

TESIS DEFENDIDA POR  
**José Alfredo Castillo Guerrero**  
Y APROBADA POR EL SIGUIENTE COMITÉ



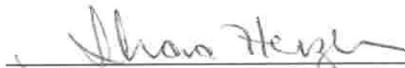
---

Dr. Eric Mellink Bijtel  
*Director del Comité*



---

Dr. Eduardo Palacios Castro  
*Miembro del Comité*



---

Dra. Sharon Zinah Herzka Llona  
*Miembro del Comité*



---

Dr. Guillermo Juan Fernández Aceves  
*Miembro del Comité*



---

Dr. Axayacatl Rocha Olivares  
*Coordinador del programa de  
posgrado en Ecología Marina*



---

Dr. David Hilario Covarrubias Rosales  
*Director de Estudios de Posgrado*

8 de septiembre de 2009.

**CENTRO DE INVESTIGACIÓN CIENTÍFICA Y DE EDUCACIÓN SUPERIOR  
DE ENSENADA**



---

**PROGRAMA DE POSGRADO EN CIENCIAS  
EN ECOLOGÍA MARINA**

---

**VARIACIÓN INTERCOLONIAL EN LA REPRODUCCIÓN DEL BOBO DE PATAS  
AZULES (*SULA NEBOUXII*) EN EL GOLFO DE CALIFORNIA: PROBANDO LAS  
HIPÓTESIS SOBRE EL DIMORFISMO DE TALLA EN LA FAMILIA SULIDAE**

TESIS

que para cubrir parcialmente los requisitos necesarios para obtener el grado de  
DOCTOR EN CIENCIAS

Presenta:

**JOSÉ ALFREDO CASTILLO GUERRERO**

Ensenada, Baja California, México, septiembre de 2009.

**RESUMEN** de la tesis de **José Alfredo Castillo Guerrero**, presentada como requisito parcial para la obtención del grado de DOCTOR EN CIENCIAS en Ecología Marina. Ensenada, Baja California. Agosto de 2009.

**VARIACIÓN INTERCOLONIAL EN LA REPRODUCCIÓN DEL BOBO DE PATAS AZULES (*SULA NEBOUXII*) EN EL GOLFO DE CALIFORNIA: PROBANDO LAS HIPÓTESIS SOBRE EL DIMORFISMO DE TALLA EN LA FAMILIA SULIDAE**

Resumen aprobado por:



Eric Mellink Bijtel  
Director de Tesis

El dimorfismo de talla inverso (hembras más grandes que los machos) ha evolucionado independientemente en varios grupos de aves como las rapaces, los playeros y las aves marinas. Las hipótesis que tratan de explicar la evolución de este dimorfismo sexual pueden agruparse en tres grandes categorías: 1) selección sexual, 2) división de tareas reproductivas y 3) competencia intersexual por alimento que deriva en una separación de nichos. Para poner a prueba estas hipótesis en una familia de aves marinas (Sulidae), se tomaron medidas corporales de adultos y se estudió el desempeño reproductivo, el cuidado parental y la ecología de forrajeo del bobo de patas azules (*Sula nebouxii*) en dos colonias en el Golfo de California, durante las temporadas de reproducción 2003-2007. Hubo variaciones interanuales e intercoloniales en el desempeño reproductivo, cuidado parental y ecología de forrajeo ligados a la variabilidad oceanográfica local (temperatura superficial del mar y productividad primaria). De manera general, los adultos sacrificaron tiempo de protección al nido en favor del forrajeo al incrementarse la demanda de alimento por parte de los pollos y al escasear el alimento cerca de la colonia. En casos extremos se suspendió la reproducción, indicando que la supervivencia de adultos tuvo prioridad sobre la reproducción. No se encontró evidencia de división de labores de crianza, ya que el patrón fue el cuidado biparental equitativo entre sexos. El comportamiento de forrajeo y la dieta difirieron entre sexos bajo situaciones que implicaban una alta exigencia para los adultos, como periodos de escases de alimento y durante la crianza de nidadas de dos pollos. La aparición ocasional de diferencias en el forrajeo sugiere una estrategia para maximizar la crianza bajo escenarios ambientales variados, pudiendo contribuir al mantenimiento del dimorfismo de talla. Se detectó también una correlación filogenética entre el dimorfismo y las exhibiciones aéreas, indicando que la selección sexual, mediante la elección de machos ágiles en exhibiciones de cortejo, parece ser la causa del origen y desarrollo del dimorfismo en la familia Sulidae.

**Palabras Clave:** Cuidado parental, ecología de forrajeo, selección sexual.

**ABSTRACT** of the thesis presented by **José Alfredo Castillo Guerrero** as a partial requirement to obtain the DOCTOR OF SCIENCE degree in Marine Ecology. Ensenada, Baja California, México, agosto de 2009.

**INTER-COLONY BREEDING VARIATIONS OF BLUE-FOOTED BOOBY (*SULA NEBOUXII*) AT GULF OF CALIFORNIA: TESTING HIPOTHESIS OF SIZE DIMORPHISM IN THE SULIDAE.**

Reversed size dimorphism (females larger than males) has evolved independently in different groups of birds, such as raptors, shorebird, and seabirds. The hypotheses that try to explain the evolution of this trait can be grouped in three large categories: 1) sexual selection, 2) division of reproductive duties, and 3) intersexual dietary competition that derives in niche separation. To test these hypotheses in a seabird family (Sulidae), I obtained body measurements, and studied breeding performance, parental care, and feeding ecology of Blue-footed Boobies (*Sula nebouxii*) in two colonies in the Gulf of California, during the breeding season from 2003 to 2007. There were inter-annual and inter-colony differences in breeding performance, parental care, and feeding ecology, linked to local oceanographic variability (sea-surface temperature and primary productivity). In general, adults traded nest-attendance time with foraging with the increase of food demands by the chicks, and when food became scarcer near the colony. In extreme cases, breeding was interrupted, indicating that adult survival was a priority over breeding. There was no evidence of division of chick-rearing duties, as parental care was equally shared by males and females. Foraging behavior and diet were different between males and females under conditions of high demand for the adults, such as periods of food scarcity and rearing of 2-chick broods. The occasional exhibition of sex-mediated differences in foraging suggests a strategy to maximize chick-rearing under different environmental conditions, and might contribute to the maintenance of reversed size dimorphism. There was also a phylogenetic correlation between dimorphism and aerial courtship exhibitions, indicating that sexual selection, through the selection of males that were agile in courtship, which could be at the root of the origin and development of reversed size dimorphism in Sulidae.

**Keywords:** parental care, foraging ecology, sexual selection

## Dedicatoria

Durante mi estancia en el doctorado hubo una serie de sorpresas, algunas buenas y otras no tanto, pero sin duda las más importantes y estimulantes han sido el matrimonio y la paternidad. Ambos casos han sido una aventura que ha enriquecido y diversificado mi entorno y a la vez implican un reto que me impulsa a mejorar como persona. Así pues dedico el esfuerzo, vivencias y retos superados en esta etapa a quienes son mis compañeros de vida, mi apoyo fuera de CICESE, mi motivación cotidiana y mi estímulo para pensar en el futuro: Mi esposa Fabiola y mi hijo Alan.

## Agradecimientos

Al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACYT) por la beca otorgada para la realización de la tesis y por el apoyo financiero que permitió realizar el trabajo de campo.

A los miembros del comité de tesis: Eric Mellink, Guillermo Fernández, Sharon Herzka y Eduardo Palacios. Gracias por su paciencia, interés y tiempo dedicado al manuscrito.

A todos los estudiantes y amigos que me ayudaron en las salidas de campo: Aarón Aguilar, Erik Peñaloza, Miguel Prado, Fabiola Cárdenas, Isela Castañeda, Erick González, Miguel Guevara, Ulises Angulo, Carolina González y Marco Antonio Ornelas. Su entusiasmo e interés fue un buen aliciente para continuar aún cuando las condiciones eran adversas.

A Marco y toda la familia González Bernal por el apoyo logístico brindado, por su amistad y su ayuda desinteresada. Sin su apoyo en todos los sentidos todo hubiera sido más complicado. Gracias por adoptarme y dejarme adoptarlos como mi familia culichi.

A Edén Sánchez, Raúl Santos (padre e hijo), Felipe Mercado y José Moreno (padre e hijo) por el transporte a las islas y por estar al pendiente de nuestras necesidades durante la estancia en campo.

A mi amiga Karina de la Rosa, por su apoyo y ayuda durante toda esta etapa. Gracias por tu ayuda incondicional y principalmente por tu amistad.

## CONTENIDO

	<b>Página</b>
Resumen español.....	i
Resumen inglés.....	ii
Dedicatorias.....	iii
Agradecimientos.....	iv
Contenido.....	v
Lista de Figuras.....	viii
Lista de Tablas.....	xi
<b>Capítulo I. Introducción general</b> .....	<b>1</b>
I.1 Hipótesis del dimorfismo de talla inverso en aves marinas .....	1
I.2. Objetivo general .....	3
I.3. Sistema de estudio .....	3
I.4. Estructura de la tesis .....	3
<b>Capítulo II. Efectos de la variabilidad ambiental en el desempeño reproductivo y estrategia de crianza del bobo de patas azules (<i>Sula nebouxii</i>), en dos colonias del Golfo de California, México.</b> .....	<b>5</b>
II.1. RESUMEN.....	5
II.2. INTRODUCCIÓN .....	7
II.3. MÉTODOS .....	8
II.3.1. Área de estudio.....	8
II.3.2. Caracterización de la variabilidad ambiental .....	9
II.3.3. Trabajo de campo.....	10
II.3.4. Análisis estadístico.....	12
II.4. RESULTADOS.....	13
II.4.1. Condiciones ambientales.....	13
II.4.2. Desempeño reproductivo .....	14
II.4.3. Estrategias de reproducción y crianza.....	17
II.5. DISCUSIÓN .....	21
<b>Capítulo III. Patrones de cuidado parental del bobo de patas azules (<i>Sula nebouxii</i>) en dos colonias del Golfo de California: Una prueba a la hipótesis de división de labores.</b> .....	<b>25</b>

## CONTENIDO (continuación)

III.1. RESUMEN .....	25
III.2. INTRODUCCIÓN .....	26
III.3. MÉTODOS .....	27
III.3.1. Trabajo de campo.....	27
III.3.2. Análisis estadístico .....	28
III.4. RESULTADOS .....	29
III.5. DISCUSIÓN .....	32
<b>Capítulo IV. Variaciones intercoloniales en la ecología de forrajeo del bobo de patas azules (<i>Sula nebouxii</i>): Una prueba a la hipótesis de repartición de nicho de forrajeo.</b> .....	35
IV.1. RESUMEN .....	35
IV.2. INTRODUCCION .....	36
IV.3. MÉTODOS .....	37
IV.3.1. Trabajo de campo .....	37
IV.3.2. Análisis estadístico .....	40
IV.4. RESULTADOS .....	41
IV.5. DISCUSIÓN .....	48
<b>Capitulo V. Evaluación de las ventajas de fecundidad y la agilidad aérea como mecanismos causantes del dimorfismo de talla en el bobo de patas azules (<i>Sula nebouxii</i>) y en la familia Sulidae.</b> .....	53
V.1. RESUMEN .....	53
V.2. INTRODUCCION .....	55
V.3. MÉTODOS .....	57
V.3.1. Trabajo de campo.....	57
V.3.2. Análisis de datos .....	58
V.4. RESULTADOS .....	60
V.4.1. Apareamiento selectivo.....	60
V.4.2. Ventajas de fertilidad .....	61
V.4.3. Agilidad aérea durante el cortejo .....	66
V.5. DISCUSIÓN .....	69

## CONTENIDO (continuación)

<b>Capítulo VI. Conclusión general</b> .....	73
VI.1. INTRODUCCIÓN .....	73
VI.2. MÉTODO .....	74
VI.3. RESULTADOS .....	77
VI.4. CONCLUSIONES .....	78
LITERATURA CITADA .....	80

## LISTA DE FIGURAS

<i>Figura</i>		<b>Página</b>
1	Localización geográfica de las islas Farallón de San Ignacio y El Rancho. El sombreado indica la batimetría de la zona. La circunferencia alrededor de cada colonia indica el área considerada para calcular el promedio de producción primaria	11
2	Promedio de productividad primaria ( $\pm$ error estándar) alrededor de las colonias de anidación (considerando un radio de 40 km) de la isla El Rancho y Farallón de San Ignacio, Sinaloa, en función del promedio de la temperatura superficial del mar en las temporadas reproductivas 2003, 2004, 2006 y 2007 (indicadas en barra superior). La media de cada temporada se calculó con los promedios mensuales de diciembre a abril	13
3	Tamaño de puesta, volumen de los huevos, éxito de eclosión por nido, éxito a volantón por nido (media $\pm$ intervalo de confianza al 95%) del bobo de patas azules ( <i>Sula nebouxii</i> ), en las colonias de El Rancho y Farallón de San Ignacio, Sinaloa, en las temporadas reproductivas 2003, 2004, 2006 y 2007	15
4	Longitud de la ulna y masa (media $\pm$ intervalo de confianza al 95%) en pollos del bobo de patas azules ( <i>Sula nebouxii</i> ) con una edad de 60-69 días, en dos colonias reproductivas (El Rancho y Farallón de San Ignacio), durante las temporadas reproductivas 2004, 2006 y 2007. La media esta ponderada controlando el efecto del sexo	16
5	Tamaño de puesta, éxito de eclosión y producción de volantones (media $\pm$ intervalo de confianza al 95%) del bobo de patas azules ( <i>Sula nebouxii</i> ), en función del promedio de la temperatura superficial del mar (SST). Para el Farallón de San Ignacio, se usó una media corrida de la SST de la temporada y la temporada previa. En la parte superior se muestra el año al que corresponde cada promedio	18
6	Éxito a volantón (media $\pm$ intervalo de confianza al 95%) y la proporción de sexos (hembras por macho) del bobo de patas azules ( <i>Sula nebouxii</i> ) a la edad de volantón, en función de la temperatura superficial del mar promedio (SST) durante la temporada reproductiva, en dos colonias en Sinaloa. Cada punto representa el promedio de una temporada, que se indica en las barras en la base de la figura	19
7	Proporción de tiempo en el nido (media $\pm$ SE) durante la incubación y crianza de pollos por machos (círculos rellenos) y hembras (cuadrados vacíos) del bobo de patas azules ( <i>Sula nebouxii</i> ) en las colonias de El Rancho y Farallón de San Ignacio, Golfo de California	30

## LISTA DE FIGURAS (Continuación)

<i>Figura</i>		<b>Página</b>
8	Frecuencia de alimentación (Media $\pm$ IC 95%) a pollos del bobo de patas azules ( <i>Sula nebouxii</i> ) en función del tamaño de nidada y el mes de observación durante la temporada 2004, en las colonias de El Rancho y Farallón de San Ignacio, Golfo de California	31
9	Tasa de defensa del nido (Media $\pm$ IC 95%) por adultos del bobo de patas azules ( <i>Sula nebouxii</i> ) en función de la edad de la nidada durante la temporada 2004, en las colonias de El Rancho y Farallón de San Ignacio, Golfo de California.	31
10	Duración de los viajes de forrajeo (Media $\pm$ SE) de machos y hembras del bobo de patas azules en las colonias de El Rancho y Farallón de San Ignacio en la temporada 2004	42
11	Duración de los viajes de forrajeo (Media $\pm$ SE) de machos y hembras del bobo de patas azules ( <i>Sula nebouxii</i> ) dependiendo del tamaño de nidada en las colonias de El Rancho y Farallón de San Ignacio en la temporada 2004	43
12	Proporción de tiempo dedicada a diferentes actividades durante los viajes de forrajeo (Media $\pm$ SE) de individuos del bobo de patas azules en las colonias de El Rancho (ER) y Farallón de San Ignacio (FSI), Golfo de California. El patrón de actividades fue deducido de los datos de presión y temperatura obtenidos del registro de datos de presión y temperatura (TDS's)	44
13	Profundidad máxima de buceo (Media $\pm$ SE) de machos y hembras de bobo de patas azules ( <i>Sula nebouxii</i> ) en las colonias de El Rancho (2003 and 2004) and Farallón de San Ignacio (2004), Golfo de California	45
14	Relación entre el tamaño corporal de hembras y machos (usando PC1) en las parejas monitoreadas en las islas El Rancho y Farallón de San Ignacio. No hubo una relación significativa	60
15	Dimorfismo promedio (índice de Storer = $100[(Y - X) \times ((Y + X) \times 0.5)^{-1}] \pm$ IC 95% en las diferentes estructuras corporales medidas. Se compara entre los miembros de parejas establecidas e individuos emparejados al azar	61
16	Relación entre el tamaño corporal de las hembras del bobo de patas azules ( <i>Sula nebouxii</i> ) y la fecha de puesta de los huevos en las temporadas reproductivas 2006 y 2007 en ambas islas	62

## LISTA DE FIGURAS (Continuación)

<i>Figura</i>		<b>Página</b>
17	Ajustes de correlación entre el tamaño corporal de la hembra y el volumen de su primer huevo en las islas ER y FSI, durante las temporadas reproductivas 2006 y 2007. Se muestra el coeficiente de correlación y el valor P cuando la relación fue significativa	63
18	Número de huevos promedio $\pm$ SE en función del tamaño corporal. El tamaño está agrupado en tres categorías dependiendo de el valor PC1 (<-1 grandes, -1 a +1 media, > +1 chicas)	64
19	Proporción de éxito a eclosión y volantón $\pm$ SE en función del tamaño corporal de la hembra. El tamaño se agrupo en tres categorías dependiendo del valor PC1 (<-1 grandes, -1 a +1 media, > +1 chicas)	65
20	Contrastes independientes positivizados de la masa de la hembra vs contraste independiente en el tamaño de puesta y tamaño de nidada en la familia Sulidae. No hubo una correlación filogenética significativa	66
21	Árbol filogenético de la familia Sulidae (Modificado de Friesen y Anderson 1997). Se muestran los nodos considerados para el análisis de contrastes independientes	68
22	Relación filogenética entre contrastes independientes de dimorfismo y de exhibiciones aéreas. Cada punto representa el nodo indicado con número	68
23	Relación de alometría entre machos y hembras de la familia Sulidae. El ajuste sigue una tendencia lineal y la pendiente es significativamente diferente de 1. Se muestra el ajuste de regresión y su intervalo de confianza al 95%.	69

## LISTA DE TABLAS

Tabla	Página	
I	Resultados de los análisis de varianza (F y P entre paréntesis) de las variables reproductivas evaluadas para el bobo de patas azules ( <i>Sula nebouxii</i> ) en ER y FSI, en las temporadas reproductivas 2003, 2004, 2006 y 2007. Las variables independientes fueron colonia y año. El valor entre paréntesis en el encabezado indica los grados de libertad residuales	14
II	Distribución de frecuencias de intentos reproductivos (puesta de huevos) por las parejas de bobos de patas azules ( <i>Sula nebouxii</i> ) en las colonias Farallón de San Ignacio (FSI) y El Rancho (ER), durante las temporadas reproductivas 2006 y 2007	20
III	Porcentaje de pollos de bobo de patas azules ( <i>Sula nebouxii</i> ) con apego a su nido en los meses finales de la temporada reproductiva, en las islas El Rancho (ER) y Farallón de San Ignacio (FSI), durante 2006 y 2007	20
IV	Predicciones de las diferencias intersexuales derivadas de la hipótesis de división de labores para explicar el dimorfismo de talla inverso en la familia Sulidae y los resultados en dos islas en el Golfo de California, México, 2003-2004. ER= El Rancho, FSI= Farallón de San Ignacio. La comparación entre paréntesis y como superíndice ( <sup>0</sup> ) indica diferencias en ER en 2003, pero inconsistente en el estudio	32
V	Porcentaje de ocurrencia de presas en los regurgitados de bobos de patas azules en 2003 en El Rancho (ER), y en 2004 en ER y Farallón de San Ignacio (FSI), Golfo de California	47
VI	Predicciones derivadas de las hipótesis de competencia intersexual y divergencia de nicho de alimentación como medio para explicar el dimorfismo de talla inverso en la familia Sulidae y los resultados de obtenidos en dos colonias de el Golfo de California. ER= El Rancho, FSI= Farallón de San Ignacio. * Se predice correlación con la masa corporal, <sup>1</sup> solo en nidadas de dos pollos	48
VII	Índice de dimorfismo de Storer en masa corporal y exhibiciones aéreas de cortejo (extraído de Nelson 1978) de las diferentes especies de la familia Sulidae	67
VIII	Matriz de variables consideradas para el análisis. Se muestran los datos obtenidos para cada especie previo al cálculo de los contrastes independientes	75

## LISTA DE TABLAS (continuación)

Tabla	Página
IX Colonias principales de las diferentes especies de la familia Sulidae. Se muestra el número de parejas estimadas en cada colonia y el promedio anual de productividad primaria alrededor de la colonia. N es el número de píxeles considerados en el cálculo de productividad (en cada especie se considero un radio diferente de acuerdo a su distancia de forrajeo, ver tabla VIII)	76
X Regresión múltiple con contrastes filogenéticos independientes entre el grado de dimorfismo y descriptores de cuidado parental (días de cuidado hasta que los juveniles son independientes y tamaño de nidada), ecología de forrajeo (distancia media de forrajeo), sistema de cortejo (Número de exhibiciones de cortejo aéreo) y ambiente que habitan (Promedio de productividad primaria anual) en la familia Sulidae. Modelo completo de regresión multiple: Múltiple $r^2 = 0.9744$ , $F_{5,4} = 70.5$ , $P < 0.0005$	78

## Capítulo I. Introducción general

---

### I.1 Hipótesis del dimorfismo de talla inverso en aves marinas

Las diferencias entre sexos en talla o morfología están ampliamente difundidas en los animales. En particular, en aves marinas el dimorfismo de talla inverso (hembras más grandes que los machos) se presenta en depredadores como los skuas (*Catharacta* y *Stercorarius* spp.), pájaros bobo (*Sula* spp.) y fragatas (*Fregata* spp., Catry *et al.* 1999). Para explicar la evolución de este atributo se han propuesto tres mecanismos: selección sexual, competencia entre sexos por alimento que conlleva a una separación de nichos y diferencias entre machos y hembras en el papel reproductivo (Hedrick y Temeles 1989). En el caso del dimorfismo de talla inverso, la mayoría de los estudios se han enfocado sobre aves rapaces y playeros. En aves rapaces se han concentrado en determinar que las hembras se encargan de la protección y cuidado de las crías y los machos del suministro de alimento. Esto sugiere que la especificidad en las labores realizadas ha ocasionado la selección de un tamaño óptimo diferente para cada sexo (Andersson y Norberg 1981, Hedrick y Temeles 1989). En el caso de las aves playeras se ha aportado evidencia sugiriendo que la selección sexual es el mecanismo causal del dimorfismo de talla (Jehl y Murray 1986, Figuerola 1999, Székely *et al.* 2004). En general, las especies de aves playeras con dimorfismo inverso exhiben acrobacias aéreas durante el cortejo y un tamaño menor por parte del macho parece implicar una mayor agilidad en las exhibiciones de cortejo (Jehl y Murray 1986, Figuerola 1999, Székely *et al.* 2004).

Para especies de aves marinas, aún se debaten las causas del dimorfismo de talla inverso (Schreiber y Schreiber 1988, Fairbairn y Shine 1993, Croxall 1995, Guerra y Drummond 1995, Shine y Fairbairn 1995, Phillips y Furness 1997, Serrano-Meneses y Székely 2006). Algunos estudios han evaluado el papel de

cada sexo durante la crianza sin detectar diferencias claras (e.g. Guerra y Drummond 1995, Lormee *et al.* 2005). Hay pocos estudios que han evaluado si hay diferencias intersexuales en el forrajeo y han encontrado patrones contradictorios que van desde diferencias en especies monomórficas a no diferencias y diferencias en especies dimórficas (e.g. Gonzales-Solis *et al.* 2000, Lewis *et al.* 2002, Lewis *et al.* 2005). El papel de la selección sexual se ha explorado muy poco, pero en análisis de revisión de patrones de escala amplia lo mencionan como una causa factible de la evolución del dimorfismo (Lindenforce 2003, Serrano-Meneses y Székely *et al.* 2006).

Al evaluar los diversos mecanismos que pueden favorecer la selección del dimorfismo de talla inverso, se debe considerar que el medio ambiente ejerce una presión selectiva que puede cambiar entre sitios, temporadas o años (Hendrick y Temeles 1989, Boulinier y Lemel 1996). Las colonias de aves marinas están sujetas a variaciones espaciales y temporales en la calidad del hábitat de anidación y forrajeo (e.g. Springer *et al.* 1984, Hunt *et al.* 1990, Harris *et al.* 1997, Suryan e Irons 2001, Paredes y Zavalaga 2002, Good 2002) y las respuestas individuales ante la variación ambiental se han interpretado como estrategias para maximizar la supervivencia y el éxito reproductivo. En este contexto, las diferencias ambientales entre colonias pueden relacionarse con variaciones en las estrategias de vida entre poblaciones (Jouventin *et al.*, 1996).

La evaluación de la relación entre la calidad y características del hábitat, la estrategia de vida y la plasticidad fenotípica puede ayudar a detectar los factores que ejercen presiones de selección y los mecanismos responsables del origen y del mantenimiento del dimorfismo. En general, hasta ahora la investigación se ha enfocado en evidenciar un solo mecanismo específico a la vez para explicar el dimorfismo de talla inverso. Sin embargo, puede ser resultado de un proceso donde varios mecanismos estén involucrados, lo cual puede hacer confusos los hallazgos de investigación (Hedrick y Temeles 1989, Guerra y Drummond 1995, Lormee *et al.* 2005, Lewis *et al.* 2005).

## **I.2. Objetivo general**

En este estudio, evalué los tres mecanismos propuestos para explicar la evolución del dimorfismo inverso de talla, enfocandome en la familia Sulidae como sistema modelo y considerando escenarios ambientales variables.

## **I.3. Sistema de estudio**

El bobo de patas azules (*Sula nebouxii*) es un ave marina con un dimorfismo de talla inverso acentuado (la masa corporal de las hembras es 30% mayor que la de los machos). Tiene un intervalo de distribución amplio que abarca el Océano Pacífico, el Golfo de California y el norte de Perú ( Nelson 1978). Dentro de su distribución, ocupa islas con contrastes físicos evidentes (Nelson 1978, Mellink *et al.* 2002). Mi estudio se realizó en dos colonias: una costera (El Rancho, ER) y otra en mar abierto (Farallón de San Ignacio). Abarcó cinco temporadas reproductivas con el fin de tomar en cuenta tanto la escala espacial (colonias) como temporal (temporadas) en la variabilidad ambiental.

## **I.4. Estructura de la tesis**

En el capítulo II, caracterizo la variabilidad oceanográfica en las colonias estudiadas, mediante el análisis de datos de temperatura superficial del mar y productividad primaria y las relaciones medidas de desempeño reproductivo. En los capítulos siguientes, se buscó evidencia que apoyara de manera consistente alguno de los tres mecanismos propuestos para explicar el dimorfismo. Primero, en el capítulo III caracterizo el cuidado parental de los bobos patas azules durante las temporadas 2003 y 2004 y evalué la hipótesis de división de labores durante el periodo de crianza. Segundo, en el capítulo IV, caracterizo la ecología de forrajeo y dieta para evaluar si hay diferencias entre sexos que apoyen la hipótesis de separación de nichos de forrajeo para evitar la competencia intersexual. Tercero, en el capítulo V, relaciono el tamaño corporal de las hembras con indicadores del desempeño reproductivo para evaluar la hipótesis de ventajas de fecundidad y relaciono el grado de dimorfismo con la cantidad de exhibiciones aéreas en la familia Sulidae, tratando de encontrar evidencia que apoye la hipótesis de

selección sexual debida a la importancia de los despliegues de agilidad aérea durante el cortejo.

Finalmente, discuto los resultados desde una perspectiva donde trato de integrar información de cuidado parental, ecología de forrajeo y sistema de apareamiento en un análisis de contrastes independientes para esclarecer que caracteres pudieron originar el dimorfismo y cuales pudieran estar involucrados en el mantenimiento de este en la familia Sulidae.

## **Capítulo II. Efectos de la variabilidad ambiental en el desempeño reproductivo y estrategia de crianza del bobo de patas azules (*Sula nebouxii*), en dos colonias del Golfo de California, México.**

---

### **II.1. RESUMEN**

Se determinó el efecto de la variabilidad ambiental sobre el desempeño reproductivo del bobo de patas azules (*Sula nebouxii*) en una colonia costera (El Rancho, ER) y una pelágica (Farallón de San Ignacio, FSI) en el Golfo de California, durante cuatro temporadas reproductivas (2003, 2004, 2006 y 2007). La variabilidad ambiental se caracterizó usando datos de temperatura superficial del mar (SST) y productividad primaria (PP). Se marcaron nidos para monitorear los intentos de anidación, el tamaño de puesta, volumen de los huevos, éxito de eclosión y de volantón, proporción de sexos a la edad de volantón y el apego al nido por parte de los pollos. Los valores de SST fueron similares y siguieron el mismo patrón entre colonias, correlacionándose negativamente y de manera no lineal con los parámetros reproductivos del bobo de patas azules. En ER la correlación fue con la SST de la temporada mientras que en FSI fue con el promedio de la temporada y su temporada previa. Las diferencias en el desempeño reproductivo y la estrategia de crianza parecen estar ligadas a la PP local. La colonia de FSI, que recurrentemente exhibió un éxito reproductivo bajo, tuvo valores de PP menores a los de ER. Esto sugiere que las aves anidando en FSI limitan su reproducción debido al alimento. Bajo condiciones de escasos los adultos asignan menos recursos a la reproducción (volumen del huevo o tamaño de puesta) y la prioridad sería su supervivencia, especialmente tras una temporada con escasos de alimento acentuada. Otras “disyuntivas” reproductivas evidenciadas fueron; (i) la producción de más volantones machos, quizás porque su tamaño menor implica un costo de crianza más bajo y (ii) que los padres dedican mayor tiempo al forrajeo a costa de la protección del nido y del pollo, a lo

que los pollos ajustan su comportamiento saliendo del territorio y congregándose en zonas neutras (sin defensa y sin agresión). El bobo de patas azules respondió de una manera relativamente predecible ante la variabilidad local. Nuestros resultados sugieren que el calentamiento del mar puede cambiar notablemente las características del hábitat en un sistema de surgencia costera estacional, afectando de manera importante a las aves marinas.

## II.2. INTRODUCCIÓN

En los ecosistemas marinos hay una fuerte variabilidad interanual, con fluctuaciones amplias y algunas veces impredecibles en los parámetros oceanográficos (e.g. temperatura o salinidad), o con eventos cíclicos como el de El Niño Oscilación del Sur (ENSO, por sus siglas en ingles) o el de la oscilación decadal del Pacífico (PDO, Schreiber y Schreiber 1984, Mantua y Hare 2002). Esta variabilidad en el ambiente marino parece ser una limitante importante en la evolución de los rasgos en las historias de vida de los organismos (Stearns 1992) y puede afectar directa o indirectamente todos los niveles de la cadena trófica mediante cambios en la distribución y abundancia de alimento (Croxall 1992).

En las colonias de aves marinas la variabilidad ambiental abarca desde aspectos físicos de las colonias, como disponibilidad de sitio para anidar, hasta cambios oceanográficos a varias escalas que afectan la productividad en la zona y la accesibilidad de presas para las aves (Boersma 1978, Cairns 1987, Boulinier y Lemel 1996). Como consecuencia, fluctuaciones en las condiciones oceanográficas se reflejan en el éxito reproductivo (Springer et al. 1984, Hunt et al. 1990, Suryan e Irons 2001), derivado de cambios en corto plazo del éxito de forrajeo, ajustes en la producción de huevos, tasas de alimentación a pollos e incluso la proporción de sexos de las crías (Torres y Drummond 1999, Kitaysky et al. 2000, Pinaud y Weimerskirch 2002, Inchausti et al. 2003). En general la productividad y el reclutamiento en aves marinas son afectados de manera negativa por los incrementos en la temperatura superficial del mar (SST, por sus siglas en ingles), como los ocurridos durante El Niño (Boersma 1978, Schreiber and Schreiber 1984).

Las respuestas de las aves ante la variabilidad ambiental se han interpretado como estrategias para maximizar la supervivencia y el éxito reproductivo. Atributos como la duración del cuidado parental, fecha de puesta, tasa de divorcio, territorialidad, cleptoparasitismo, dieta, éxito reproductivo pueden ser un reflejo de la adaptación a condiciones locales (Jouventin et al. 1996, Clifford

y Anderson 2001). Si las diferencias ambientales entre colonias son fuertes y consistentes pueden llegar a promover diferencias en las estrategias de vida entre las poblaciones (Jouventin et al. 1996). El entender como las aves marinas optimizan la asignación de recursos a reproducción o supervivencia puede ayudar a predecir cómo las variaciones en el ambiente afectan a la dinámica de sus poblaciones. Este entendimiento puede lograrse mediante la comparación de colonias y temporadas reproductivas con ambientes contrastantes (Weimerskirch 2001).

Este capítulo tuvo por objetivo el determinar si las variaciones interanual e intercolonial en el desempeño reproductivo del bobo de patas azules (*Sula nebouxii*) estuvieron relacionadas con variaciones en las condiciones ambientales a escala local. En el Golfo de California hay 18 colonias de esta especie, distribuidas en áreas con diferentes condiciones oceanográficas (Nelson 1978, Mellink et al. 2002). Se monitorearon dos colonias en el Golfo de California, una costera (El Rancho) y una pelágica (Farallón de San Ignacio), durante dos años El Niño y dos años considerados neutros. Esto permitió comparar las respuestas de la especie ante escenarios ambientales variables. Se predice un mejor desempeño reproductivo en años con un promedio de SST menor y en la colonia costera. También se espera que la diferencia entre colonias sea menor en años neutros y se acentúe en años de El Niño, donde las condiciones locales cobran mayor importancia.

## **II.3. MÉTODOS**

### **II.3.1. Área de estudio**

El Golfo de California es un mar marginal del océano Pacífico, dinámico y altamente productivo, con surgencias en la costa occidental durante el verano y en la oriental durante el invierno y la primavera (Alvarez-Borrego 1983). Las imágenes de satélite muestran una concentración de pigmentos fotosintéticos baja durante el verano, cuando predomina el Agua Superficial Ecuatorial con altas

temperaturas y pocos nutrientes y una productividad alta en invierno, cuando los vientos provocan surgencias en el margen oriental (Alvarez–Borrego 2002). En esta zona convergen tres tipos de masas de agua superficial: Aguas de la Corriente de California, Agua Superficial Ecuatorial y Aguas del Golfo de California. El clima de la región (norte de Sinaloa) es muy cálido y seco, con una temperatura media anual de 25°C (alrededor de 17°C en enero, y con frecuencia mas de 30°C de julio a septiembre) y una precipitación media anual de 300 a 400 mm, que cae principalmente a fines de verano y principio de otoño (INEGI 2007).

En esta región están las dos colonias de bobo de patas azules que se estudiaron; El Rancho (ER) y Farallón de San Ignacio (FSI), estas difieren en la distancia de la costa, la profundidad de las aguas que las circundan y características oceanográficas (Figura 1). ER (120 ha, 2510' N, 108°23' W) es un islote costero arenoso, rodeado de aguas someras al norte de la Bahía de Santa María-La Reforma. La colonia de bobo de patas azules varió entre 600 y 1000 parejas y se asienta en una zona plana y sin vegetación, entre dunas de aproximadamente 3m de altura. FSI (16 ha, 27° 35' N y 103° 23' W) es un islote rocoso y escarpado de 142 m de altura, caracterizado por sus paredes casi verticales. Se localiza a aproximadamente 36 km del puerto de Topolobampo, Sinaloa, rodeado de aguas profundas (entre 200 y 500 m). La cumbre es relativamente plana y sin vegetación y ahí se asienta una colonia de aproximadamente 1500-2000 parejas de bobo de patas azules. FSI está a aproximadamente 105 km al norte de ER. La temporada reproductiva en ambas colonias abarca aproximadamente de diciembre a mayo.

### **II.3.2. Caracterización de la variabilidad ambiental**

La temperatura superficial del mar (SST) y la productividad primaria (PP) se usaron como descriptores de la variabilidad ambiental oceánica. La información de la SST (°C) se obtuvo del satélite Aqua-MODIS considerando la fracción nocturna y una resolución de 4x4 km (<http://oceancolor.gsfc.nasa.gov/>). Los promedios mensuales de SST fueron obtenidos de un área de 80 x 80 km centrada en cada colonia excluyendo datos de tierra y de nubosidades mediante imágenes

mensuales desde septiembre de 2002 a agosto de 2007. El promedio de cada temporada se calculó considerando los datos de noviembre a abril. La productividad primaria (PP,  $\text{mg C m}^{-2} \text{ dia}^{-1}$ ) durante la temporada reproductiva se obtuvo del satélite aqua-MODIS y Pathfinder, con una resolución de  $0.1^\circ$  (<http://coastwatch.pfeg.noaa.gov/coastwatch>). El promedio estacional se calculó usando los promedios mensuales de diciembre a abril, usando un círculo de 40 km de radio alrededor de cada colonia excluyendo las masas de tierra (Figura 1). Se usaron medias corridas de dos años para explorar si las condiciones de la temporada previa en conjunto con la temporada corriente tenían un efecto sobre las medidas de desempeño reproductivo.

### **II.3.3. Trabajo de campo**

El trabajo de campo se realizó durante las temporadas reproductivas (enero-junio) de 2003, 2004, 2006 y 2007. Al comienzo de cada temporada se marcaron entre 67 y 110 nidos con banderolas numeradas que permitían su monitoreo a lo largo de la temporada en cada colonia. En 2006 y 2007 los adultos se marcaron en los tarsos con combinaciones de colores individuales y se pudo conocer la cantidad de intentos reproductivos por pareja. Para determinar si hubo desapariciones o adiciones de huevos, y conocer el tamaño de puesta, se marcaron estos con un plumón de tinta indeleble. A cada huevo se le midió el ancho (B) y largo (L) y se calculó su volumen como:  $0.00051 (LB^2) + 1.22$  (Clifford y Anderson, 2002). Los pollos producidos en estos nidos se marcaron con bandas de colores individualizadas, colocadas en los tarsos para monitorear su supervivencia y crecimiento (culmen, ulna, tarso y masa) durante la temporada. En cada colonia y temporada se determinó el éxito reproductivo por medio del éxito de eclosión (huevos eclosionados/huevos puestos por nido), éxito a volantón (pollos que alcanzaron la edad de vuelo/total de huevos eclosionados en cada nido) y producción de pollos (número promedio de pollos que alcanzaron la edad de volantón en cada nido).

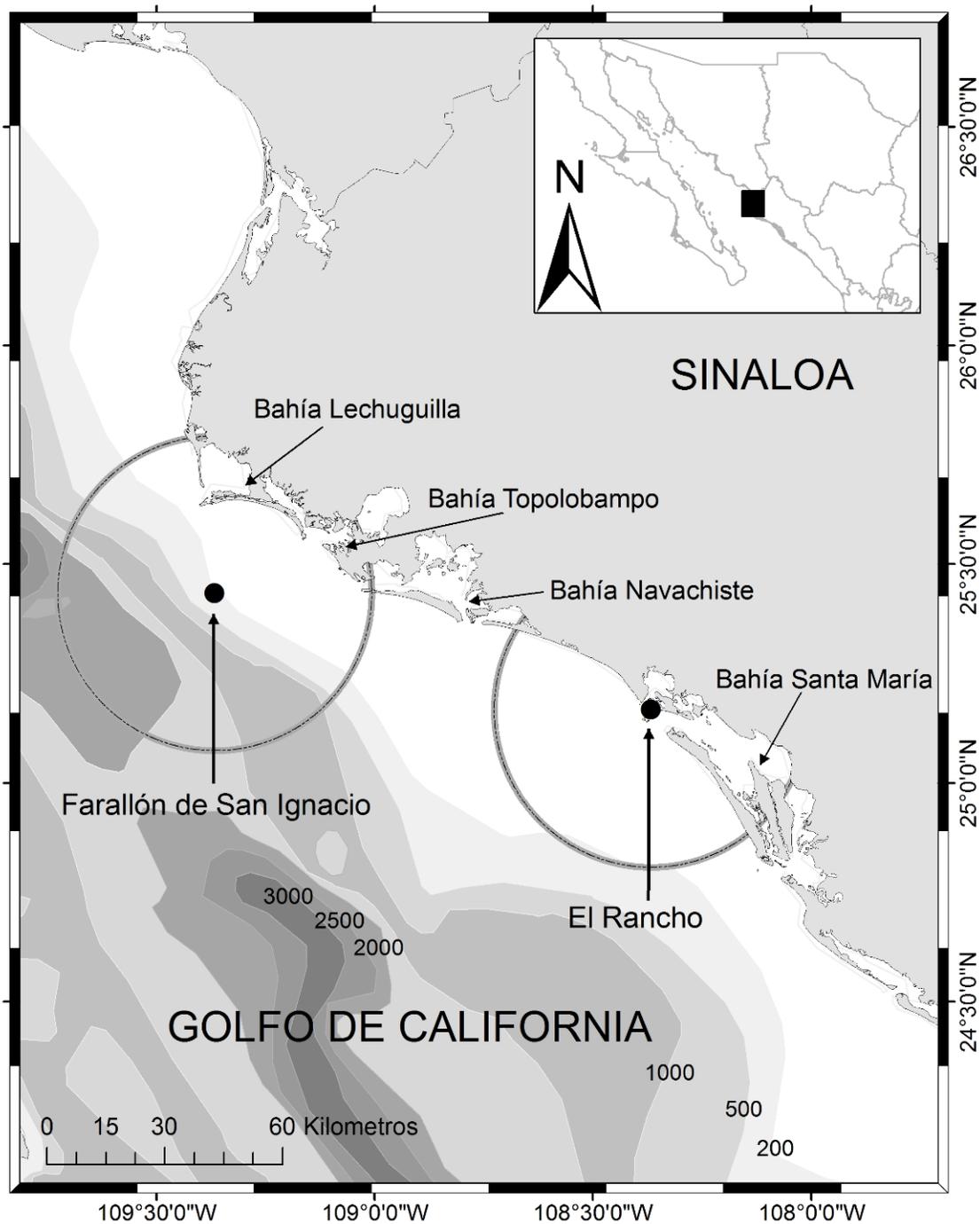


Figura 1. Localización geográfica de las islas Farallón de San Ignacio y El Rancho. El sombreado indica la batimetría de la zona. La circunferencia alrededor de cada colonia indica el área considerada para calcular el promedio de producción primaria.

### II.3.4. Análisis estadístico

El sexo de los pollos que alcanzaron la edad de vuelo se asignó con base en la longitud de la ulna (Drummond et al. 1991), y la función discriminante fue confirmada por medio de la clasificación de 338 aves adultas (n= 168 machos y 170 hembras; 98% de clasificaciones correctas). El volumen de los huevos, tamaño de puesta y las medidas de éxito reproductivo se analizaron por medio de análisis de varianza de dos vías, usando la colonia y temporada de muestreo como los factores independientes. Para determinar si la colonia, la temporada de muestreo y el sexo tuvieron un efecto significativo en las medidas de pollos entre 60 y 70 días de edad (cuando alcanzan su tamaño corporal asintótico) se utilizó un MANOVA porque las medidas tomadas a cada individuo eran interdependientes. A los datos expresados como proporción se les aplicó la transformación arco-seno para que cumplieran con los supuestos de las pruebas paramétricas, pero son presentados en su forma original.

La proporción de sexos y la proporción de parejas con uno, dos o más intentos reproductivos entre colonias y años se comparó por medio de pruebas de  $X^2$ . Primero se probó si existían diferencias entre colonias en un año dado, si las proporciones no fueron diferentes entre colonias los datos se agruparon y se comparó entre años. Si las colonias fueron diferentes en un año, se compararon años para cada colonia.

La relación entre SST y PP en cada colonia se exploró mediante un análisis de correlación simple. El desempeño reproductivo se relacionó con la variabilidad ambiental por medio de ajustes de correlación lineal y logística entre los promedios anuales del desempeño reproductivo y el promedio de SST durante la temporada y la media corrida considerando la temporada previa. Debido a la escasez de datos se seleccionó el mejor ajuste para cada año y colonia basados solo en el valor  $r^2$ .

Todas las pruebas se realizaron con un  $\alpha = 0.05$ . Para los análisis estadísticos, los datos expresados como proporciones se normalizaron y

homogeneizaron con la transformación arc-sen, pero en las gráficas se presentan los datos reales.

## II.4. RESULTADOS

### II.4.1. Condiciones ambientales

Las condiciones oceanográficas cerca de las colonias variaron entre años. La SST mensual fue similar en ambas colonias y con un patrón de variabilidad concordante. Las temporadas 2003 y 2007 fueron “cálidas” ( $> 21.8^{\circ}\text{C}$ ) y las temporadas 2004 y 2006 fueron “frías” ( $< 21.5^{\circ}\text{C}$ , Figura 2). La PP estuvo relacionada negativamente con la SST promedio de cada temporada en ambas colonias, pero los valores fueron consistentemente menores en FSI (Figura 2).

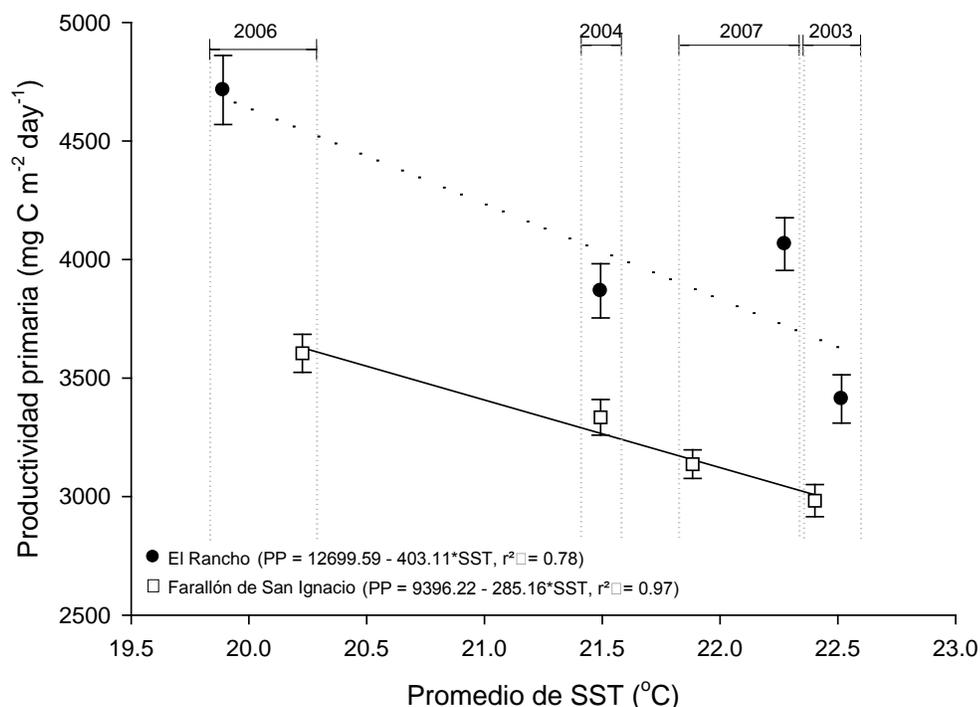


Figura 2. Promedio de productividad primaria ( $\pm$  error estándar) alrededor de las colonias de anidación (considerando un radio de 40 km) de la isla El Rancho y Farallón de San Ignacio, Sinaloa, en función del promedio de la temperatura superficial del mar en las temporadas reproductivas 2003, 2004, 2006 y 2007 (indicadas en barra superior). La media de cada temporada se calculó con los promedios mensuales de diciembre a abril.

## II.4.2. Desempeño reproductivo

Todas las variables reproductivas (tamaño de puesta, volumen del huevo, éxito de eclosión, éxito a volanton y volantones por nido) estuvieron relacionadas de manera significativa con la colonia, la temporada y la interacción entre ambos factores (Tabla I). En general, la temporada 2006 fue la mejor para ambas colonias, con tamaños de puesta, volumen del huevo y éxito reproductivo mayor que en las otras temporadas, mientras que 2003 fue la temporada con menor éxito en ambas colonias (Figura 3).

En la colonia de ER el tamaño de puesta, volumen del huevo y éxito reproductivo fueron en general mayores que en FSI, exceptuando la temporada 2006 donde el desempeño reproductivo fue similar entre colonias (Figura 3).

Tabla I. Resultados de los análisis de varianza (F y P entre paréntesis) de las variables reproductivas evaluadas para el bobo de patas azules (*Sula nebouxii*) en ER y FSI, en las temporadas reproductivas 2003, 2004, 2006 y 2007. Las variables independientes fueron colonia y año. El valor entre paréntesis en el encabezado indica los grados de libertad residuales.

ANOVA factor	Variable				
	Tamaño de puesta	Volumen del huevo	Éxito de eclosión	Éxito a volanton	Volantones por nido
	(749)	(708)	(745)	(447)	(746)
Colonia	69.22	2.82	83.23	9.60	84.69
(g.l.=1)	(<0.001)	(0.09)	(<0.001)	(0.002)	(<0.001)
Año	16.42	5.49	83.76	19.99	122.15
(g.l.=3)	(<0.001)	(<0.001)	(<0.001)	(<0.001)	(<0.001)
Interacción	17.81	3.67	16.71	2.40	19.85
(g.l.=3)	(<0.001)	(0.012)	(<0.001)	(0.067)	(<0.001)

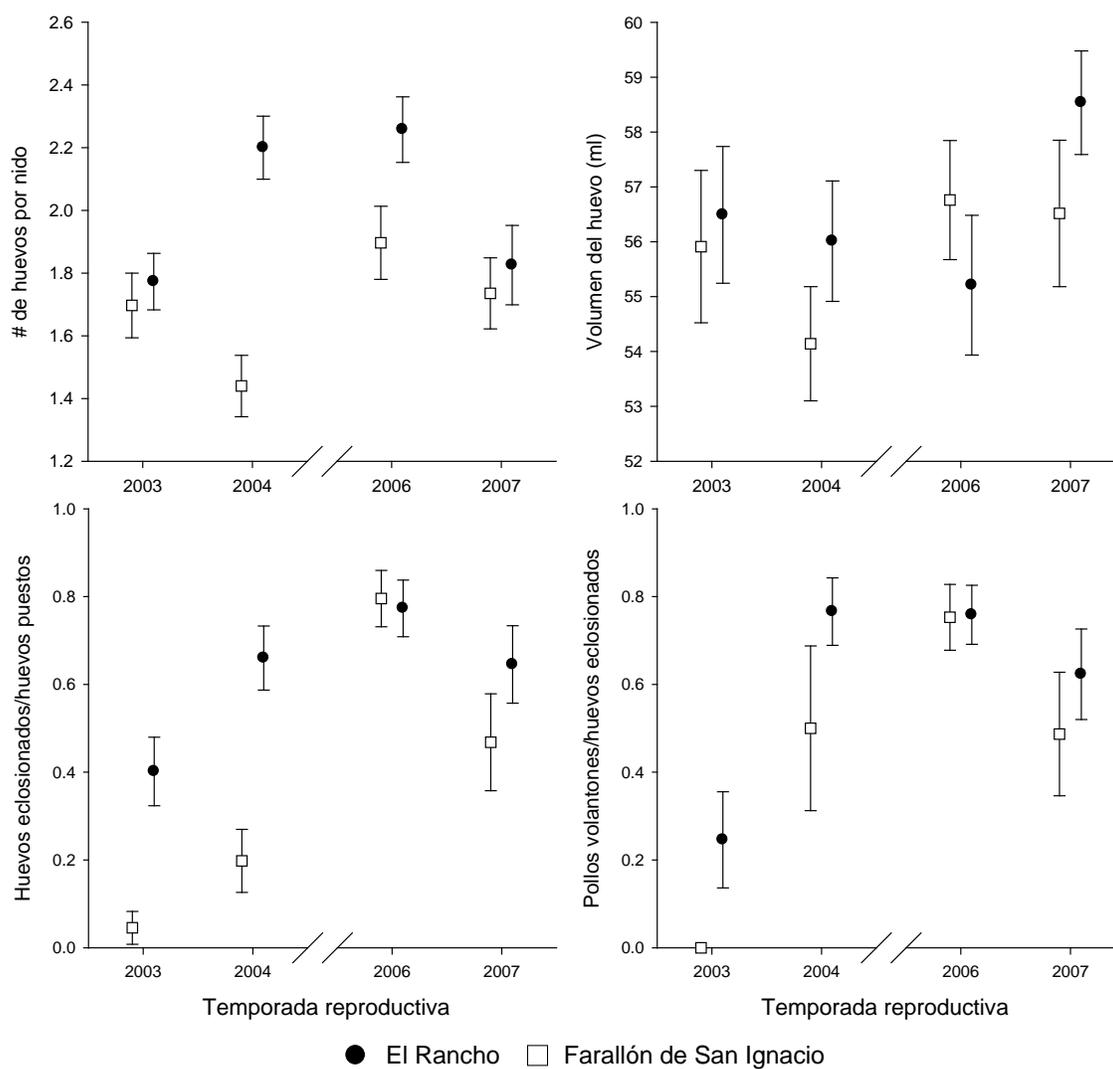


Figura 3. Tamaño de puesta, volumen de los huevos, éxito de eclosión por nido, éxito a volantón por nido (media  $\pm$  intervalo de confianza al 95%) del bobo de patas azules (*Sula nebouxi*), en las colonias de El Rancho y Farallón de San Ignacio, Sinaloa, en las temporadas reproductivas 2003, 2004, 2006 y 2007.

El crecimiento de los pollos (ulna, tarso y masa) dependió significativamente del sexo ( $\lambda = 0.3080$ ,  $F_{3,248}=185.72$ ,  $<0.001$ ). A los 60 días de edad las hembras fueron significativamente mayores a los machos. El tamaño de las estructuras medidas también fue afectado por la interacción colonia-temporada reproductiva ( $\lambda = 0.8724$ ,  $F_{6,496}=5.84$ ,  $<0.001$ ). En ER los pollos tuvieron tallas y masas similares

en todos los años mientras que en la colonia de FSI en 2007 los pollos alcanzaron longitudes corporales y masas significativamente menores que en los años previos (Figura 4).

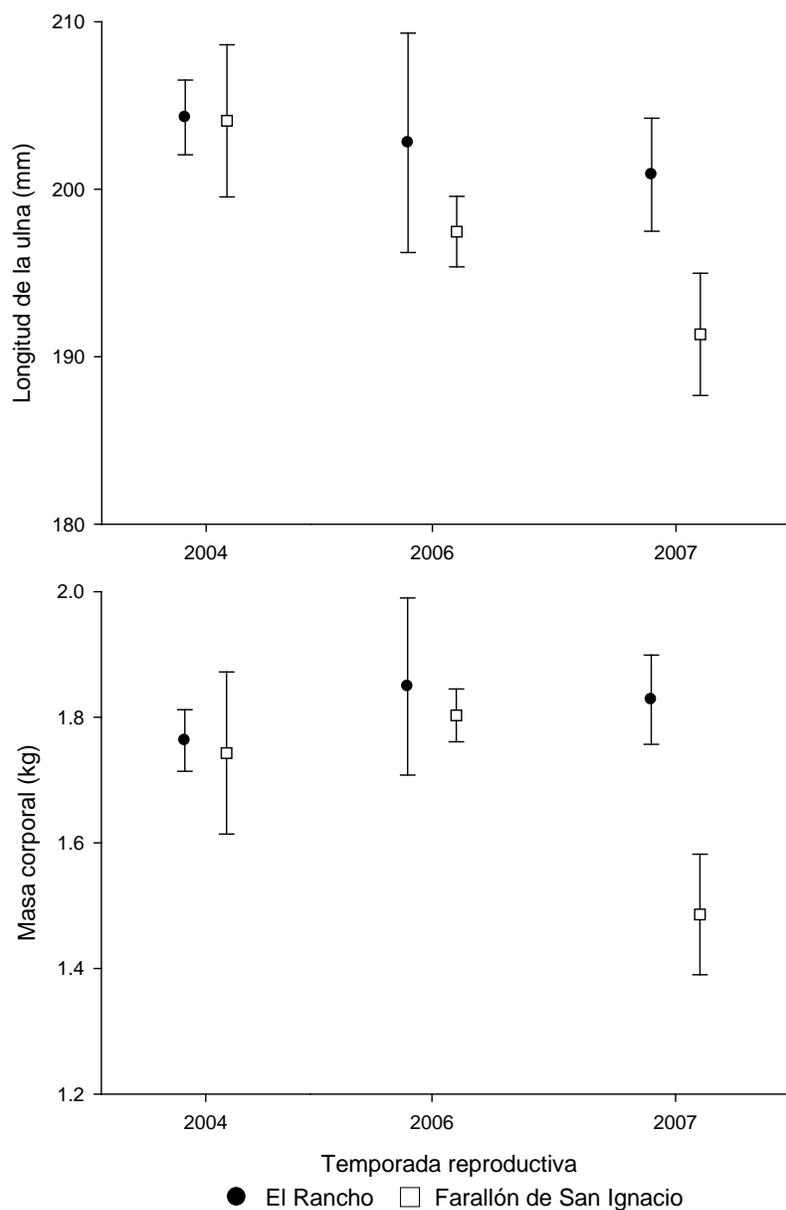


Figura 4. Longitud de la ulna y masa (media  $\pm$  intervalo de confianza al 95%) en pollos del bobo de patas azules (*Sula nebouxi*) con una edad de 60-69 días, en dos colonias reproductivas (El Rancho y Farallón de San Ignacio), durante las temporadas reproductivas 2004, 2006 y 2007. La media esta ponderada controlando el efecto del sexo.

En general, el tamaño de puesta, éxito de eclosión, éxito de volantón, producción de volantones y crecimiento de pollos fueron menores en las temporadas “calidas” que en las “frías” (Figuras 3 y 4). Sin embargo, cada colonia exhibió un patrón propio. En la colonia de ER, los parámetros reproductivos se correlacionaron (de manera no lineal) con la SST de la temporada reproductiva (Figura 5, panel izquierdo), mientras que en la colonia de FSI, exceptuando el éxito a volantón, los parámetros reproductivos tuvieron un mejor ajuste de correlación cuando se uso el promedio de SST que integró cada temporada con su temporada precedente (Figura 5, panel derecho). En ambas colonias el éxito a volantón exhibió un decremento a medida que la temperatura superficial del mar se incrementó, aunque en la colonia de ER el éxito fue mayor que en la de FSI cuando el promedio de SST en la temporada fue mayor a 21°C (Figura 6).

#### **II.4.3. Estrategias de reproducción y crianza**

La cantidad de intentos reproductivos por pareja fue mayor en ER que en FSI en la temporada 2006 ( $X^2_{0.05,3} = 42.09$ ,  $P < 0.0001$ ), pero no así en 2007 ( $X^2_{20.05, 2} = 2.84$ ,  $P = 0.75$ , Tabla II). También hubo diferencias significativas en el número de intentos entre años en ambas colonias (ER;  $X^2_{0.05,3} = 34.8$ ,  $P < 0.001$  y FSI;  $X^2_{0.05,1} = 14.3$ ,  $P < 0.001$ ). En 2006 hubo pocos fallos reproductivos en las dos colonias. En FSI no hubo segundos intentos de anidación y en ER si los hubo, y la mayoría de las parejas involucradas habían criado con éxito nidadas de uno o dos pollos. En 2007, en ambas colonias, los segundos intentos ocurrieron tras un fracaso reproductivo temprano, en etapa de huevos o pollos pequeños (Tabla II).

Los pollos exhibieron diferentes estrategias de comportamiento entre colonias. En ER se mantuvieron en el nido toda la temporada y continuaron frecuentándolo incluso varias semanas después de alcanzar la edad de vuelo (Castillo-Guerrero y Mellink 2006). En contraste, en FSI no mantuvieron apego a su territorio, pues los pollos con más de ocho semanas de edad se alejaron de los nidos y formaron congregaciones sociales de entre 20 y 180 individuos en zonas donde no hubo asentamiento de nidos (Tabla III) y ahí no se observó agresión entre pollos.

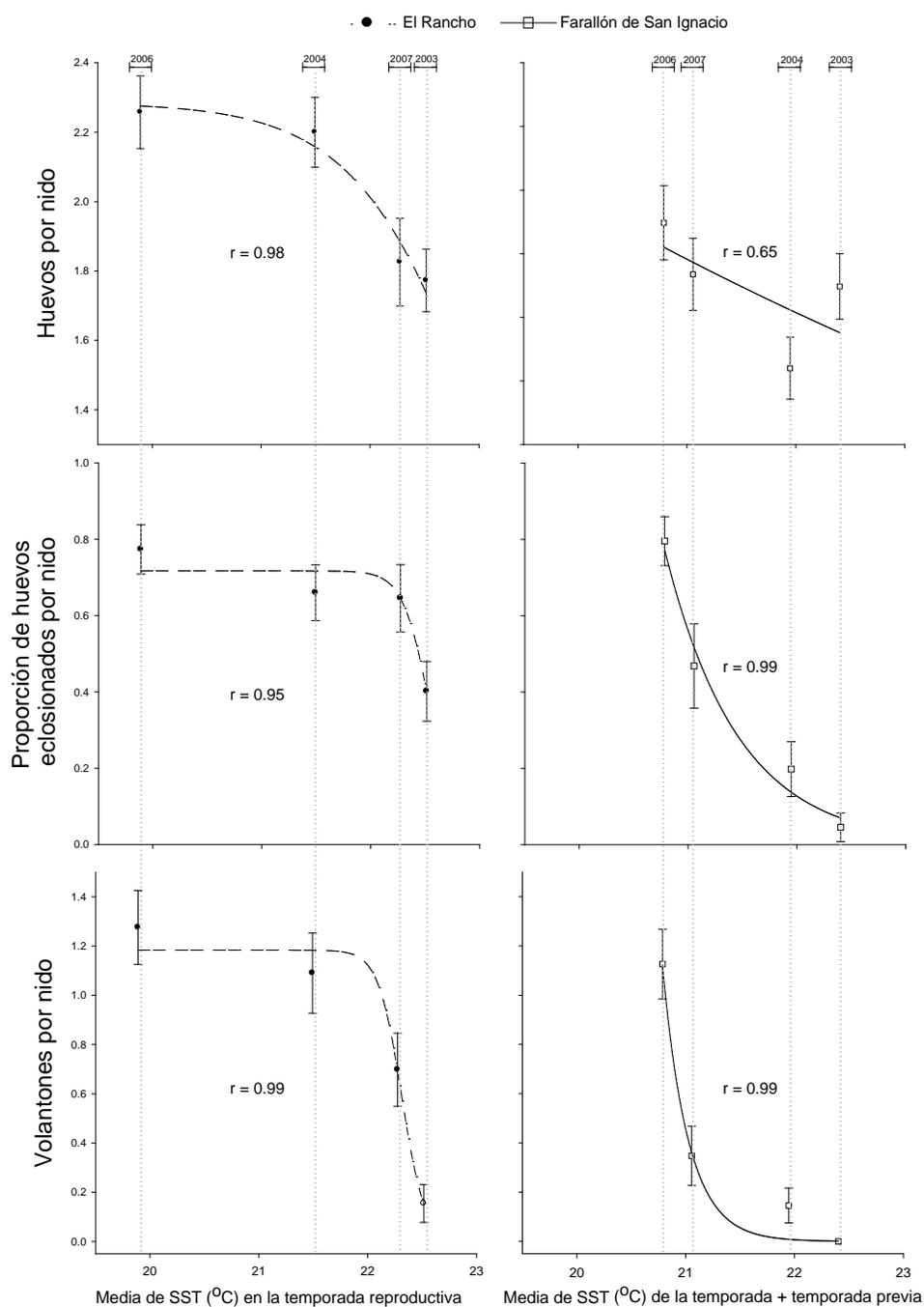


Figura 5. Tamaño de puesta, éxito de eclosión y producción de volantones (media  $\pm$  intervalo de confianza al 95%) del bobo de patas azules (*Sula nebouxii*), en función del promedio de la temperatura superficial del mar (SST). Para el Farallón de San Ignacio, se usó una media corrida de la SST de la temporada y la temporada previa. En la parte superior se muestra el año al que corresponde cada promedio.

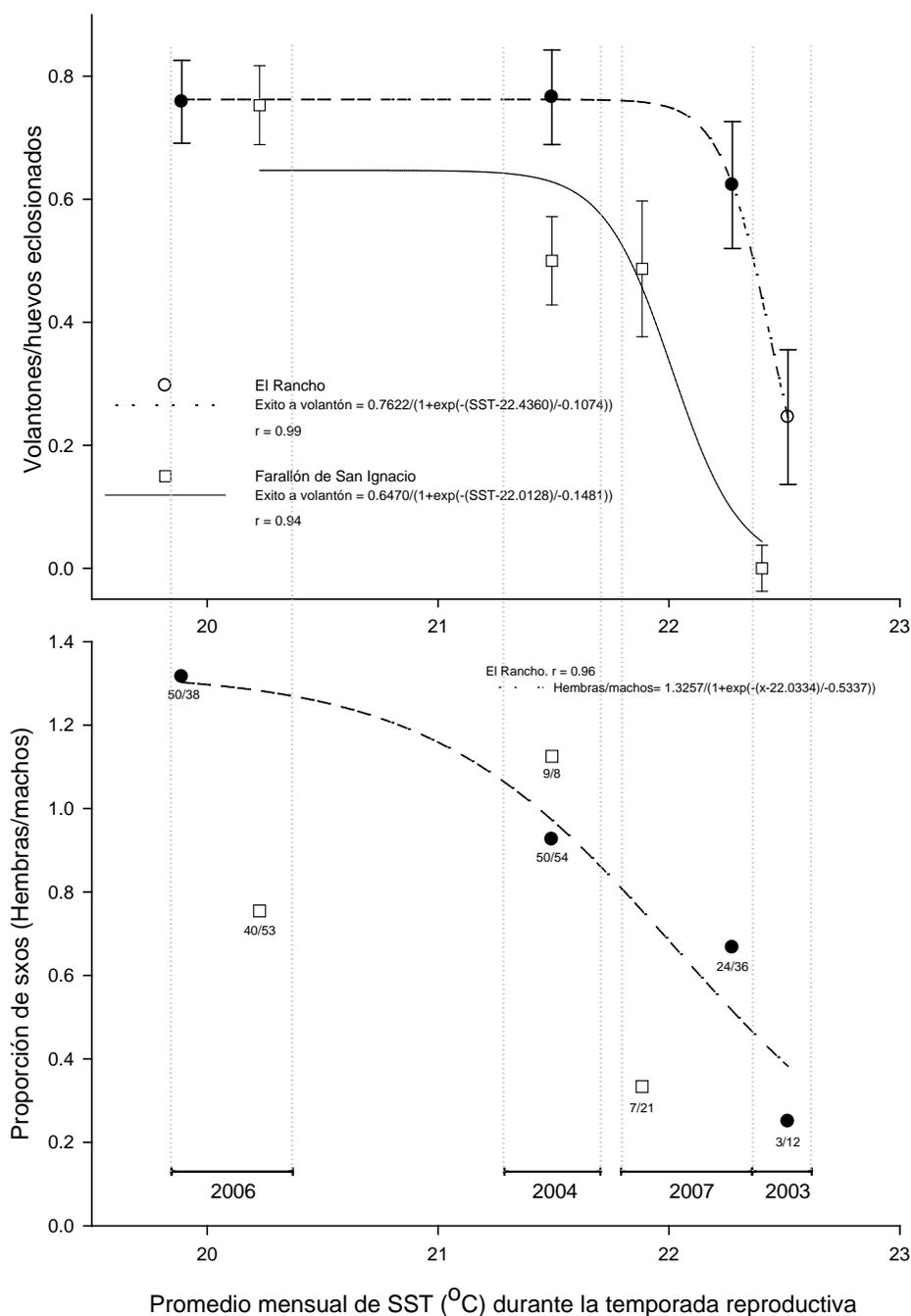


Figura 6. Éxito a volatón (media  $\pm$  intervalo de confianza al 95%) y la proporción de sexos (hembras por macho) del bobo de patas azules (*Sula nebouxi*) a la edad de volatón, en función de la temperatura superficial del mar promedio (SST) durante la temporada reproductiva, en dos colonias en Sinaloa. Cada punto representa el promedio de una temporada, que se indica en las barras en la base de la figura.

Tabla II. Distribución de frecuencias de intentos reproductivos (puesta de huevos) por las parejas de bobos de patas azules (*Sula nebouxii*) en las colonias Farallón de San Ignacio (FSI) y El Rancho (ER), durante las temporadas reproductivas 2006 y 2007.

Año/ Colonia	Nidos en 1er. intento	Nidos con 1er. intento fallido	Parejas con 2 intentos		Parejas con >2 intentos
			1er. intento fallido	1er. intento exitoso	
2006					
ER	98	15 (15%)	6 (6%)	29 (29%)	1 (1%)
FSI	93	14 (15%)	0	0	0
2007					
ER	86	33 (38%)	18 (21%)	0	2 (2%)
FSI	69	39 (56%)	10 (14%)	0	0

Tabla III. Porcentaje de pollos de bobo de patas azules (*Sula nebouxii*) con apego a su nido en los meses finales de la temporada reproductiva, en las islas El Rancho (ER) y Farallón de San Ignacio (FSI), durante 2006 y 2007.

Año/Colonia	# pollos	Porcentaje de pollos en su nido		
		Marzo	Abril	Mayo
2006				
ER	113	100	100	100
FSI	119	99	12	13.6
2007				
ER	60	100	100	100
FSI	49	100	41.17	11.53

La proporción de sexos no fue diferente entre colonias en los años de muestreo (2004:  $X^2_{0.05,1} = 0.40$ ,  $P = 0.52$ ; 2006:  $X^2_{0.05,1} = 2.91$ ,  $P = 0.08$ ; 2007:  $X^2_{0.05,1} = 1.28$ ,  $P = 0.27$ ) y los datos de ambas colonias se agruparon. La proporción de sexos exhibió diferencias entre años ( $X^2_{0.05,3} = 9.49$ ,  $P = 0.023$ ). En 2004 y 2006 la proporción de sexos estuvo más balanceada que en 2003 y 2007, donde predominaron los machos (Figura 6). Hubo una relación inversa entre la proporción de hembras y la SST, que fue más evidente en ER (Figura 6).

## II.5. DISCUSIÓN

Los resultados muestran que las variaciones ambientales, ya sean interanuales o intercoloniales, afectan de manera importante el desempeño reproductivo y el comportamiento de crianza del bobo de patas azules. En general hubo una relación inversa entre las variables reproductivas y la SST y en ER hubo un mejor desempeño reproductivo, que se acentuó en los años “cálidos”.

En ambas colonias la temperatura superficial del mar (SST) exhibió el mismo patrón reflejando que estuvieron influenciadas por condiciones oceanográficas similares, básicamente la intensidad de las surgencias de invierno (Soto-Mardones et al. 1999, Marinone y Pares-Sierra 1999), que son también la fuente principal de nutrientes para el fitoplancton en la región sur del Golfo de California (sensu Álvarez-Borrego 2002). Al afectar la magnitud del enriquecimiento de las aguas superficiales con nutrientes de aguas profundas, se afectan todos los niveles tróficos, especialmente la producción primaria y secundaria (Lévy et al. 1998), por lo que la SST está relacionada con la productividad marina. No es fortuito que la temporada reproductiva de los bobos de patas azules coincida con la época fría del año y que se hayan observado efectos evidentes en todos los parámetros reproductivos del bobo de patas azules relacionados inversamente con el promedio de SST.

Pese a estar sujetas a un patrón oceanográfico similar, a escala local la PP fue mayor en los alrededores de la colonia costera de ER, quizás debido a que los nutrientes son asimilados rápidamente por el fitoplancton y la productividad se

diluye al aumentar la distancia de la costa. Este gradiente de productividad afecta la distribución y abundancia de peces pelágicos menores como las sardinas (Lluch-Belda et al. 1986, Lluch-Cota et al. 1999) que se concentran preferentemente cerca de la costa, donde hay alta productividad de fitoplancton (Nevárez-Martínez et al. 2001). Así, las presas principales de los bobos (*Ophistonema libertate* y *Cetengraulis mysticetus*, Capítulo IV) estarían disponibles en abundancias mayores en ER, la colonia más cercana a la costa, que en FSI.

Nuestros resultados aportan evidencia de que el desempeño reproductivo menor en la colonia de FSI fue consecuencia de limitaciones de alimento debido a una productividad local menor. En FSI, los bobos de patas azules realizaron viajes de forrajeo de mayor duración que en ER (Capítulo IV), lo cual podría reflejar un forrajeo más lejos de la colonia, o bien, cerca de esta en aguas más pobres. Esto tiene como consecuencia un menor cuidado parental, disminuyendo la supervivencia de los pollos al suministrar menos alimento y/o con menos frecuencia, además de dejarlos más susceptibles a depredación y agresiones de vecinos.

Las diferencias en los parámetros reproductivos entre colonias parecen ser una consecuencia de cómo las aves asignan energía a la reproducción o a la supervivencia dependiendo del estado corporal de los individuos. La cantidad de huevos que es capaz de producir una hembra y la eficiencia con la cual los incuba dependen de la energía disponible para su producción, y del balance entre el tiempo disponible de ambos padres para incubar y para adquisición de alimento (Drent y Daan 1980, Weimerskirch 1998, Clifford y Anderson 2001, Weimerskirch et al. 2001). En FSI, la menor productividad local en las aguas cercanas puede dejar a las hembras con pocas reservas al final de cada temporada y afectar la productividad en la temporada siguiente, dado que en ambas colonias la mayoría de las parejas anido en años consecutivos. En la colonia de ER, inmersa en una zona de alta productividad, la magnitud de las variaciones en respuesta reproductiva dependió solo de las condiciones oceanográficas de cada temporada.

La frecuencia mayor en el abandono de nidos y la cantidad menor de intentos de anidación por pareja en la colonia de FSI indican que la reproducción en esta colonia representa un costo mayor para la condición de los adultos y posiblemente afecte su supervivencia. Esto apoya un escenario de “conflicto de intereses” o “disyuntiva”, en la cual la supervivencia de adultos tiene prioridad sobre la reproducción en una temporada dada (Stearns 1992, Weimerskirch et al. 2001). En ER, donde la disponibilidad de alimento fue aparentemente mayor, los bobos pudieron producir más crías y aparentemente con un costo de supervivencia menor para los adultos. Esto fue evidente durante la temporada 2006, cuando en ambas colonias el éxito reproductivo fue alto, en ER muchas parejas tuvieron una segunda puesta, incluso cuando seguían alimentando a los volantones de la primera nidada, a pesar de la baja expectativa de éxito al fin de la temporada. El hecho de un segundo intento de anidación bajo esas condiciones sugiere altos niveles de adquisición de energía. Este es la primera vez que se documenta un segundo intento reproductivo inmediatamente después de un primer intento exitoso dentro de una misma temporada reproductiva para algún miembro de la familia Sulidae. Esto implica que: 1) en años con disponibilidad alta de alimento se contribuye de manera desproporcionada al éxito reproductivo de por vida, 2) existe un umbral donde las aves incurren en un bajo costo de supervivencia, y 3) bajo diferentes escenarios ambientales, las aves tienden a maximizar su adecuación ajustando su esfuerzo reproductivo mediante decisiones de comportamiento.

Hubo otras “disyuntivas” reguladas por la variabilidad ambiental durante la reproducción. La proporción de sexos a la edad de volantón estuvo sesgada hacia los machos y hubo un abandono temprano de nidos por parte de los pollos cuando las condiciones eran pobres en los alrededores de la colonia. Esto coincide con otros estudios que registraron mayor mortalidad de pollos hembra bajo condiciones de escasez de alimento (Torres y Drummond 1999), y un ajuste de las hembras en condición corporal pobre hacia la producción predominantemente de

huevos macho (Velando 2002), quizás porque el costo de crianza de un pollo macho, de menor tamaño es menor al de un pollo hembra.

Cuando el alimento disponible es limitado, los padres dedican más tiempo a la búsqueda de alimento, a costa de darles menos protección a los pollos (ver capítulos III y IV). Bajo estas condiciones, los pollos tendrían que defender un territorio, lo que implica costos energéticos y riesgos. En FSI, esto parece ser evadido saliendo a zonas de congregación neutrales, donde se minimiza el riesgo de agresión intraespecífica. En ER no ocurrió esto pues no hubo una limitación fuerte de alimento y los padres podían alternarse el cuidado del nido para no dejar solos a los pollos.

En suma, las diferencias interanuales en el desempeño reproductivo del bobo de patas azules se relacionan con la variabilidad en las condiciones oceanográficas a escala local. Existen diferencias en la PP alrededor de las colonias que afectaron las estrategias y el desempeño reproductivo de los bobos. Las condiciones locales parecen influir en las decisiones individuales de los adultos, balanceando la inversión reproductiva y el riesgo de supervivencia. En la colonia con menor PP, se afectó la estrategia de crianza. Los adultos dedicaron más tiempo al forrajeo a costa de la protección de los pollos. Los pollos ajustaron su comportamiento abandonando los territorios y formando guarderías.

Las aves marinas se han propuesto como indicadores del estado y salud de los ecosistemas marinos. Por ejemplo, las aves marinas pueden ofrecer una visión más amplia de los efectos del cambio climático en los ecosistemas marinos (Piatt et al. 2007). En este sentido, el desempeño reproductivo del bobo de patas azules refleja las condiciones ambientales e indica que las poblaciones de animales en niveles tróficos altos en la región están controlados principalmente por procesos “bottom-up” y sugieren que el calentamiento de la superficie marina cambia notablemente las características bióticas en un sistema de surgencia costera estacional, como el centro sur del Golfo de California.

## Capítulo III. Patrones de cuidado parental del bobo de patas azules (*Sula nebouxii*) en dos colonias del Golfo de California: Una prueba a la hipótesis de división de labores.

---

### III.1. RESUMEN

La división de las labores de crianza se ha sugerido como la base evolutiva para explicar el dimorfismo de talla inverso en los pájaros bobos (Sulidae). Para probar esta hipótesis se estudio el cuidado parental del bobo de patas azules (*Sula nebouxii*) en dos colonias en el Golfo de California. Se determinó la proporción de tiempo dedicado al cuidado del nido, la frecuencia de alimentación a pollos, la tasa de defensa del nido por parte de los adultos y la cantidad de viajes de alimentación. No se detectaron diferencias intersexuales en el tiempo dedicado a la incubación ( $P = 0.52$ ), en el tiempo de atención de pollos ( $P = 0.43$ ), en la frecuencia de alimentación de los pollos ( $P = 0.18$ ), ni en la tasa de defensa del nido ( $P < 0.01$ ). El patrón general de la especie fue un cuidado bi-parental con esfuerzo similar entre sexos. La colonia, mes de observación y edad de la nidada explicaron las variaciones observadas en el cuidado parental. El cuidado parental suministrado varió en relación a las condiciones locales inmediatas y la demanda de la nidada. Al incrementarse la demanda por alimento y a menor disponibilidad de presas se sacrifica cuidado parental en favor del forrajeo. La ausencia de un patrón consistente con la hipótesis y la magnitud de la variación explicada por factores independientes del sexo sugieren que la división de labores no contribuye al mantenimiento del dimorfismo de talla en esta especie.

## III.2. INTRODUCCIÓN

El dimorfismo de talla inverso (donde las hembras son más grandes que los machos) ha evolucionado independientemente en varios grupos de aves como las rapaces, los playeros y las aves marinas (Fairbairn y Shine 1993). Las hipótesis que tratan de explicar la evolución del dimorfismo sexual pueden agruparse en tres grandes categorías: selección sexual, división de tareas reproductivas y competencia intersexual por alimento (Hendrick y Temeles 1989). Los dos últimos se han propuesto recurrentemente para explicar el dimorfismo de talla inverso en la familia Sulidae (Nelson 1978, Lewis et al. 2005, Lormee et al. 2005).

Los proponentes de la hipótesis de división de labores durante el cuidado parental han argumentado que machos y hembras realizan tareas reproductivas diferentes, de manera que la selección natural actúa de manera específica en cada sexo, produciendo tamaños óptimos de acuerdo con el papel que cada uno realiza (Nelson 1978, Guerra y Drummond 1995). Se ha sugerido que las hembras tienen un mayor tamaño corporal para defender mejor el nido, incubar los huevos de manera más eficiente (Snyder y Wiley 1976), y realizar periodos de incubación mayores porque el tamaño mayor les ayuda a tolerar mejor la inanición (Snyder y Wiley 1976, Korpimäki 1986). Mientras los machos serían encargados de suministrar alimento a los pollos dado que podrían hacer más viajes de forrajeo o de mayor duración (Lewis et al. 2005). En aves rapaces se ha documentado la división de labores; las hembras se encargan principalmente de la incubación y empollado, mientras los machos suministran la mayor parte del alimento a los pollos (Andersson y Norberg 1981, Hendrick y Temeles 1989).

En la familia Sulidae se ha evaluado el papel de cada sexo durante la crianza de pollos, observándose diferencias ligeras en algunas especies (Anderson y Ricklefs 1992, Guerra y Drummond 1995, Tershy y Croll 2000, Lormee et al. 2005). Sin embargo, los estudios realizados han estado limitados

a una colonia y/o periodos de evaluación cortos, sin considerar la variabilidad. El evaluar las respuestas bajo condiciones ambientales diferentes puede ayudar a detectar los factores que ejercen presiones de selección y determinar el mecanismo involucrado en el mantenimiento del dimorfismo de talla.

En este capítulo se exploran los meritos de le hipótesis de división de labores como mecanismo para el mantenimiento del dimorfismo de talla estudiando los patrones de cuidado parental del bobo de patas azules (*Sula nebouxi*) en dos colonias en el Golfo de California durante dos temporadas reproductivas. Si las funciones de cada sexo durante la crianza estan determinando el grado de dimorfismo, en ambas colonias se espera que las hembras dediquen más tiempo que los machos a la incubación y empollado, y deben ser las encargadas de la defensa del nido, mientras que los machos alimentarían a los pollos con mayor frecuencia (Tabla IV). Ahora, considerando que las colonias son diferentes (costera vs. pelagica) se espera que en la colonia de FSI, donde la productividad primaria es menor, la calidad del cuidado parental sea menor.

### **III.3. MÉTODOS**

#### **III.3.1. Trabajo de campo**

El trabajo de campo se llevo a cabo de enero a mayo de 2003 y 2004. En estos años hubo variaciones oceanográficas interanuales importantes. La temporada reproductiva 2003 estuvo afectada por condiciones El Niño. Como consecuencia, la colonia de El Rancho (ER) decreció hasta aproximadamente  $\frac{1}{4}$  de su tamaño original (hasta menos de 100 nidos), mientras que en Farallón de San Ignacio (FSI) la reproducción se interrumpió a partir del mes de febrero, al inicio de la temporada. La temporada 2004 se considero como ENSO neutral (NOAA 2003, 2004).

Durante las temporadas 2003 y 2004 se alternaron visitas semanales a ambas islas a lo largo de la temporada reproductiva. Se determino el tiempo que pasaba cada padre en el nido, incubando o atendiendo los pollos, mediante el

monitoreo de entre 30 y 50 nidos por visita durante un periodo diurno. Los nidos se marcaron una noche antes del día de monitoreo para realizar revisiones cada hora a partir de las 06:00 y hasta las 20:00. Los adultos no estaban marcados, por lo que no hubo reconocimiento individual y en cada nido se supuso que era cuidado por una pareja. El reconocimiento del sexo de los adultos es inequívoco y está basado en voz, forma de la pupila y tamaño corporal (Nelson 1978).

Se determino la frecuencia de alimentación (número de veces que una nidada fue alimentada por hora de observación) y la tasa de defensa (número de interacciones agresivas por hora de observación) del nido realizada por los adultos mediante 174 observaciones focales (658 horas totales de observación) a nidos seleccionados aleatoriamente. En cada nido se registró el contenido del nido (huevos o pollos), si contenía pollos se registro el tamaño y la edad de la nidada (basada en el desarrollo del plumaje del pollo mayor).

### **III.3.2. Análisis estadístico**

Se probaron los supuestos de normalidad y homogeneidad de varianzas mediante las pruebas de Kolmogorov-Smirnov y Bartlett respectivamente. Al cumplir con los dos criterios se realizó un análisis paramétrico. A las proporciones se les aplico la transformación arco-seno. Las pruebas se realizaron con un  $\alpha=0.05$  (Zar 1996) usando el programa Statistica 6.0 (StatSoft, Inc., Tulsa, OK, 2002).

El tiempo de atención al nido, la proporción de tiempo compartido en el nido por ambos padres, la tasa de defensa y la frecuencia de alimentación se analizaron mediante un modelo lineal mixto con la colonia, sexo del padre, tamaño de nidada y mes de observación como factores fijos y la edad de la nidada como covariado. La proporción de tiempo dedicada a la incubación de huevos fue analizado usando un análisis de varianza de tres vías para cada año, con sexo colonia y mes de observación como factores fijos.

### III.4. RESULTADOS

En la mayoría de los meses de 2003 y en todos los de 2004 no hubo diferencias entre machos y hembras en el tiempo dedicado a la incubación. Solo en marzo de 2003 los machos dedicaron menos tiempo a la incubación que las hembras ( $42 \pm 3.4\%$  vs  $61 \pm 3.1\%$ ,  $F_{2, 538} = 6.1$ ,  $P < 0.01$ ). No hubo diferencias intersexuales en el tiempo dedicado a la atención de pollos en ambos años ( $F_{1, 686} = 0.62$ ,  $P = 0.43$ ), pero hubo diferencias entre colonias ( $F_{1, 686} = 23.6$ ,  $P < 0.01$ ) y meses ( $F_{1, 686} = 77.2$ ,  $P < 0.01$ ). En ER los adultos pasaron más tiempo en el nido que en FSI y en ambas colonias el tiempo de atención al nido disminuyó al transcurrir la temporada (Figura 7). Hubo una correlación negativa del tiempo de atención al nido con la edad de la nidada ( $F_{1, 331} = 20.7$ ,  $P < 0.01$ ;  $r = 0.22$ , proporción de tiempo de atención =  $53.9 - 1.23 * \text{edad de nidada en semanas}$ ). El tiempo de atención compartida por ambos padres exhibió un patrón similar: En ER los adultos pasan más tiempo en el nido juntos que en FSI y la atención simultánea disminuye con el transcurso de la temporada, exhibiendo una correlación negativa con la edad de la nidada ( $F_{1, 165} = 9.8$ ,  $P < 0.001$ ;  $r = 0.23$ , atención simultánea =  $29.72 - 1.16 * \text{edad de nidada en semanas}$ ).

La frecuencia de alimentación de los pollos no estuvo influida por la colonia ( $F_{1, 326} = 3.43$ ,  $P = 0.06$ ), ni por el sexo del padre ( $F_{1, 326} = 1.70$ ,  $P = 0.18$ ), pero sí por el tamaño de nidada ( $F_{2, 326} = 9.03$ ,  $P < 0.001$ ) y el mes de observación ( $F_{3, 326} = 3.49$ ,  $P = 0.01$ , Figura 8) y estuvo correlacionada de manera inversa con la edad de la nidada ( $F_{1, 326} = 10.62$ ,  $P < 0.01$ ;  $r = 0.16$ , Frecuencia de alimentación =  $0.1664 - 0.01 * \text{edad de nidada en semanas}$ ). Las nidadas con dos pollos y al principio de la temporada fueron alimentadas con mayor frecuencia (Figura 8).

La tasa de defensa del nido estuvo relacionada solo con la edad de la nidada ( $F_{12, 230} = 2.35$ ,  $P < 0.01$ ) y el mes de observación ( $F_{2, 230} = 6.60$ ,  $P < 0.001$ ). Los padres fueron más agresivos cuando atendían pollos de entre 5 y 8 semanas de edad (Figura 9), especialmente en los meses de febrero y marzo, después de eso la agresividad disminuyó considerablemente.

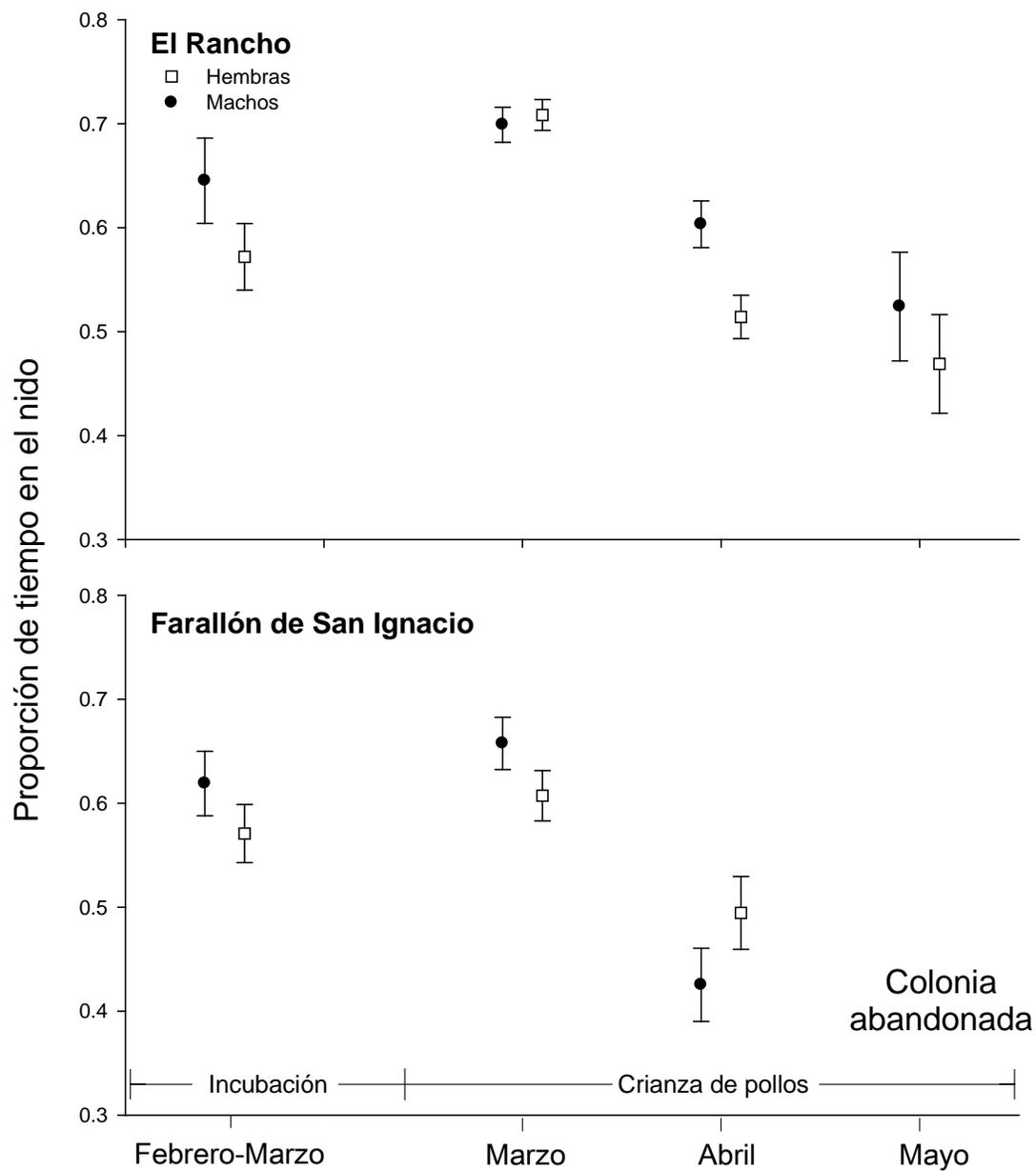


Figura 7. Proporción de tiempo en el nido (media  $\pm$  SE) durante la incubación y crianza de pollos por sexos del bobo de patas azules (*Sula nebouxii*) en las colonias de El Rancho y Farallón de San Ignacio, Golfo de California.

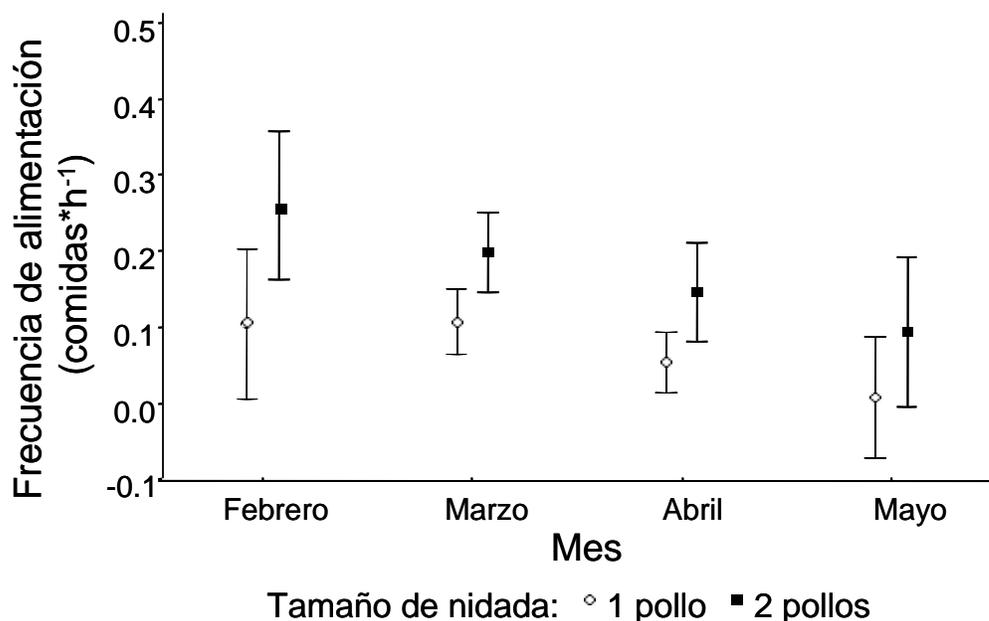


Figura 8. Frecuencia de alimentación (Media  $\pm$  IC 95%) a pollos del bobo de patas azules (*Sula nebouxii*) en función del tamaño de nidada y el mes de observación durante la temporada 2004, en las colonias de El Rancho y Farallón de San Ignacio, Golfo de California.

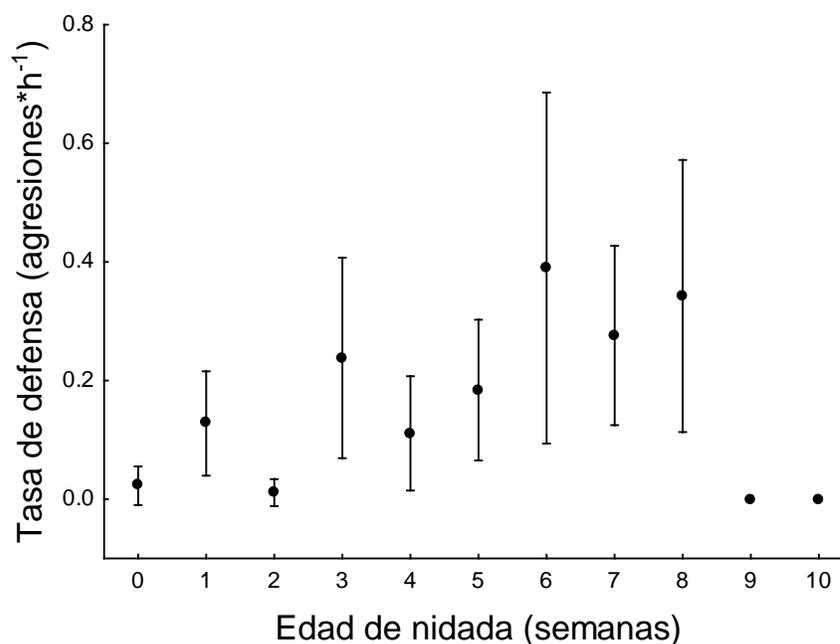


Figura 9. Tasa de defensa del nido (Media  $\pm$  IC 95%) por adultos del bobo de patas azules (*Sula nebouxii*) en función de la edad de la nidada durante la temporada 2004, en las colonias de El Rancho y Farallón de San Ignacio, Golfo de California.

### III.5. DISCUSIÓN

No se detectaron diferencias consistentes en el cuidado parental que apoyaran la hipótesis de división de labores como explicación del dimorfismo de talla inverso (Tabla IV). Sin embargo hubo diferencias significativas explicadas por la colonia, mes de observación y edad de la nidada. El patrón general de la especie fue el cuidado biparental con un esfuerzo similar en ambos sexos. Las diferencias entre colonias y años parecen ser respuestas a la variabilidad ambiental local.

Tabla IV. Predicciones de las diferencias intersexuales derivadas de la hipótesis de división de labores para explicar el dimorfismo de talla inverso en la familia Sulidae y los resultados en dos islas en el Golfo de California, México, 2003-2004. ER= El Rancho, FSI= Farallón de San Ignacio. La comparación entre paréntesis y como superíndice <sup>(1)</sup> indica diferencias en ER en 2003, pero inconsistente en el estudio.

Variable	Predicción	Resultados		
		ER	FSI	Colonias
Tiempo dedicado a incubar	M<F	M=F <sup>(M&gt;F)</sup>	M=F	ER=FSI
Tiempo dedicado a empollar	M<F	M=F	M=F	ER>FSI
Tasa de defensa del nido	M<F	M=F	M=F	ER=FSI
Alimentación de pollos	M>F	M=F	M=F	ER=FSI

Los resultados muestran un patrón consistente en ambas colonias. En general, al avanzar la temporada hubo una reducción en el tiempo dedicado al cuidado del nido por parte de los adultos. Esta reducción es producto del incremento en la demanda de alimento por parte de los pollos al crecer, obligando a los padres a un mayor tiempo de búsqueda de alimento (Nelson 1978, Cairns 1992, Guerra y Drummond 1995, Robinson et al. 2001) y una posible reducción en la disponibilidad de presas cerca de la colonia por el forrajeo continuo de los adultos (Cairns 1992, Kitaysky et al. 2000, Litzow y Piatt 2003). Las diferencias

intercoloniales en el tiempo en el nido parecen reflejar la disponibilidad de alimento cerca de la colonia, pues cuando el alimento escasea ambos padres incrementan el tiempo de forrajeo a costa de la atención al nido (Nelson 1978, Montevecchi 1993, Litzow y Piatt 2003). Bajo este escenario, la disponibilidad de alimento fue menor en la colonia de FSI que en la de ER (ver capítulo IV).

En la familia Sulidae, machos y hembras dedican una proporción de tiempo similar a la atención al nido (Guerra y Drummond 1995, Tershy y Croll 2000, Lormee et al. 2005). Sin embargo, durante la incubación puede haber diferencias intersexuales en algunos años. En Isla Isabel, en el sur del Golfo de California, los machos pasaron más tiempo incubando que las hembras en 1987 (Guerra y Drummond 1995). Al contrario, en ER, en Marzo de 2003 las hembras pasaron más tiempo en el nido que los machos. En ambos casos, las diferencias ocurrieron de manera puntual, sin diferencias durante la crianza de pollos ni en el año siguiente.

No hubo diferencias intersexuales en los componentes de cuidado parental evaluados. En todos los casos machos y hembras compartieron las tareas de crianza de manera equitativa. El ambiente inmediato (colonia y mes) son los condicionantes más importantes del cuidado parental, seguidos del tamaño y edad de la nidada. Los resultados muestran que la inversión parental en el bobo de patas azules es flexible. Así, bajo ciertas presiones el bobo de patas azules, el bobo café (*Sula leucogaster*) y el bobo de Nazca (*S. granti*) han exhibido diferencias intersexuales en el alimento suministrado a los pollos, en proporciones que no son simétricas con la diferencia en masa corporal. Cuando la demanda por alimento fue baja, machos y hembras proporcionaron cantidades de alimento similares a la nidada, pero cuando la demanda se incrementa, las hembras del bobo de patas azules proporcionan de dos a cinco veces más alimento a sus pollos que los machos (Anderson y Ricklefs 1992, Guerra y Drummond 1995), las hembras del bobo café una cantidad mayor a cuatro veces más (Tershy and Croll 2000), y las hembras del bobo de Nazca solo 1.2 veces más (Anderson y Ricklefs 1992). Entonces, cuando los requerimientos de alimento son altos las hembras

muestran una mayor capacidad de amortiguamiento (Velandó y Alonso-Alvarez 2003) y contribuyen con más alimento a la crianza. Al incrementarse el dimorfismo la asimetría en el alimento proporcionado a la nidada se incrementa, siendo las hembras las que realizan la mayor parte.

Los resultados indican que las condiciones ambientales propician ajustes de comportamiento por parte de las aves. Cuando el alimento escasea la inversión en el cuidado parental disminuye. No se encontró evidencia que soporte la hipótesis de división de labores, y esto junto con la magnitud de las variaciones causadas por factores independientes del sexo como la colonia, edad del pollo o mes de observación, sugiere que la división de labores no contribuye al mantenimiento del dimorfismo de talla en la especie.

## Capítulo IV. Variaciones intercoloniales en la ecología de forrajeo del bobo de patas azules (*Sula nebouxi*): Una prueba a la hipótesis de repartición de nicho de forrajeo.

---

### IV.1.RESUMEN

La reducción de competencia intersexual mediante la división del nicho de forrajeo ha sido sugerido como parte de la base evolutiva para explicar el dimorfismo de talla en la familia Sulidae. Para probar la viabilidad de esta hipótesis para explicar el mantenimiento del dimorfismo se estudio la ecología de forrajeo del bobo de patas azules (*Sula nebouxi*) en dos colonias, una costera (El Rancho=ER) y otra pelágica (Farallón de San Ignacio=FSI), del Golfo de California durante tres temporadas reproductivas. La ecología de forrajeo fue evaluada por medio del número y duración de los viajes de forrajeo, la proporción de tiempo dedicada al vuelo y a la alimentación durante los viajes, la tasa y profundidad de buceo y la dieta. El esfuerzo de forrajeo fue consistentemente menor en la colonia costera de ER. En las dos colonias el esfuerzo de forrajeo se incrementa con el avance de la temporada, posiblemente debido al agotamiento de presas cerca de la colonia y al incremento en la demanda de alimento por parte de la nidada. Hubo diferencias intersexuales en la profundidad máxima de buceo en ER 2003 (hembras 4.5 m, vs. machos 4.0 m,  $P < 0.001$ ), en la duración de los viajes de forrajeo cuando cuidaban nidadas de dos pollos en 2004 (hembras 4.4 h, vs machos 2.7 h,  $P < 0.001$ ), en la proporción de anchoveta de la dieta en ER 2003 ( $P < 0.001$ ) y en la talla de las presas en 2004 (hembras  $160 \pm 4.2$  mm, machos  $145 \pm 5.1$  mm,  $P = 0.02$ ). Las diferencias intersexuales se detectaron solo bajo condiciones de alta demanda tales como escasas de alimento o nidadas grandes. La aparición ocasional de diferencias intersexuales parece ser parte de una estrategia para maximizar la crianza de pollos bajo un régimen ambiental variable y sería importante en el mantenimiento del dimorfismo de talla.

## IV.2. INTRODUCCION

Se ha argumentado que las diferencias en tamaño entre hembras y machos pudieron haber evolucionado como un mecanismo para reducir la competencia intersexual por medio de la explotación de nichos de forrajeo distintos (Fairbairn y Shine 1993, Gonzalez-Solis et al. 2000). En las aves marinas se ha sugerido que el sexo de tamaño mayor puede dominar las interacciones específicas y forrajear más cerca de la colonia, obligando a los individuos del sexo más pequeño a forrajear más lejos (Gonzalez-Solis et al. 2000) o a niveles tróficos de menor beneficio (Awkerman et al. 2007). Al considerar que la técnica de alimentación en la familia Sulidae depende de la inercia ganada durante caídas en picada, una masa corporal mayor puede ayudar a alcanzar una mayor profundidad durante el buceo y capturar peces que no estarían disponibles para el sexo más pequeño (Zavalaga et al. 2007). El sexo de menor tamaño, en contraste, puede tener eficiencias mayores en vuelo y durante el forrajeo y podría alcanzar áreas de forrajeo lejanas con mayor densidad de presas o donde hay una menor competencia (Lewis et al. 2001, Phillips et al. 2004). Una visión alterna es que el forrajear en diferentes áreas o mediante diferentes estrategias resultan de una diferencia en los requerimientos nutricionales de machos y hembras (Lewis et al. 2002). Así, un tamaño corporal mayor puede ser resultado de necesidades nutricionales mayores en las hembras después del periodo de puesta de huevos (Nisbet 1997), y le puede conferir ventajas en la competencia intersexual (Gonzalez-Solis et al. 2000).

Actualmente no hay una hipótesis que explique la evolución y el mantenimiento del dimorfismo de talla inverso en la familia Sulidae. Se han evaluado algunos componentes del forrajeo en especies de la familia, obteniéndose resultados contradictorios. Por ejemplo, las hembras del bobo café (*Sula leucogaster*) en Revillagigedo forrajean más lejos de su colonia que los machos (Gilardi 1992), mientras que en Johnston Atoll las hembras hacen viajes de menor duración, sugiriendo que viajan menor distancia que los machos (Lewis

et al. 2005). Los alcatraces nortños (*Morus bassanus*), una especie monomórfica donde se espera que no haya divergencia de nichos, exhibieron diferencias intersexuales (Lewis et al. 2002). En el bobo de patas rojas (*Sula sula*) las hembras tienen un área de forrajeo mayor que los machos (Weimerskirch et al. 2006). Las hembras del bobo de patas azules (*Sula nebouxii*) en Perú capturan presas más grandes y realizan buceos más profundos que los machos (Zavalaga et al. 2007).

La discrepancia entre los diferentes estudios puede ser producto de estudios limitados a una sola colonia y/o periodos de evaluación cortos, y por lo tanto, sin incluir el efecto condicionante que puede tener la variabilidad ambiental. El evaluar las respuestas bajo diferentes condiciones sería útil en la detección de los factores que ejercen presiones de selección y determinan los mecanismos involucrados en el mantenimiento del dimorfismo de talla inverso.

Probamos la viabilidad de la hipótesis de separación de nichos para explicar el mantenimiento del dimorfismo de talla inverso mediante el estudio de la ecología de forrajeo del bobo de patas azules en dos colonias en el Golfo de California, durante tres temporadas reproductivas. Si hay un nicho de forrajeo dependiente del sexo, los individuos del sexo más grande serían dominantes durante el forrajeo y la masa estaría correlacionada inversamente con la longitud del viaje de forrajeo; las hembras por tanto se alimentarían más cerca de la colonia, dedicando menos tiempo a la búsqueda de alimento (vuelo) y más tiempo a alimentarse (buceo) que los machos. La profundidad de forrajeo también sería diferente entre hembras y machos, así como la composición o el tamaño de las presas (ver Tabla VI).

## **IV.3. MÉTODOS**

### **IV.3.1. Trabajo de campo**

El trabajo de campo se realizó de enero a mayo de 2003, 2004 y 2005. Las condiciones ambientales de cada año se describen en el capítulo II. En 2003 hubo condiciones El Niño moderadas, mientras que 2004 y 2005 se consideraron años

de ENSO neutros (NOAA, 2003, 2004, 2005). Como consecuencia la colonia de El Rancho (ER) disminuyó a menos de un cuarto de su tamaño original y en Farallón de San Ignacio (FSI) la reproducción fue suspendida al inicio de la temporada.

Durante las temporadas reproductivas de 2003 y 2004 se realizaron visitas alternas de una semana entre ambas islas a lo largo de la temporada. En 2005 las colonias se visitaron solo en una ocasión en marzo, pasando una semana en cada una de ellas colocando aparatos en las aves para el registro de profundidad y temperatura (TDR's por sus siglas en inglés). Se registro el sexo de los individuos y el contenido del nido, el tamaño y edad de los pollos en semanas (basada en el desarrollo del plumaje del pollo mayor). La edad aproximada de los pollos fue calculada con base en medidas y desarrollo del plumaje en pollos de edad conocida, aunque el crecimiento es afectado en pollos subalimentados el desarrollo del plumaje es muy consistente con la edad (obs. pers.).

Se caracterizaron los patrones de forrajeo por medio de la duración de los viajes de forrajeo, número de viajes por día, profundidad máxima de buceo (en 2003 y 2004) y las características del buceo (2005; incluyendo profundidad media de buceo, tasa de buceo, y proporción de tiempo en cada viaje en vuelo, en el agua y buceando) y los componentes de la dieta. La duración de los viajes y el número de viajes por día se calcularon mediante el monitoreo continuo de nidos (N = 756, entre 58 y 198 nidos por mes en cada colonia), cada hora de las 06:00 a las 20:00 hrs. Estos nidos fueron marcados con banderolas numeradas un día antes del monitoreo y se removieron inmediatamente después de la última observación del día. En cada nido se registró el sexo del adulto presente. Dado que no se marcaron los individuos no se tiene la certeza de que los adultos observados en cada nido eran únicamente los padres. Puesto que los adultos en ocasiones dejan la colonia por algunos minutos y podrían estar ausentes al momento del monitoreo sin estar realizando un viaje de forrajeo, se considero que cuando un ave estaba ausente en dos revisiones consecutivas estaba en un viaje de forrajeo. El riesgo de no detectar viajes cortos es poco, pues de acuerdo con los datos obtenidos de los TDR y datos de otra colonia (Zavalaga et al. 2008), indican que los viajes de

forrajeo duran siempre más de una hora. A menos que se registrara la hora de arribo exacta, se uso el punto medio entre las revisiones de ausencia a presencia como el mejor estimado (Anderson and Ricklefs 1992, Guerra and Drummond 1995, Tershy and Croll 2000). Las actividades realizadas durante los viajes (vuelo, posado sobre el mar o buceando) inferidas de los datos de los TDR indican que los adultos ausentes del nido durante las horas del día estaban forrajeando más que descansando en lugares alternos.

Para determinar la profundidad de forrajeo se utilizaron tubos capilares en 2003 y 2004 (profundidad máxima), y TDRs en 2005 (profundidad media y máxima). Los tubos capilares (Tygon) de 0.8 mm de diámetro y 15 cm de longitud, con las paredes internas cubiertas con azúcar glass, fueron colocados con una cinta adhesiva a prueba de agua en una de las retrices centrales de las aves. La precisión y aplicabilidad de este método fue probado de manera extensiva por Burger y Wilson (1988), que determinaron que las diferencias entre la profundidad real y la estimada con los tubos promediaba <3% en inmersiones simples a cualquier profundidad hasta 140 m; con inmersiones múltiples los errores fueron comúnmente <10% y siempre <25%. A lo largo del estudio se recuperaron 296 tubos capilares con marcas de inmersión claramente legibles: 23 de hembras y 22 de machos en ER durante 2003, 83 de hembras y 69 de machos en ER y 50 de hembras y 49 de machos en FSI durante 2004. Los tubos capilares recuperados permanecieron en las aves entre 22.5 y 52 h (media = 28.5 h).

Los aparatos para el registró de profundidad y temperatura (TDRs, 20-21 g) se colocaron en 17 adultos con pollos de 3-4 semanas de edad: 6 en hembras y 5 en machos en ER, y 3 en hembras y 3 en machos en FSI. Los TDRs se colocaron durante la noche y fueron programados para comenzar a tomar datos a la mañana siguiente. Los TDR se recuperaron después de que las aves regresaban de su primer viaje de forrajeo. Los adultos a los que se les coloco TDR fueron pesados (resolución de 10 g) y se monitoreo su nido cada 30 minutos. En la mayoría de los casos se registró la hora exacta de salida y arribo y los TDR se recuperaron en menos de 5 minutos después de que el ave regreso a su nido. Los TDR fueron

programados para registrar la profundidad (presión) y temperatura cada 1s. Los patrones de temperatura y presión permiten la inferencia de algunas actividades durante el viaje de forrajeo (Lewis et al. 2005). Además de vuelo, buceo y posado sobre el mar (Lewis et al. 2005), se consideró alimentación activa como una categoría, esta ocurrió cuando las aves realizaron varios buceos consecutivos, con menos de 3 min de separación entre sí (series de buceo).

Se colectaron regurgitados en todas las visitas. Estos se obtuvieron de adultos no incluidos en los monitoreos de comportamiento de forrajeo y se colectaron de manera no sistemática. Se registro el sexo del ave en todos los regurgitados. El contenido fue identificado al nivel taxonómico menor que fue posible. Cuando las presas se recuperaron completas fueron medidas (longitudes total y estándar).

#### **IV.3.2. Análisis estadístico**

Se probaron los supuestos de normalidad y homogeneidad de varianzas mediante las pruebas de Kolmogorov-Smirnov y Bartlett respectivamente. Al cumplir con los dos criterios se realizó un análisis paramétrico. A los datos expresados como proporciones se les aplicó la transformación arco-seno. Las pruebas se realizaron con un  $\alpha=0.05$  (Zar 1996) usando el programa Statistica 6.0 (StatSoft, Inc., Tulsa, OK, 2002).

La duración de los viajes, el número de viajes por día y la profundidad máxima de buceo se analizaron mediante un modelo lineal mixto que incluyó la colonia, sexo, tamaño de nidada y mes de observación como factores fijos y la edad de la nidada en semanas como covariado. Cuando se detectó un efecto significativo se exploró mediante ANOVAs complementadas con pruebas Tukey. La profundidad máxima de buceo entre machos y hembras en 2003 se comparó mediante la prueba no paramétrica de Friedman.

La tasa de buceo y la proporción de tiempo dedicada a diferentes actividades durante el viaje de forrajeo se analizaron usando un modelo mixto que incluía al individuo como factor aleatorio, al sexo y la colonia como factores fijos y

la masa corporal del ave como covariado. La profundidad de buceo se analizó de la misma manera, pero se incluyó la serie de buceo como un factor aleatorio adicional. Dado que se obtuvieron medidas repetidas por individuo se usó el modelo mixto usando las pruebas de Cuadrado Medio (MS) y Máxima Verosimilitud Residual (REML), en ambos casos se obtuvieron resultados similares.

En la temporada 2004 las proporciones (con la transformación arcoseno) de las principales especies de presas en la dieta (*Ophistonema libertate* y *Cetengraulis mysticetus*) se compararon mediante ANOVAS de dos vías, con la colonia y el sexo como factores independientes. En la temporada 2003 en ER, se comparó la proporción en el consumo de las presas principales entre sexos mediante pruebas t de Student. El tamaño de las presas regurgitadas se comparó mediante un ANOVA de dos vías, con la colonia y el sexo como factores independientes. Para evitar la pseudoreplicación debida a la desigualdad en el número de presas regurgitadas por los diferentes individuos, se usaron las medias individuales. Los valores que se muestran son la media ( $\pm$  SE).

#### **IV.4. RESULTADOS**

La duración de los viajes de forrajeo se correlacionó positivamente con la edad de la nidada ( $F_{1, 484} = 13.2$ ,  $P < 0.0001$ ;  $r = 0.16$ , Duración (h) =  $2.7019 + 0.171 * \text{Edad en semanas del pollo mayor}$ ), y estuvo influenciada por la colonia ( $F_{2, 469} = 65.46$ ,  $P < 0.01$ ) y mes ( $F_{1, 469} = 9.94$ ,  $P < 0.01$ ). Los viajes de forrajeo en FSI fueron más largos que en ER, y la duración se incrementó con el paso de los meses (Figura 10). Hubo una interacción significativa entre el tamaño de nidada y el sexo ( $F_{1, 469} = 3.93$ ,  $P < 0.05$ ): en los nidos con dos pollos los machos realizaron viajes más cortos que las hembras, mientras que en nidos con un pollo no hubo diferencias intersexuales (Figura 11).

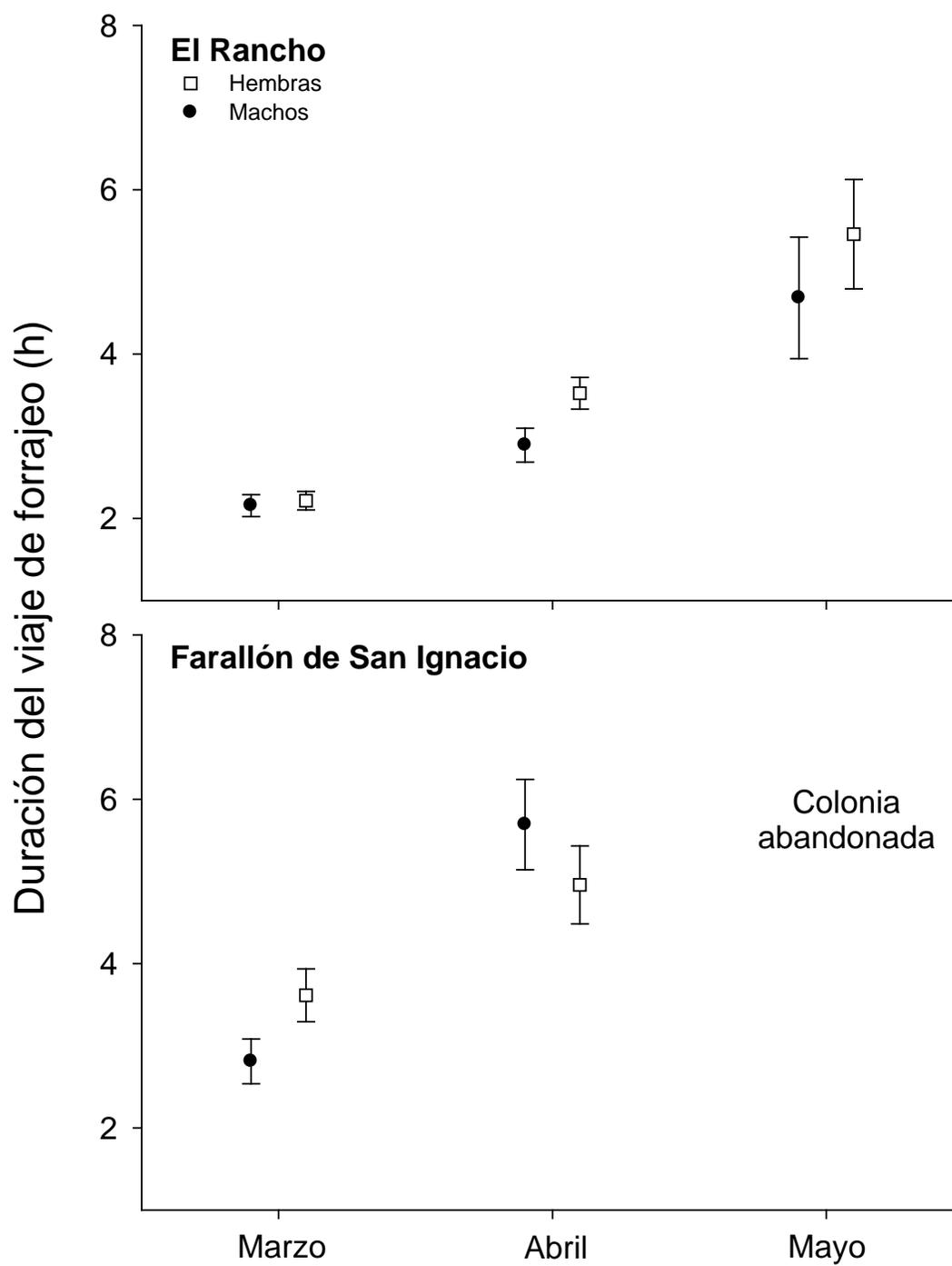


Figura 10. Duración de los viajes de forrajeo (Media  $\pm$  SE) de machos y hembras del bobo de patas azules (*Sula nebouxi*) en las colonias de El Rancho y Farallón de San Ignacio en la temporada 2004.

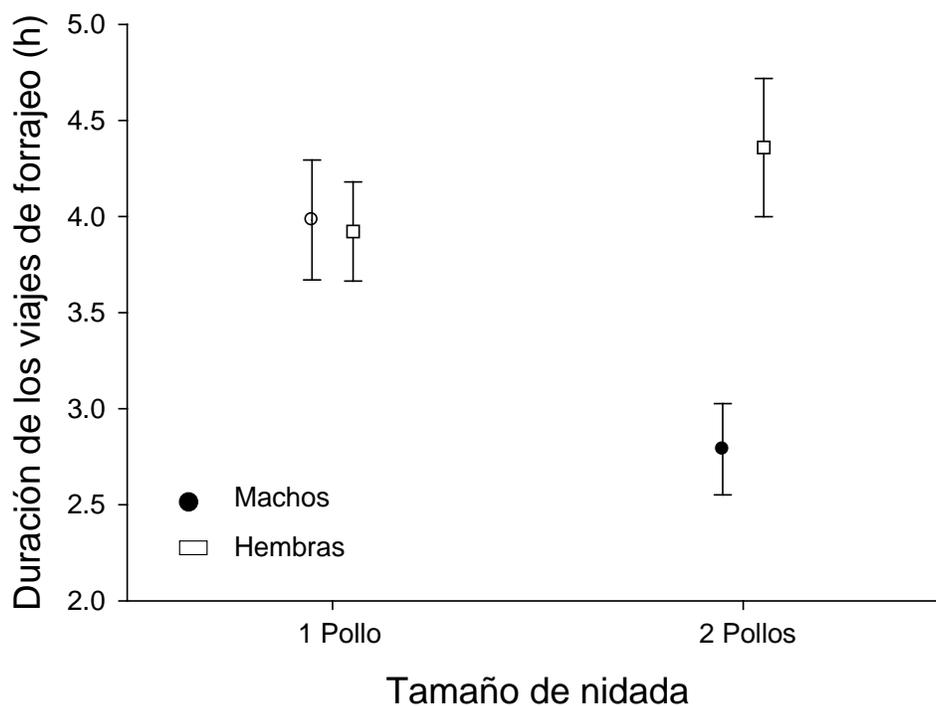


Figura 11. Duración de los viajes de forrajeo (Media  $\pm$  SE) de machos y hembras del bobo de patas azules (*Sula nebouxii*) considerando el tamaño de nidada en El Rancho y Farallón de San Ignacio durante la temporada 2004.

Los bobos de patas azules en FSI realizaron menos viajes de forrajeo por día que en ER ( $1.43 \pm 0.07$ ,  $n = 322$  vs.  $1.94 \pm 0.08$ ,  $n = 376$ ;  $F_{1, 690} = 71.7$ ,  $P < 0.001$ ). Ni el sexo, ni el mes influyeron en el número de viajes realizados por día ( $F_{1, 690} = 1.1$ ,  $P > 0.05$  y  $F_{1, 690} = 2.77$ ,  $P > 0.05$  respectivamente). Durante los viajes de forrajeo, no hubo diferencias intersexuales en la proporción que dedicaron los adultos al vuelo, a estar posados en el mar y a alimentarse ( $F_{1, 7} = 3.56$ ,  $P > 0.05$ ,  $F_{1, 7} = 2.93$ ,  $P > 0.05$ , y  $F_{1, 7} = 0.04$ ,  $P > 0.05$ , respectivamente). La proporción de tiempo en vuelo durante los viajes de forrajeo fue mayor en FSI que en ER ( $0.67 \pm 0.05$  vs.  $0.46 \pm 0.16$ ,  $F_{1, 7} = 6.05$ ,  $P < 0.05$ , Figura 12), pero no hubo diferencias significativas entre colonias en la proporción de tiempo que pasaron posados en el mar y alimentándose ( $F_{1, 7} = 0.01$ ,  $P > 0.05$ , and  $F_{1, 7} = 1.66$ ,  $P > 0.05$ , respectivamente, Figura 12).

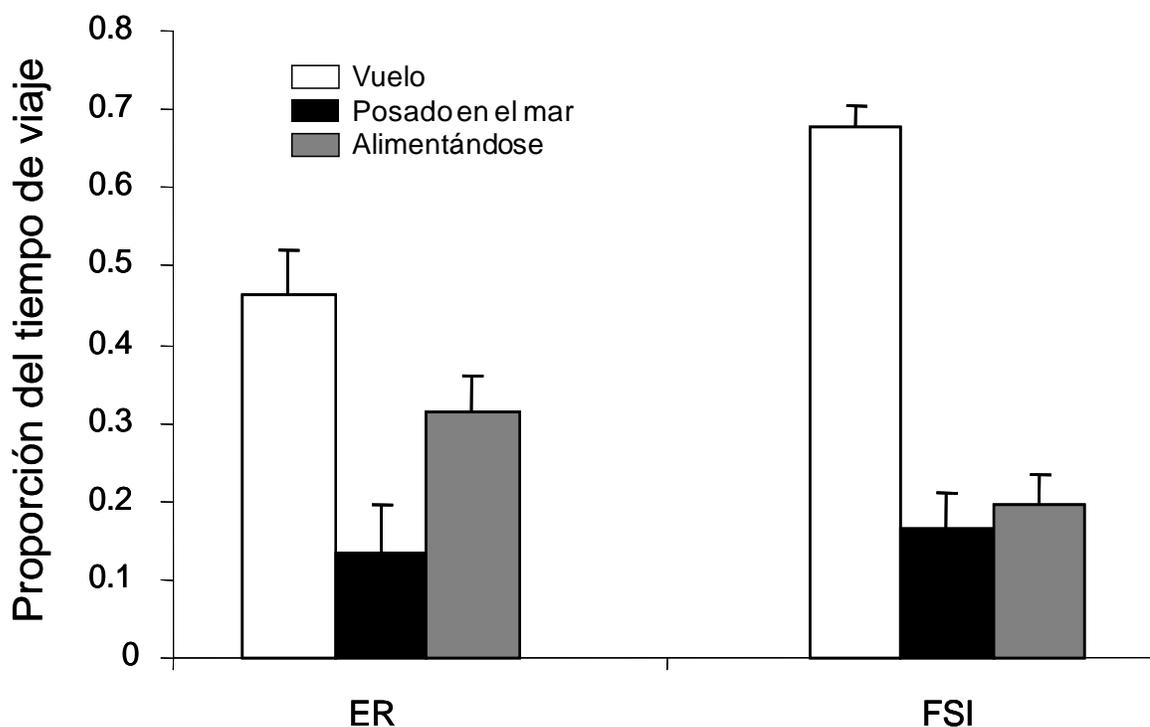


Figura 12. Proporción de tiempo dedicada a diferentes actividades durante los viajes de forrajeo (Media  $\pm$  SE) de individuos del bobo de patas azules en las colonias de El Rancho (ER) y Farallón de San Ignacio (FSI), Golfo de California. El patrón de actividades fue deducido de los datos de presión y temperatura obtenidos cada 1s con TDS's.

De acuerdo con los datos obtenidos de los tubos capilares, durante 2003 en ER, las hembras alcanzaron profundidades mayores que los machos durante las zambullidas de buceo (profundidad máxima,  $4.52 \pm 2.45$  m,  $n = 25$  vs.  $4.05 \pm 1.51$  m,  $n = 23$ , extremos: 11.34 m vs. 6.99 m;  $\chi^2_1 = 54.54$ ,  $P < 0.001$ , Figura 13). En 2004 no hubo una diferencia significativa entre sexos en la profundidad máxima de buceo ( $F_{1, 196} = 1.31$ ,  $P = 0.25$ ). Los machos alcanzaron profundidades similares en ER durante 2003 y 2004, pero las hembras alcanzaron profundidades ligeramente mayores en 2003 que en 2004 (Figura 13). En 2004, los bobos de patas azules alcanzaron profundidades máximas mayores en FSI que en ER (Fig. 3;  $F_{1, 247} = 10.9$ ,  $P < 0.001$ , Figura 13).

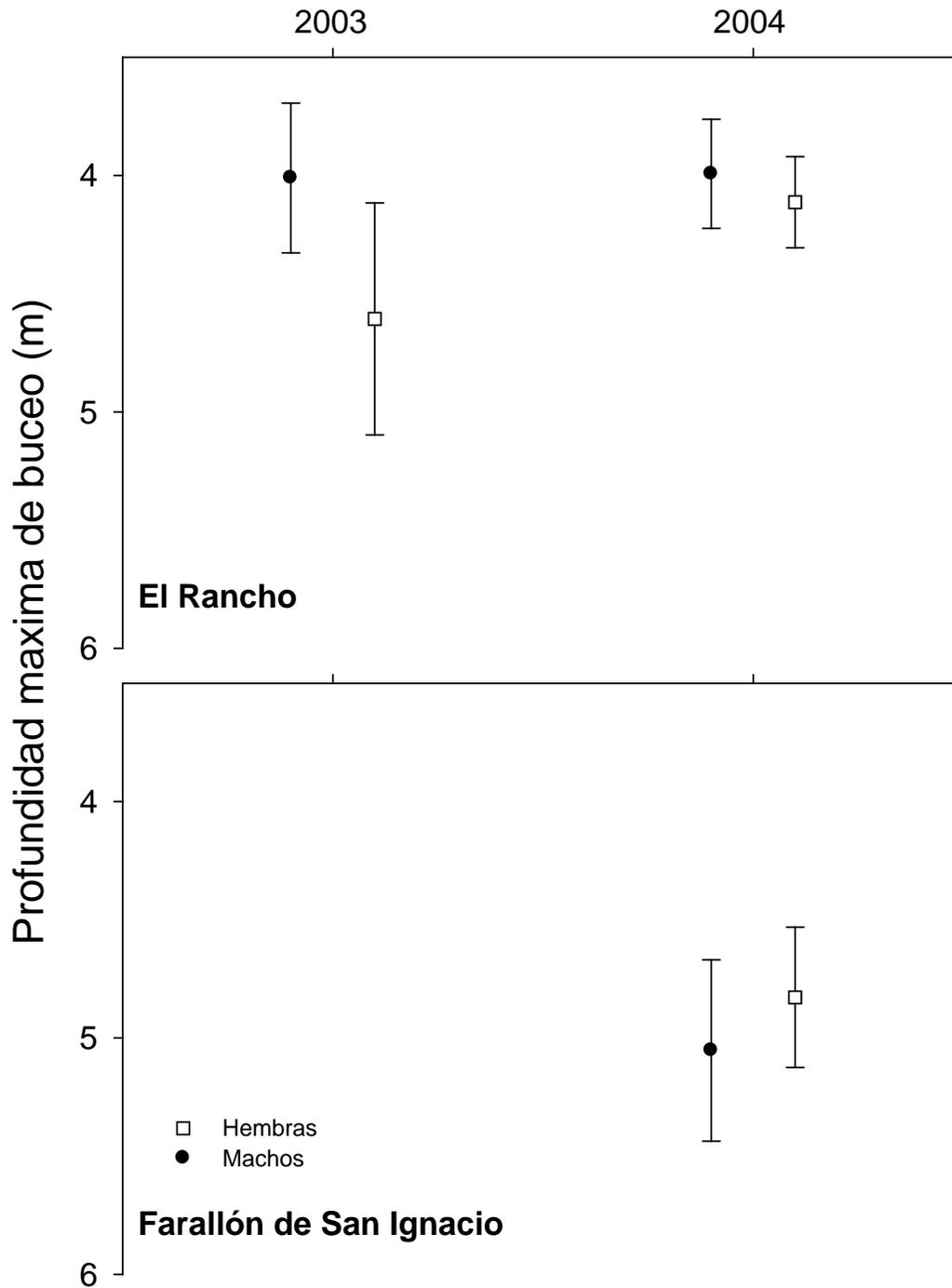


Figura 13. Profundidad máxima de buceo (Media  $\pm$  SE) de machos y hembras de bobo de patas azules (*Sula nebouxii*) en las colonias de El Rancho (2003 y 2004) y Farallón de San Ignacio (2004), Golfo de California.

La actividad de alimentación ocurrió durante el día, aunque algunas aves pasaron la noche fuera del nido. Durante los viajes de forrajeo las aves realizaron entre 7 y 128 buceos ( $62.8 \pm 10.84$ ). Mas del 99% de las zambullidas fueron parte de series de buceo y cada ave realizó entre una y seis series por viaje, comúnmente dos. Las series abarcaron entre 3 y 124 buceos ( $26.0 \pm 25.3$ ). La profundidad de cada buceo varió entre 0.3 y 13.8 m ( $2.7 \pm 1.7$ ,  $n = 1072$ ), y duró entre 1 y 19 s ( $3.7 \pm 1.3$ ).

Aunque la profundidad media de buceo fue mayor en FSI ( $3.12 \pm 1.56$ ) que en ER ( $2.55 \pm 1.77$ ) en 2005, esta diferencia no fue significativa ( $F_{1, 11} = 0.23$ ,  $P = 0.6$ ) debido a la amplia variabilidad en la profundidad de buceo dentro de individuos. Las hembras no tuvieron una profundidad de buceo mayor a la de los machos ( $2.8 \pm 2.0$  vs  $2.7 \pm 1.4$ ;  $F_{1, 11} = 0.57$ ,  $P = 0.46$ ). La profundidad de buceo solo se relacionó significativamente con el individuo ( $F_{11, 26} = 3.94$ ,  $P < 0.01$ ) y la serie de buceo específica ( $F_{28, 994} = 24.7$ ,  $P < 0.001$ ), ambos factores aleatorios relacionados entre sí. La tasa de buceo fue muy variable ( $20.6 \pm 19.5$ , rango: 3.5-59.0 buceos por hora de viaje de forrajeo) y no hubo diferencias significativas entre colonias ( $F_{1, 11} = 0.56$ ,  $P = 0.46$ ), ni sexos ( $F_{1, 11} = 0.003$ ,  $P = 0.9$ ). La masa corporal no se relacionó con la profundidad máxima de buceo ( $F_{1, 11} = 0.43$ ,  $P = 0.52$ ).

La dieta de los bobos de patas azules incluyó 16 especies de presas (Tabla V). Las más comunes en ambas colonias fueron la sardina crinuda (*Ophistonema libertate*) y la anchoveta chuchueco (*Cetengraulis mysticetus*). En la colonia de ER en 2003, no hubo diferencias entre machos y hembras en la proporción de sardina consumida (hembras  $0.73 \pm 0.08$ , machos  $0.37 \pm 0.18$ ,  $t_{36} = 1.94$ ,  $P = 0.06$ ), pero los machos capturaron una proporción mayor de anchoveta (hembras 0, machos  $0.5 \pm 0.18$ ,  $t_{36} = 5.3$ ,  $P < 0.001$ ). En 2004 no hubo diferencias intersexuales en la proporción de sardina y anchoveta capturadas (sardina: hembras  $0.21 \pm 0.04$ , machos  $0.28 \pm 0.06$ ,  $F_{1, 140} = 0.28$ ,  $P = 0.59$ ; anchoveta: hembras  $0.54 \pm 0.05$ , machos  $0.42 \pm 0.07$ ,  $F_{1, 140} = 0.74$ ,  $P = 0.38$ ), pero hubo diferencias entre colonias (sardina:  $F_{1, 140} = 10.37$ ,  $P = 0.001$ ; anchoveta:  $F_{1, 140} = 7.48$ ,  $P = 0.007$ ), en ER la

proporción de sardina en la dieta fue mayor y la de anchoveta menor que en FSI. En FSI los bobos consumieron una mayor variedad de presas que en ER (Tabla V). Las presas capturadas tuvieron tamaño similar en ambas colonias ( $F_{1, 101} = 1.66$ ,  $P = 0.19$ ), pero las hembras capturaron peces más grandes que los machos (hembras  $160 \pm 4.2$  mm, machos  $145 \pm 5.1$  mm,  $F_{1, 101} = 5.02$ ,  $P = 0.02$ ).

Tabla V. Porcentaje de ocurrencia de presas en los regurgitados de bobos de patas azules en 2003 en El Rancho (ER), y en 2004 en ER y Farallón de San Ignacio (FSI), Golfo de California.

Especies de las presas	2003 El Rancho		2004	
	Hembra (n=29)	Macho (n=8)	ER (n=91)	FSI (n=80)
<i>Cetengraulis mysticetus</i>	0	50.0	45.0	55.0
<i>Opisthonema libértate</i>	73.3	37.5	35.2	10.0
<i>Anchoa</i> sp.	3.3	0	7.7	3.7
<i>Decapterus macarellus</i>	0	0	11.0	1.2
<i>Decapterus macrosoma</i>	0	0	3.3	6.2
<i>Scomber australasicus</i>	0	0	1.1	7.5
<i>Engraulis mordax</i>	0	0	0	6.2
<i>Fodiator acutus</i>	0	0	0	6.2
<i>Fistularia corneta</i>	0	0	0	5
<i>Hirundichthys rondeletii</i>	0	0	0	5
<i>Lile stolifera</i>	0	0	3.3	0
<i>Selar crumenophtalmus</i>	13.3	0	1.1	1.2
<i>Benthoosema</i> sp.	0	0	0	1.2
<i>Hemiramphus saltador</i>	3.3	12.5	0	1.2
<i>Albula vulpes</i>	3.3	0	0	0
<i>Sphyraena</i> sp.	3.3	0	1.1	0
Indeterminado	0	0	1.1	1.2
Total de taxa	6	3	9	13

## IV.5. DISCUSIÓN

Hubo diferencias consistentes entre colonias, mes de observación y edad de la nidada en la ecología de forrajeo del bobo de patas azules. Las diferencias intersexuales se detectaron de manera intermitente y parecen relacionadas a situaciones de alto desgaste para los adultos, tales como disponibilidad de alimento baja o nidadas grandes (Tabla VI).

Tabla VI. Predicciones derivadas de las hipótesis de competencia intersexual y divergencia de nicho de alimentación como medio para explicar el dimorfismo de talla inverso en la familia Sulidae y los resultados de obtenidos en dos colonias de el Golfo de California. ER= El Rancho, FSI= Farallón de San Ignacio. \* Se predice correlación con la masa corporal, <sup>1</sup> solo en nidadas de dos pollos.

Variable	Predicción	ER			FSI	
		2003	2004	2005	2004	2005
Duración del viaje de forrajeo	M>F *	M=F	M<F <sup>1</sup>	---	M<F <sup>1</sup>	---
Profundidad de buceo máxima	M<F	M<F	M=F	---	M=F	---
Profundidad de buceo media	M<F	---	---	M=F	---	M=F
Proporción del viaje volando	M>F *	---	---	M=F	---	M=F
Proporción del viaje alimentandose	M<F *	---	---	M=F	---	M=F
Tasa de buceo	M<F *	---	---	M=F	---	M=F
Dieta	M≠F	M≠F	M=F	---	M=F	---
Tamaño de las presas	M<F	M=F	M<F	---	M<F	---

El buceo en series, tanto la profundidad como el patrón de buceo, y la composición de la dieta reflejan la preferencia del bobo de patas azules por especies formadoras de cardúmenes, de manera similar a lo reportado para el bobo de patas rojas (*Sula sula*) y el Alcatraz norteño (*S. bassanus*; Le Corre 1997, Garthe et al. 2000). La continuidad en los buceos y la uniformidad en la profundidad en cada serie indican que una vez que se localiza un cardumen, este es explotado repetidamente. El extremo fue un individuo que realizó más de 120 buceos a una profundidad relativamente uniforme en menos de dos horas.

Los adultos de bobos de patas azules forrajean hasta obtener cierto volumen de presas (Anderson y Ricklefs 1992). Cuando el alimento escasea dedican más tiempo al forrajeo (Nelson 1978) y obtienen presas más pequeñas (Anderson 1989). En ER, los viajes de forrajeo fueron más cortos, en cada viaje la proporción de tiempo en vuelo (i.e. búsqueda) fue menor, la profundidad máxima de buceo fue más somera y la dieta incluyó menos especies que en FSI. Este patrón indica que en ER hubo mayor disponibilidad de alimento cerca de la colonia que en FSI.

En ambas colonias hubo un patrón estacional claro: al avanzar la temporada y los pollos ser mayores, los viajes de forrajeo se hacen progresivamente más largos. Este patrón estacional puede ser explicado por varios factores, además del incremento en la demanda de alimento por parte de los pollos. Es posible que la disponibilidad de presas cerca de la colonia disminuya por la depredación continua de los bobos (Cairns 1992, Kitaysky et al. 2000, Litzow y Piatt 2003), o debido a los patrones migratorios de los peces pelágicos menores (Hammann et al. 1988). Así, los adultos incrementan gradualmente el tiempo forrajeando y/o se ven obligados a forrajear más lejos de la colonia (e.g. Le Corre 1997, Barrett y Furness 1990). En FSI, el incremento en el esfuerzo de forrajeo eventualmente limitó el éxito reproductivo. Los viajes de forrajeo con una duración mayor a 5 h no fueron rentables para la crianza de pollos, ya sea por que los adultos dejan de proporcionar protección o porque la tasa de suministro de alimento está por debajo de las necesidades de los pollos.

Las diferencias intersexuales detectadas sugieren que bajo ciertas circunstancias ocurre una separación de nichos de alimentación. Tal segregación puede resultar de limitaciones durante el buceo (Barrett y Furness 1990), y en el caso del bobo de patas azules, las hembras pueden acceder a presas a una mayor profundidad que los machos (Zavalaga et al. 2007). Sin embargo los resultados muestran que las diferencias en el buceo en 2003 no fueron debidas a una limitación física por parte de los machos pues en 2004 bucearon a una profundidad similar que las hembras en la colonia de FSI, alcanzando profundidades mayores que las hembras de ER en 2003.

Las diferencias entre sexos detectadas parecen ligadas a las variaciones interanuales en la disponibilidad de presas. Las principales diferencias ocurrieron durante la temporada 2003 en ER, coincidiendo con condiciones El Niño. Parece que cuando el alimento es abundante (2004 and 2005), las diferencias intersexuales en la ecología de forrajeo y dieta son muy tenues o nulas, pero cuando la disponibilidad de alimento decrece las diferencias entre sexos se vuelven evidentes. Un ejemplo clásico de la influencia ambiental sobre la separación de nichos entre sexos es el de los pinzones de Darwin, donde las diferencias en el tamaño del pico dentro e incluso entre especies tienen relativamente poco efecto en la dieta y el éxito reproductivo en años con alimento abundante, pero en años de poca disponibilidad de alimento el tamaño del pico implica impactos importantes en su sobrevivencia y reproducción (Abott et al. 1977, Boag y Grant 1981, Grant y Grant 1987, Gibbs y Grant 1987).

Se ha documentado que muchas especies de aves marinas exhiben cambios interanuales en el comportamiento de forrajeo y en la composición de la dieta debidos a variaciones en la disponibilidad de presas (Montevecchi 1994, Litzow y Piatt 2003). Sin embargo, los efectos de esas variaciones en cada sexo y su relación con el dimorfismo sexual han sido poco explorados. Un estudio con resultados concordantes con los observados en este trabajo se realizó con el cormorán japonés (*Phalacrocorax capillatus*). Cuando las presas epipelágicas fueron abundantes no hubo diferencias entre sexos en dieta ni en comportamiento

de forrajeo, pero en un año con menor disponibilidad de alimento los machos (el sexo más grande) bucearon más tiempo, se alejaron más de la colonia y capturaron presas mayores que las hembras (Ishikawa y Watanuki 2002).

Durante 2004 la única diferencia entre sexos ocurrió en nidadas de dos pollos. Este resultado sugiere que cuando los padres tienen una alta demanda de alimento diversifican sus estrategias de forrajeo, o bien que los padres con diferencias en su estrategia de forrajeo fueron más exitosos en la crianza de pollos, especialmente al considerar que el éxito de crianza promedio en un año “bueno” es de poco más de un volantón por nido (capítulo 1).

Es posible que no se encontraran diferencias por los métodos utilizados en este estudio. Por ejemplo, a pesar de que en el bobo de patas rojas no hubo diferencias entre sexos en la composición de la dieta y en la duración del viaje, las hembras tienen áreas de forrajeo mayores a las de los machos, y se alimentan en el borde del área de forrajeo más que a lo largo del viaje, como hacen los machos (Weimerskirch et al. 2006).

Hasta ahora, los estudios que trataban de ligar la ecología de forrajeo con el dimorfismo en tamaño de la familia Sulidae no consideraban que la mayoría de las especies en la familia viven bajo regímenes ambientales variables. Se han supuesto predicciones “fijas”, que han sido evaluadas en tiempos muy cortos y en solo una colonia, considerando que el patrón encontrado podía aplicarse a la especie bajo cualquier circunstancia. Entonces, los resultados han sido contradictorios (Gilardi 1992, Lewis et al. 2002, Lewis et al. 2005, Weimerskirch et al. 2006, Zavalaga et al. 2007) y las hipótesis no han sido clarificadas. Como lo muestran los resultados, la respuesta de las aves es variable y la búsqueda de patrones fijos puede llevar a confusiones e interpretaciones erróneas.

Los resultados de este estudio indican que las condiciones ambientales promueven ajustes de comportamiento por parte de los bobos de patas azules. El hecho de que las diferencias entre sexos sean evidentes solo bajo escenarios de alto desgaste indica que el ambiente ejerce presión sobre la expresión del comportamiento y que las diferencias observadas no son solo un

producto incidental de otro mecanismo. De acuerdo con los resultados, cuando la disponibilidad de alimento es baja, el nicho de forrajeo de machos y hembras diverge y esto potencialmente resulta en mas alimento acarreado para los pollos. Así, una hipótesis viable es que el dimorfismo de tamaño permite la diversificación en el forrajeo y esto facilita un suministro de alimento más regular a las crías, pues esta estrategia incrementaría la probabilidad de que al menos uno de los padres sea capaz de capturar alimento para los pollos bajo una gama amplia de condiciones ambientales.

## **Capítulo V. Evaluación de las ventajas de fecundidad y la agilidad aérea como mecanismos causantes del dimorfismo de talla en el bobo de patas azules (*Sula nebouxi*) y en la familia Sulidae.**

---

### **V.1. RESUMEN**

Se ha sugerido que para varios grupos de animales, la selección sexual puede generar el dimorfismo de talla. En algunos linajes de aves, la existencia de un patrón característico de alometría entre sexos (regla de Rensch) se ha relacionado con mecanismos de selección sexual específicos. Se ha sugerido que el dimorfismo podría estar relacionado a una presión selectiva a favor de mayor fertilidad en hembras más grandes o de machos pequeños que sean ágiles en las exhibiciones de cortejo. Se evaluó si hay evidencia que concuerde con estas hipótesis en la familia Sulidae considerando dos niveles: a nivel específico, mediante el monitoreo reproductivo del bobo de patas azules (*Sula nebouxi*), y a nivel familia, con análisis que consideraron la filogenia de los Sulidae. En el bobo de patas azules se realizó: 1) una búsqueda de evidencia de apareamiento selectivo, y 2) la evaluación de la relación del tamaño corporal de las hembras del bobo de patas azules con medidas de desempeño reproductivo (fecha y tamaño de puesta, volumen del huevo, éxito de eclosión y de volantón). A nivel familia se realizó: 1) un análisis de correlación con contrastes filogenéticos independientes entre el tamaño de la hembra y medidas de fecundidad (tamaño de puesta y tamaño de nidada), 2) un análisis de correlación con los contrastes independientes del grado de dimorfismo y la cantidad de exhibiciones aéreas, y 3) una evaluación de la razón de alometría entre sexos. No hubo evidencia de apareamiento selectivo. Las hembras con tamaño corporal mayor no tuvieron un éxito de crianza superior considerando los dos niveles. Hubo una correlación filogenética entre el grado de dimorfismo y la variedad de exhibiciones aéreas. El patrón de alometría entre especies fue concordante con la regla de Rensch. La evidencia obtenida es

consistente con la hipótesis de que el origen y desarrollo del dimorfismo de talla en la familia Sulidae fue ocasionado por selección sexual, específicamente por la selección de machos pequeños y ágiles en las exhibiciones aéreas de cortejo..

## V.2. INTRODUCCION

Las diferencias en el tamaño corporal entre hembras y machos de aves se han atribuido frecuentemente a procesos de selección sexual. Mediante la competencia por pareja o por oportunidades de apareamiento, puede ocasionar una presión selectiva sobre el tamaño de alguno de los sexos (Hendrick y Temeless 1989, Andersson 1994). La selección por tamaño durante la elección de pareja puede ocasionar el dimorfismo en la talla si el éxito reproductivo se relaciona con el tamaño corporal (Payne 1984, Webster 1992, Owens y Hartley 1998, Sandercook, 2001).

Los mecanismos de selección sexual son variados, pues las causas que generan la competencia intrasexual dependen del sistema de cortejo y apareamiento, la proporción de sexos y el método de selección de pareja, entre otros (Andersson e Iwasa 1994). Se han propuesto dos mecanismos para explicar que las hembras tengan el tamaño corporal mayor (dimorfismo de talla inverso): la selección por fecundidad y la selección por agilidad aérea. En el primer mecanismo, los machos seleccionan hembras con tamaño corporal mayor para adquirir ventajas de crianza, el segundo mecanismo plantea que las hembras eligen machos pequeños porque muestran mayor agilidad en las exhibiciones aéreas de cortejo, lo cual se interpreta como indicativo de la calidad del individuo en términos de potencial de éxito reproductivo.

Con respecto a la selección de tamaño por fecundidad, se ha sugerido que el tamaño corporal óptimo puede diferir entre sexos si las hembras más grandes tienen un éxito reproductivo mayor. Estudios en otros taxa (arañas, insectos, peces y ranas) han mostrado una relación positiva entre el tamaño corporal de la hembra y su fecundidad (Shine 1979, Head 1995, Prenter et al. 1999). El éxito reproductivo de un macho puede ser más alto si las hembras más grandes tienen una capacidad mayor para producir más huevos o de mejor calidad (huevos mas grandes), lo cual supuestamente favorece la supervivencia de las crías (Wiewandt 1982, Horěk 1993, Andersson 1994, Sandercook 1998). Esto ocasiona que los

machos muestren una preferencia por aparearse con hembras de tamaño mayor (Sandercock 1998, 2001).

Por su parte, la selección sexual puede direccionar el tamaño corporal de los machos dependiendo de si la competencia ocurre en el suelo o en el aire (Payne 1984, Jehl y Murray 1986, Figuerola 1999, Székely et al. 2004). Por ejemplo, se espera que la selección sexual favorezca un tamaño corporal pequeño en los machos en especies en las cuales estos practican exhibiciones aéreas durante el cortejo (Andersson y Norberg 1981, Hakkarainen et al. 1996, Blomqvist et al. 1997, Székely et al. 2000), En contraste, si los machos defienden un recurso o realizan exhibiciones o peleas sobre tierra, entonces un tamaño mayor implicaría una ventaja (Clutton-Brock et al. 1982, Anderson y Fedak 1985, Lindenfors y Tullberg 1998, Székely et al. 2000, Palacios 2001, Lindenfors et al. 2003).

Un indicador indirecto de la ocurrencia de selección sexual de machos por las hembras es cuando la dirección y magnitud del dimorfismo en las especies de un linaje se apega a lo que se denomina como la “regla de Rensch”. Esta predice que la relación entre el tamaño del macho y el grado de dimorfismo depende de cual sexo exhibe mayor tamaño. En linajes donde las hembras son mayores, las especies con machos más grandes tienen un grado de dimorfismo menor; mientras que en linajes donde el macho es el sexo mayor, las especies con machos mas grandes exhiben un grado de dimorfismo mayor (Székely et al. 2004, Raihani et al. 2006, Dale et al. 2007).

En las aves de la familia Sulidae, la formación de la pareja consta de rituales complejos de cortejo y apareamiento que incluyen exhibiciones aéreas y terrestres (Nelson, 1978). El cortejo se ha interpretado como un intercambio de señales que permite evaluar la calidad de los individuos y realizar una selección de pareja de manera no aleatoria. A pesar de que el comportamiento de cortejo ha sido descrito desde hace tiempo para la familia Sulidae, las explicaciones de cómo operan estas señales solo se han explorado recientemente y principalmente con base en ornamentos. En el bobo de patas azules, el color azul de la piel en las patas parece ser una señal honesta del estado corporal o de la calidad del macho

(Torres y Velando, 2003; Torres y Velando, 2005; Velando *et al.*, 2005). Los machos con patas más azules y más brillantes son más atractivos (Torres y Velando 2003), aunque también hay evidencia de que las hembras son seleccionadas con base en este ornamento (Torres y Velando, 2005). En el bobo café (*S. leucogaster*) la extensión del dimorfismo en la coloración del plumaje de los machos se ha relacionado positivamente con la cantidad de pollos criados exitosamente a la edad de volantón (Tershy y Croll, 2000).

Para la familia Sulidae, no hay trabajos previos que evalúen si es que hay evidencia de que el dimorfismo en el tamaño corporal es consistente con la selección sexual. En otros grupos de aves, las estructuras corporales de mayor tamaño otorgan un mayor atractivo para el sexo opuesto, de manera que se obtienen ventajas durante la elección de pareja (Price 1984). En este capítulo, se evalúa la presencia de evidencia que sea consistente con la hipótesis de selección por fecundidad de la hembra o con la hipótesis de agilidad aérea del macho en la familia Sulidae. Para evaluar la primera hipótesis, se usaron datos obtenidos en dos colonias del Golfo de California durante las temporadas reproductivas 2006 y 2007. Si hay selección de hembras grandes por su fecundidad mayor, se espera: 1) Una relación positiva entre el tamaño corporal y la fecha de puesta de los huevos y/o con las medidas de éxito reproductivo en el bobo de patas azules, y 2) un gradiente de fecundidad relacionado con el tamaño corporal de cada especie dentro de la familia Sulidae. Si hay selección por agilidad aérea: 1) el patrón de dimorfismo se apegara a la regla de Rensch, y 2) habrá una correlación filogenética entre el grado de dimorfismo y la variedad (número de tipos) de exhibiciones aéreas desplegadas por los machos durante el cortejo.

## **V.3. MÉTODOS**

### **V.3.1. Trabajo de campo**

Al inicio de la temporada 2006 se marcaron 100 nidos de bobo de patas azules en cada una de las dos colonias. Se capturó a los adultos que atendían estos nidos: 156 individuos (76 parejas) en Farallón de San Ignacio (FSI) y 177

individuos (85 parejas) en El Rancho (ER). Se les midió la longitud del culmen, la ulna y el tarso. Cada individuo se marcó con un código de colores individual empleando anillos colocados en los tarsos. Las mismas parejas se monitorearon durante las temporadas 2006 y 2007, registrándose el número de huevos puestos en cada nido, su fecha de puesta, su volumen (calculado por medio de su largo y ancho), el número de huevos que eclosionó y el número de pollos que alcanzaron la edad de vuelo.

### **V.3.2. Análisis de datos**

Para evaluar si existió un apareamiento selectivo relacionado al tamaño corporal, se evaluó el grado de correlación entre el tamaño corporal de los miembros de las parejas marcadas. Como medida de tamaño corporal se utilizaron puntajes unifactoriales (PC1) derivados de un análisis de componentes principales. Esto permitió integrar las tres medidas corporales, eliminando la covarianza entre ellas. Para ambos sexos el PC1 conjuntó una fracción considerable de la varianza de los datos (64% en machos y 58% en hembras) y se correlacionó de manera negativa con las tres variables. Además, en las parejas establecidas y en 150 emparejamientos al azar se calculó el índice de dimorfismo de Storer ( $\text{dimorfismo} = 100[(Y - X) \times ((Y + X) \times 0.5)^{-1}]$ ) de cada estructura corporal y se comparó el dimorfismo entre grupos (parejas establecidas vs. emparejamientos aleatorios) mediante pruebas de t.

Para evaluar si el tamaño corporal de las hembras del bobo de patas azules proporcionó alguna ventaja en la reproducción, se evaluó si hubo una relación lineal entre el tamaño corporal de la hembra (valores PC1) y la fecha de puesta o los distintos componentes de éxito reproductivo: volumen del primer huevo y número de huevos, éxito de eclosión y éxito a volantón. Se analizaron los datos de cada año por separado para cada colonia.

Considerando la filogenia de la familia Sulidae, se exploró: 1) si había una correlación entre el tamaño de la hembra de cada especie y su fecundidad (usando el tamaño de puesta y de nidada como descriptores de la fecundidad) y 2)

si había una correlación entre el grado de dimorfismo y el uso de exhibiciones aéreas. Se utilizaron sendos análisis de contrastes independientes (Felsenstein 1985) con positivización de contrastes (Garland et al. 1992). Este análisis incorpora en su operación el hecho de que las especies con relaciones cercanas comparten más historia evolutiva y tienen menos tiempo de divergencia; se espera que la similitud de rasgos sea mayor entre especies más cercanas evolutivamente al compararla con especies menos relacionadas. La filogenia es usada para especificar la varianza y covarianza entre especies bajo la suposición de un modelo de evolución Browniano, de manera que se controla la no-independencia debida a las relaciones filogenéticas entre especies. La matriz de datos incluyó valores derivados del índice de dimorfismo ( $\log_{10}$  del promedio de la masa corporal del macho -  $\log_{10}$  del promedio de la masa corporal de la hembra) que fueron calculados a partir de datos publicados previamente para especies de la familia (Nelson 1978, Schreiber et al. 1996, Schreiber y Norton 2000, Mowbray 2002, Grace y Anderson 2009). Los datos de las exhibiciones aéreas se obtuvieron de Nelson (1978) y se elaboró una tabla asignando puntajes en función de la cantidad de exhibiciones. Por cada tipo de exhibición realizada se asignó un punto, pero cuando una especie realizaba cierta exhibición pero de manera más compleja o elaborada que el resto se le adicionó un valor de 0.5. Como control filogenético se utilizó el árbol y la longitud de las ramas propuestos por Friesen y Anderson (1997) y modificados por Friesen et al. (2002) con base en haplotipos de citocromo-b. El análisis se realizó usando el programa Mesquite versión 2.6 (Maddison y Maddison 2009).

Para evaluar si la familia Sulidae sigue el patrón predicho por la regla de Rensch, se realizó una transformación logarítmica de las masas corporales promedio de machos y hembras de las especies de la familia, y se calcularon los contrastes independientes (Felsenstein 1985). Se realizó una regresión de ejes mayores entre los contrastes de las hembras y de los machos y se realizó una prueba t comparando los contrastes de hembras y machos (Abouheif y Fairbairn

1997). En estos contrastes, una pendientes  $< 1$  indica alometría consistente con la regla de Rensch (Abouheif y Fairbairn 1997).

## V.4. RESULTADOS

### V.4.1. Apareamiento selectivo

No se detectó evidencia de apareamiento selectivo. La correlación entre los PC1 (indicador de tamaño corporal) de los miembros de una pareja no fue significativa ( $F_{1, 162} = 0.64$ ,  $P = 0.42$ ,  $r = 0.06$ , Figura 14). El grado de dimorfismo en las diferentes estructuras corporales tampoco fue diferente entre parejas establecidas e individuos emparejados aleatoriamente (Culmen:  $t_{312} = 0.73$ ,  $P = 0.46$ , Tarso:  $t_{312} = 0.22$ ,  $P = 0.82$ , Ulna:  $t_{312} = 0.73$ ,  $P = 0.46$ , Figura 15).

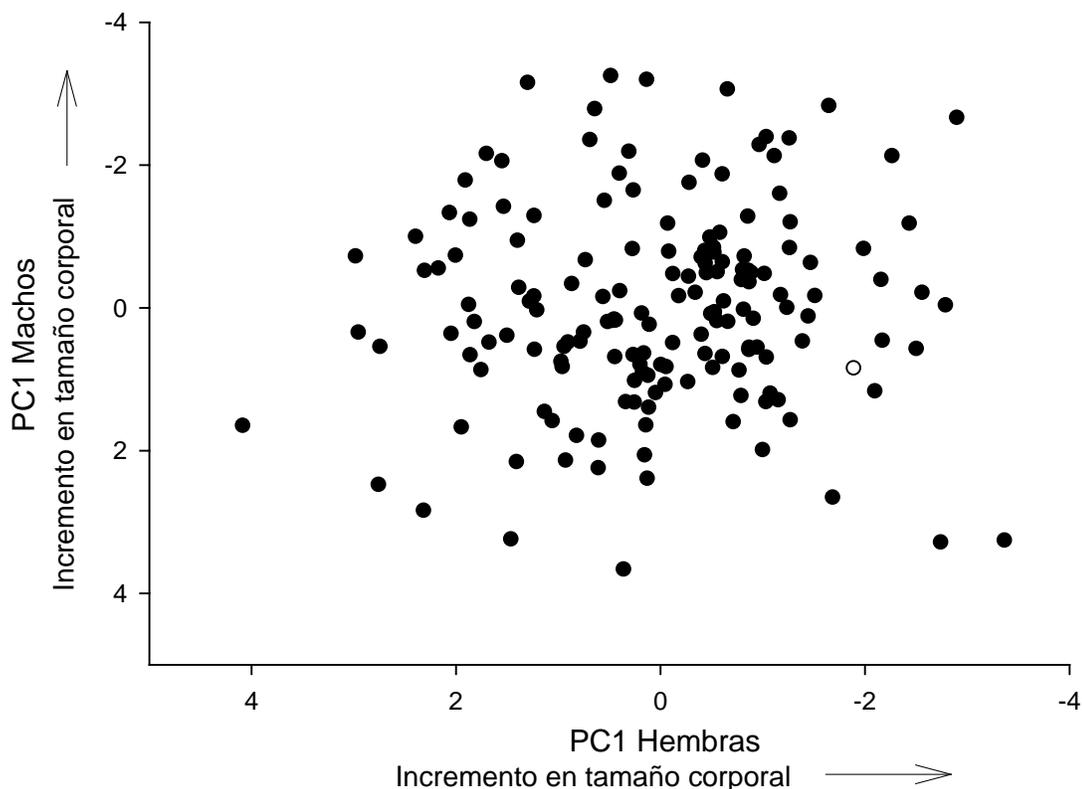


Figura 14. Relación entre el tamaño corporal de hembras y machos (usando PC1) en las parejas monitoreadas en las islas El Rancho y Farallón de San Ignacio. No hubo una relación significativa.

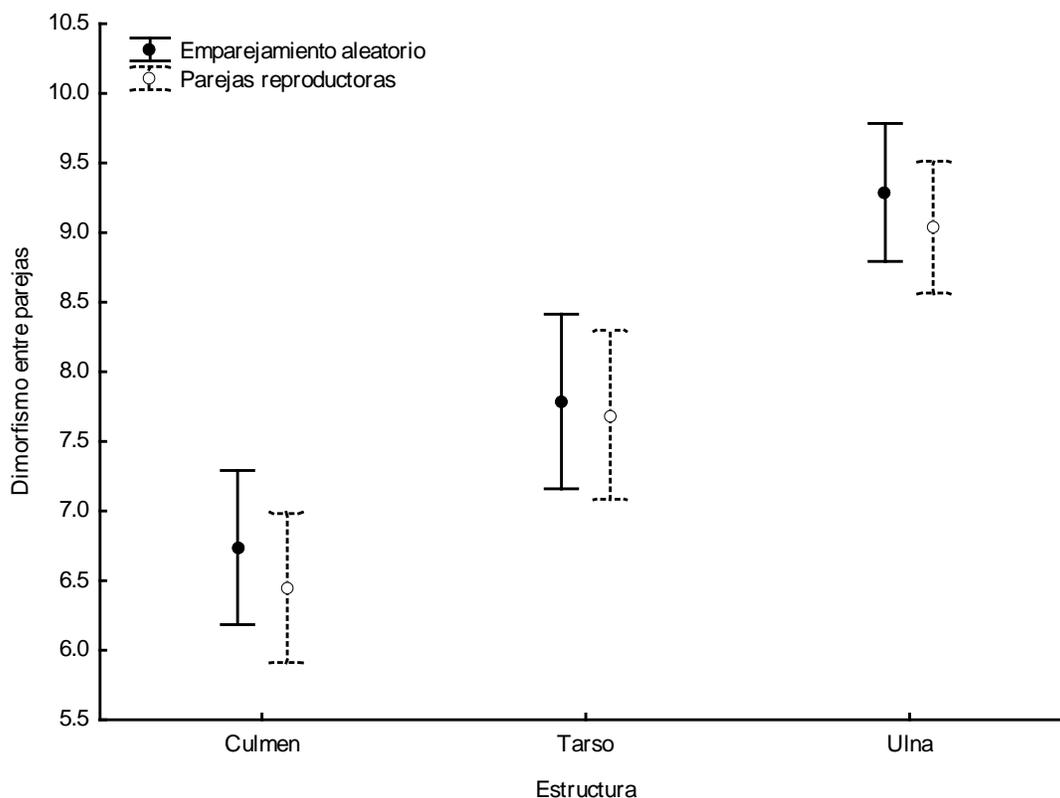


Figura 15. Dimorfismo promedio (índice de Storer =  $100[(Y - X) \times ((Y + X) \times 0.5)^{-1}] \pm$  IC 95% en las diferentes estructuras corporales medidas. Se compara entre los miembros de parejas establecidas e individuos emparejados al azar.

#### V.4.2. Ventajas de fertilidad

No se detectó una relación significativa entre el tamaño corporal de la hembra y la fecha de puesta en 2006 ( $F_{1, 159} = 0.34$ ,  $P = 0.55$ ) ni en 2007 ( $F_{1,80} = 0.10$ ,  $P = 0.74$ , Figura 16). El tamaño corporal de la hembra y el volumen del huevo no estuvieron correlacionados, exceptuando las hembras de la colonia de FSI en la temporada 2007, para las cuales hubo una relación significativa (Volumen del huevo (ml) =  $56.1593 - 1.5413 \times$  tamaño corporal (PC1),  $r^2 = 0.11$ ,  $F_{1,38} = 4.53$ ,  $P = 0.03$ , Figura 17).

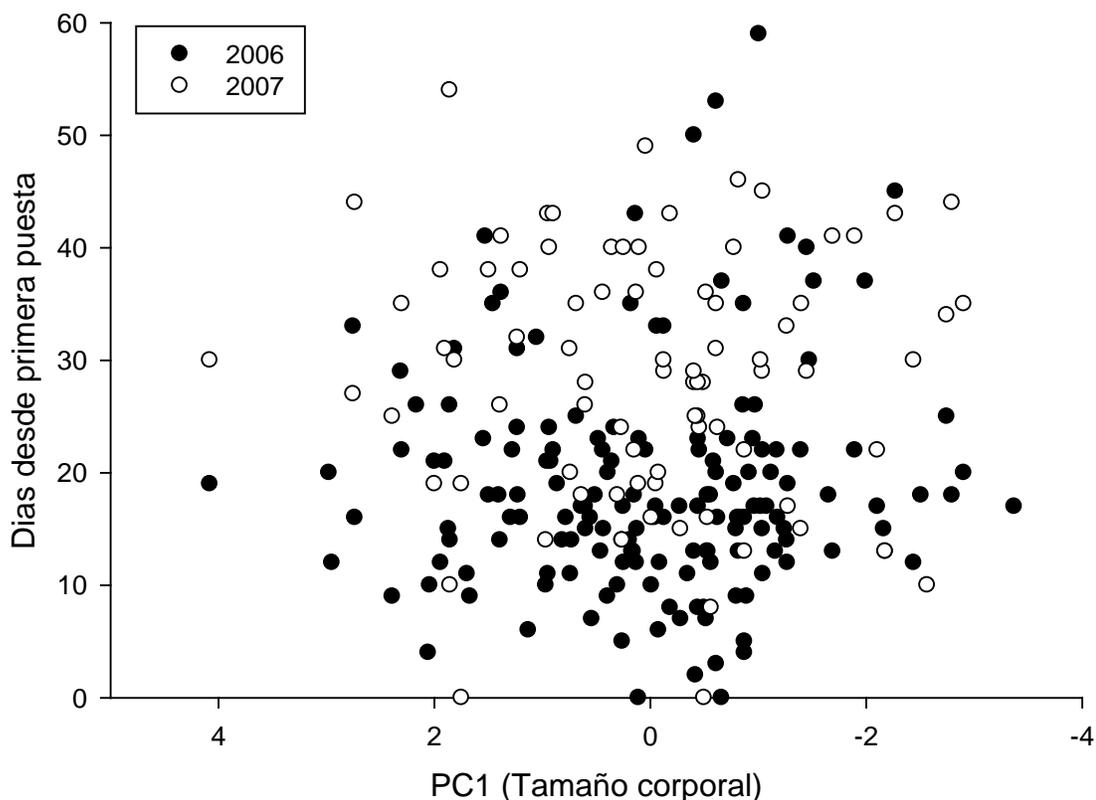


Figura 16. Relación entre el tamaño corporal de las hembras del bobo de patas azules (*Sula nebouxii*) y la fecha de puesta de los huevos en las temporadas reproductivas 2006 y 2007 en ambas islas. La relación no fue significativa en ambos años.

No hubo una relación consistente entre el tamaño corporal de la hembra y el número de huevos que puso durante la temporada. En ER-2006 se detectó una relación significativa entre estas dos variables (No. de huevos =  $2.291 - 0.0877 \cdot \text{tamaño corporal (PC1)}$ ,  $r^2 = 0.05$ ,  $F_{1,78} = 2.12$ ,  $P = 0.03$ , Figura 18). Sin embargo, el tamaño corporal de la hembra no se relacionó de manera significativa con el éxito reproductivo en ninguna colonia o año (Figura 19).

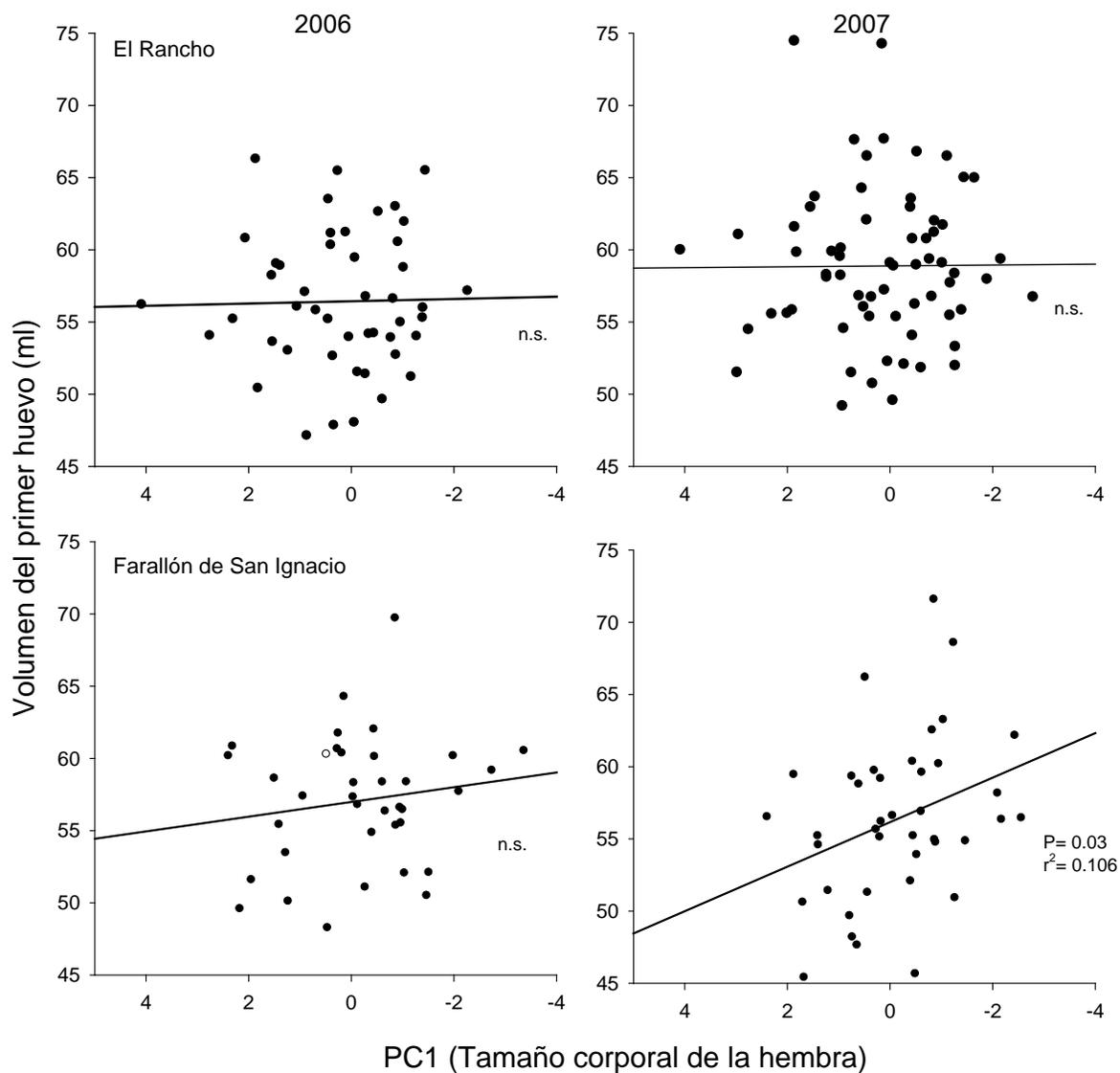


Figura 17. Ajustes de correlación entre el tamaño corporal de la hembra y el volumen de su primer huevo de la temporada medidos en ER y FSI, durante las temporadas reproductivas 2006 y 2007. Se muestra el coeficiente de correlación y el valor P cuando la relación fue significativa.

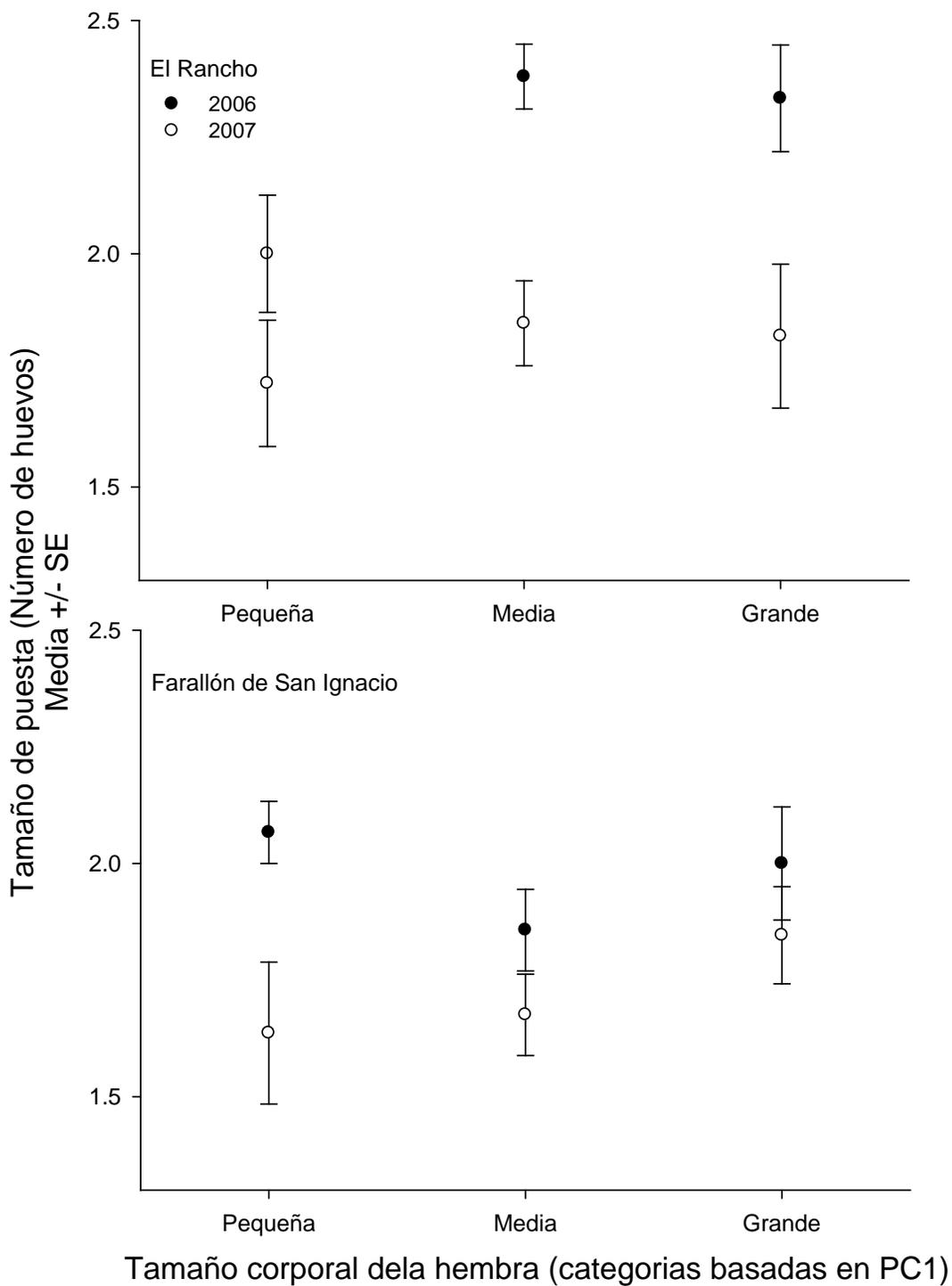


Figura 18. Número de huevos promedio  $\pm$  SE en función del tamaño corporal. El tamaño está agrupado en tres categorías dependiendo del valor PC1 (<-1 grandes, -1 a +1 media, > +1 chicas).

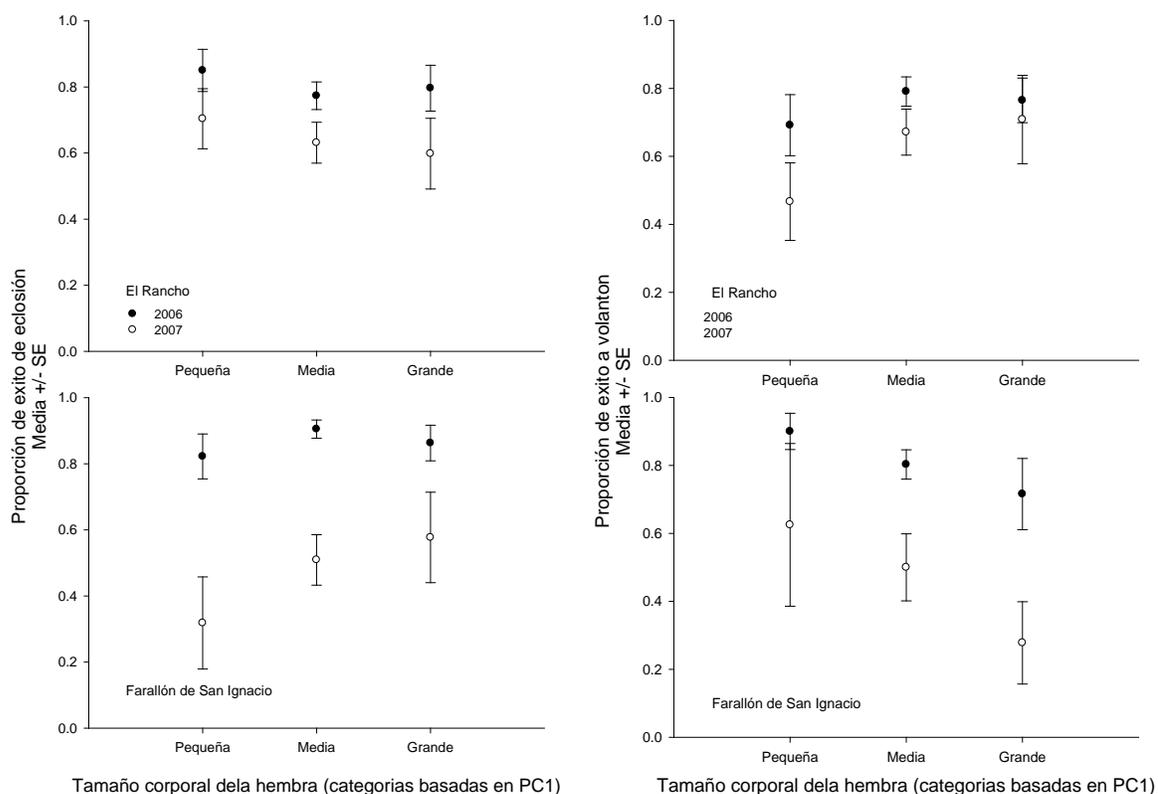


Figura 19. Proporción de éxito a eclosión y volanton  $\pm$  SE en función del tamaño corporal de la hembra. El tamaño se agrupó en tres categorías dependiendo del valor PC1 (<-1 grandes, -1 a +1 media, > +1 chicas).

No hubo una correlación filogenética entre la masa corporal de las hembras y el tamaño de la puesta a nivel familia (método de contrastes independientes;  $N=9$ , coeficiente de correlación de Pearson = -0.38,  $P = 0.26$ , Figura 20), ni entre masa corporal de la hembra y tamaño de nidada máximo ( $N = 9$ , coeficiente de correlación de Pearson = -0.37,  $P = 0.28$ , Figura 20).

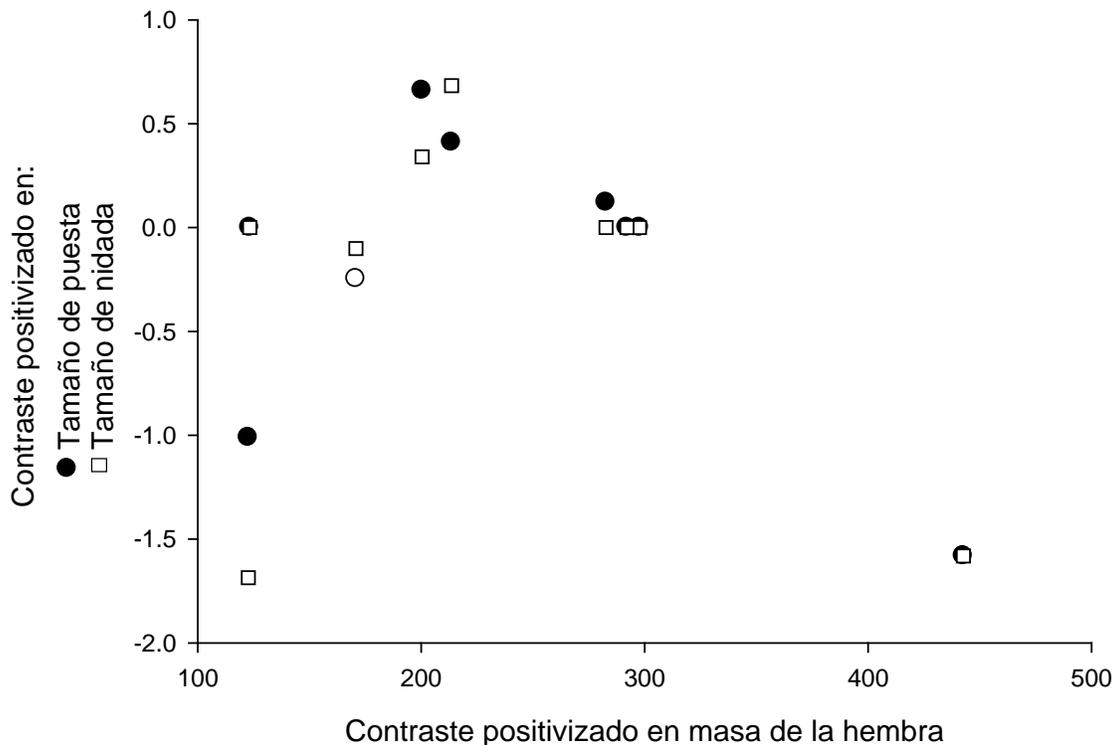


Figura 20. Contrastes independientes positivizados de la masa de la hembra vs contraste independiente en el tamaño de puesta y tamaño de nidada en la familia Sulidae. No hubo una correlación significativa.

#### V.4.3. Agilidad aérea durante el cortejo

Los tipos de exhibiciones realizadas por los machos de las diferentes especies de la familia Sulidae se muestran en la tabla VII, y el árbol filogenético usado para el análisis y los nodos considerados para los contrastes, en la figura 21. Hubo una correlación filogenética a nivel familia entre el grado de dimorfismo en la masa corporal y el uso de exhibiciones aéreas (N = 9, coeficiente de correlación de Pearson = 0.99,  $P < 0.001$ , Figura 22).

Tabla VII. Índice de dimorfismo de Storer en masa corporal y exhibiciones aéreas de cortejo (extraído de Nelson 1978) de las diferentes especies de la familia Sulidae.

Especie	Dimorfismo (%) en Masa	Exhibiciones aéreas				Total
		Reconocimiento Aéreo	Pair flying	V flying	Saluting	
<i>Sula granti</i>	14.5	1		1		2
<i>Sula dactylatra</i>	14.2	1		1		2
<i>Sula variegata</i>	15.6	1			1	2
<i>Sula nebouxii</i>	33.8	1	1		1.5	3.5
<i>Sula leucogaster</i>	27.0	1	1	1.5		3.5
<i>Sula sula</i>	12.9	1		1		2
<i>Morus capensis</i>	1.9	1				1
<i>Morus serrator</i>	0	1				1
<i>Morus bassanus</i>	4.5	1				1
<i>Papasula abbotti</i>	6.4	1				1

El dimorfismo en las especies de la familia Sulidae fue acorde a lo predicho por la regla de Rensch (Numero de contrastes = 9, Coeficiente de correlation de Pearson = 0.68, P = 0.03; t = 2.62, P = 0.01). Las especies con tamaño corporal mayor tienen un grado de dimorfismo menor y la pendiente ajustada fue menor que 1 (Figura 23).

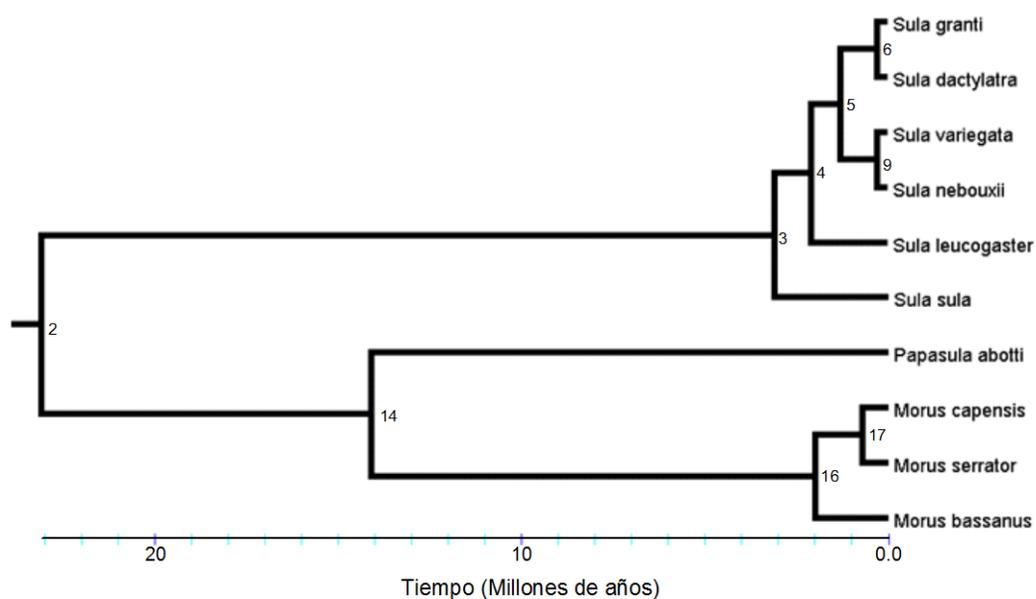


Figura 21. Árbol filogenético de la familia Sulidae (Modificado de Friesen y Anderson 1997). Se muestran los nodos considerados para el análisis de contrastes independientes.

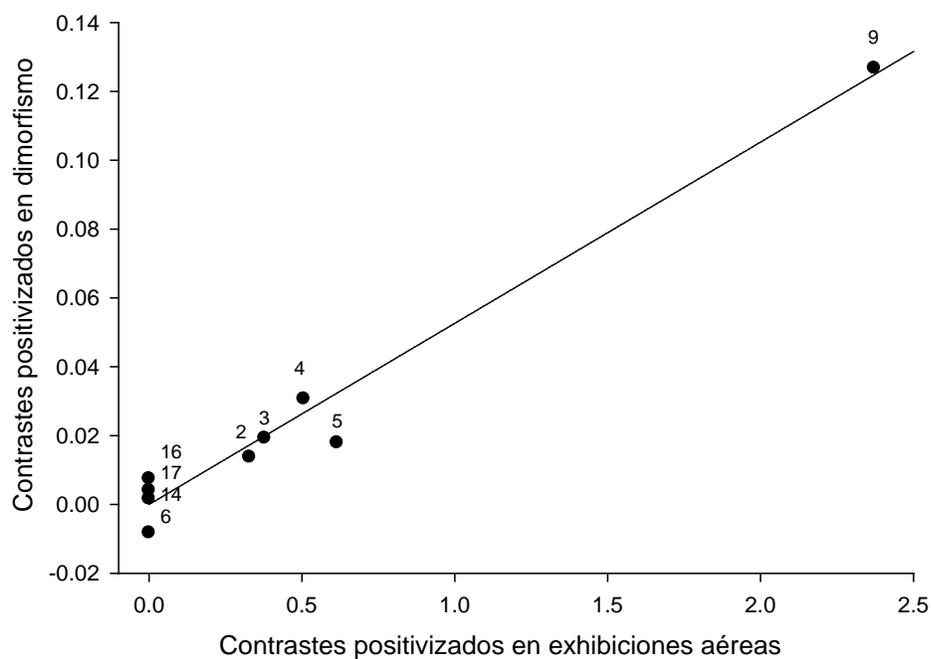


Figura 22. Relación filogenética entre contrastes independientes de dimorfismo y de exhibiciones aéreas. Cada punto representa el nodo indicado con número.

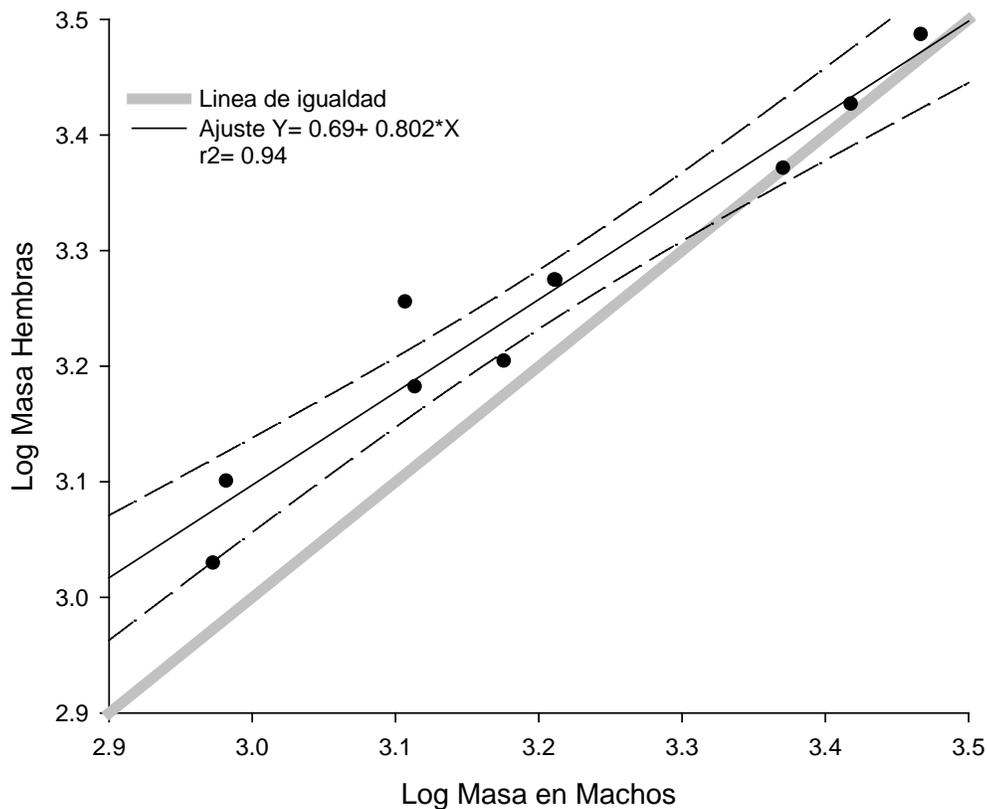


Figura 23. Relación de alometría entre machos y hembras de la familia Sulidae. El ajuste sigue una tendencia lineal y la pendiente es significativamente diferente de 1. Se muestra el ajuste de regresión y su intervalo de confianza al 95%.

## V.5. DISCUSIÓN

No se detectó evidencia de apareamiento selectivo, ni tampoco una relación entre el tamaño corporal de la hembra y los componentes de éxito reproductivo evaluados. Sin embargo, si hubo una correlación filogenética significativa entre el grado de dimorfismo y la cantidad de exhibiciones aéreas de los machos.

En otros grupos de aves marinas, los individuos con éxito reproductivo mayor inician temprano la reproducción (Sydeman y Eddy 1995). Las hembras de tamaño corporal mayor pueden poner un mayor número de huevos (Serrano-

Meneses y Székely 2006). En este trabajo no se detectó esta tendencia, ni para el bobo de patas azules, ni para la familia Sulidae. El hecho de que el tamaño corporal de la hembra no se relacione con la fecha de puesta, ni con las medidas de éxito reproductivo, indica que el tener mayor tamaño no implica ventajas durante la crianza. Al menos en una escala de tiempo ecológica, bajo las condiciones actuales.

Una limitante importante en el análisis realizado fue el no considerar la edad y experiencia de las aves. La edad y experiencia reproductiva son factores que influyen de manera importante tanto en la fecha de puesta como en el éxito reproductivo (Hamer et al. 2002, Vieyra et al. 2009). En el bobo de patas azules, el éxito reproductivo de los machos se incrementa con la edad, alcanzando un máximo entre los 7 y 10 años para después decrecer progresivamente (Velandó et al. 2006). El cambio más intenso en el éxito reproductivo ocurre durante los dos primeros años de reproducción (Velandó et al. 2006). Aunque no se consideró la edad en los análisis, su efecto pudo ser disminuido en el segundo año de muestreo cuando todas las parejas tenían al menos un año de experiencia reproductiva. Además, en especies con periodo de vida largo se espera que en la estructura de la población haya una proporción baja de reclutas y aves viejas (Vieyra et al. 2009), que son los grupos de edad con mayor potencial para sesgar los resultados obtenidos. Al no detectarse relación entre el tamaño corporal y el éxito reproductivo en el bobo de patas azules, ni en los análisis filogenéticos considerando a todas las especies de la familia, se sugiere que el tamaño de la hembra no afecta el éxito reproductivo ni a escala específica, ni a escala del grupo Sulidae.

Otro factor no considerado que pudo afectar las conclusiones del análisis realizado es el historial reproductivo de cada pareja. Por ejemplo, en el bobo de Nazca (*Sula grantii*) hay cambios de pareja entre temporadas reproductivas, denominado monogamia serial, y al cambiar de pareja el éxito reproductivo se incrementa (Maness y Anderson 2007).

En cualquier caso, los resultados obtenidos indican que en las hembras el tamaño no otorga ventajas de fecundidad en escalas de tiempo ecológica, y que la selección de pareja en el bobo de patas azules no está regulada por la preferencia de los machos por hembras grandes. En cambio, en esta especie los machos invierten más tiempo y energía en establecer territorios y en realizar exhibiciones de cortejo (Nelson 1978), lo cual sugiere que en caso de existir competencia intersexual por pareja o por oportunidades de apareamiento, la dirección de la selección del tamaño estaría regulada por las preferencias de las hembras.

En los resultados hay dos tipos de evidencia que apoyan la hipótesis de que la selección sexual está regulada por la preferencia de las hembras hacia machos pequeños y ágiles durante las exhibiciones aéreas de cortejo: 1) la correlación filogenética significativa entre el grado de dimorfismo y la cantidad de exhibiciones aéreas y 2) la relación de alometría entre los miembros de las parejas en la familia Sulidae, que se apega lo predicho por la regla de Rensch.

La familia Sulidae incluye solo 10 especies. Con el análisis de contrastes independientes se detectó una correlación significativa. A pesar del número limitado de especies incluido en el análisis la correlación fue alta, indicando que existe una señal fuerte entre los rasgos analizados (Freckelton et al 2009). Aunque se predice que la competencia intersexual por parejas es más relajada en especies monógamas, la posibilidad de obtener copulas extrapareja puede generar esta competencia (Andersson e Iwasa 1994). El bobo de patas azules tiene un sistema de monogamia social, y tiene una tasa alta de copulas extrapareja (Osorio-Beristain y Drummond 1998). Además, se ha sugerido que la selección sexual es más fuerte en los machos debido a que, a diferencia de las hembras, pueden incrementar su progenie al incrementar el número de parejas (gradiente de Bateman, Andersson e Iwasa 1994).

Para las aves marinas se ha sugerido que el principal mecanismo causante del dimorfismo de talla es la selección sexual, mediante la selección de machos ágiles en las exhibiciones aéreas (Serrano-Meneses y Székely 2006). En el bobo de patas azules, el uso de señales honestas como el color de patas en conjunción

con exhibiciones de agilidad puede jugar un papel importante en la evaluación y preferencia de las hembras. La selección sexual derivada del comportamiento de cortejo del macho, específicamente el cortejo aéreo parece direccionar la selección de las hembras e influir en el dimorfismo sexual de la especie.

Aunque el papel de la proporción de sexos en la competencia intrasexual es de suma importancia, no fue evaluado en este estudio. Se predice que cuando hay dimorfismo de tamaño, uno de los sexos está más alejado del óptimo de la especie y sufre una mayor mortalidad creando un sesgo en la proporción de sexos y generando un potencial de competencia (Price 1984, Anderson e Iwasa 1994, Palacios 2001). En este caso la evidencia apunta a una competencia entre machos, sin embargo esta puede ocurrir aun con una proporción de sexos balanceada (e.g. gradiente de Bateman).

En la familia Sulidae se cumple lo que se denomina como regla de Rensch, manifestada en una relación alométrica entre sexos generada principalmente por la intensidad de la selección sexual (Dale et al. 2007). En charadriiformes esta regla se explica principalmente por dos aspectos de la selección sexual: 1) la intensidad de la competencia entre machos y 2) la selección por la agilidad en las exhibiciones de cortejo de los machos (Szekely et al. 2004). Para especies donde los machos son más grandes, el dimorfismo se incrementa con el tamaño del macho debido a que la selección sexual favorece a machos grandes que son dominantes en las peleas y defienden mejor recursos y/o territorios. En estas especies usualmente no hay exhibiciones de agilidad. En cambio, cuando las hembras son el sexo mas grande, el dimorfismo aumenta con la disminución del tamaño del macho porque la selección sexual favorece a machos pequeños que son más ágiles en las exhibiciones de cortejo (Szekely et al 2004).

Aunque no hubo una comprobación actual de la importancia de la selección sexual en el bobo de patas azules, los resultados muestran evidencia de que esta ha actuando para seleccionar el tamaño actual de los machos. La dirección de la selección parece estar originada por la preferencia de las hembras hacia machos pequeños y ágiles durante las exhibiciones aéreas realizadas durante el cortejo.

## Capítulo VI. Conclusión general

---

### VI.1. INTRODUCCIÓN

En los capítulos anteriores se evaluaron los mecanismos sugeridos como causantes del origen y mantenimiento del dimorfismo de talla en la familia Sulidae usando dos colonias de bobo de patas azules (*Sula nebouxi*) en el Golfo de California. Los resultados obtenidos sugieren que la separación de nichos de forrajeo y la selección sexual son viables para explicar el patrón de dimorfismo. Sin embargo, los métodos de evaluación y análisis fueron diferentes para cada caso e implican escalas diferentes de evolución. Durante la evaluación de diferencias intersexuales en la ecología de forrajeo se buscó detectar un patrón actual que pudiera explicar el dimorfismo. Esto no permitió hacer inferencias sobre el origen, y las diferencias detectadas pueden ser tanto causa como consecuencia de las diferencias en tamaño. Por otra parte, el análisis filogenético realizado en el capítulo de selección sexual elucidó que el origen y desarrollo de las exhibiciones aéreas concuerda con el del dimorfismo, sugiriendo que este pudo originarse a partir de la selección de machos con mayor agilidad en las exhibiciones aéreas, pero sin evaluar directamente con observaciones de campo la contribución actual al mantenimiento del dimorfismo.

Como parte final de este trabajo se trató de minimizar la discrepancia entre los métodos, realizando un análisis que integrara aspectos de cuidado parental, ecología de forrajeo y sistemas de apareamiento considerando la filogenia del grupo. Esto puede indicar qué rasgos están relacionados filogenéticamente y detectar si la historia evolutiva del dimorfismo se relaciona con la de algún(os) carácter(es) e inferir las causas más consistentes con su origen, considerando además variables de varias hipótesis simultáneamente. Para ello se realizó un análisis de contrastes independientes incluyendo información sobre el cuidado parental, la ecología de forrajeo, los sistemas de cortejo y las condiciones

ambientales en las colonias de las especies de la familia Sulidae, relacionándolas con el grado de dimorfismo sexual.

## VI.2. MÉTODO

Se realizó un análisis de regresión múltiple para establecer la relación entre medidas de cuidado parental (hipótesis de división de labores), ecología de forrajeo (separación de nichos) y sistema de cortejo (agilidad aérea) con el patrón de dimorfismo observado en la familia Sulidae. Se usaron datos de las 10 especies que conforman la familia y para controlar la señal filogenética (no independencia entre especies) el análisis se realizó usando contrastes filogenéticos independientes (Felsenstein 1985, Garland *et al.* 1992), considerando la reconstrucción filogenética realizada para la familia Sulidae con base en haplotipos de citocromo-b (Friesen y Anderson 1997, Friesen *et al.* 2002). Los contrastes filogenéticos independientes fueron calculados usando el paquete PDAP:PDTREE del programa Mezquite (Midford *et al.* 2002, Maddison y Maddison 2009).

Los valores del índice de dimorfismo ( $\log_{10}$  del tamaño del macho- $\log_{10}$  del tamaño de la hembra) se calcularon a partir de datos promedio de masa corporal de las especies (Nelson 1978, Schreiber *et al.* 1996, Schreiber y Norton 2000, Mowbray 2002, Grace y Anderson 2009). Los datos de las exhibiciones aéreas se obtuvieron de Nelson (1978) y se elaboró una tabla asignando puntajes en función de la cantidad de exhibiciones (ver capítulo V). Como descriptores de cuidado parental se utilizó la duración del cuidado desde la puesta del huevo hasta la independencia de los juveniles y el tamaño de nidada promedio de cada especie (Nelson 1978, Schreiber y Burger 2002). Como descriptor de la ecología de forrajeo se usó la distancia media de dispersión de la colonia durante los viajes de alimentación (Anderson y Ricklefs 1992, Gilardi 1992, Hamer *et al.* 2000, Bunce 2001, Grémillet *et al.* 2004, Adams y Navarro 2005, Lewis *et al.* 2005, Weimerskitch *et al.* 2006, Zavalaga *et al.* 2008) y como indicador de las

condiciones ambientales se usó el promedio de productividad primaria anual alrededor de las colonias principales de cada especie (Tabla VIII).

La productividad primaria en las colonias se calculó usando una imagen global con valores de productividad promedio anual con una resolución de 18 x 18 km por pixel ([http://marine.rutgers.edu/opp/swf/Production/results/all2\\_swf.html](http://marine.rutgers.edu/opp/swf/Production/results/all2_swf.html)). Se consideraron entre 1 y 5 colonias para cada especie (Tabla IX). El radio de cálculo alrededor de cada colonia fue variable y se ajustó conforme al intervalo medio de forrajeo de cada especie (ver en tabla VIII)

Tabla VIII. Matriz de variables consideradas para el análisis. Se muestran los datos obtenidos para cada especie previo al cálculo de los contrastes independientes.

Especie	Carácter					
	Dimorfismo	Exhibiciones aéreas	Tamaño de nidada	Días de cuidado	Distancia de forrajeo	Productividad primaria
<i>Sula granti</i>	0.0630	2	1	225	100	185
<i>Sula dactylatra</i>	0.0619	2	1	323	220	109
<i>Sula variegata</i>	0.0679	2	4	182	30	450
<i>Sula nebouxii</i>	0.1480	3.5	3	199	30	371
<i>Sula leucogaster</i>	0.1180	3.5	1	250	60	334
<i>Sula sula</i>	0.0562	2	1	336	80	145
<i>Morus capensis</i>	0.0082	1	1	141	120	419
<i>Morus serrator</i>	0.0	1	1	145	100	347
<i>Morus bassanus</i>	0.0195	1	1	135	230	375
<i>Papasula abbotti</i>	0.0280	1	1	455	400	162

Tabla IX. Colonias principales de las especies de la familia Sulidae. Se muestra el número de parejas estima en cada colonia y el promedio anual de productividad primaria alrededor de la colonia. N es el número de pixeles considerados en el cálculo de productividad (en cada especie se considero un radio diferente de acuerdo a su distancia de forrajeo, ver tabla 1).

Especie	Colonia	No. de parejas	gCm <sup>-2</sup> Anual	D. E.	N
<i>Morus bassanus</i>	St. Kilda	59000	356.4	31.8	412
<i>Morus bassanus</i>	Grassholm	20370	437.4	14.5	258
<i>Morus bassanus</i>	Little Skelling	18000	325.8	36.5	302
<i>Morus bassanus</i>	Bonaventure	17300	433.8	18.1	108
<i>Morus bassanus</i>	Eldey	16300	325.8	39.2	304
<i>Morus capensis</i>	Ichaboe	144000	437.4	17.4	39
<i>Morus capensis</i>	Malagas	21000	430.2	23.3	52
<i>Morus capensis</i>	Bird (Algoa Bay)	17000	356.4	51.9	50
<i>Morus capensis</i>	Possession	17000	424.8	28.1	73
<i>Morus capensis</i>	Bird (Lambert Bay)	5500	450	0	37
<i>Morus serrator</i>	White Island	5900	401.4	32.7	34
<i>Morus serrator</i>	Karewa	5800	313.2	37.5	31
<i>Morus serrator</i>	Three Kings	5000	261	24.7	53
<i>Morus serrator</i>	Hawke's Bay	4750	342	10	14
<i>Morus serrator</i>	Colville	3500	419.4	25.7	22
<i>Sula dactylatra</i>	Clipperton	60000	100.8	3.6	261
<i>Sula dactylatra</i>	Ascencion		118.8	6.2	288
<i>Sula granti</i>	Punta Ceballos	10000	223.2	11.9	48
<i>Sula granti</i>	Malpelo	12000	147.6	7	81
<i>Sula leucogaster</i>	Clipperton	12000	101.88	3	16
<i>Sula leucogaster</i>	San Pedro Mártir	74000	450	2.5	18
<i>Sula leucogaster</i>	San Jorge	5000	450	0.7	8
<i>Sula sula</i>	Genovesa		207	23.2	45
<i>Sula sula</i>	Darwin		133.2	6.1	53
<i>Sula sula</i>	Wolf		145.8	9.6	54
<i>Sula sula</i>	Aldabra	6000	120.6	2.2	24

<i>Sula sula</i>	Christmas	7000	120.6	6.5	34
<i>Sula neboxii</i>	Lobos de tierra	15000	450	0	6
<i>Sula neboxii</i>	San Pedro Mártir	110000	450	0	4
<i>Sula neboxii</i>	Farallón de SI	2000	289.8	20.6	6
<i>Sula neboxii</i>	Daphne	2000	293.4	23	4
<i>Sula variegata</i>	Lobos de tierra	500000	450	0	6
<i>Sula variegata</i>	Lobos de afuera	400000	450	0	2
<i>Sula variegata</i>	Mazorca	700000	450	0	1
<i>Sula variegata</i>	Chincha N	340000	450	0	4
<i>Sula variegata</i>	Guañape	400000	450	0	3
<i>Papasula abbotti</i>	Christmas	5000	161.82	33.2	973

En el análisis de regresión múltiple, se usó el contraste filogenético derivado del dimorfismo como variable dependiente y los contrastes derivados de los días de cuidado parental, tamaño de nidada, intervalo de forrajeo, exhibiciones aéreas y productividad primaria como variables independientes. Para este análisis se usó un modelo sin intercepto (la ordenada de origen = 0; Garland *et al.* 1992, Szekely *et al.* 2004, Ornelas *et al.* 2009). El análisis se realizó en el programa Statistica 6.0.

### VI.3. RESULTADOS

El análisis de regresión mostró que, de las variables consideradas, la única relacionada significativamente con el dimorfismo sexual en los bobos fue la cantidad de exhibiciones aéreas realizadas. Las especies con mayor cantidad de exhibiciones aéreas durante el cortejo fueron las que tuvieron un dimorfismo mayor. Ninguna de las otras variables consideradas mostró una relación significativa con el contraste en dimorfismo (Tabla X).

Tabla X. Regresión múltiple con contrastes filogenéticos independientes entre el grado de dimorfismo y descriptores de cuidado parental (días de cuidado hasta que los juveniles son independientes y tamaño de nidada), ecología de forrajeo (distancia media de forrajeo), sistema de cortejo (Número de exhibiciones de cortejo aéreo) y ambiente que habitan (Promedio de productividad primaria anual) en la familia Sulidae. Modelo completo de regresión múltiple: Múltiple  $r^2 = 0.9744$ ,  $F_{5,4} = 70.5$ ,  $P < 0.0005$ .

Contrastes independientes de las Variables	Coeficientes no estandarizados		Coeficientes estandarizados			
	<i>B</i>	SE <i>b</i>	$\beta$	SE $\beta$	t (4)	P
<b>No. Exhibiciones</b>	<b>0.0543</b>	<b>0.0056</b>	<b>1.0314</b>	<b>0.1066</b>	<b>9.67</b>	<b>0.0006</b>
Productividad primaria	0.0001	0.0001	0.3445	0.2067	1.66	0.1709
Tamaño de nidada	-0.0139	0.0099	-0.2531	0.1801	-1.40	0.2327
Días de cuidado	-0.0001	0.0001	-0.2185	0.1718	-1.27	0.2725
Distancia de forrajeo	0.0000	0.0000	0.0679	0.1350	0.50	0.6414

## VI.4. CONCLUSIONES

Los resultados obtenidos indican que la selección sexual, mediante la preferencia de las hembras hacia machos con mayor agilidad aérea durante las exhibiciones de cortejo, es la hipótesis más consistente para explicar el origen y desarrollo del dimorfismo en la familia Sulidae. Sin embargo, en una escala de tiempo ecológico, el dimorfismo parece ligado con ciertos aspectos del cuidado parental y la ecología de forrajeo (capítulos II y III). Así, el desempeño reproductivo y la estrategia de crianza del bobo de patas azules se relacionan con variaciones ambientales de escala interanual e intercolonial (capítulo I). Y, bajo diferentes escenarios, el éxito reproductivo varía, habiendo ajustes fisiológicos (producción de huevos, ajuste en la proporción de sexos) y de comportamiento (tiempo de forrajeo- cuidado parental, capítulos II y III) que teóricamente permiten a las aves optimizar la sobrevivencia bajo circunstancias de escasas y mejorar la capacidad de crianza cuando la cantidad de alimento disponible lo permite.

Puesto que la aparición ocasional de diferencias intersexuales en la ecología de forrajeo ocurrió solo bajo condiciones de escases y alta demanda por alimento, parecen ser parte de una estrategia que, por una parte, prioriza la supervivencia de los adultos y, por la otra, permite la crianza bajo condiciones ambientales variadas. Al favorecer la supervivencia y el éxito de crianza está implícito un valor adaptativo que puede estar contribuyendo al mantenimiento del dimorfismo de talla, al menos en el bobo de patas azules.

El hecho de que solo la agilidad aérea durante el cortejo se correlacionara con el dimorfismo en la familia Sulidae evidencia que ambos rasgos han estado ligados desde su origen y que las diferencias intersexuales detectadas en la ecología de forrajeo son una consecuencia y no la causa del dimorfismo de talla, pese a que actualmente tengan un valor adaptativo. Así, la selección sexual sería la causante del origen y desarrollo del dimorfismo y las diferencias en tamaño permiten el desarrollo de una estrategia de maximización de crianza que contribuye al mantenimiento actual del dimorfismo.

## LITERATURA CITADA

- Abbott, I., L. K. Abbott, y P. R. Grant. 1977. Comparative Ecology of Galapagos Ground Finches (*Geospiza Gould*): Evaluation of the Importance of Floristic Diversity and Interspecific Competition. *Ecological Monographs* 47: 151-184.
- Abouheif, E. y D. J. Fairbairn. 1997. A comparative analysis of allometry for sexual size dimorphism: assessing Rensch's Rule. *American Naturalists* 149: 540-562.
- Adams, N. J., y R. A. Navarro. 2005. Foraging of a coastal seabird: flight patterns and movements of breeding Cape gannets *Morus capensis*. *African Journal of Marine Science* 2: 239-248.
- Alvarez-Borrego, S. 1983. Gulf of California. En: B. H. Ketchum (Ed.). *Estuaries and enclosed seas*. Elsevier, Amsterdam. pp. 427-450.
- Alvarez-Borrego, S. 2002. Physical Oceanography. En: T. J. Case, M. L. Cody y E. Ezcurra (Eds.). *A New Island Biogeography of the Sea of Cortés*. Oxford University Press, New York. pp. 41-59.
- Anderson D. J. 1989. Differential responses of Boobies and other seabirds in the Galápagos to the 1986-87 El Niño-Southern Oscillation event. *Marine Ecology Progress Series* 52: 209-216.
- Anderson, D. J., y R. E. Ricklefs. 1992. Brood size and food provisioning in Masked and Blue-footed Boobies (*Sula* spp). *Ecology* 73: 1363-1374.
- Anderson, S. S. y M. F. Fedak. 1985. Grey seal males: energetic and behavioural links between size and sexual success. *Animal Behaviour* 33: 829-838.
- Andersson, M. y R. A. Norberg. 1981. Evolution of reversed sexual size dimorphism and role partitioning among predatory birds, with a size scaling of flight performance. *Biological Journal of the Linnean Society* 15: 105-130.
- Andersson, M. 1994. *Sexual selection*. Princeton University Press. Princeton, NJ.

- Andersson, M. y R. A. Norberg. 1981. Evolution of reversed sexual size dimorphism and role partitioning among predatory birds, with a size scaling of flight performance. *Biological Journal of the Linnean Society* 15: 105–130.
- Andersson, M. y Y. Iwasa. 1996. Sexual selection. *Trends in Ecology and Evolution* 11: 53-58.
- Andersson, M., y R. A. Norberg. 1981. Evolution of reversed sexual size dimorphism and role partitioning among predatory birds, with a size scaling of flight performance. *Biological Journal of the Linnean Society* 15: 105-130.
- Awkerman, J. A., K. Hobson, y D. J. Anderson. 2007. Isotopic ( $\delta^{15}\text{N}$  and  $\delta^{13}\text{C}$ ) evidence for intersexual foraging differences and temporal variation in habitat use in waved albatrosses. *Canadian Journal of Zoology* 85:273-279
- Barrett, R. T., y R. W. Furness. 1990. The prey and diving depths of seabirds on Hornø, North Norway after a decrease in the Barents Sea Capelin stocks. *Ornis Scandinavica* 21: 179-186.
- Blomqvist, D., O. C. Johansson, U. Unger, M. Larsson y L. Flodin. 1997. Male aerial display and reversed sexual size dimorphism in the Dunlin. *Animal Behaviour* 54: 1291-1299.
- Boag, P. T., y P. R. Grant. 1981. Intense natural selection in a population of Darwin's Finches (Geospizinae) in the Galápagos. *Science* 214: 82-85
- Boersma, P. D. 1978. Breeding patterns of Galapagos penguins as an indicator of oceanographic conditions. *Science* 200: 1481–1483.
- Boulinier, T. y J-Y. Lemel. 1996. Spatial and temporal variations of factors affecting breeding habitat quality in colonial birds: some consequences for dispersal and habitat selection. *Acta Oecologica* 17: 531-552.
- Bunce, A. 2001. Prey consumption of Australasian gannets (*Morus serrator*) breeding in Port Phillip Bay, southeast Australia, and potential overlap with commercial fisheries. *ICES Journal of Marine Science* 58: 904–915.
- Burger, A. E., y R. P. Wilson. 1988. Capillary-tube depth gauges for diving animals: an assessment of their accuracy and applicability. *Journal of Field Ornithology* 59: 345-354.

- Cairns, D. K. 1987. Seabirds as indicators of marine food supplies. *Biological Oceanography* 5: 261–271.
- Cairns, D. K. 1992. Population regulation of seabirds colonies. *Current Ornithology* 9: 37-61.
- Castillo-Guerrero, J. A. y E. Mellink. 2006. Maximum diving depth in fledging blue-footed boobies: skill development and transition to independence. *The Wilson Journal of Ornithology* 118:527–531.
- Catry, P., R. A. Phillips y R.W. Furness. 1999. Evolution of reversed sexual size dimorphism in skuas and jaegers. *Auk* 116: 158-168.
- Clifford L. D. y D. J. Anderson. 2001. Food limitation explains most clutch size variation in the Nazca Booby. *Journal of Animal Ecology* 70: 539-545.
- Clutton-Brock, T. H., F. E. Guinness y S. D. Albon. 1982. Red deer: behavior and ecology of two sexes. University of Chicago Press. Chicago.
- Croxall, J. P. 1992. Southern Ocean environmental changes: effects on seabird, seal and whale populations. *Philosophical Transactions of the Royal Society B* 338: 319-328.
- Croxall, J.P. 1995. Sexual size dimorphism in seabirds. *Oikos* 73: 399–403.
- Dale, J., P. O. Dunn, J. Figuerola, T. Lislevand, T. Szekely y L. A. Whittingham. 2007. Sexual selection explains Rensch's rule of allometry for sexual size dimorphism. *Proceedings of the Royal Society of London, Series B: Biological Sciences* 274: 2971-2979.
- Drent, R. H. y S. Dann. 1980. The prudent parent: energetic adjustments in avian breeding. *Ardea* 68: 225–252.
- Drummond, H., J. L. Osorno, R. Torres, C. García-Chavelas y L. H. Merchant. 1991. Sexual size dimorphism and sibling competition: implications for avian sex ratios. *American Naturalist* 138: 623–641.
- Fairbairn, J. y R. Shine. 1993. Patterns of sexual size dimorphism in seabirds of the southern hemisphere. *Oikos* 68: 139–145.
- Felsenstein, J. 1985. Phylogenies and the comparative method. *American Naturalists* 125: 1-15.

- Figuerola, J. 1999. A comparative study on the evolution of reversed size dimorphism in monogamous waders. *Biological Journal of the Linnean Society* 67: 1-18.
- Freckleton, R. P. 2009. The seven deadly sins of comparative analysis. *Journal of Evolutionary Biology* 22: 1367–1375.
- Friesen, V. L. y D. J. Anderson. 1997. Phylogeny and evolution of the Sulidae (Aves: Pelecaniformes): a test of alternative modes of speciation. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 7: 252-260.
- Friesen, V. L., D. J. Anderson, T. E. Steeves, H. Jones y E. A. Schreiber. 2002. Molecular Support for Species Status of the Nazca Booby (*Sula granti*). *The Auk* 119: 820-826.
- Garland, T. Jr., P. H. Harvey y A. R. Ives. 1992. Procedures for the analyses of comparative data using phylogenetically independent contrasts. *Systematic Biology* 41: 18-32.
- Garthe, S., S. Benvenuti, y W. A. Montevecchi. 2000. Pursuit plunging by Northern Gannets (*Sula bassana*) feeding on capelin (*Mallotus villosus*). *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 267: 1717-1722.
- Gibbs, H. L., y P. R. Grant. 1987. Oscillating selection on Darwin's finches. *Nature* 327: 511-513.
- Gilardi, J. D. 1992. Sex-specific foraging distributions Brown Boobies in the Eastern Tropical Pacific. *Colonial Waterbirds* 15: 148-151.
- González-Bernal, M. A., E. Mellink y J. R. Fong-Mendoza. 2002. Nesting birds of Farallón de San Ignacio, Sinaloa, Mexico. *Western Birds* 33: 254-257.
- González-Solís, J., J. P. Croxall, y A. G. Wood. 2000. Sexual dimorphism and sexual segregation in foraging strategies of Northern Giant Petrels, *Macronectes halli*, during incubation. *Oikos* 90: 390-398.
- Good, T. P. 2002. Breeding success in the Western Gull x Glaucous-winged Gull complex: The influence of habitat and nest-site characteristics. *Condor* 104: 353-365

- Grace, J. y D. J. Anderson. 2009. Masked Booby (*Sula dactylatra*), The Birds of North America Online (A. Poole, Ed.). Ithaca: Cornell Lab of Ornithology; Retrieved from the Birds of North America Online: <http://bna.birds.cornell.edu/bna/species/073doi:10.2173/bna.73>.
- Grant, P. R., y B. R. Grant. 1987. The Extraordinary El Nino Event of 1982-83: Effects on Darwin's Finches on Isla Genovesa, Galapagos. *Oikos* 49: 55-66.
- Grémillet, D., G. Dell'Ómo, P. G. Ryan, G. Peters, Y. Ropert-Coudert, y S. J. Weeks. 2004. Offshore diplomacy, or how seabirds mitigate intra-specific competition: a case study based on GPS tracking of Cape gannets from neighbouring colonies. *Marine Ecology Progress Series* 268: 265–279.}
- Guerra, M., y H. Drummond. 1995. Reversed sexual size dimorphism and parental care: minimal division of labour in the Blue-footed Booby. *Behaviour* 132: 479-496.
- Hakkarainen, H., E. Huhta, K. Lahti y P. Lundvall, T. Mappes, P. Tolonen y J. Wiehn. 1996. A test of male mating and hunting success in the kestrel: the advantages of smallness? *Behavioral Ecology and Sociobiology* 39: 375-380.
- Hamer, K. C., E. A. Schreiber y J. Burger. 2002. Breeding biology, life histories, and life history-environment interactions in seabirds. En: E. A. Schreiber y J. Burger (Eds.). *Biology of marine birds*. CRC Marine Biology Series 1. Boca Raton, FL. pp. 217-261
- Hamer, K. C., R. A. Phillips, S. Wanless, M. P. Harris, y A. G. Wood. 2000. Foraging ranges, diets and feeding locations of gannets *Morus bassanus* in the North Sea: evidence from satellite telemetry. *Marine Ecology Progress Series* 200: 257-264.
- Hammann, R. G., T. M. Baumgartner, y A. Badan-Dangon. 1988. Coupling of the Pacific Sardine (*Sardinops sagax caeruleus*) life cycle with the Gulf of California pelagic environment. *CalCOFI Reports* 29: 102-109.

- Harris, M. P., S. Wanless, T. R. Barton y D. A. Elston. 1997. Nest site characteristics, duration of use and breeding success in the Guillemot *Uria aalge*. *Ibis* 139: 468-476
- Head, G. 1995. Selection on fecundity and variation in the degree of sexual size dimorphism among spider species (Class Araneae). *Evolution* 49: 776-781.
- Hedrick, A. V. y E. J. Temeles. 1989. The evolution of sexual dimorphism in animals: Hypotheses and tests. *Trends in Ecology and Evolution* 4: 136-138.
- Honěk, A. 1993. Intraspecific variation in body size and fecundity in insects: a general relationship. *Oikos* 66: 483-492.
- Hunt, G. L., Jr, N. M. Harrison y R. T. Cooney. 1990. The influence of hydrographic structure and prey abundance on foraging of Least Auklets. *Studies in Avian Biology* 14: 7-22
- Inchausti, P., C. Guinet, M. Koudil, J. P. Durbec, C. Barbraud, H. Weimerskirch, Y. Cherel y P. Jouventin. 2003. Inter-annual variability in the breeding performance of seabirds in relation to oceanographic anomalies that affect the Crozet and the Kerguelen sectors of the Southern Ocean. *Journal of Avian Biology* 34: 170-176.
- INEGI. 2007. Anuario Estadístico del Estado de Sinaloa. Instituto Nacional de Estadística, Geografía e Informática, México. México, D. F
- Ishikawa, K., y Y. Watanuki. 2002. Sex and individual differences in foraging behavior of Japanese cormorants in years of different prey availability. *Journal of Ethology* 20: 49-54
- Jehl, J.R. y B. G. Murray. 1986. The evolution of normal and reverse sexual size dimorphism in shorebirds and other birds. *Current Ornithology* 3: 1-86.
- Juoventin, P., J. Bried, y E. Ausilio. 1996. Life-history variations of the Lesser Shearwater *Chionis minor* in contrasting habitats. *Ibis* 138: 732-741.
- Kitaysky, A. S., G. L. Hunt, E. N. Flynt, M. A. Rubega y M. B. Decker. 2000. Resource allocation in breeding seabirds: responses to fluctuations in their food supply. *Marine Ecology Progress Series* 206: 283-296.

- Korpimäki, E. 1986. Reversed size dimorphism in birds of prey, especially in Tengmalm Owl *Aegolius funereus*: a test of the starvation hypothesis. *Ornis Scandinavica* 17: 326-332.
- Le Corre, M. 1997. Diving depths of two tropical pelecaniformes: the Red-tailed Tropicbird and the Red-footed Booby. *Condor* 99: 1004-1007.
- Lewis, S., E. A. Schreiber, F. Daunt, G. A. Schenk, K. Orr, A. Adams, S. Wanless, y K. C. Hamer. 2005. Sex-specific foraging behaviour in tropical boobies: does size matter?. *Ibis* 147: 408-414.
- Lewis, S., S. Benvenuti, L. Dall'Antonia, R. Griffiths, L. Money, T. N. Sherratt, S. Wanless, y K. C. Hamer. 2002. Sex-specific foraging behaviour in a monomorphic seabird. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 269: 1687-1693.
- Lewis, S., T. N. Sherratt, K. C. Hammer, y S. Wanless. 2001. Evidence of intra-specific competition for food in a pelagic seabird. *Nature* 412: 816-819.
- Lindénfors, P. T. Székely y J.D. Reynolds. 2003. Directional changes in sexual size dimorphism in shorebirds, gulls and alcids. *Journal of Evolutionary Biology* 16: 930-938
- Lindénfors, P. y B. S. Tullberg. 1998. Phylogenetic analyses of primate size evolution: the consequences of sexual selection. *Biological Journal of the Linnean Society* 64: 413-447.
- Litzow, M. A., y Piatt, J. F. 2003. Variance in prey abundance influences time budgets of breeding seabirds: Evidence from pigeon guillemots *Cephus columba*. *Journal of Avian Biology* 34: 54-64.
- LLuch-Belda D., F. J. Magallón y R. A. Schwartzlose. 1986. Large fluctuations in the sardine fishery in the Gulf of California: possible causes. *CalCOFI Report* 27: 136-140.
- Lluch-Cota, S. E., D. B. Lluch-Cota, D. Lluch-Belda, M. O. Nevárez-Martínez, A. Pares-Sierra y S. Hernández-Vázquez. 1999. Variability of sardine catch as related to enrichment, concentration, and retention processes in the central Gulf of California. *CalCOFI Report* 40: 184-190.

- Lormee, H., C. Barbraud, y O. Chastel. 2005. Reversed sexual size dimorphism and parental care in the Red-footed Booby *Sula sula*. *Ibis* 147: 307-315.
- Maddison, D.R. y W. P. Maddison. 2009. Mesquite: A Modular System for Evolutionary Analysis. Version 2.6 [on line]. Available at: <http://mesquiteproject.org>.
- Maness, T. J., y D. J. Anderson. 2007. Serial monogamy and sex ratio bias in Nazca boobies. *Proceedings of the Royal Society of London, Series B: Biological Sciences* 274: 2047-2054
- Mantua, N. J. y S. R. Hare. 2002. The Pacific Decadal Oscillation. *Journal of Oceanography* 58: 35-44.
- Mellink, E., A. Orozco-Meyer, B. Contreras y M. Gonzalez-Jaramillo. 2002. Observations on nesting seabirds and insular rodents in the middle Sea of Cortés in 1999 and 2000. *Bulletin of Southern California Academy of Science* 101: 28-35
- Midford, P. E., T. Garland Jr., y W. P. Maddison. 2002. PDAP: PDTREE Package for Mesquite, Version 1.01.1. URL <http://mesquiteproject.org/mesquite/pdap>.
- Montevecchi, W. A. 1993. Birds as indicators of change in marine prey stocks, p 217-266. En: Furness, R. W, y J. D. D. Greenwood (eds). *Birds as monitors of environmental change*. Chapman and Hall, London.
- Mowbray, T. B. 2002. Northern Gannet (*Morus bassanus*), *The Birds of North America Online* (A. Poole, Ed.). Ithaca: Cornell Lab of Ornithology; Retrieved from the *Birds of North America Online*: <http://bna.birds.cornell.edu/bna/species/693doi:10.2173/bna.693>.
- Nelson, J. B. 1978. *The Sulidae: Gannets and Boobies*. Oxford University Press, London.
- Nevárez-Martínez, M. O., D. Lluch-Belda, M. A. Cisneros-Mata, J. P. Santos-Molina, M. A. Martínez-Zavala y S. Lluch-Cota. 2001. Distribution and abundance of the Pacific sardine (*Sardinops sagax*) in the Gulf of California and their relation with the environment. *Progress in Oceanography* 49: 565-580.

- Nisbet, I. C. T. 1997. Female Common Terns *Sterna hirundo* eating mollusc shells: evidence for calcium deficits during egg laying. *Ibis* 139: 400-401.
- NOAA. 2003. El Niño/Southern Oscillation (ENSO) diagnostic discussion. [http://www.cpc.ncep.noaa.gov/products/expert\\_assessment/ENSO\\_DD\\_archive.shtml](http://www.cpc.ncep.noaa.gov/products/expert_assessment/ENSO_DD_archive.shtml).
- NOAA. 2004. El Niño/Southern Oscillation (ENSO) diagnostic discussion. [http://www.cpc.ncep.noaa.gov/products/expert\\_assessment/ENSO\\_DD\\_archive.shtml](http://www.cpc.ncep.noaa.gov/products/expert_assessment/ENSO_DD_archive.shtml)
- NOAA. 2005. El Niño/Southern Oscillation (ENSO) diagnostic discussion. [http://www.cpc.ncep.noaa.gov/products/expert\\_assessment/ENSO\\_DD\\_archive.shtml](http://www.cpc.ncep.noaa.gov/products/expert_assessment/ENSO_DD_archive.shtml).
- Ornelas, J. F., C. González, y A. Espinosa de los Monteros. 2009. Uncorrelated evolution between vocal and plumage coloration traits in the trogons: a comparative study. *Journal of Evolutionary Biology* 22: 471-484.
- Osorio-Beristain, M. y H. Drummond. 1998. Non-aggressive mate guarding by the blue-footed booby: a balance of female and male control. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 43: 307-315.
- Owens, I. P. F. y I. R. Hartley. 1998. Sexual dimorphism in birds: why are there so many different forms of dimorphism?. *Proceedings of the Royal Society of London, Series B: Biological Sciences* 265: 397-407.
- Palacios, E. 2001. Growth and sexual dimorphism in Brown pelicans: the role of natural selection and nesting substrate. Tesis de doctorado. Universidad de California, Davis.
- Paredes, R. y C. B. Zavalaga. 2001. Nesting sites and nest types as important factors for the conservation of Humboldt Penguins (*Spheniscus humboldti*). *Biological Conservation* 100: 199-205.
- Payne, R. B. 1984. Sexual selection, lek and arena behavior, and sexual size dimorphism in birds. *Journal of Field Ornithology* 56: 92- 93.
- Phillips, R. A. y R. W. Furness. 1997. Sex-specific variation on the loss of mass by breeding Arctic Skuas. *Journal of Avian Biology* 28: 163–170.

- Phillips, R. A., J. R. D. Silk, B. Phalan, P. Catry, y J. P. Croxall. 2004. Seasonal sexual segregation in two *Thalassarche* albatross species: competitive exclusion, reproductive role specialization or foraging niche divergence?. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*. 271: 1283-1291.
- Piatt, J. F., W. J. Sydeman y F. Wiese. 2007. Introduction: a modern role for seabirds as indicators. *Marine Ecology Progress Series* 352: 199-204.
- Pinaud, D. y H. Weimerskirch. 2002. Ultimate and proximate factors affecting the breeding performance of a marine top-predator. *Oikos* 99: 141-150.
- Prenter, J., R. W. Elwood y W. I. Montgomery. 1999. Sexual size dimorphism and reproductive investment by female spiders: a comparative analysis. *Evolution* 53: 1987-1994.
- Price, T. D. 1984. Sexual selection on body size, plumage and territory variables in a population of Darwin's finches. *Evolution* 38: 327-341.
- Raihani, G., Székely, T., Serrano-Meneses, M. A., C. Pitra y P. Goriup. 2006. The influence of sexual selection and male agility on sexual size dimorphism in bustards (Otididae). *Animal Behaviour* 71: 833-838.
- Robinson, J. A., K. C. Hamer, y L. S. Chivers. 2001. Contrasting brood sizes in Common and Arctic Terns: The roles of food provisioning rates and parental brooding. *Condor* 103: 108-117.
- Sandercock, B. K. 1998. Assortative mating and sexual size dimorphism in Western and Semipalmated Sandpipers. *Auk* 115: 786-791.
- Sandercock, B. K. 2001. What is the relative importance of sexual selection and ecological processes in the evolution of sexual size dimorphism in monogamous shorebirds? *Wader Study Group Bulletin* 96: 64-70.
- Schreiber, E. A. y J. Burger. 2002. *The Biology of Marine Birds*. CRC Press. Boca Raton, FL.
- Schreiber, E. A. y R. L. Norton. 2002. Brown Booby (*Sula leucogaster*), *The Birds of North America Online* (A. Poole, Ed.). Ithaca: Cornell Lab of Ornithology; Retrieved from the Birds of North America Online: <http://bna.birds.cornell.edu/bna/species/649doi:10.2173/bna.649>.

- Schreiber, E. A., R. W. Schreiber y G. A. Schenk. 1996. Red-footed Booby (*Sula sula*), The Birds of North America Online (A. Poole, Ed.). Ithaca: Cornell Lab of Ornithology; Retrieved from the Birds of North America Online: <http://bna.birds.cornell.edu/bna/species/241doi:10.2173/bna.241>
- Schreiber, E.A. y R.W. Schreiber. 1988. Great Frigatebirds size dimorphism on two central pacific atolls. *Condor* 90:90–99.
- Schreiber, R. W. y E. A. Schreiber. 1984. Central Pacific seabirds and the El Niño Southern Oscillation: 1982 to 1983 perspectives. *Science* 225: 713-716.
- Serrano-Meneses, M. A. y T. Székely. 2006. Sexual size dimorphism in seabirds:sexual selection, fecundity selection and differential niche-utilisation. *Oikos* 113: 385-394.
- Shine, R. 1979. Sexual selection and size dimorphism in the Amphibia. *Copeia* 1979: 297-306.
- Shine, R. y J. Fairbairn. 1995. Sexual size dimorphism in seabirds: a reply to Croxall. *Oikos* 74: 146–148.
- Snyder, N. F. R., y J. W. Wiley. 1976. Sexual dimorphism in Hawks and Owls of North America. *Ornithological Monographs* 20: 1-96.
- Soto-Mardones, L., S. G. Marinone y A. Parés-Sierra. 1999. Variabilidad espaciotemporal de la temperatura superficial del mar en el Golfo de California. *Ciencias Marinas* 25: 1-30.
- Springer A. M., D. G. Roseneau, E. C. Murphy y M. I. Springer. 1984. Environmental controls of marine food webs: Food habits of sea birds in the eastern Chukchi Sea. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Science* 41: 1202-1215
- Stearns, S. C. 1992. *The Evolution of Life Histories*. Oxford Univ. Press.
- Suryan R. M. y D. B. Irons. 2001. Colony and population dynamics of Black legged Kittiwakes in a heterogeneous environment. *Auk* 118: 636-649
- Sydeman, W. J. y J. O. Eddy. 1995. Repeatability in Laying Date and Its Relationship to Individual Quality for Common Murres. *The Condor* 97: 1048-1052.

- Székely, T., R. P. Freckleton, y J. D. Reynolds. 2004. Sexual selection explains Rensch's rule of size dimorphism in shorebirds. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 101: 12224-12227.
- Székely, T., Reynolds, J. D. y J. Figuerola. 2000. Sexual size dimorphism in shorebirds, gulls, and alcid: the influence of sexual and natural selection. *Evolution* 54: 1404-1413.
- Tershy, B. R., y D. A. Croll. 2000. Parental investment, adult sex ratios, and sexual selection in a socially monogamous seabird. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 48: 52-60.
- Torres, R y A. Velando. 2003. A Dynamic Trait Affects Continuous Pair Assessment in the Blue-footed Booby, *Sula nebouxii*. ***Behavioral Ecology and Sociobiology*** 55: 65-72.
- Torres, R. y A. Velando. 2005. Male preference for female foot colour in the socially monogamous blue-footed booby, *Sula nebouxii*. *Animal Behaviour* 69: 59–65
- Torres, R. y H. Drummond. 1999. Variably male-biased sex ratio in marine bird with females larger than males. *Oecologia* 118: 16-22.
- Velando, A. 2002. Experimental manipulation of maternal effort produces differential effects in sons and daughters: implications for adaptive sex ratios in the Blue-footed Booby. *Behavioral Ecology* 13: 443-449.
- Velando, A., H. Drummond y R. Torres. 2006. Senescent birds redouble reproductive effort when ill: confirmation of the terminal investment hypothesis. *Proceedings of the Royal Society of London, Series B: Biological Sciences* 273: 1443–1448.
- Velando, A., R. Torres y I. Espinosa. 2005. Male coloration and chick condition in blue-footed booby: a cross-fostering experiment. ***Behavioral Ecology and Sociobiology*** 58: 175–180
- Velando, A., y C. Alonso-Alvarez. 2003. Differential body condition regulation by males and females in response to experimental manipulations of brood size

- and parental effort in the blue-footed booby. *Journal of Animal Ecology* 72: 846-856
- Vieyra, L., E. Velarde y E. Ezcurra. 2009. Effects of parental age and food availability on the reproductive success of Heermann's Gulls in the Gulf of California. *Ecology* 90: 1084-1094
- Webster, M. S. 1992. Sexual dimorphism, mating system and body size in New World blackbirds (Icterinae). *Evolution* 46: 1621-1641.
- Weimerskirch, H. 1998. How can a pelagic seabird provision its chick when relying on a distant resource? Cyclic attendance, foraging decision and body condition in sooty shearwaters. *Journal of Animal Ecology* 67: 99-109.
- Weimerskirch, H., L. Zimmermann y P. A. Prince. 2001. Influence of environmental variability on breeding effort in a long-lived seabird, the yellow-nosed albatross. *Behavioral Ecology* 12: 22-30.
- Weimerskirch, H., M. Le Corre, Y. Ropert-Coudert, A. Kato, y F. Marsac. 2006. Sex-specific foraging behaviour in a seabird with reversed sexual dimorphism: the Red-footed Booby. *Oecologia* 146: 681-691.
- Wiewandt, T. A. 1982. Evolution of nesting patterns in Iguanine lizards. En: G. M. Burghardt y A. S. Rand (Eds.). *Iguanas of the world: their behavior, ecology, and conservation*. Noyes, Park Ridge, New Jersey, pp. 119-141.
- Zar, J. H. 1996. *Biostatistical Analysis*. Prentice Hall. U.S.A.
- Zavalaga, C. B., S. Benvenuti, L. Dall'Antonia, y S. D. Emslie. 2007. Diving behavior of blue-footed boobies *Sula nebouxii* in northern Peru in relation to sex, body size and prey type. *Marine Ecology Progress Series* 336: 291-303.
- Zavalaga, C. B., S. Benvenuti, L. Dall'Antonia, y S. D. Emslie. 2008. Foraging areas of breeding blue-footed boobies *Sula nebouxii* in northern Peru, as determined by direction recorders. *Journal of Avian Biology* 39: 405-412.