa de puesta, no fue posible estimarles la fecha de puesta por lo cual fueron excluidos de las muestras. Sin embargo, para tempranos y tardíos, los porcentajes de las hembras ($7.24 \pm 4.95\%$ y $7.73 \pm 6.07\%$, respectivamente, $n = 11$ temporadas; $t = -0.04$, $gl = 10$, $p = 0.97$) y de machos ($7.29 \pm 4.12\%$ vs. $8.87 \pm 5.61\%$ $n = 11$ temporadas excluidos en cada cohorte fueron parecidos ($t = 1.31$, $gl = 10$, $p = 0.22$). Por lo tanto no es posible que estas exclusiones ocasionen un sesgo.

Éxito en la siguiente temporada

En individuos que tuvieron nido la siguiente temporada y cuyos nidos fueron seguidos mínimo por 120 días, el éxito del nido de la siguiente temporada fue similar entre tempranos y tardíos de ambas las hembras y los machos (Tabla V; Fig. 12 y 13). La temporada tuvo un efecto significativo sobre el éxito del nido en la siguiente temporada y la interacción fecha*temporada no fue significativa en ambas hembras y machos (Tabla V, detalles por temporada en Tablas 5 y 6 del Apéndice 4).

En la muestra total, incluyendo individuos cuya anidación se observó durante < 120 días, el éxito del nido fue similar entre tempranos y tardíos de ambas las hembras y los machos (Tabla V). El éxito del nido en la siguiente temporada también estuvo relacionado significativamente a la temporada pero la interacción fecha*temporada no fue significativa para hembras y machos (Tabla V.; detalles por temporada en Tabla 8 del Apéndice 4).

Probabilidad de cambiar pareja

El porcentaje de hembras que anidó en la siguiente temporada con una pareja diferente (versus la misma) fue significativamente menor en las hembras tempranas ($45 \pm 15\%$) que en las hembras tardías ($56 \pm 12\%$; $t = 2.59$, $gl = 10$, $p < 0.05$; Tabla 9 del Apéndice 4; Fig. 12). De la misma manera, el porcentaje de machos que anidó con una pareja diferente fue menor en los machos tempranos ($43 \pm 13\%$) que en los machos tardíos ($56 \pm 10\%$; $t = 4.00$, $gl = 10$, $p < 0.05$; Tabla 10 del Apéndice 4; Fig.13).

Tabla V. Fecha de puesta y éxito del nido en la siguiente temporada.

En la siguiente temporada	Tempranos	Tardíos	ANOVA
	$X \pm$ d.e. (n)	$X \pm$ d.e. (n)	Efecto sobre variable en la siguiente temporada de:
<u>Hembras</u>			
Fecha de puesta	95.30 \pm 0.89 (2 292)	103.92 \pm 0.97 (1 474)	$F_{\text{fecha}} = 42.91$, gl = 1, 3744, $P < 0.001$ $F_{\text{temporada}} = 242.60$, gl = 10, 3744, $P < 0.001$ $F_{\text{fecha*temporada}} = 3.69$, gl = 10, 3744, $P < 0.001$
Éxito del nido	1.06 \pm 0.03 (1 891)	1.08 \pm 0.04 (1 118)	$F_{\text{fecha}} = 1.116$, gl = 1, 2987, $P = 0.734$ $F_{\text{temporada}} = 45.37$, gl = 10, 2987, $P < 0.001$ $F_{\text{fecha*temporada}} = 0.99$, gl = 10, 2987, $P = 0.451$
Éxito del nido muestra total	0.91 \pm 0.02 (2 439)	0.86 \pm 0.02 (1 559)	$F_{\text{fecha}} = 0.92$, gl = 1, 3976, $P = 0.338$ $F_{\text{temporada}} = 87.95$, gl = 10, 3976, $P < 0.001$ $F_{\text{fecha*temporada}} = 1.42$, gl = 10, 3976, $P = 0.165$
<u>Machos</u>			
Fecha de puesta	96 \pm 1.07 (2 206)	104 \pm 0.99 (1 457)	$F_{\text{fecha}} = 30.18$, gl = 1, 3641, $P < 0.001$ $F_{\text{temporada}} = 209.54$, gl = 10, 3641, $P < 0.001$ $F_{\text{fecha*temporada}} = 1.17$, gl = 10, 3641, $P = 0.303$
Éxito del nido	1.03 \pm 0.03 (1 781)	1.05 \pm 0.04 (1 085)	$F_{\text{fecha}} = 0.22$, gl = 1, 2844, $P = 0.638$ $F_{\text{temporada}} = 43.39$, gl = 10, 2844, $P < 0.001$ $F_{\text{fecha*temporada}} = 0.74$, gl = 10, 2844, $P = 0.687$
Éxito del nido muestra total	0.87 \pm 0.02 (2 349)	0.84 \pm 0.02 (1 556)	$F_{\text{fecha}} = 0.92$, gl = 1, 3905, $P = 0.338$ $F_{\text{temporada}} = 87.95$, gl = 10, 3905, $P < 0.001$ $F_{\text{fecha*temporada}} = 1.42$, gl = 10, 3905, $P = 0.165$

Fecha = día en la temporada reproductiva; Éxito del nido = número de crías emplumadas de todos los individuos que anidaron la siguiente temporada; Éxito del nido muestra total = número de crías emplumadas de individuos que anidaron en la siguiente temporada y que fueron seguidos por mínimo por 120 días.

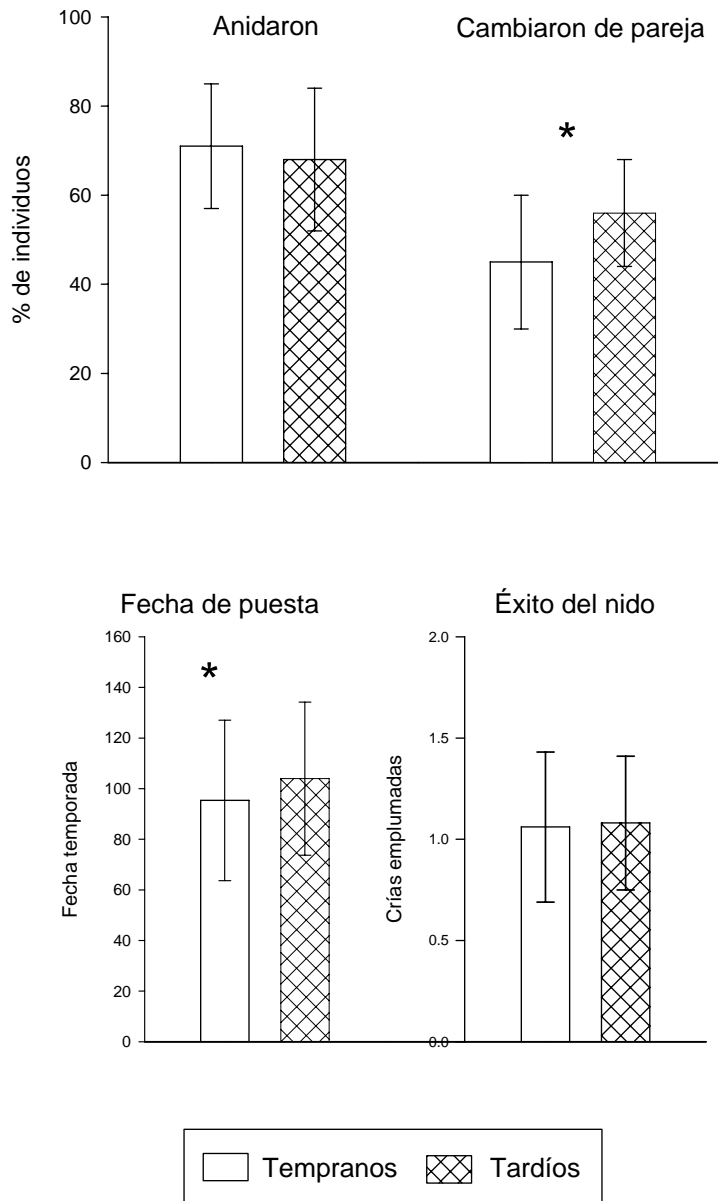


Fig. 12. Reproducción en la siguiente temporada de hembras tempranas y tardías. $\bar{x} \pm$ d.e. de 11 temporadas (1993 a 2003).

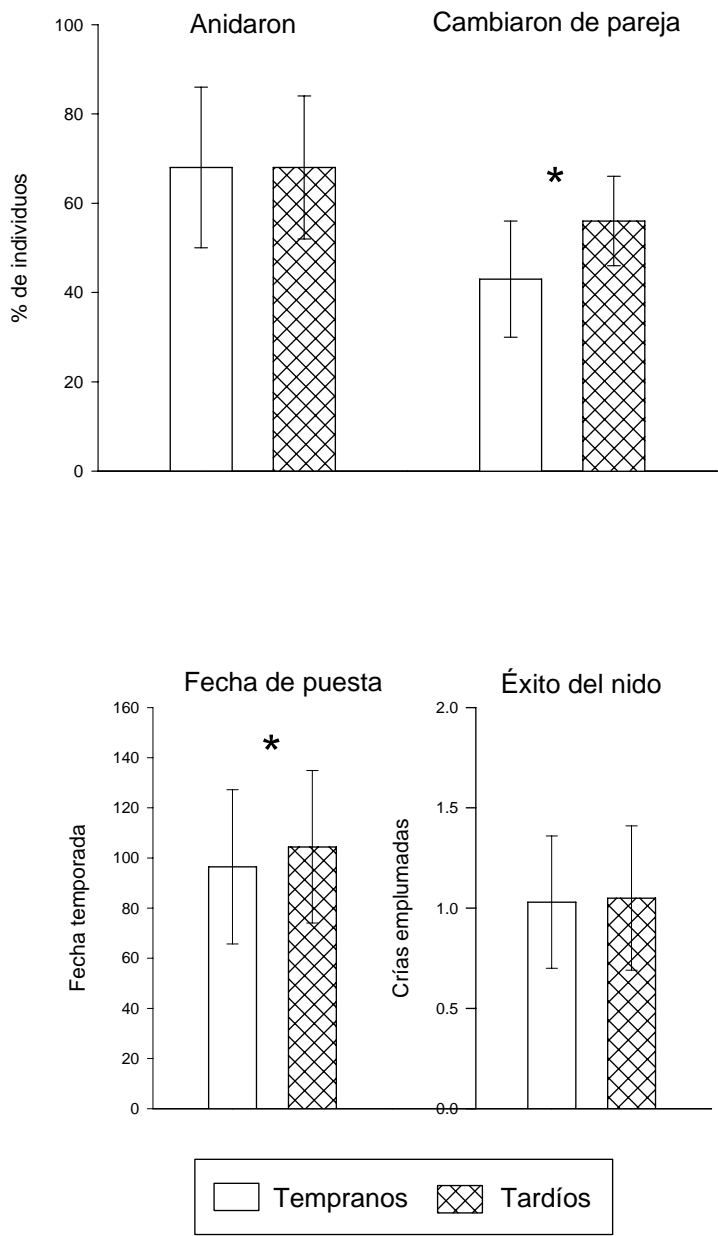


Fig.13. Reproducción en la siguiente temporada de machos tempranos y tardíos. $\bar{x} \pm$ d.e. de 11 temporadas (1993 a 2003).

Discusión

Con relación a la reproducción en la siguiente temporada, los individuos tardíos presentaron probabilidad de anidar y éxito reproductivo similar a los individuos tempranos, una fecha de puesta significativamente más tarde en la siguiente temporada y una mayor proporción de ellos cambiaron de pareja. Al parecer, anidar tarde no beneficia a las aves en la reproducción de la siguiente temporada. Sin embargo, y tomando en cuenta los problemas de muestreo de individuos en la temporada siguiente, no podemos descartar la posibilidad de que, al menos para algunos individuos, la anidación tardía funcione como una estrategia para prepararse para la siguiente temporada al adquirir experiencia reproductiva (Stutchburry y Robertson 1987, De Forest y Gaston 1996), formar la pareja o consolidar la pareja. La anidación tardía podría brindar beneficios en aspectos que no analizamos, como mejorar su reproducción a largo plazo. Para las aves de larga vida resulta provechoso enfrentar los costos de la reproducción tardía siempre que exista una mínima oportunidad de tener éxito e incrementar su adecuación (Brodin *et al.* 1998).

Es importante señalar que para llevar a cabo un análisis riguroso de la posible función de la anidación tardía sería necesario manipular la fecha de anidación, dado que los individuos que anidan tarde versus temprano en el contexto natural probablemente son diferentes y por lo tanto su desempeño en la siguiente temporada no es estrictamente comparable.

En los análisis de las muestras completas de individuos reproductores (Apartado "Fecha de puesta y éxito del nido"), incluyendo los individuos que abandonaron sus nidos antes de poder leer sus anillos, el éxito del nido de las puestas tardías fue inferior a las puestas tempranas en 12 de 15 temporadas. Llama la atención que en la muestra

“seleccionada” del presente estudio los tardíos tuvieron un éxito del nido similar al de los tempranos en la siguiente temporada. Probablemente este buen desempeño se debe a la exclusión de la muestra de los individuos que abandonaron su puesta, antes de identificarlos, y de las aves tardías que anidaron más tarde en la siguiente temporada (por falta de 120 días de revisión). Las aves tardías solían tener una elevada tasa de fracaso en la anidación. En comparación, pocos individuos tempranos fueron eliminados de la muestra por el requisito de 120 días de revisión.

La similitud del éxito del nido entre las aves tempranas y tardías podría relacionarse a que la diferencia de fecha de anidación en la siguiente temporada fue de sólo 9 días y 8 días (hembras y machos, respectivamente). Al parecer, el efecto de la fecha de puesta (analizado en el apartado “Fecha de puesta y éxito del nido”) en las puestas fue similar en aves tempranas como en las tardías en la siguiente temporada.

RESUMEN DE RESULTADOS

Fecha de puesta y éxito del nido

- a) La temporada de puestas abarcó 161 ± 44 días y fue bimodal, con aproximadamente la mitad de los nidos en cada moda (temprana y tardía).
- b) En general, hubo un mayor éxito del nido durante los días 40 a 90 de la temporada reproductiva, siendo un poco menor durante los primeros 40 días de la temporada y declinando rápidamente a lo largo de la temporada. Este patrón cuadrático se repitió en 8 de 15 temporadas y en otras 7 se observó un descenso lineal.
- c) En general, los individuos que anidaron temprano tuvieron mayor tamaño de puesta, éxito del nido y especialmente tamaño de nidada que los que anidaron tarde. Sin embargo, en el 7% de las temporadas la diferencia del éxito del nido entre tempranos y tardíos fue menor a 20%.

Supervivencia de puestas y nidadas tardías

- a) El 71.5% de las puestas tardías fracasó durante la incubación, y el 44.1% de las puestas tardías en que sí eclosionó al menos una cría fracasaron antes de que emplumara al menos una cría. Las puestas tardías exitosas logran un considerable número de crías emplumadas ($\bar{x} = 1.28 \pm 0.47$ crías).
- b) El 25% de las puestas tardías fracasadas se perdieron en los primeros 5 días y el 86.1%, antes de los 41 días (tiempo promedio de incubación en esta población,

Castillo-Alvarez y Chávez-Peón 1983).

- c) El 41.4% de las nidadas tardías fracasadas se perdieron en los primeros 5 días.

Segundas puestas

- a) Las segundas puestas de hembras o machos en 11 temporadas representaron cerca del 6% del total de las puestas tardías.
- b) La mayoría de las hembras (82.4%) y machos (80.0%) con segundas puestas habían perdido crías en su anidación temprana.
- c) Algunas hembras (17.2%) y machos (19.2%) con segundas puestas habían sido exitosos en la parte temprana, pero sólo el 4.3% de las hembras y el 11.5% de los machos fueron exitosos en ambas.
- d) En general, el 22.5% de las hembras y el 23.7% de los machos con segundas puestas anidaron con una pareja diferente a la de la primera anidación, y el 46.4% de las hembras y el 43.7% de los machos anidó con la misma pareja. En el caso de 31.1% de los machos y el 31.1% de las hembras no se supo si anidaron con la misma pareja.
- e) Hembras y machos exitosos en su puesta temprana pusieron su segunda puesta cuando sus crías tenían 115.0 ± 15.36 y 90.3 ± 42.68 días de edad, respectivamente.
- f) Los individuos exitosos que cambiaron de pareja pusieron su segundo nido antes que los que conservaron a su pareja: hembras, 37 días antes y machos, 62 días antes. La tendencia se confirmó para los machos, y no para las hembras, cuando se analizaron sólo individuos con identidades confirmadas tres veces.
- g) Hembras y machos fracasados en su puesta temprana tuvieron su segunda

puesta 36.6 ± 17.58 y 36.5 ± 18.44 días después de perder su puesta/nidada anterior, respectivamente.

- h) Los individuos que fracasaron en la anidación temprana pero conservaron su pareja para la anidación tardía pusieron su puesta después de periodos de tiempo similares (hembras: 35.3 ± 13.44 días; machos: 34.7 ± 11.71 días) a los que cambiaron de pareja entre anidaciones (hembras: 40.1 ± 22.31 días; machos: 40.0 ± 27.02 días) pusieron su segunda puesta después de periodos de tiempo similares de perder su primer nido. La tendencia se conservó para los machos y hembras cuando se analizaron sólo individuos cuya identidad fue confirmada tres veces.
- i) Cinco machos cuidaron dos nidos simultáneamente. Por lo general las crías del primer nido lograron emplumar exitosamente pero sólo una de las 5 segundas puestas logró eclosionar.

Característica de los individuos tardíos

- a) Un menor porcentaje de hembras y machos tardíos (46% en ambos casos) tuvieron nido en la temporada anterior, que hembras y machos tempranos (72% y 69%, respectivamente).
- b) El tamaño de puesta en la temporada anterior fue ligeramente pero no significativamente mayor para ambos hembras y machos tardíos que en los tempranos. Con relación al tamaño de la nidada y el éxito del nido en la temporada anterior, fueron mayores en hembras y machos tempranos que en hembras y machos tardíos, pero las diferencias fueron significativas únicamente: en el caso del tamaño de la nidada en dos de 10 temporadas para las hembras, y del éxito

de anidación para el caso de los machos.

- c) Más individuos tardíos cambiaron de pareja (hembras: $62 \pm 8\%$; machos: $60 \pm 7\%$) que los individuos tempranos (hembras: $37 \pm 13\%$; machos: $36 \pm 12\%$).
- d) Individuos muy jóvenes (2 – 3 años de edad) o muy viejos (14 -16 años de edad) anidaron más tarde que los de mediana edad.
- e) Cerca de la quinta parte de la población tardía era primeriza.

Consecuencias de anidar tarde

- a) Las proporciones de hembras y machos tardíos que anidaron en la siguiente temporada fueron similares a las de hembras y machos tempranos (hembras: 68% vs 71%; machos: 68% y 68%, respectivamente).
- b) Las fechas de puesta en la siguiente temporada de hembras y machos tardíos fueron 9 días y 8 días, respectivamente, más retrasadas que las de hembras y machos tempranos.
- c) El éxito del nido de hembras y machos tardíos que anidaron en la siguiente temporada fueron similares a las de hembras y machos tempranos (hembras: 1.08 crías vs 1.06 crías y machos: 1.05 crías y 1.03 crías, respectivamente)
- d) Mayor proporción de hembras y machos tardíos cambiaron de pareja en la siguiente temporada que las hembras y machos tempranos (hembras: 56% vs 45% y machos: 56% vs 43%, respectivamente).

CONCLUSIONES GENERALES

1. Como ave tropical, la población del bobo patas azules (*Sula nebouxi*) en la Isla Isabel tiene una temporada de puestas amplia que abarca aproximadamente cinco meses (161 ± 44 días) y muestra una clara bimodalidad, con aproximadamente la mitad de las puestas en cada moda. Los bobos de la segunda moda producen menos huevos, crías y volantones (crías emplumadas), y entre más tarde en la temporada resultan menos volantones de la puesta. Sin embargo, en la mitad de los años el éxito de los pioneros que anidan en las primeras semanas de la temporada también es pobre, aunque mayor que en los tardíos.

2. Se especula que el bajo éxito de las aves que anidan tarde podría deberse a las características de los individuos, al posible deterioro ambiental a lo largo de la temporada (por ejemplo una reducción en la disponibilidad de sardinas y anchovetas asociada al incremento progresivo de la temperatura superficial del mar) o al aumento estacional en la depredación o la interferencia de conespecíficos. La existencia de dos modas de puesta podría deberse a aspectos poblacionales de los bobos o a la existencia de dos periodos de condiciones ambientales favorables, por ej. dos pulsos de abundancia de presas. Son pocos los pioneros que tienen bajo éxito y es posible que sean aves que anidan prematuramente, antes del inicio de las condiciones más favorables.

3. La principal pérdida de anidaciones tardías ocurre en los primeros 5 días de la incubación (25% de las puestas tardías fracasadas), y pocas parejas tardías terminan el periodo de incubación satisfactoriamente (28.5% del total de las puestas tardías). Sólo 9.2% de las anidaciones tardías tienen éxito y la principal pérdida de nidadas tardías ocurre en la primer semana después de la eclosión (41.4% de las nidadas tardías fracasadas). Las anidaciones fallidas de al menos algunas de las aves tardías posiblemente sean esfuerzos reproductivos genuinos, otras en cambio (las que se pierden a los pocos días de la puesta o de la eclosión de las crías) podrían funcionar como ensayos de reproducción.

4. Al menos 6% de las anidaciones tardías son segundas puestas. Poco menos de la quinta parte de las aves tardías con segundas puestas tuvo éxito con su primer nido. Además, pocas aves (4.3% de las hembras y el 11.5% de los machos tardíos con segunda puesta) son exitosas en ambas partes de la temporada. Poco menos de la mitad de las aves tardías con segunda puesta conservó su pareja. La segunda puesta de aves exitosas en su primer puesta, se retrasa más en hembras que en machos, posiblemente debido a que las hembras invierten durante un periodo más largo en las crías de su primer nido y tienen que reponerse fisiológicamente antes de poner huevos. Los bobos tardíos con segunda puesta que fracasaron en la parte temprana tardan aproximadamente 5 semanas antes de poner por segunda vez, independientemente de que cambien de pareja o no. Es posible que las crías del bobo necesiten el cuidado de ambos padres al menos por ~ 120 días para asegurar su supervivencia. Algunos machos (5.8% de los machos con segunda puesta) cuidan dos nidos simultáneamente; logran sacar adelante a alguno de las puestas pero rara vez (1.2% de los machos con

segunda puesta) logran tener éxito en ambas.

5. No hubo evidencia de que la anidación tardía es resultado de un esfuerzo grande o prolongado en la temporada anterior: en comparación con las aves tempranas, las aves tardías anidaron con menor probabilidad en la temporada anterior, tuvieron puestas y nidadas más pequeñas y produjeron menos volantones. La quinta parte de las aves tardías es primeriza en la reproducción y una proporción sustancial podría ser de aves viejas, dado que estas tienden a anidar tardíamente. Poco menos del doble de las aves tardías cambia su pareja de la temporada anterior en comparación con las aves tempranas, por lo que en algunos casos la tardanza en anidar podría deberse a la dificultad de obtener una pareja.

6. La anidación tardía no parece funcionar como una estrategia para mejorar el éxito del nido en la siguiente temporada. En comparación con las aves tempranas, las aves tardías anidan con similar probabilidad, cambian 10% más de pareja y anidan 9 días más tarde en la siguiente temporada. Sin embargo, aves tardías y tempranas tienen un éxito del nido similar en la siguiente temporada.

7. Se logró explicar sólo parcialmente la anidación tardía de la mitad de los bobos. Las anidaciones tardías generalmente no son segundas puestas ni resultan de un esfuerzo grande o prolongado en la temporada anterior, y la anidación tardía no parece aportar beneficios en la siguiente temporada. Los bobos muy jóvenes y muy viejos, o que cambian pareja, tienden a anidar tarde, por lo que podría ser que la anidación tardía es resultado de la baja condición, por juventud, senescencia, y del cambio de pareja.

Literatura citada

- Arnold, J., Hach, J. y Nisbet, I. 2004. Seasonal declines in reproductive success of the common tern *Sterna hirundo*: timing or parental quality. *Journal of Avian Biology* 35: 33 - 45.
- Baker 1938. Breeding season 43 pp. En: Handbook of bird biology. Podulka, S., Rohrbaugh, R. Jr. (eds.) Cornell Laboratory of Ornithology/Princeton University Press. Ithaca, N.Y.
- Bennett, P. y Owens, I. 2002. Evolutionary Ecology of Birds: Life History, Mating System and Extinction. Oxford University Press. Oxford. pp. 278.
- Boersma, P. 1978. Breeding patterns of Galapagos Penguins as an indicator of oceanographic conditions. *Science*. 200: 1481 – 1483.
- Borrows, E. 2001. Animal behavior desk reference; a dictionary of animal behavior, ecology, and evolution. CRC Press. USA. pp. 240 y 584.
- Brooke, M. 1978. Some factors affecting the laying date, incubation and breeding success of the Manx shearwater, *Puffinus puffinus*. *Journal of Animal Ecology* 47: 477 – 495.
- Bowler, J. cid. 2005. Breeding strategies and biology. 152 pp En: Kear J. (eds). Ducks, geese and swans. Oxford University Press, Oxford, pp.908.
- Brommer, J., Pietiäinen, H. y Kooko, H. 2002. Cyclic variation in seasonal recruitment and the evolution of seasonal decline in Ural Owl clutch size. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 269: 647 – 654.
- Brodin, A., Olsson O. y Clark C. 1998. Modeling the breeding cycle of long-lived birds: Why do King Penguin try to breed late? *Auk* 115: 767 - 771.
- Castillo-Alvarez, A. y Chávez-Peón, M. 1983. Ecología reproductiva e influencia del comportamiento en el control del número de crías en el bobo de patas azules (*Sula nebouxii*) en la Isla Isabel, Nayarit. Tesis profesional de licenciatura. Facultad de ciencias. Universidad Nacional Autónoma de México. pp.118.
- Catry, P., Phillips, R., Phalan, B. y Croxall, J. 2006. Senescence effects in an extremely long - lived bird: the Grey-headed Albatross *Thalassarche chrysostoma*. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 273: 1625 – 1630.
- Coulson, J. 1966. The influence of the pair-bond and age on the bird biology of the Kittiwake Gull *Rissa tridactyla*. *Journal of Animal Ecology* 35: 269 – 279.

- De Forest, L. y Gaston, A. 1996. The effect of age on timing of breeding and reproductive success in the Trick – billed Murre. *Ecology* 77: 1501-1511.
- Diario Oficial de la Federación (DOF). 2006. Aviso por el que se informa al público en general, que la Secretaría de Medio Ambiente y Recursos Naturales ha concluido la elaboración del Programa de Manejo del Area Natural Protegida con el carácter de Parque Nacional Isla Isabel, ubicada frente a las costas del Estado de Nayarit, establecida por Decreto Presidencial publicado el 8 de diciembre de 1980. Diario Oficial 16 Junio.
- Drummond, H., Gonzalez, E. y Osorno, JL. 1986. Parent-offspring cooperation in the Blue-footed Booby (*Sula nebouxii*). *Behavioral Ecology and Sociobiology* 19: 365-372.
- Drummond, H., Osorno, J., Torres, R. 1991. Sexual size dimorphism and sibling competition: implications for avian sex ratios. *American Naturalist* 138: 623 - 641.
- Drummond, H. y Osorno, J., 1992. Training sibling to be submissive loser: dominance between booby nestings. *Animal Behavior* 44: 881 - 893.
- Drummond, H., Torres, R. y Krishnan, V. 2003. Buffered development: Resilience after aggressive subordination in infancy. *American Naturalist* 161: 794 - 807.
- Faaborg, J. 1988. *Ornithology: An ecological approach*. Prentice Hall., Englewood cliffs, New Jersey pp. 470.
- García-Cerecedo, M. y Saavedra-Sordo, M. 1997. Variación interanual en el éxito reproductivo del bobo de patas azules (*Sula nebouxii*) y sus implicaciones en la reducción facultativa de la nidada. Tesis profesional de licenciatura. Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México, México D.F. pp. 61.
- Gaviño, G. y Uribe, A. 1978. Algunas observaciones ecológicas en Isla Isabel, Nayarit, Méx., con sugerencias para el establecimiento de un parque Nacional. Tesis profesional. Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México.
- González del Castillo, E. y Osorno, C. 1987. Dinámica de la territorialidad de una colonia de bobos de patas azules, (*Sula nebouxii*) en Isla Isabel, Nayarit, México. Tesis profesional, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México.
- Guerra, M. y Drummond, H. 1995. Reversed sexual size dimorphism and parental care: minimal division of labor in the Blue – food Booby. *Behavior* 132: 479 - 496.
- Hamer, K., Schreiber, E. y Burger, J. Cid. 2001. Breeding biology, life histories, and life history – environment interactions in seabirds. En: Schreiber, E. y Burger, J. (eds.) *Biology of marine birds*. CRC Press, USA, pp. 217 - 261.
- Harris, M. y Wanless, S. 2004. Extremely late laying by Guillemonts *Uria aalge* can be successful. *Bird Study* 51: 31 – 93.

- Kim, S.-Y., Torres, R., Rodriguez, C. y Drummond, H. 2007. Effects of breeding success, mate fidelity and senescence on breeding dispersal of male and female blue-footed boobies. *Journal of Animal Ecology* 76, 471-479.
- Korpimäki, E. y Hakkarainen, H. 1991. Fluctuating food supply affects the clutch size of Tengmalm's Owl independent of laying date. *Oecologia* 85: 543 – 552.
- Kus, B. 2006. Timing is everything: effect of nest initiation date on productivity of least bell's vireos. *Memorias del IV Congreso Norteamericano de Ornitología: Alas sin fronteras*. Veracruz, México. pp. 93.
- Lambrechts, M., Blondel, J., Maistre, M. y Perret, P. 1997. A single response mechanism is responsible for evolutionary adaptive variation in a bird's laying date. *Proceedings of the National Academy of Sciences of United States of America*. 1994: 5157 – 5155.
- Le Corre, M. 2001. Breeding season of seabirds at Europa Island (southern Mozambique Channel) in relation to seasonal changes in the marine environment. *Journal of Zoology* 254: 239 – 249.
- Littell, R., Milliken, G., Stoup, W. y Wolfinger, R. 1996. *SAS System for Mixed Models*. Cary, NC: SAS Institute Inc. pp. 633.
- López-Rull, I. 2001. Fidelidad y divorcio en el pájaro bobo de patas azules (*Sula nebouxi*). Tesis profesional de licenciatura. Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México, México D.F. pp.70.
- Lluch-Belda, D., Lluch-Cota, D., Hernandez-Vazquez, D., Salinas-Zavala, C. y Schwartzlose, R. 1991. Sardine and anchovy spawning as related to temperature and upwelling in the California current system. *CalCOFI Rep.*32: 105 - 111.
- Lluch - Belda, D., Schwartzlose, R., Serra, R., Parrish, R., Kawasaki, T., Hedgecock, D. y Crawford, J. 1992. Sardine and anchovy regime fluctuations of abundance in four regions of the world oceans: a workshop report. *Fisheries Oceanography*. 4: 339 – 347.
- Martin, P. y Bateson, P. 1993. *Measuring behavior*. Cambridge University Press. New York, USA. pp. 222.
- Meraz, J. 2005. La reproducción del bobo de patas azules (*Sula nebouxi*) como un indicador de la abundancia de la pesca futura. Tesis profesional de maestría. Instituto de Ecología, Universidad Nacional Autónoma de México, México D.F. pp. 50.
- Møler, A. 1994. Phenotype – dependent arrival time and its consequences in a migratory bird. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 35: 115 – 122.
- Nager, R. y van Noordwijk, A. 1995. Proximate and ultimate aspects of phenotypic

- plasticity in timing of Great Tit breeding in a heterogeneous environment. *American Naturalist* 146: 454-474.
- Nelson, J. 1978. *The Sulidae: Gannets and boobies*. Oxford University Press. Oxford, Londres, UK. 1012 pp.
- Nelson, J. 2005. *Pelicans, cormorants and their relatives*. Oxford University Press. Oxford, New York. 661 pp.
- Noker, J., Dunn, P. y Whittingham, L. 2005. Effects of food abundance, weather, and female condition on reproduction in tree swallows (*Tachycineta bicolor*). *Auk* 122: 1225 – 1238.
- Olsson, O. y Brodin, A. 1997. Changes in King Penguin breeding cycle in response to food availability. *Condor* 99: 994 – 997.
- Osorio - Beristain, M. y Drummond, H. 1993. Natal dispersal and deferred breeding in the Blue-footed Booby. *Auk* 110: 234-239.
- Osorno, JL. 1999. Offspring desertion in the Magnificent Frigatebird: are males facing a trade-off between current and future reproduction? *Journal of Avian Biology* 30: 335-341.
- Oswald, S., Arnold, J., Hatch, J. y Nisbet, I. 2005. Effects of intraspecific interactions on seasonal decline in productivity of Common Terns (*Sterna hirundo*). *Bird Study* 52: 70 – 79.
- Paredes, R., Zavalaga, C. y Boness, D. 2002. Patterns of egg laying and breeding success in Humboldt Penguins (*Spheniscus humboldti*) at Punta San Juan, Peru. *Auk* 119: 244 – 250.
- Perdeck, A. y Cavé, A. 1992. Laying date in the coot: effects of age and mate choice. *Journal of Animal Ecology* 61: 13 – 19.
- Ramos, J. 2002. Spatial patterns of breeding parameters in tropical Roseate Terns differ from temperate seabirds. *Waterbirds* 25: 285 – 294.
- Robinson, S., Chiaradia, A. y Hindell, M. 2005. The effect of body corporal condition on the timing and success of breeding in Little Penguins *Eudyptula minor*. *Ibis* 147: 483 – 489.
- Rodríguez, C. y Bustamante, J. 2003. The effect of weather on lesser kestrel breeding success: can climate change explain historical population declines? *Journal of Animal Ecology* 72: 793 – 810.
- Rowe, L., Ludwig, D., Schluter, D. 1994. Time, condition and the seasonal decline of avian clutch size. *American Naturalist* 143: 698-722.

Schreiber, E. Cid. 2001. Climate and weather effects on seabirds. En: Schreiber, E. y Burger, J. (eds.) *Biology of marine birds*. CRC Press, USA. pp. 179 – 216.

Schreiber, E. y Burger, J. Cid. 2001. Sea birds in marine environment. En: Schreiber, E. y Burger, J. (eds.) *Biology of marine birds*. CRC Press, USA, pp. 1 – 16.

Stutchbury, B. y Robertson, R. 1987. Behavioral tactics of subadult female floaters in the tree swallow. *Behavioral Ecology Sociobiology* 20: 413 – 419.

Sydeman, W., Penniman J., Penniman, T., Pyle, P. y Ainley, D. 1991. Breeding performance in the western gull: effects of parental age, timing of breeding and year in relation to food availability. *Journal of Animal Ecology* 60: 135 – 149.

Torres, R. y Drummond, H. 1999. Does large size make daughters of the blue-footed booby more expensive than sons? *Journal of Animal Ecology* 68: 1133 – 1141.

Torres, R. y Velando, A. 2003. A dynamic trait affects continuous pair assessment in the blue - food booby, *Sula nebouxii*. *Behavioral Ecology Sociobiology* 55: 65 – 72.

Torres, R. y Velando, A. 2007. Male reproductive senescence: the price of immune-induced oxidative damage on sexual attractiveness in the Blue-footed Booby. *Journal of Animal Ecology* 76: 1161 – 1168.

Van de Pol, M. 2006. Experimental evidence for a causal effect of pair-bond duration on reproductive performance in oystercatchers (*Haematopus ostralegus*). *Behavioral Ecology* 17: 982 – 991.

Vargas, H., Harrison, S., Rea, S. y Macdonald, D. 2005. Biological effects of El Niño on the Galapagos penguin. *Biological conservation* 127:107 – 114.

Velando, A., Beamonte - Barrientos, R. y Torres, R. 2006a. Pigment-based skin colour in the Blue-foot Booby: an honest signal of current condition used by females to adjust reproductive investment. *Oecologia* 149: 535 – 542.

Velando, A., Drummond, H., Torres, R. 2006b. Senescent birds redouble reproductive effort when ill: confirmation of the terminal investment hypothesis. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 273:1443 - 1448.

Verboven, N. y Verhulst, S. 1996. Seasonal variation in the incidence of double broods: the date hypothesis fits better than the quality hypothesis. *Journal of Animal Ecology* 65: 264-273.

Verhulst, S. y Tinbergen, J. 1991. Experimental evidence for a casual relationship between timing and success of reproduction in the Great Tit *Parus m. mayor*. *Journal of Animal Ecology* 60: 269 – 282.

Verhulst, S., Van Balen J., Tinbergen, J. 1995. Seasonal decline in reproductive success of the Great Tit: variation in time or quality?. *Ecology* 76: 2392 - 2403.

Weimerskirch, H., Zimmerman, L. y Prince, P. 2000. Influence of environmental variability on breeding effort in a long-lived seabird, the Yellow-nosed Albatross. *Behavioral Ecology* 12: 22 – 30.

Weinberg, S. y Knapp, S. 2002. *Data analysis for the behavioral sciences using SPSS*. Cambridge University Press. E.U. pp. 736.

Wiggins, D. 1991. Natural selection on body size and laying date. I the tree swallow. *Evolution* 5: 1169 – 1174.

Williams, T. 1995. *The penguins: Spheniscidae*. Oxford University Press, N.Y., Oxford. pp. 295.

Winkler, D. Cid. 2001. Nests, Eggs and Young: Breeding Biology of Birds: The Ecology of Birds. En: *Handbook of bird biology*. Podulka, S., Rohrbaugh, R. Jr. (eds.) Cornell Laboratory of Ornithology/Princeton University Press. Ithaca, N.Y. pp. 10 - 13.

APÉNDICES

Apéndice 1

Tabla 1. Tamaño de puestas tempranas vs tardías durante 22 temporadas reproductivas del bobo de patas azules. Las temporadas incluidas fueron 1981 - 1987, 1989 - 1991 y 1993 - 2004. ANOVA de dos factores: F temporada = 36.71, gl = 21, 14 549, $P < 0.001$; F fecha = 283.22, gl = 1, 14 549, $P < 0.001$; F año*fecha = 11.10, gl = 21, 14 549, $P < 0.001$, en SPSS.

Año	Puestas tempranas		Puestas tardías		Simple main effect			Correccion Bonferroni		
	N	(x + d.e)	N	(x + d.e)	t	gl	p	t	gl	p
1981	124	1,82 ± 0,70	116	1,58 ± 0,58	2,950	238	0,003	2,950	10,818	0,013
1982	117	1,83 ± 0,63	166	1,53 ± 0,62	3,959	281	0,000	3,959	12,773	0,002
1983	34	1,79 ± 0,59	320	1,62 ± 0,52	1,852	352	0,065	1,852	16,000	0,083
1984	138	1,63 ± 0,64	266	1,41 ± 0,56	3,359	248,956	0,001*	3,359	11,316	0,000
1985	156	2,24 ± 0,66	193	1,62 ± 0,76	8,253	345,614	0,000*	8,253	15,710	0,000
1986	57	1,75 ± 0,69	324	1,79 ± 0,63	-0,422	379	0,673	-0,422	17,227	0,678
1987	86	2,17 ± 0,44	186	1,91 ± 0,50	4,260	270	0,000	4,260	12,273	0,001
1989	357	2,28 ± 0,61	222	1,98 ± 0,65	5,461	450,438	0,000*	5,461	20,474	0,001
1990	202	1,89 ± 0,56	284	1,48 ± 0,61	7,759	452,332	0,000*	7,759	20,561	0,001
1991	356	1,83 ± 0,61	441	1,72 ± 0,56	2,613	795	0,009	2,613	36,136	0,013
1993	259	1,80 ± 0,52	444	1,81 ± 0,51	-0,385	701	0,700	-0,385	31,864	0,702
1994	211	1,88 ± 0,53	516	1,89 ± 0,56	-0,265	725	0,791	-0,265	32,955	0,793
1995	146	1,79 ± 0,57	629	1,71 ± 0,56	1,594	773	0,111	1,594	35,136	0,120
1996	517	1,87 ± 0,66	163	1,87 ± 0,70	-2,111	287,72	0,036*	-2,111	13,078	0,055
1997	785	2,21 ± 0,62	246	1,90 ± 0,67	6,663	1029	0,000	6,663	46,773	0,000
1998	404	1,83 ± 0,60	326	1,52 ± 0,52	7,685	724,812	0,000*	7,685	32,946	0,000
1999	791	2,10 ± 0,59	303	1,79 ± 0,59	7,791	598,904	0,000*	7,791	27,223	0,000
2000	748	2,17 ± 0,62	280	1,71 ± 0,57	10,737	1026	0,000	10,737	46,636	0,000
2001	408	1,80 ± 0,56	869	1,69 ± 0,58	3,329	814,135	0,001*	3,329	37,006	0,000
2002	492	1,80 ± 0,57	377	1,54 ± 0,55	6,566	822,396	0,000*	6,566	37,382	0,000
2003	47	1,60 ± 0,50	627	1,38 ± 0,51	2,801	672	0,005	2,801	30,545	0,008
2004	672	1,95 ± 0,54	188	1,77 ± 0,57	3,823	286,197	0,000*	3,823	13,009	0,002
x gral.	323,05	1,91 ± 0,59	340,27	1,69 ± 0,58						
d.e	249,81	0,20 ± 0,06	184,71	0,17 ± 0,07						
min	34	1,60 ± 0,44	116	1,38 ± 0,5						
max	791	2,28 ± 0,7	869	1,98 ± 0,76						

* p obtenida de t y gl para muestras no consideradas con varianzas homogeneas

Tabla 2. Tamaño de nidadas (n de crías eclosionadas) de puestas tempranas vs tardías durante 22 temporadas reproductivas del bobo de patas azules. Las temporadas incluidas fueron 1981 - 1987, 1989 - 1991 y 1993 - 2004. ANOVA de dos factores: F temporada = 31.02, gl = 21, 14 023, P < 0.001; F fecha = 5828.17, gl = 1, 14 023, P < 0.001; Faño*fecha = 20.81, gl = 21, 14 023, P < 0.001, en SPSS.

Año	Nidadas tempranas		Nidadas tardías		Simple main effect			Correccion Bonferroni		
	N	(x + d.e)	N	(x + d.e)	t	gl	p	t	gl	p
1981	125	0,85 ± 0,88	49	0,35 ± 0,63	4,187	121,793	0,000*	4,187	5,536	0,000
1982	117	1,42 ± 0,61	86	0,08 ± 0,28	21,121	171,842	0,000*	21,121	7,811	0,000
1983	34	1,21 ± 0,41	272	0,17 ± 0,44	12,954	304	0,000	12,954	13,818	0,000
1984	138	1,12 ± 0,66	242	0,13 ± 0,41	22,863	218,932	0,000*	22,863	9,951	0,000
1985	156	1,83 ± 0,69	144	0,20 ± 0,54	22,975	289,864	0,000*	22,975	13,176	0,000
1986	57	0,39 ± 0,65	324	0,27 ± 0,59	7,605	68,819	0,000*	7,605	3,128	0,005
1987	86	1,72 ± 0,66	186	0,33 ± 0,61	16,932	270	0,000	16,932	12,273	0,000
1989	357	1,99 ± 0,7	222	0,55 ± 0,83	21,546	411,95	0,000*	21,546	18,725	0,000
1990	202	1,46 ± 0,63	277	0,14 ± 0,40	26,149	317,584	0,000*	26,149	14,436	0,000
1991	356	1,53 ± 0,61	426	0,36 ± 0,61	26,797	752,861	0,000*	26,797	34,221	0,000
1993	259	1,38 ± 0,53	430	0,72 ± 0,81	12,993	682,698	0,000*	12,993	31,032	0,000
1994	211	1,63 ± 0,61	508	0,94 ± 0,83	12,283	530,875	0,000*	12,283	24,131	0,000
1995	146	1,32 ± 0,52	604	0,43 ± 0,66	17,406	267,713	0,000*	17,406	12,169	0,000
1996	517	1,54 ± 0,63	163	0,75 ± 0,82	11,258	226,179	0,000*	11,258	10,281	0,000
1997	785	1,74 ± 0,68	246	0,48 ± 0,75	23,514	378,638	0,000*	23,514	17,211	0,000
1998	404	1,52 ± 0,59	298	0,29 ± 0,61	26,630	626,861	0,000*	26,630	28,494	0,000
1999	791	1,78 ± 0,65	240	0,45 ± 0,80	23,495	340,338	0,000*	23,495	15,470	0,000
2000	748	1,85 ± 0,66	263	0,44 ± 0,75	27,123	411,583	0,000*	27,123	18,708	0,000
2001	408	1,63 ± 0,58	789	0,42 ± 0,72	31,612	993,499	0,000*	31,612	45,159	0,000
2002	492	1,52 ± 0,56	377	0,36 ± 0,67	27,614	867	0,000	27,614	39,409	0,000
2003	47	1,36 ± 0,49	626	0,11 ± 0,38	17,335	50,356	0,000*	17,335	2,289	0,003
2004	672	1,54 ± 0,56	187	0,49 ± 0,79	16,941	240,697	0,000*	16,941	10,941	0,000
x gal.	323,1	1,47 ± 0,62	316,3	0,38 ± 0,63						
d.e	249,8	0,35 ± 0,09	184	0,22 ± 0,17						
min	34	0,39 ± 0,41	49	0,08 ± 0,28						
max	791	1,99 ± 0,88	789	0,94 ± 0,83						

* p obtenida de t y gl para muestras no consideradas con varianzas homogeneas

Tabla 3. Éxito de anidación (n de volantones) de puestas tempranas vs tardías durante 15 temporadas reproductivas. Las temporadas incluidas fueron 1986, 1989 - 1991 y 1993 - 2002 y 2004. ANOVA de dos factores: F temporada = 55.50, gl = 14, 8 696, P < 0.001; F fecha = 474.53, gl = 1, 8 696, P < 0.001; F temporada*fecha = 27.269, gl = 14, 8 696, P < 0.001), en SPSS.

Año	Volantones tempranos		Volantones tardíos		Simple main effect			Correccion Bonferroni		
	N	(x + d.e)	N	(x + d.e)	t	gl	p	t	gl	p
1986	57	0,39 ± 0,65	303	0,16 ± 0,47	2,564	67,691	0,013*	2,564	4,513	0,050
1989	357	1,591 ± 0,86	157	0,43 ± 0,73	1,76	291	0,080	1,76	19,400	0,000
1990	202	0,69 ± 0,74	91	0,00 ± 0,00	13,26	201,000	0,000*	13,26	13,400	0,000
1991	356	1,1 ± 0,73	74	0,19 ± 0,43	14,393	174,760	0,000*	14,393	11,651	0,000
1993	259	0,85 ± 0,67	158	0,42 ± 0,59	6,52	415	0,000	6,52	27,667	0,000
1994	211	1,37 ± 0,73	286	0,94 ± 0,72	6,536	448,673	0,000*	6,536	29,912	0,000
1995	146	0,9 ± 0,68	61	0,69 ± 0,67	2,016	205	0,045	2,016	13,667	0,063
1996	517	1,32 ± 0,69	74	0,73 ± 0,71	6,824	589	0,000	6,824	39,267	0,000
1997	785	1,45 ± 0,71	88	0,31 ± 0,61	16,291	114,598	0,000*	16,291	7,640	0,000
1998	404	0,71 ± 0,58	36	0,03 ± 0,17	17,06	137,010	0,000*	17,06	9,134	0,000
1999	791	1,46 ± 0,81	77	0,38 ± 0,67	13,31	99,202	0,000*	13,31	6,613	0,000
2000	748	0,94 ± 0,84	108	0,29 ± 0,56	10,49	184,517	0,000*	10,49	12,301	0,000
2001	408	0,37 ± 0,62	308	0,36 ± 0,67	0,166	714	0,868	0,166	47,600	0,869
2002	492	1,16 ± 0,6	265	0,29 ± 0,54	19,711	755	0,000	19,711	50,333	0,000
2004	672	1,35 ± 0,59	83	0,40 ± 0,56	14,002	753	0,000	14,002	50,200	0,000
x gral.	384,6	1,03 ± 0,7	129	0,38 ± 0,55						
d.e	252,3	0,37 ± 0,09	101	0,24 ± 0,2						
min	47	0,37 ± 0,58	2	0 ± 0						
max	791	1,59 ± 0,86	308	0,94 ± 0,73						

* p obtenida de t y gl para muestras no consideradas con varianzas homogéneas

Apéndice 2

Tabla 1. Hembras con segundas puestas

Año	Puestas tardías		Destino de la 1er puesta de dos		Éxito en pares de puestas				Pareja en la 2da puesta de dos	
	total	% de segundas puestas	en huevo	fracasó en cría	temprano y tardío	sólo temprano	sólo tardío	no se sabe	misma	diferente
1993	444	1.1	0	4	1	0	2	0	1	4
1994	516	1.6	0	8	0	0	2	0	3	4
1995	629	1.9	0	12	0	0	2	0	8	1
1996	163	3.7	0	6	0	0	0	0	4	1
1997	246	7.7	0	15	4	1	2	4	13	2
1998	325	7.4	0	23	1	0	1	12	9	3
1999	303	11.9	0	6	30	1	0	8	16	12
2000	280	10.7	0	26	4	0	5	11	8	11
2001	869	13.8	1	114	5	0	25	18	59	43
2002	377	1.1	0	3	1	0	0	1	1	2
2003	627	0.5	0	3	0	0	0	0	2	1
Total	4779	267	1	220	46	2	39	60	124	83
%	5.59		0.37	82.40	17.23	0.75	14.61	22.47	46.44	31.09

Pormedio 5.6
d.e. 4.91
min 0.5
max 13.8

Tabla 2. Machos con segundas puestas

Año	Puestas tardías		Destino de la 1er puesta de dos		Éxito en pares de puestas				Pareja en la 2da puesta de dos	
	total	% de segundas puestas	en huevo	fracasó en cría	temprano y tardío	sólo temprano	sólo tardío	no se sabe	misma	diferente
1993	444	1.8	0	6	2	1	0	0	1	4
1994	516	1.6	0	7	1	1	3	0	3	2
1995	629	2.5	1	14	1	0	3	0	7	4
1996	163	3.1	0	5	0	0	1	0	4	1
1997	246	11.8	0	23	6	0	4	4	12	13
1998	326	7.1	0	20	3	0	1	7	10	6
1999	303	12.2	0	8	29	2	0	11	16	10
2000	280	7.1	0	17	3	1	3	7	6	3
2001	869	13.8	1	113	6	1	19	22	56	42
2002	377	0.5	0	1	1	1	0	1	1	0
2003	627	0.3	0	2	0	0	0	0	2	0
Total	4780	270	2	216	52	7	34	64	118	84
%	5.65		0.74	80.00	19.26	2.59	12.59	23.70	43.70	31.11

Pormedio 5.6
d.e. 5.04
min 0.3
max 13.8

Tabla 3. Machos que anidaron en las partes temprana y tardía de la temporada y que cuidaron dos nidos (con huevo o cría) simultáneamente.

Macho	Nido*	
	Primero	Segundo
c939	94-748	94-757
b990	97-323	97-2502
e232	98-363	98-590
c600	99-878	99-1265
c760	00-785	00-1165

* La primera parte del nido hace referencia a la temporada a la que pertenece el registro.

Texto 1. Segundas puestas de aves con identidades confirmadas

La identidad de sólo siete de 46 hembras con segundas puestas, tempranas exitosas, fue confirmada en ambas partes de la temporada por tres lecturas del anillo. Dichas siete hembras pusieron sus segundas puestas cuando la cría sobreviviente más joven en el nido temprano tenía 115.0 ± 15.36 días de edad (rango: 94 – 140 días de edad). Cuatro de las siete hembras anidaron en su segunda puesta con el mismo macho de su primer nido, cuando la cría sobreviviente más joven en su primer nido era de una edad (116.8 ± 19.14 días de edad; rango: 94 – 140 días de edad) parecida a la de las dos hembras que lo cambiaron (113.0 ± 16.97 días de edad, rango: 101 – 125 días de edad; $t = 0.23$, $gl = 4$, $p = 0.828$). La hembra restante no se supo si cambió de macho o no.

De las 221 hembras con segundas puestas que fracasaron en su anidación temprana, la identidad de sólo 70 hembras fue confirmada en ambas partes de la temporada. Las 70 hembras pusieron su segunda puesta 36.6 ± 17.58 días (rango: 19-102 días) después de perder su primer puesta. Treinta y siete de las 70 hembras que fracasaron en su primer nido anidaron en su segunda puesta con el mismo macho 32.4 ± 9.46 días (rango: 19-57 días) después de perder su primer nido, similar a las 18 hembras que cambiaron de macho entre anidaciones (38.0 ± 17.85 días, rango: 20-88 días después; $t_{ind}^* = -1.06$, $gl = 24.174$, $p = 0.300$). Las 15 hembras restantes, no se supo si cambiaron de macho o no.

De los 52 machos con segundas puestas, exitosos en su anidación temprana, la identidad de sólo 15 fue confirmada en ambas partes de la temporada. Los 15 machos pusieron sus segundas puestas cuando la cría sobreviviente más joven en el nido temprano tenía 90.3 ± 42.68 días de edad (rango: 30 - 140 días de edad, aunque un

macho lo hizo 18 días antes de que eclosionara la cría de la primer puesta). Seis de los 15 machos anidaron en su segunda puesta con la misma hembra de su primer nido cuando la cría sobreviviente más joven en su primer nido era de una edad (117.8 ± 16.20 días, rango: 94 - 140 días de edad) mayor a la de los ocho machos que la cambiaron (63.88 ± 41.34 días, rango: 30 – 101 días de edad; $t = 3.0$, $gl = 12$, $p = 0.011$). El macho restante no se supo si cambió de hembra o no.

De los 218 machos con segundas puestas que fracasaron en su anidación temprana la identidad de sólo 71 fue confirmada en ambas partes de la temporada. Los 71 machos pusieron su segunda puesta 36.5 ± 18.44 días (rango: 17 - 37 días) después de perder su primer puesta (aunque un macho lo hizo 10 días antes de perder su primer puesta). Cuarenta y cuatro de los 71 machos que fracasaron en su primer nido anidaron en su segunda puesta con la misma hembra 32.9 ± 10.06 días (rango: 19 – 64 días) después de perder su primer nido, similar a los 14 machos que cambiaron de hembra entre anidaciones (38.79 ± 25.20 días, rango: 17 - 102 días después; $t = -1.94$, $gl = 55$, $p = 0.057$). Los 13 machos restantes no se supo si cambiaron de hembra o no.

Apéndice 3

Tabla 1. Proporción de hembras que anidaron la temporada anterior. T-dep (tem&tar) = -9,72, gl = 9, p < 0.05.

Temporada	Proporción que anido la temporada anterior			
	n			
	Tempranas	Tardías	Tempranas	Tardías
1994	177	351	0.58	0.38
1995	127	428	0.82	0.67
1996	424	107	0.78	0.57
1997	718	142	0.66	0.42
1998	375	275	0.83	0.51
1999	661	218	0.57	0.25
2000	663	209	0.67	0.47
2001	372	625	0.79	0.40
2002	476	316	0.66	0.47
2003	46	548	0.83	0.47
Prom.	403.90	321.90	0.72	0.46
D.e.	234.66	169.78	0.10	0.11
Max.	718	625	0.83	0.67
Min.	46	107	0.57	0.25

Tabla 2. Proporción de machos que anidaron la temporada anterior. T-dep (tem & tar) = -7,47, gl = 9, p < 0,05

Temporada	Proporción que anido la temporada anterior			
	n			
	Tempranos	Tardios	Tempranos	Tardios
1994	164	353	0.55	0.33
1995	123	418	0.70	0.64
1996	399	115	0.77	0.64
1997	708	147	0.64	0.48
1998	380	267	0.86	0.50
1999	669	212	0.56	0.31
2000	651	218	0.67	0.42
2001	373	604	0.73	0.38
2002	480	331	0.64	0.41
2003	45	542	0.73	0.48
Prom.	399.20	320.70	0.69	0.46
D.e.	234.80	162.47	0.10	0.11
max	708.00	604.00	0.86	0.64
min	45.00	115.00	0.55	0.31

Tabla 3. Tamaño de puesta en la temporada anterior de hembras que anidaron entonces. F fecha = 0.67, gl = 1, 4266, P = 0.414 (n tempranos = 2798 y n tardíos = 1488); F temporada = 25.61, gl = 9, 4266, P < 0.001; F fecha*temporada = 25.61, gl = 9, 4266, P =

Temporada	Tamaño de Puesta					
	n		Tempranos		Tardíos	
	Tempranas	Tardías	media	± d.e.	media	± d.e.
1994	102	135	1.83	0.55	1.79	0.43
1995	104	286	1.86	0.53	1.94	0.55
1996	332	61	1.84	0.52	1.74	0.51
1997	474	60	1.91	0.64	1.83	0.69
1998	311	139	2.22	0.64	2.30	0.61
1999	380	55	1.75	0.58	1.76	0.47
2000	447	98	2.09	0.60	2.05	0.54
2001	294	249	2.10	0.65	2.07	0.60
2002	316	148	1.81	0.52	1.82	0.54
2003	38	257	1.89	0.56	1.79	0.61
Prom.	279.8	148.80	1.93	0.58	1.91	0.56
D.e.	149.7797	86.82	0.15	0.05	0.18	0.08
Max.	474	286	2.22	0.65	2.30	0.69
Min.	38	55	1.75	0.52	1.74	0.43

Tabla 4. Tamaño de puesta en la temporada anterior de machos que anidaron entonces. F fecha = 0.02, gl= 1, 4117, P = 0.882 (n tempranos = 2687 y n tardíos = 1450); F temporada = 19.10,gl= 9, 4117, P < 0.001; F fecha*temporada = 0.73, gl= 9, 4117, P =

Temporada	Tamaño de Puesta					
	n		Tempranos		Tardíos	
	Tempranos	Tardíos	media	± d.e.	media	± d.e.
1994	90	117	1.79	0.53	1.79	0.43
1995	86	268	1.87	0.50	1.94	0.52
1996	309	74	1.79	0.52	1.85	0.54
1997	453	71	1.93	0.68	1.90	0.66
1998	326	134	2.18	0.64	2.16	0.60
1999	372	66	1.73	0.59	1.67	0.51
2000	439	92	2.07	0.60	1.98	0.55
2001	274	231	2.07	0.62	2.08	0.61
2002	305	137	1.79	0.57	1.87	0.51
2003	33	260	1.85	0.57	1.80	0.57
Prom.	268.70	145.00	1.91	0.58	1.90	0.55
D.e.	149.35	79.08	0.15	0.06	0.14	0.07
max	453.00	268.00	2.18	0.68	2.16	0.66
min	33.00	66.00	1.73	0.50	1.67	0.43

Tabla 5. Tamaño de nidada en la temporada anterior de hembras que anidaron entonces. F fecha = 4,00, gl = 1, 4185, p = 0,046 (n tempranos = 2736 y n tardíos = 1469); F temporada = 36,58, gl = 9, 4185, p < 0,001; F fecha * temporada = 2,40, gl = 9, 4185, p = 0,010.

Temporada	Tamaño de nidada											
	n		Tempranos		Tardíos		Efecto principal			Corrección de Bonferroni		
	Tempranas	Tardías	media	± d.e.	media	± d.e.	t	gl	p	t	gl	p
1994	102	135	1.23	0.76	1.26	0.67	-0.36	235	0.716	-0.36	225	0.716
1995	104	285	1.18	0.71	1.31	0.76	-1.57	387	0.118	-1.57	377	0.118
1996	322	60	0.67	0.75	0.70	0.74	-0.26	380	0.796	-0.26	370	0.796
1997	474	60	1.20	0.87	0.93	0.82	2.22	531	0.027	2.22	521	0.027
1998	311	139	1.69	0.78	1.58	0.94	1.19	225.51	0.234*	1.19	216	0.234
1999	372	54	0.95	0.89	0.82	0.80	1.10	424	0.272	1.10	414	0.272
2000	421	92	1.48	0.95	1.42	0.91	0.70	511	0.483	0.70	501	0.482
2001	290	245	1.55	0.92	1.36	0.98	2.32	533	0.020	2.32	523	0.021
2002	303	142	0.83	0.87	0.99	0.89	-1.95	443	0.051	-1.95	433	0.051
2003	38	257	1.32	0.74	1.04	0.87	1.87	293	0.063	1.87	283	0.063
Prom.	273.70	146.90	1.21	0.82	1.14	0.84						
D.e.	145.36	86.79	0.32	0.09	0.29	0.10						
Max.	474	285	1.69	0.95	1.58	0.98						
Min.	38	54	0.67	0.71	0.70	0.67						

Tabla 6. Tamaño de nidada en la temporada anterior de machos que anidaron entonces. F fecha = 12,73, gl = 1, 3635, p < 0,001 (n tempranos = 2626 y n tardíos = 1429); F temporada = 28,09, gl = 9, 3635, p < 0,001; F fecha * temporada = 1,01, gl = 9, 3635, p = 0,432.

Temporada	Tamaño de nidada					
	N		Tempranos		Tardíos	
	Tempranos	Tardíos	media	± d.e.	media	± d.e.
1994	89	117	1.29	0.73	1.15	0.68
1995	84	268	1.39	0.71	1.31	0.78
1996	302	73	0.75	0.78	0.75	0.74
1997	451	71	1.33	0.84	0.96	0.78
1998	326	134	1.60	0.84	1.35	0.86
1999	366	63	0.95	0.87	0.94	0.78
2000	413	87	1.56	0.89	1.33	0.90
2001	272	227	1.56	0.90	1.37	0.97
2002	290	129	0.91	0.90	0.90	0.87
2003	33	260	1.21	0.70	1.13	0.86
Prom.	262.60	142.90	1.26	0.82	1.12	0.82
D.e.	145.28	79.54	0.30	0.08	0.22	0.09
max	451.00	268.00	1.60	0.90	1.37	0.97
min	33.00	63.00	0.75	0.70	0.75	0.68

Tabla 7. Éxito del nido en la temporada anterior de hembras que anidaron entonces. F fecha = 0.11, gl = 1, 3343, P = 0.741 (tempranas = 2180 y tardías = 1183); F temporada = 43.52, gl = 9, 3343, P < 0.001; F fecha*temporada = 1.82, gl = 9, 3343, P = 0.060.

Temporada	Éxito de anidación					
	n		Tempranos		Tardios	
	Tempranas	Tardías	media	± d.e.	media	±d.e.
1994	87	111	0.92	0.70	0.98	0.66
1995	79	235	1.01	0.69	1.10	0.72
1996	140	32	0.39	0.60	0.41	0.62
1997	442	53	1.21	0.73	1.09	0.80
1998	294	118	1.44	0.70	1.34	0.87
1999	269	33	0.45	0.55	0.40	0.60
2000	376	79	1.21	0.94	1.19	0.96
2001	264	209	0.96	0.84	0.81	0.83
2002	193	80	0.38	0.64	0.55	0.72
2003	36	233	1.13	0.74	0.80	0.70
Prom.	218.00	118.30	0.91	0.71	0.87	0.75
D.e.	134.14	79.62	0.38	0.11	0.33	0.12
Max.	442	235	1.44	0.94	1.34	0.96
Min.	36	32	0.38	0.55	0.40	0.60

Tabla 8. Éxito de anidación en la temporada anterior de machos que anidaron entonces. F fecha = 8.11, gl = 1, 3121, P = 0.004 (n tempranos = 1988 y n tardíos = 1153); F temporada = 35.57, gl = 1, 3121, P < 0.001; F fecha*temporada = 0.84, gl = 9, 3121, P = 0.583.

Temporada	Éxito de Nido					
	n		Tempranos		Tardios	
	Tempranos	Tardios	media	± d.e.	media	±d.e.
1994	72	104	1.04	0.72	0.96	0.65
1995	67	219	1.37	0.60	1.26	0.66
1996	139	39	0.63	0.66	0.69	0.73
1997	352	48	1.29	0.69	1.10	0.63
1998	300	112	1.48	0.71	1.37	0.75
1999	247	44	0.66	0.56	0.59	0.58
2000	368	76	1.42	0.87	1.20	0.55
2001	241	195	1.05	0.85	0.87	0.82
2002	169	71	0.56	0.71	0.62	0.80
2003	33	245	1.06	0.75	0.92	0.70
Prom.	198.80	115.30	1.06	0.71	0.96	0.69
D.e.	121.04	76.74	0.34	0.10	0.27	0.09
max	368.00	245.00	1.48	0.87	1.37	0.82
min	33.00	39.00	0.56	0.56	0.59	0.55

Tabla 9. Proporción de hembras que cambiaron de pareja entre la anidación anterior y la estudiada. T-dep (tem & tar) = 6,15, gl = 9, p < 0,05.

Temporada	Proporción que cambio de pareja			
	n			
	Tempranas	Tardías	Tempranos	Tardíos
1994	58	72	0.53	0.64
1995	71	165	0.46	0.67
1996	220	34	0.31	0.47
1997	346	35	0.37	0.54
1998	271	89	0.16	0.54
1999	288	32	0.41	0.69
2000	339	61	0.38	0.67
2001	237	159	0.43	0.72
2002	250	83	0.50	0.59
2003	31	171	0.16	0.62
Prom.	211.10	90.10	0.37	0.62
D.e.	116.34	55.46	0.13	0.08
Max.	346	171	0.53	0.72
Min.	31	32	0.16	0.47

Tabla 10. Proporción de machos que cambiaron de pareja entre la anidación anterior y la estudiada. T-dep (tem & tar) = 5,82, gl = 9, p <

Temporada	Proporción que cambio de pareja			
	n			
	Tempranos	Tardíos	Tempranos	Tardíos
1994	60	63	0.55	0.60
1995	67	172	0.42	0.68
1996	230	37	0.31	0.54
1997	333	41	0.35	0.51
1998	273	77	0.18	0.53
1999	283	34	0.41	0.65
2000	337	59	0.36	0.64
2001	217	155	0.38	0.69
2002	230	79	0.47	0.53
2003	30	174	0.17	0.63
Prom.	206.00	89.10	0.36	0.60
D.e.	113.82	56.10	0.12	0.07
max	337.00	174.00	0.55	0.69
min	30.00	34.00	0.17	0.51

Apéndice 4

Tabla 1. Proporción de hembras que anidaron la siguiente temporada. T-dep (tem & tar) = -1,30, gl = 10, p = 0,220.

Temporada	Proporción que anido la temporada siguiente			
	n		Tempranas	Tardías
	Tempranas	Tardías		
1993	171	107	0.82	0.79
1994	167	319	0.80	0.75
1995	111	345	0.86	0.86
1996	408	82	0.89	0.87
1997	687	104	0.65	0.45
1998	334	175	0.70	0.72
1999	611	137	0.69	0.65
2000	606	147	0.65	0.69
2001	227	425	0.71	0.60
2002	468	242	0.38	0.37
2003	41	388	0.68	0.77
Promedio	348.272727	224.64	0.71	0.68
Des.Est.	223.158729	124.67	0.14	0.16
Max.	687	425	0.89	0.87
Min.	41	82.0	0.38	0.37

Tabla 2. Proporción de machos que anidaron la siguiente temporada. T-dep (tem & tar) = -0,39, gl = 10, p = 0,702.

Temporada	Proporción que anido la temporada siguiente			
	n		Tempranas	Tardías
	Tempranas	Tardías		
1993	154	93	0.80	0.75
1994	155	324	0.72	0.71
1995	102	339	0.92	0.85
1996	384	91	0.99	0.95
1997	668	131	0.62	0.53
1998	347	184	0.69	0.75
1999	610	153	0.65	0.61
2000	604	155	0.61	0.63
2001	237	414	0.67	0.61
2002	473	241	0.40	0.35
2003	40	399	0.43	0.73
Promedio	343.09	229.45	0.68	0.68
Des.Est.	222.67	120.34	0.18	0.16
Max.	668	414.0	0.99	0.95
Min.	40	91	0.40	0.35

Tabla 3. Fecha de puesta en la temporada siguiente de hembras que anidaron entonces. F fecha = 42,913, gl = 1, 3744, $p < 0,001$; F temporada = 242,60, gl = 10, 3744, $p < 0,001$ (n tempranas = 2292 y n tardías = 1474); F fecha*temporada = 3,69, gl = 10, 3744, $p < 0,001$.

Temporada	Fecha de puesta						Efecto principal			Corrección de Bonferroni		
	n		Tempranas		Tardías		t	gl	p	t	gl	p
	Tempranas	Tardías	media	\pm d.e.	media	\pm d.e.						
1993	123	72	105.78	29.20	113.71	28.93	-1.84	149.90	0,068*	-1.84	138.90	0.068
1994	98	189	150.51	24.10	148.69	21.61	0.63	178.67	0,530*	0.63	167.67	0.53
1995	83	258	86.36	28.86	88.32	24.74	-0.56	123.15	0,580*	-0.56	112.15	0.577
1996	338	62	66.07	19.07	71.03	19.03	-1.89	85.02	0,063*	-1.89	74.02	0.063
1997	348	33	93.99	36.28	118.12	48.72	-3.54	379	0.000	-3.54	368	0.001
1998	224	118	62.58	30.78	71.90	33.41	-2.52	221.75	0,012*	-2.52	210.75	0.013
1999	389	79	70.64	29.88	77.51	31.88	-1.76	107.62	0,081*	-1.76	96.62	0.085
2000	365	96	76.34	45.01	99.44	39.64	-4.58	459	0.000	-4.58	448	0.000
2001	143	215	85.72	32.10	93.56	32.38	-2.26	306.19	0,025*	-2.26	295.19	0.025
2002	157	83	157.22	30.73	164.31	23.48	-1.84	238	0.067	-1.84	227	0.067
2003	24	269	93.04	17.45	96.49	18.44	-0.92	27.79	0,363*	-0.92	16.79	0.037
Promedio	208.3636	134.00	95.30	29.40	103.92	29.30						
Des.Est.	130.306	83.51	31.72	7.62	30.30	9.24						
Max.	389	269	157.217	45.007	164.31	48.72						
Min.	24	33	62.5804	17.449	71.03	18.44						

* p obtenida de t y gl para muestras consideradas con varianzas no homogéneas

Tabla 4. Fecha de puesta en la temporada siguiente de machos que anidaron entonces. F fecha = 30,18, gl = 1, 3641, $p < 0,001$; F temporada = 209,54, gl = 10, 3641, $p < 0,001$ (n tempranos = 2206 y n tardíos = 1457); F fecha*temporada = 1,17, gl = 10, 3641, $p = 0.303$.

Temporada	Fecha de puesta					
	n		Tempranos		Tardíos	
	Tempranos	Tardíos	media	\pm d.e.	media	\pm d.e.
1993	112	62	103.027	26.437	115.10	30.20
1994	84	182	146.00	23.61	152.35	23.08
1995	83	251	89.05	29.91	92.45	28.71
1996	320	75	67.24	20.80	76.15	25.05
1997	341	49	92.79	36.31	112.37	43.42
1998	225	126	67.14	34.68	73.63	38.07
1999	372	83	70.59	31.87	80.39	35.26
2000	340	83	80.31	49.95	92.55	43.16
2001	141	201	83.84	31.49	93.10	32.81
2002	174	79	160.28	28.78	167.14	20.34
2003	14	266	100.43	24.42	93.67	16.16
Promedio	200.55	132.45	96.43	30.75	104.44	30.57
Des.Est.	125.59	78.78	30.75	7.94	30.43	8.99
Max.	372	266.0	160	50	167.14	43.42
Min.	14	49	67.14	20.80	73.63	16.16

Tabla 5. Éxito de anidación en la siguiente temporada de hembras que anidaron entonces y sus nidos fueron revisados mínimo por 120 días. F fecha = 0,116, gl = 1, 2987, p = 0.734; F temporada = 45,37, gl = 10, 2987, p < 0.001 (n tempranas = 1891 y n tardías = 1118); F fecha*temporada = 0,99, gl = 10, 2987, p = 0,451.

Temporada	Éxito de anidación					
	n		Tempranas		Tardías	
	Tempranas	Tardías	media	± d.e.	media	± d.e.
1993	87	54	1.26	0.74	1.17	0.77
1994	38	84	0.71	0.65	0.87	0.72
1995	70	229	1.29	0.68	1.31	0.71
1996	332	62	1.47	0.75	1.52	0.67
1997	285	19	0.69	0.57	0.63	0.60
1998	214	107	1.58	0.76	1.53	0.83
1999	373	74	0.96	0.87	1.04	0.80
2000	320	76	0.39	0.64	0.53	0.79
2001	126	200	1.10	0.69	0.94	0.72
2002	27	7	0.89	0.58	1.00	0.58
2003	19	206	1.37	0.60	1.35	0.63
Promedio	171.91	101.64	1.06	0.68	1.08	0.71
Des.Est.	135.86	76.27	0.37	0.09	0.33	0.08
Max.	373	229	1.58	0.87	1.53	0.83
Min.	19	7	0.39	0.57	0.53	0.58

Tabla 6. Éxito de anidación en la siguiente temporada de machos que anidaron la siguiente temporada y sus nidos fueron revisados mínimo por 120 días. F fecha = 0,22, gl = 1, 2844, p = 0,638; F temporada = 43,39, gl = 10, 2844, p < 0.001 (n tempranos = 1781 y n tardíos = 1085); F fecha*temporada = 0,74, gl = 10, 2844, p = 0,687.

Temporada	Éxito de anidación					
	n		Tempranos		Tardíos	
	Tempranos	Tardíos	media	+ d.e.	media	+ d.e.
1993	83	42	1.29	0.71	1.31	0.75
1994	36	69	0.75	0.65	0.83	0.73
1995	71	212	1.17	0.72	1.28	0.69
1996	315	72	1.43	0.73	1.50	0.67
1997	280	34	0.69	0.56	0.76	0.70
1998	211	117	1.44	0.84	1.53	0.80
1999	347	79	0.95	0.86	0.84	0.76
2000	280	67	0.39	0.65	0.46	0.75
2001	123	186	1.05	0.68	0.95	0.69
2002	25	7	0.88	0.60	0.71	0.76
2003	10	200	1.30	0.67	1.36	0.59
Promedio	161.91	98.64	1.03	0.70	1.05	0.72
Des.Est.	127.15	70.61	0.33	0.09	0.36	0.06
Max.	347	212.0	1	1	1.53	0.80
Min.	10	7	0.39	0.56	0.46	0.59

Tabla 7. Éxito de anidación en la siguiente temporada de hembras que anidaron entonces. F fecha = 2,69, gl = 1, 3976, p = 0.101; F temporada = 95,21, gl = 10, 3976, p < 0.001 (n tempranas = 2439 y n tardías = 1559); F fecha*temporada = 1,08, gl = 10, 3976, p = 0,379.

Temporada	Éxito de nido sin exclusión					
	n		Tempranas		Tardías	
	Tempranas	Tardías	media	± d.e.	media	± d.e.
1993	130	79	1.08	0.75	0.97	0.8
1994	115	212	0.42	0.62	0.4	0.63
1995	74	243	1.23	0.71	1.25	0.74
1996	344	67	1.43	0.78	1.4	0.76
1997	414	43	0.5	0.58	0.33	0.52
1998	233	123	1.45	0.85	1.43	0.92
1999	410	83	0.89	0.87	0.95	0.81
2000	378	96	0.36	0.62	0.47	0.75
2001	155	238	1.02	0.75	0.84	0.75
2002	160	84	0.21	0.45	0.12	0.36
2003	26	291	1.38	0.75	1.27	0.77
Promedio	221.73	141.73	0.91	0.70	0.86	0.71
Des.Est.	141.46	86.74	0.46	0.12	0.46	0.15
Max.	414	291.00	1.45	0.87	1.43	0.92
Min.	26	43.00	0.21	0.45	0.12	0.36

Tabla 8. Éxito de anidación en la siguiente temporada de machos que anidaron entonces. F fecha = 0,92, gl = 1, 3905, p = 0,338; F temporada = 87,95, gl = 10, 3905, p < 0.001 (n tempranos = 2349 y n tardíos = 1556); F fecha*temporada = 1,42, gl = 10, 3905, p = 0,165.

Temporada	éxito de nido sin exclusión					
	n		Tempranos		Tardíos	
	Tempranos	Tardíos	media	± d.e.	media	± d.e.
1993	116	66	1.15	0.75	1	0.8
1994	101	207	0.44	0.61	0.37	0.62
1995	77	227	1.09	0.75	1.21	0.73
1996	333	78	1.37	0.77	1.38	0.76
1997	389	63	0.53	0.57	0.43	0.64
1998	235	133	1.31	0.90	1.39	0.89
1999	393	91	0.86	0.86	0.73	0.76
2000	357	90	0.34	0.61	0.4	0.7
2001	154	237	0.99	0.74	0.8	0.74
2002	179	81	0.18	0.43	0.12	0.37
2003	15	283	1.27	0.88	1.35	0.73
Promedio	213.55	141.45	0.87	0.72	0.83	0.70
Des.Est.	135.38	80.98	0.42	0.15	0.46	0.13
Max.	393	283	1.37	0.90	1.39	0.89
Min.	15	63	0.18	0.43	0.12	0.37

Tabla 9. Proporción de hembras que cambiaron de pareja entre la anidación estudiada y la siguiente. T-dep (tem & tar) = 2,59, gl = 10, p < 0,05.

Temporada	Porporción que cambió de pareja			
	n		Tempranos	Tardíos
	Tempranas	Tardías		
1993	87	29	0.60	0.69
1994	78	129	0.53	0.67
1995	65	163	0.31	0.37
1996	259	46	0.30	0.50
1997	337	28	0.21	0.46
1998	191	79	0.42	0.41
1999	317	50	0.38	0.48
2000	284	62	0.46	0.73
2001	130	165	0.45	0.67
2002	115	44	0.47	0.59
2003	22	198	0.77	0.56
Promedio	171.3636	90.27	0.45	0.56
Des.Est.	111.2396	61.85	0.15	0.12
Max.	337	198	0.77	0.73
Min.	22	28	0.21	0.37

Tabla 10. Proporción de machos que cambiaron de pareja entre la anidación estudiada y la siguiente. T-dep (tem & tar) = 4,00, gl = 10, p < 0,05.

Temporada	Porporción que cambió de pareja			
	n		Tempranos	Tardíos
	Tempranos	Tardíos		
1993	86	25	0.59	0.68
1994	78	136	0.51	0.67
1995	69	165	0.32	0.40
1996	264	45	0.30	0.51
1997	321	36	0.20	0.47
1998	186	86	0.40	0.43
1999	305	61	0.35	0.56
2000	271	60	0.45	0.67
2001	128	155	0.42	0.65
2002	134	45	0.50	0.62
2003	11	179	0.64	0.52
Promedio	168.45	90.27	0.43	0.56
Des.Est.	106.94	57.30	0.13	0.10
Max.	321	179	1	0.68
Min.	11	25	0.20	0.40