

TESIS DEFENDIDA POR
Erick González Medina
Y APROBADA POR EL SIGUIENTE COMITÉ

Dr. Eric Mellink Bijtel
Director del Comité

Dr. Eduardo Palacios Castro
Miembro del Comité

M. en C. José de Jesús Ibarra Villaseñor
Miembro del Comité

Dr. Luis Eduardo Calderón Aguilera
*Coordinador del programa de Posgrado en
Ecología Marina*

Dr. David Hilario Covarrubias Rosales
*Encargado del Despacho de la Dirección
de Estudios de Posgrado*

09 de Julio de 2008.

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



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

**BIOLOGÍA REPRODUCTIVA DE *Larus atricilla*, EN LA ISLA EL RANCHO, SINALOA,
DURANTE LA TEMPORADA 2007: EVALUACIÓN DE LA CALIDAD DEL HÁBITAT Y
DE LA RESPUESTA PARENTAL A LA MANIPULACIÓN DEL COSTO DE VUELO Y
TAMAÑO DE NIDADA**

TESIS

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

Presenta:

ERICK GONZÁLEZ MEDINA

Ensenada, Baja California, México, Julio del 2008.

RESUMEN de la tesis de **Erick González Medina**, presentada como requisito parcial para la obtención del grado de MAESTRO EN CIENCIAS en ECOLOGÍA MARINA. Ensenada, Baja California. 09 de Julio de 2008.

BIOLOGÍA REPRODUCTIVA DE *Larus atricilla*, EN LA ISLA EL RANCHO, SINALOA, DURANTE LA TEMPORADA 2007: EVALUACIÓN DE LA CALIDAD DEL HÁBITAT Y DE LA RESPUESTA PARENTAL A LA MANIPULACIÓN DEL COSTO DE VUELO Y EL TAMAÑO DE NIDADA

Resumen aprobado por:

Dr. Eric Mellink Bijtel
Director de Tesis

Se determinó el efecto de las características físicas de los nidos sobre el éxito reproductivo de *Larus atricilla* en la isla El Rancho, Sinaloa durante la temporada reproductiva 2007. También se evaluó el efecto del tamaño de los huevos, orden de aparición, la fecha de puesta y la densidad de anidación sobre el éxito reproductivo. Se llevo a cabo el seguimiento del crecimiento y supervivencia de los pollos en zonas de exclusión. Por ultimo, se realizó un experimento de manipulación del costo de vuelo y tamaño de la nidada en machos y hembras, observando la respuesta en el cuidado parental de los padres y la supervivencia y condición corporal de los pollos. La visibilidad fue la única variable física del nido que influyó en el éxito reproductivo, anidar en sitios con poca visibilidad tuvo un efecto positivo para el éxito de eclosión. La fecha de puesta también tuvo repercusiones en el éxito reproductivo, donde anidar de manera tardía disminuye el éxito reproductivo. El patrón de crecimiento de los pollos mostraron las diferentes adaptaciones al ambiente, donde el tarso y culmen se desarrollan primero para poderse mover de depredadores y poderse alimentar, y por ultimo se desarrolló el ala, lo que les permitió ser mas independientes. En cuanto al cuidado parental, no se detecto un efecto claro en el porcentaje de tiempo en el nido de los adultos que fueron manipulados. Sin embargo, observamos que cuando el macho fue manipulado su pareja disminuyo el tiempo en forma inversa al handicap. Cuando las hembras se manipularon, su pareja incremento el tiempo de estancia en el nido. Las sesiones de alimentación fueron mas frecuentes en nidadas de tres pollos y hubo variaciones por sexo en función del handicap. La condición corporal y supervivencia de los pollos fue afectada negativamente por el handicap y el tamaño de nidada. Lo anterior nos sugiere que hay un ajuste en el cuidado parental bajo condiciones experimentales y esto nos indica que *L. atricilla* tiene una cierta flexibilidad en la inversión parental.

Palabras clave: *Larus atricilla*, éxito reproductivo, hábitat reproductivo, cuidado parental, tamaño de nidada, Sinaloa.

ABSTRACT of the thesis presented by Erick González Medina as a partial requirement to obtain the MASTER OF SCIENCE degree in ECOLOGÍA MARINA. Ensenada, Baja California, 08 de Julio de 2008.

BREEDING BIOLOGY OF THE LAUGHING GULL (*Larus atricilla*) AT EL RANCHO ISLAND, SINALOA, DURING THE 2007 SEASON: EVALUATION OF HABITAT QUALITY AND PARENTAL RESPONSE TO MANIPULATION OF THE COST OF FLIGHT AND CLUTCH SIZE

The effects of the physical characteristics of Laughing Gull (*Larus atricilla*) nests on its breeding success on El Rancho island, Sinaloa, during the 2007 breeding season were determined. Also, the effect of egg size, laying order, laying date, and nesting density on breeding success were assessed. Growth and survival of chicks were monitored. Lastly, I assessed the effects of experimental alterations in flight cost and clutch size on parental care, and chick body condition and survival. Visibility was the only nest characteristic that affected breeding success, and sites with low visibility had higher success. Late nesting reduced breeding success. Chick growth pattern exhibited earlier development of tarsus and culmen, as to allow them to move to safe places and receive food more easily; and the wing being the last structure to grow. There was no clear effect of the experimental manipulations on parental care. However, when the male of a pair was handicapped, the female reduced its amount of parental care. When the females were handicapped, their partners increased parental care. Feeding frequency was higher with 3-chick clutches than with 1-chick clutches, and as affected by manipulation of flight cost. Chick body condition and survival were affected negatively by increased flight cost and clutch size. The results suggest adjustments in parental care when foraging demands were increased, suggesting that Laughing Gulls have some flexibility in their parental inversion.

Key words: *Larus atricilla*, Laughing Gull, breeding success, breeding habitat, parental care, clutch size, Sinaloa.

Dedicatorias

A mis padres: Rosa del Carmen Medina de los Ríos y Juan Manuel González Morales por brindarme su apoyo en todo momento.

La inteligencia sin ambición es un pájaro sin alas.

C. Archie Danielson

Agradecimientos

Al CONACYT por otorgarme la beca de maestría.

Al comité de tesis: Eric Mellink, Eduardo Palacios y José de Jesús Ibarra, por su interés en el trabajo y por sus sugerencias y comentarios que mejoraron sustancialmente el manuscrito

A José Alfredo Castillo por su amistad y ayuda brindada desde el inicio de la tesis, en campo y los excelentes comentarios que ayudaron de manera sustancial a la realización de la tesis.

A Marco Antonio Ornelas, Ulises Angulo, Johana Carolina González, Miguel Guevara por su ayuda en la obtención de datos de campo.

Al grupo de Ornitólogos único de CICESE (los nombrados pajarologos, birds man e incluso polleros) por su amistad.

A los maestros y compañeros de CICESE, quienes compartieron sus conocimientos, en especial a Arely Martínez por su amistad y cariño durante la maestría.

A Raúl Santos Armenta "Bulin" y Raulillo por el transporte puntual y sin contratiempos a la isla.

CONTENIDO

	Página
Resumen español	i
Resumen inglés	ii
Dedicatorias	iii
Agradecimientos	iv
Contenido	v
Lista de Figuras	viii
Lista de Tablas	x
I. INTRODUCCIÓN	1
<i>I.1 Reproducción en aves marinas</i>	1
I.1.1 Éxito reproductivo y calidad de hábitat	1
I.1.2 Cuidado parental bajo condiciones experimentales	5
<i>I.2 Objetivos</i>	8
I.2.1 Objetivo general	8
I.2.2 Objetivos particulares	8
I.2.2.1 Biología Reproductiva	8
I.2.2.2 Experimento de manipulación de costo de vuelo	8
II. MATERIALES Y MÉTODOS	9
<i>II.1 Descripción de la especie en estudio</i>	9
<i>II.2 Área de estudio</i>	9
<i>II.3 Métodos</i>	12
II.3.1 Biología Reproductiva	12
II.3.1.1 Caracterización de los nidos	12
II.3.1.2 Caracterización de los huevos, orden de aparición y fecha de puesta	13
II.3.1.3. Características de los pollos	13
II.3.1.4. Éxito reproductivo	14
II.3.2. Cuidado parental bajo condiciones experimentales	14

CONTENIDO (continuación)

	Página
II.3.2.1 Manipulación de los padres	14
II.3.2.2. Manipulación del tamaño de nidada	16
II.3.3 Análisis estadístico	17
II.3.3.1 Características del nido	17
II.3.3.2 Características de los huevos, orden de aparición y fecha de puesta	18
II.3.3.3 Cuidado parental, efectos de manipulación de costo de vuelo y tamaño de la nidada	18
II.3.3.4 Índice de condición corporal en nidadas manipuladas	19
II.3.3.5 Supervivencia en nidadas manipuladas	19
III. RESULTADOS	20
<i>III.1 Biología reproductiva</i>	20
III.1.1 Cronología reproductiva	20
III.1.2 Éxito reproductivo (éxito de eclosión y de volantón)	21
<i>III.2 Hábitat de Anidación</i>	23
<i>III.3 Características de los huevos, orden de aparición, fecha de puesta y éxito reproductivo</i>	23
<i>III. 4 Crecimiento de los pollos</i>	26
<i>III.5 Cuidado parental bajo condiciones experimentales</i>	28
III.5.1 Patrones de cuidado parental del “grupo control”	28
III.5.1.1 Porcentaje de tiempo en nido	28
III.5.1.2 Sesiones de alimentación a pollos	30
III.5.2 Efectos de manipulación de costo de vuelo y tamaño de nidada en el cuidado parental	31
III.5.2.1 Porcentaje de tiempo en el nido	31
III.5.2.2 Número de sesiones de alimento a pollos	33
<i>III.6 Condición corporal y supervivencia de los pollos</i>	36

CONTENIDO (continuación)

	Página
III.6.1 Condición corporal de los pollos	36
III.6.2 Supervivencia de pollos en nidadas manipuladas	40
IV. DISCUSIÓN	44
<i>IV. 1 Biología reproductiva</i>	44
IV.1.1 Cronología reproductiva	44
IV.1.2 Éxito reproductivo (éxito de eclosión y de volantón)	44
<i>IV.2 Hábitat de Anidación</i>	45
<i>IV.3 Características de los huevos, orden de aparición, fecha de puesta y éxito reproductivo</i>	46
<i>IV. 4 Crecimiento de los pollos</i>	47
<i>IV.5. Efectos de manipulación de costo de vuelo y tamaño de nidada en el cuidado parental</i>	48
III.5.1 Porcentaje de tiempo en el nido	48
IV.5.2 Número de sesiones de alimento a pollos	49
<i>IV.6 Condición corporal y supervivencia de los pollos</i>	50
IV.6.1 Condición corporal de los pollos	50
IV.6.2 Supervivencia de pollos en nidadas manipuladas	51
V. CONCLUSIONES	52
VI. LITERATURA CITADA	54

LISTA DE FIGURAS

<i>Figura</i>		<i>Página</i>
1	Área de Estudio.	12
2	Número de huevos puestos, huevos eclosionados y volantones producidos por la Gaviota <i>Larus atricilla</i> en los cuadrados de muestreo, Isla El Rancho, durante la temporada 2007.	21
3	Edad y crecimiento de pollos de <i>Larus atricilla</i> en Isla El Rancho, Sinaloa, 2007: a) Culmen, b) Tarso, c) Masa y d) Cuerda alar. Se muestra el ajuste a la ecuación logística.	28
4	Porcentaje promedio de tiempo (\pm error estándar) de estancia en nido por parte de los adultos <i>L. atricilla</i> manipulados Hembra, Macho, en función del tamaño de nidada. Isla El Rancho, 2007.	30
5	Porcentaje de tiempo en el nido parte de adultos no marcados Hembra, Macho, en función del Grado de manipulación. Se muestra la media y \pm Error estándar.	34
6	Porcentaje de tiempo en el nido parte de adultos no marcados Macho, Hembra, en función del tamaño de nidada. Se muestra la media y \pm Error estándar.	34
7	Número de Sesiones de Alimento a pollos en función del tamaño de nidada, el grado de manipulación y el sexo Macho, Hembra de <i>L. atricilla</i> en la Isla El Rancho, 2007 (media \pm error estándar).	37
8	Índice de condición corporal de las nidadas de los adultos manipulados en función del tamaño de la nidada (media \pm error estándar).	39

LISTA DE FIGURAS (continuación)

<i>Figura</i>		Página
9	Índice de Condición corporal de las nidadas de los adultos manipulados en función del tamaño de la nidada de un pollo, grado de manipulación y sexo del adulto manipulado Macho, Hembra <i>L. atricilla</i> en la Isla El Rancho, 2007 (media \pm intervalo de confianza de 95%).	39
10	Índice de Condición corporal de las nidadas de los adultos manipulados en función del tamaño de la nidada de tres pollos, grado de manipulación y sexo del adulto manipulado Macho, Hembra <i>L. atricilla</i> en la Isla El Rancho, 2007 (media \pm intervalo de confianza de 95%).	40
11	Supervivencia de nidadas de un pollo de los adultos manipulados (Control, 3cm y 5cm).	42
12	Supervivencia de nidadas de tres pollos de los adultos manipulados (Control, 3cm y 5cm).	43

LISTA DE TABLAS

Tabla		Página
I	Número de nidos en cada tratamiento experimental de manipulación del costo de vuelo y el tamaño de nidada en <i>Larus atricilla</i> , en la Isla el Rancho, 2007.	15
II	Éxito de eclosión de huevos de <i>Larus atricilla</i> : efectos de secuencia en la postura y de tamaño de nidada. Isla El Rancho Sinaloa, 2007 ($X^2 = 1.087$, g.l.=2, $p > 0.05$; $X^2 = 1.0679$, g.l.=2, $p > 0.05$).	22
III	Éxito de volantón de los huevos de <i>Larus atricilla</i> : efectos de secuencia en la postura y de tamaño de nidada. Isla El Rancho Sinaloa, 2007 ($X^2 = 0.819327$, g.l.=2, $p > 0.05$; $X^2 = 0.4340$, g.l.=2, $p > 0.05$).	22
IV	Características físicas en nidos de <i>Larus atricilla</i> en la Isla El Rancho, durante la temporada reproductiva 2007.	24
V	Parámetros del modelo de regresión múltiple, entre las características físicas del sitio del nido y el éxito de eclosión de <i>L. atricilla</i> en la Isla El Rancho, Sinaloa, 2007.	25
VI	Parámetros del modelo de regresión múltiple, entre las características físicas del sitio del nido y el éxito de volantón de <i>L. atricilla</i> en la Isla El Rancho, Sinaloa, 2007.	26
VII	Parámetros del modelo lineal mixto, con ligamiento logit para considerar la distribución binomial de la variable dependiente (éxito de eclosión) entre el volumen de los huevos, su orden de aparición y su fecha de puesta. El Rancho, Sinaloa 2007.	26
VIII	Parámetros del modelo lineal mixto, con ligamiento logit para considerar la distribución binomial de la variable dependiente (éxito de volantón) entre el volumen de los huevos, el orden de aparición y fecha de puesta. El Rancho, Sinaloa 2007.	27

LISTA DE TABLAS (continuación)

Tabla		Página
IX	Parámetros de crecimiento para diversas estructuras de pollos de <i>Larus atricilla</i> utilizando la ecuación logística. Isla El Rancho, Sinaloa, 2007.	27
X	Análisis de varianza del porcentaje de tiempo de estancia en el nido por adultos de <i>L. atricilla</i> en Isla El Rancho, 2007. Se abrevian los siguientes títulos: F. de V., Fuente de variación; S. C., Suma de Cuadrados; g. l., grados de libertad y C. M., Cuadrado Medio).	29
XI	Análisis de Varianza para la sesión de alimento a pollos por parte de adultos de <i>L. atricilla</i> .	31
XII	Análisis de Varianza para el porcentaje del tiempo en el nido, cuando el adulto fue el marcado.	32
XIII	Análisis de Varianza para el porcentaje del tiempo en el nido, cuando el adulto fue el no marcado.	33
XIV	Análisis de Varianza para el número de Sesiones de alimento de alimento a pollos cuando el adulto fue el marcado y manipulado.	35
XV	Análisis de Varianza para el número de abastecimientos de alimento a pollos cuando el adulto fue el No marcado (pareja del adulto manipulado).	36
XVI	Análisis de Varianza para el índice de condición corporal de las nidadas de adultos manipulados.	38
XVII	Prueba de comparación de pendientes de líneas rectas para la diferencia entre dos coeficientes de regresión de la supervivencia de los pollos con diferentes grados de manipulación cuando el tamaño de nidada fue de un pollo.	41

LISTA DE TABLAS (continuación)

Tabla		Página
XVIII	Prueba de comparación de pendientes de líneas rectas para la diferencia entre dos coeficientes de regresión de la supervivencia de los pollos con tamaño de nidada de uno y tres pollos.	41
XIX	Prueba de comparación de pendientes de líneas rectas para la diferencia entre dos coeficientes de regresión de la supervivencia de los pollos con diferentes grados de manipulación en nidadas de tres pollos.	42

I. INTRODUCCIÓN

I.1 Reproducción en aves marinas

I.1.1 Éxito reproductivo y calidad de hábitat

La mayoría de los animales exhiben preferencias de hábitat (Abramsky et al., 2002) y sólo pocos son tan generalistas que pueden vivir igualmente en hábitat diversos (Parejo et al., 2004). Tal preferencia se acentúa durante la época reproductiva y el éxito reproductivo está regido principalmente por la calidad y disponibilidad de hábitat adecuados (Suryan e Irons, 2001). En la mayoría de las especies de aves, la selección de un sitio para anidar, dentro de un hábitat particular, es una de las determinantes principales del éxito reproductivo (Cody, 1985; Montevecchi, 1978). En aves marinas la utilización de sitios de anidación con características diferentes puede influenciar el éxito reproductivo (Nettleship, 1972; Dexheimer y Southern, 1974; Burger y Gochfeld, 1985).

La supervivencia de los pollos está directamente ligada con la calidad del hábitat de anidación (Bouliner y Lemel, 1996). La calidad del hábitat reproductivo de las aves marinas coloniales está influenciada por la disponibilidad de sitios adecuados para la anidación y su cercanía con las zonas con presas (Springer et al., 1984; Hunt et al., 1990). Es decir, están ligadas con la tierra para colocar sus nidos y con el medio marino para obtener su alimento. En las zonas de anidación pueden ser afectados por factores como la depredación (Clode, 1993; Regehr y Montevecchi, 1997) y la presencia de parásitos (Duffy, 1983; Danchin y Monnat, 1992), entre otros.

La mayoría de las aves marinas son coloniales, y la disponibilidad de sitios de anidación óptimos puede ser una limitante para la reproducción (Bouliner y Lemel, 1996). Para algunas especies de aves marinas, como la gaviota *Larus atricilla*, la vegetación puede ser importante, porque proporciona un microclima menos extremo y protección contra depredadores (Burger y Gochfeld, 1985). La vegetación puede afectar la ubicación y tamaño de la colonia y el tipo de sustrato de los sitios específicos de anidación (Saliva y Burger, 1989).

Como consecuencia de lo anterior, la localización de los nidos dentro de la colonia tiene consecuencias para el éxito reproductivo y se le ha relacionado con la edad y la experiencia de los individuos anidantes. Por ejemplo, las zonas periféricas de una colonia resienten tasas mayores de depredación y son utilizadas por individuos jóvenes e inexpertos (Dexheimer y Southern, 1974; Pugsek y Diem, 1983; Gandini et al., 1997). Consecuentemente, la densidad de nidos se relaciona con la calidad del hábitat, pero la rentabilidad de un hábitat decrece cuando aumenta la densidad (Gandini et al., 1997). Es decir, lugares con densidades altas de anidación tienen mayor protección contra depredadores (Anderson y Hodum, 1993), pero también, a medida que aumenta la densidad de anidación, aumentan las agresiones intraespecíficas en algunas especies, lo que se refleja en una disminución del éxito reproductivo (Hunt y Hunt, 1976).

Una medida directa para evaluar la calidad del hábitat es el éxito reproductivo (Clifford y Anderson, 2001). Este puede reflejar efectos a dos escalas: 1) El parche en donde se ubica el nido dentro de la colonia y 2) las características del nido específico (Cody, 1985; Gandini et al., 1997; Smith et al., 2000; Kessler y Baldwin, 2002; Fontaine y Martin, 2006). Es importante identificar el hábitat o las variables del hábitat de anidación que están asociadas con un éxito reproductivo alto para entender las relaciones entre las aves y su hábitat (Kolbe y Janzen, 2002; Nalwanga et al., 2004).

Son comunes las fluctuaciones dramáticas en la calidad del hábitat reproductivo, medidas a través del éxito reproductivo en muchas poblaciones de aves marinas (Springer et al., 1984; Danchin y Monnat, 1992; Boulinier y Lemel, 1996) y muchas de las respuestas de las aves al hábitat reproductivo cambiante se han interpretado como estrategias para asegurar el éxito reproductivo y la supervivencia de los pollos, de manera tal que diferencias entre colonias pueden llegar a promover diferencias en las estrategias de vida entre las poblaciones (Jouventin et al., 1996). La duración del cuidado parental, fecha de puesta, tasa de separación, territorialidad, cleptoparasitismo, dieta, éxito reproductivo y, quizás,

la supervivencia de los individuos inmaduros refleja la adaptación de la especie a condiciones locales (Jouventin et al., 1996; Clifford y Anderson, 2001).

El cómo caracterizar los diferentes componentes de la calidad del hábitat y el conocer como responden las aves ante estos factores cambiantes permiten evaluar la influencia del hábitat sobre las diferentes estrategias de vida de las aves, así como su capacidad de adaptarse a las diferentes condiciones en los sitios de anidación. Por lo tanto, los estudios del efecto del hábitat sobre el éxito reproductivo son de gran importancia para la implementación de planes de manejo en las áreas de anidación (Gandini et al., 1997).

Larus atricilla anida en colonias de hasta más de 25 000 parejas, en playas arenosas o rocosas, y en islas alejadas de la costa, a lo largo de la costa Americana del Atlántico y el Golfo de México, y a lo largo de la costa del Pacífico de México, incluyendo el Golfo de California (Burger, 1996). La especie anida sobre el suelo, ya sea sobre sustrato arenoso o sobre plataformas de hierbas abultadas y entretrejidas (Bent, 1921; Howell, 1932; Dinsmore y Schreiber, 1974; Thebeau y Chapman, 1984).

La selección de sitios de anidación de *L. atricilla* a lo largo de la costa del Golfo de México esta determinada en gran parte por las características vegetales específicas de los sitios, y la especie no anida en áreas desprovistas de vegetación o en hábitat dominados por plantas leñosas (Schreiber y Schreiber, 1978). Los sitios preferidos tienen una cobertura vegetal moderadamente densa (>50%) de hierbas bajas (<1m, por ejemplo *Spartina alterniflora*, *S. patens*, *Paspalum vaginatum*, *Eupatorium capillifolium*, *Batis maritima*), entremezclados con arbustos bajos (<1m, por ejemplo *Baccharis halimifolia*, *Borrchia frutescens*; Dinsmore y Schreiber, 1974; Schreiber y Schreiber, 1978).

La anidación puede ocurrir en zonas con cobertura vegetal escasa (Bent, 1921; Dinsmore y Schreiber, 1974; Thebeau y Chapman, 1984), pero las densidades de los nidos son más bajas, pues el espaciamiento entre los nidos está correlacionado de manera inversa con el aislamiento visual (Burger, 1977; Schreiber y Schreiber, 1978; Thebeau y Chapman, 1984). Ya que los arbustos

dispersos aumentan el aislamiento visual, proporcionando una cortina que protege a los nidos de los depredadores aéreos, los nidos tienden a estar amontonados alrededor de los arbustos situados dentro de extensiones de la vegetación herbácea (Dinsmore y Schreiber, 1974; Schreiber y Schreiber, 1978). Sin embargo, demasiados arbustos aumentan la abundancia relativa de vegetación leñosa y disminuyen la calidad del sitio (Zale y Mulholland, 1985).

Las características topográficas son también importantes en la determinación de la conveniencia de las islas para la anidación de *Larus atricilla*. La mayoría de las colonias se encuentran en islas de 1-2 m sobre el nivel del mar (McGinnis y McCrimmon en Zale y Mulholland, 1985). Las colonias de islas pequeñas (< 0.5 ha) son susceptibles a inundaciones y, por lo tanto, al fracaso reproductivo (Bongiorno, 1970; Burger y Lesser, 1978; Burger y Shisler, 1980). En elevaciones más altas (> 3 m), los substratos en las islas son desestabilizadas por la erosión del viento y se inhibe la colonización vegetativa (Zale y Mulholland, 1985). Las pendientes menores de 3% son óptimas (Zale y Mulholland, 1985). Islas de 2-250 ha de área, con elevaciones máximas de 1-2 m, y pendientes de menos del 3%, proporcionan las mejores condiciones topográficas para la especie a lo largo de la costa del Golfo de México. Sin embargo, en el delta del Río Colorado, Isla Montague, una isla grande y no tan baja, esta y otras especies sufren fracasos reproductivos por inundaciones de sus colonias, debido a la gran amplitud mareal de la barra (Peresbarbosa-Rojas y Mellink, 2001).

Aunque *Larus atricilla* tiene una distribución amplia (Burger, 1996), que ha sido muy poco estudiada en el Pacífico Mexicano, incluyendo el Golfo de California. El estudio reproductivo de la especie permitirá ampliar el conocimiento de la influencia de la calidad del hábitat de anidación sobre la misma y su éxito reproductivo. Mediante este estudio se pretende conocer cómo las características del hábitat de anidación influyen en el éxito reproductivo, de manera que se puedan predecir los cambios a corto y largo plazo bajo diferentes escenarios ambientales y prevenir problemas de conservación de la especie en estudio. Para

el presente trabajo se seleccionó la Isla El Rancho, en el norte de Sinaloa, pues soporta la mayor colonia conocida de esta especie en el Golfo de California.

I.1.2 Cuidado parental bajo condiciones experimentales

Desde las primeras publicaciones que trataron el tema del cuidado parental (Darwin, 1859; Trivers, 1972) se han utilizado diferentes términos para referirse a todas las acciones de los padres para promover la supervivencia de sus crías. Según Clutton-Brock (1991) se puede convenir en el uso de la definición de “cuidado parental” como a todo lo que los padres hacen para favorecer el éxito de las crías. Este es, por tanto, el término más amplio y con menos restricciones. Normalmente se puede cuantificar de algún modo lo que los padres hacen por las crías utilizando medidas tales como aporte de alimento, tiempo empleado de alimentación de cría o distancias recorridas en busca de alimento (Almansa, 2002).

Más del 90% de especies de aves exhiben cuidado biparental (Stenhouse et al., 2004). En esta biparentalidad en el cuidado de los pollos pueden existir diferencias y conflictos en el nivel de esfuerzo por parte de los miembros de la pareja (Trivers, 1972). En muchas especies de aves, los individuos muestran una flexibilidad en sus patrones de inversión en el cuidado parental en respuesta a cambios en la actuación de la pareja (Partridge y Harvey, 1988).

Dichas respuestas se han estudiado por medio de manipulaciones experimentales en cuidado parental (Curio, 1987; Wright y Cuthill, 1990). En sistemas biparentales, cuando un miembro de la pareja se remueve, su pareja trabaja más para compensar el efecto de la remoción (Lefelaar y Robertson, 1986; Sasvari, 1986; Wright y Cuthill, 1989). Se han propuesto dos mecanismos principales para explicar cómo las aves optimizan este balance en el nivel de esfuerzo en el cuidado parental: (1) la “hipótesis de inversión flexible”, bajo la que los padres pueden ajustar o alterar su esfuerzo continuamente de acuerdo con el nivel de contribución o inversión de la pareja, llegando a “negociar” que tanto

esfuerzo esta dispuesto a dar, dependiendo de los requerimientos reproductivos (Reid, 1987; Johnsen et al., 1994; Weimerskirch et al., 1997); y (2) “la hipótesis de inversión fija”, la cual implica que los padres tienen un nivel fijo de inversión en su reproducción para maximizar su propia supervivencia, por lo que su estrategia no les permite que modifiquen o cambien su comportamiento durante el cuidado parental (Ricklefs, 1987; Mauck y Grubb, 1995).

Los datos experimentales obtenidos cuando se remueve a un miembro de la pareja no permiten discriminar entre estas dos posibilidades (hipótesis flexible o fija). Los experimentos de remoción simulan una deserción en el nido o la muerte de un miembro de la pareja, por lo que la respuesta de la pareja viuda puede ser diferente de aquella en la cual un miembro de la pareja este haciendo menos de lo que le corresponde hacer en cuanto al cuidado parental (Wright y Cuthill, 1989). Esto sugiere que manipulaciones que causen una cierta desventaja en un miembro de la pareja, causándole un esfuerzo mayor en su cuidado parental serían los idóneos para tratar de probar las hipótesis, mencionadas arriba.

En especies con cuidado biparental se han realizado investigaciones en las cuales se manipula a un miembro de la pareja causándole un incremento en el costo de vuelo uniéndole las plumas (Verbeek y Morgan, 1980; Slagsvold y Lifjeld, 1988; Weimerskirch et al., 1995) o agregándoles pesos (Wright y Cuthill, 1989; Wright y Cuthill, 1990). De esta manera se investigan las respuestas del otro miembro de la pareja a la reducción de inversión de cuidado parental.

En aves con vidas cortas como Passeriformes, la probabilidad de sobrevivir a una futura reproducción es baja, por lo que si la demanda de los pollos aumenta, se esperaría un incremento en el esfuerzo parental a expensas de su propia supervivencia (Linden y Møller, 1989). En contraste, en aves con vidas de larga duración, los padres deberían ser más restringidos en incrementar su esfuerzo de reproducción actual, en orden de moderar su impacto en su reproducción futura y su propia supervivencia. De esta manera, las aves marinas generalmente se consideran como inversionistas fijas en su cuidado parental (Croxall, 1982; Chaurand y Weimerskirch, 1994; Navarro y Solís, 2007). Sin embargo, no todas

las aves marinas tienen la misma capacidad reproductiva, es decir, el 54% de las especies de aves marinas ponen un solo huevo, mientras que algunas especies como gaviotas, cormoranes y rayadores ponen entre 4-5 huevos. Hay casos especiales como los albatros que se reproducen solamente una vez cada dos años y solamente ponen un huevo (Hamer et al., 2002). Esto sugiere, quizás un gradiente en la capacidad reproductiva de las especies de aves marinas, por lo que la hipótesis de inversión fija no sea tan generalizable para todo el grupo de estas aves.

Para estudiar la respuesta parental de *Larus atricilla* ante manipulaciones del costo de vuelo y del tamaño de nidada nos permitirá determinar el tipo de inversión realizada por ambos miembros de la pareja. Esto nos permitirá determinar la estrategia en un ave marina de vida larga, pero con alta capacidad reproductiva.

I.2 Objetivos

I.2.1 Objetivo general

- Estudiar la biología reproductiva y determinar la respuesta parental ante la manipulación del costo de vuelo y del tamaño de nidada en la gaviota *Larus atricilla* en la isla El Rancho, Sinaloa, durante la temporada 2007.

I.2.2 Objetivos particulares

I.2.2.1 Biología Reproductiva

- Determinar la cronología reproductiva de *L. atricilla* en la isla ER en 2007.
- Caracterizar los nidos de *L. atricilla* en la colonia y determinar su efecto en el éxito reproductivo.
- Determinar si el tamaño de los huevos, orden de aparición y fecha de puesta influyen en el éxito reproductivo.
- Caracterizar el crecimiento de los pollos.

I.2.2.2 Experimento de manipulación de costo de vuelo

- Determinar el efecto del grado de manipulación, el sexo del ave manipulada y el tamaño de nidada en la respuesta parental de los adultos manipulados.
- Determinar si existe un ajuste en la inversión parental de la pareja de los adultos manipulados y si varía en función del sexo y el tamaño de nidada.
- Determinar el efecto de la manipulación de costo de vuelo sobre la supervivencia y condición corporal de los pollos.

II. MATERIALES Y MÉTODOS

II.1 Descripción de la especie en estudio

Larus atricilla es una gaviota de tamaño mediano de 39-46cm de longitud y con un peso de 203-371 g. Se caracteriza por tener la cabeza de color negro, con un anillo ocular blanco. El dorso es de color grisáceo y las partes inferiores son de color blanco. Exhibe marcas negras en los bordes de las alas y un color marrón rojizo en pico y patas (Burger, 1996). La especie anida en colonias desde las costas de Maine, E.U.A., hacia el sur a lo largo de la costa sur de Texas, E.U.A. También anida en el Golfo de California, en algunas islas del Caribe y en lugares aislados en el oeste y en el Pacífico Mexicano. Y pasa el invierno desde Carolina del Norte hacia el sur a través de los lugares de anidación y hasta Sudamérica. Los machos y hembras generalmente construyen sus nidos juntos. Por lo general ponen tres huevos, entre los meses de abril-mayo. El tiempo de incubación es de 22 días y los pollos pueden volar aproximadamente a los 43 días. La especie se alimenta principalmente de invertebrados acuáticos y terrestres, insectos voladores, peces, calamares y de basura (Burger, 1996).

En México se desconoce mucho sobre la especie, se sabe que anida a lo largo de la costa del Golfo de México en islas de los estados de Campeche y Yucatán y que se distribuye localmente a lo largo de la costa del Pacífico, desde el norte del Golfo de California hasta el sur de Colima (Massey y Palacios, 1994; Howell y Webb, 1995). En la Isla Montague, en el delta del Río Colorado, esta especie sufre de fracasos reproductivos provocados por las mareas (Peresbarbosa-Rojas y Mellink 2001).

II.2 Área de estudio

El Golfo de California es un mar marginal del océano Pacífico, muy dinámico y altamente productivo. Topográficamente el Golfo está dividido en una serie de cuencas y trincheras, cuya profundidad aumenta de Norte a Sur y separadas una de otra por cumbres transversales. Este mar tiene surgencias en su costa Oeste

durante el verano y en su costa Este durante invierno y primavera (Álvarez-Borrego, 2002).

El clima en el Golfo de California está dividido en un invierno de latitud media y un verano subtropical (Mosiño y García, 1974). En invierno la temperatura del aire disminuye hacia el interior del Golfo de sur a norte. La diferencia entre la temperatura del aire del Golfo y de la costa del Pacífico de Baja California es muy pequeña, pero en las mismas latitudes las temperaturas del aire en la costa terrestre de México son mayores de 2° C que en la costa.

En verano la temperatura del aire se incrementa hacia el interior del Golfo y las diferencias entre temperaturas entre las costas Este y Oeste de Baja California son grandes, algunas veces excediendo los 10° C. Hay más precipitación en el lado Este que en el lado Oeste del Golfo. La parte Norte del Golfo es seca, al igual que el desierto que lo rodea, con una precipitación anual de menos de 100 mm, mientras que en la parte Sur del Golfo, llega hasta alrededor de 1000 mm (Álvarez-Borrego, 2002).

En el Este del Golfo, una zona de transición con una estructura dinámica complicada (Álvarez-Borrego, 1983), la costa de Sinaloa tiene muchas lagunas costeras, mismas cuyas características ecológicas aún no se conocen bien. La bahía más grande es la de Santa María - La Reforma, de gran importancia pesquera y biológica, con una producción pesquera promedio anual de 3,000 toneladas (Conservación Internacional, 2003). El camarón es la principal especie explotada y, aunque el período más intenso de pesca se limita a sólo un mes al año, aporta de un 60% a 80% del volumen anual de las capturas. Otra de las actividades productivas en la Bahía es el cultivo de camarón, a lo cual se destinan más de 7,000 hectáreas (Conservación Internacional, 2003). En la zona costera adyacente a la Bahía Santa María se desarrolla agricultura de riego y temporal, en gran parte de la superficie de la cuenca (Conservación Internacional, 2003). El cultivo de camarón, producción de sal y cacería recreativa son otras actividades productivas que se desarrollan en la zona (Conservación Internacional, 2003).

En la boca Norte de la Bahía de Santa María - La Reforma se encuentra la isla El Rancho ($25^{\circ}10' N$, $108^{\circ}23' W$; Fig. 1), con una extensión aproximada de 120 ha. Tiene una forma de U, con una parte expuesta al mar abierto y una interior más protegida con la salida apuntando hacia tierra firme. El sustrato de la isla es arenoso y el grano de arena es más fino en la playa interior de la isla y más grueso en los lados oeste y norte, que están más expuestos a la acción eólica (Castillo-Guerrero, 2003).

En la playa protegida del oeste hay planicies de inundación de hasta 300 m de ancho, en la que hay una banda discontinua de vegetación de marisma (*Salicornia* sp.), con una cobertura menor al 20 % y una altura máxima de 30 cm. En algunas zonas de marisma hay arbustos de mangle dulce (*Rizophora mangle*) de hasta 80 cm de altura. En el interior de la isla, al terminar la zona de marisma, hay dunas de arena cubiertas de deditos (*Sesuvium verrucosum*). La parte central de la isla forma un cinturón de dunas de hasta unos 4 m de altura. En la zona Noreste las dunas se encuentran cubiertas por zacate salado (*Distichlis spicata*) de hasta 50 cm de altura. En el noroeste, la isla se ensancha y tiene una zona amplia de dunas desprovistas de vegetación. En las secciones más expuestas de la isla en los extremos norte y oeste, no hay zonas de inundación y las dunas se encuentran inmediatamente después de la línea de marea (Castillo-Guerrero, 2003). La gaviota *Larus atricilla* anida en la mayor parte de la isla, excepto en la parte central desprovista de vegetación, pero con variaciones en su densidad de anidación.

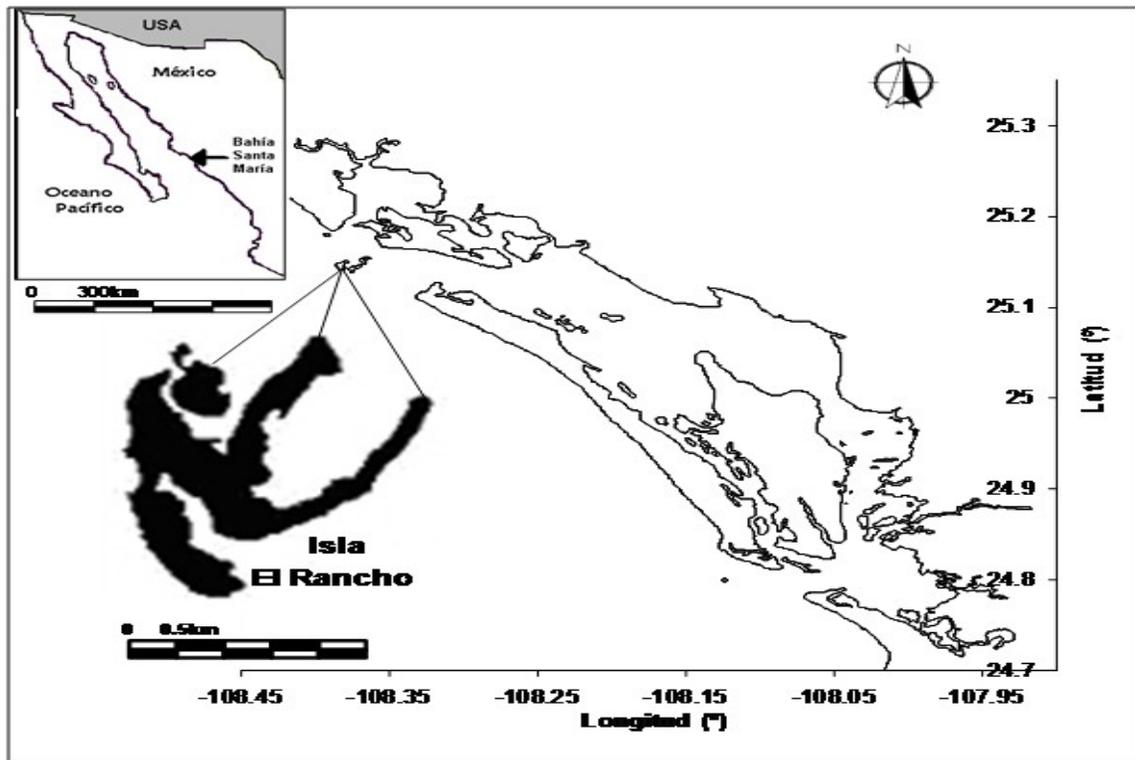


Figura 1. Área de Estudio.

II.3 Métodos

Para el estudio de la biología reproductiva de *Larus atricilla* realicé 14 visitas a la isla entre (enero y julio de 2007). Durante estas visitas realicé las siguientes actividades:

II.3.1 Biología Reproductiva

II.3.1.1 Caracterización de los nidos

Previo al periodo de puesta, se establecieron 12 parcelas de 10 x 10 m, en cuatro zonas de la isla. Los sitios se eligieron siguiendo un recorrido diagonal de un lado a otro de la isla y delimitando un cuadrado cada 50 m. Se marcaron todos los nidos dentro del área de los cuadrados. En cada nido se marcaron los huevos con un plumón de tinta indeleble de acuerdo con su secuencia de puesta. Se midió el diámetro del nido y su profundidad, la cobertura y altura vegetal en un

círculo de 0.5 m de radio, y la distancia al nido más cercano y la densidad de nidos en un radio de 5 m alrededor del nido caracterizado (Burger, 1980). También se midió la inclinación del terreno y la visibilidad del nido, en grados. Se aplicó un índice de visibilidad alrededor del nido, con base en la altura de la vegetación y la visibilidad del nido medido como los grados de visión alrededor del nido.

II.3.1.2 Caracterización de los huevos, orden de aparición y fecha de puesta

Se midió el largo y ancho de cada huevo, utilizando un vernier (± 0.1 mm) y se calculó su volumen con la formula: $V = (\pi/6) L a^2$ (Worth, 1940; donde V = volumen, L = longitud y a = ancho). Los huevos se revisaron diariamente durante las visitas a la Isla, para determinar su permanencia o depredación. Para los huevos cuya fecha de puesta y orden de aparición se desconocía, se utilizó el método de flotación (Hays y LeCroy, 1971) para estimar los días transcurridos desde su puesta.

II.3.1.3 Características de los pollos

Se seleccionaron aleatoriamente cuatro parcelas que se circundaron con una malla de contención o exclusión (plástico negro) de 0.5 m de altura, para que los pollos no pudieran escapar, pero permitiendo que los adultos los alimentaran. En estas parcelas se marcaron 47 nidos y se determinó el crecimiento y desarrollo de los pollos, así como el éxito a volantón (Schreiber et al., 1979). Para darles seguimiento, los pollos se marcaron con anillos de colores con combinaciones únicas. Todos los días, durante la estancia en la Isla, se tomaron datos de masa, longitud de tarso, culmen y cuerda alar de cada pollo. A los datos obtenidos se les ajustó el modelo de crecimiento logístico $W = \alpha / (1 + b e^{-kt})$, donde W = Crecimiento logístico, α = asíntota, k = constante proporcional a la tasa de crecimiento global, b = constante de tiempo, e = base de logaritmo natural y t = tiempo o edad el cual es cero en el punto de inflexión (Ricklefs, 1968).

II.3.1.4 Éxito reproductivo

El éxito reproductivo se estimó de dos maneras distintas: como éxito de eclosión (medido como el porcentaje de huevos eclosionados del total puesto) para los 147 nidos seleccionados, y como éxito a volantón (medido como el porcentaje de pollos que llegaron a la edad de volantón del total de eclosionados) de los 47 nidos en las zonas de exclusión.

II.3.2 Cuidado parental bajo condiciones experimentales

II.3.2.1 Manipulación de los padres

El costo energético de vuelo en aves se puede incrementar experimentalmente adhiriendo pesos o disminuyendo la carga alar (Pennycuick, 1989). Adherir peso puede afectar la estabilidad del ave al momento del vuelo, y el daño puede ser permanente si el individuo no es recapturado. Mientras que al disminuir la carga alar cortando los bordes a las alas, el ave tiene menor daño en el funcionamiento del vuelo, además que el efecto desaparece con la siguiente muda (Cuthill, 1991; Mauck y Grubb, 1995).

Debido a las implicaciones éticas que implica provocarle el menor daño posible a las aves, se eligió cortar los bordes distales de las remeras o primarias, y se excluyeron otros métodos mas agresivos tales como agregar pesos a las aves, para que después del experimento se pudieran recuperar. El experimento incluyó 38 machos y 36 hembras atendiendo nidos diferentes. Los adultos se capturaron durante el día, con trampas de resorte activadas a distancia por medio de una cuerda. La captura y manipulación de los padres se realizó entre los 0-4 días después de la eclosión de los pollos. Consideré tres grados de manipulación del costo de vuelo: 1) sin corte o control (25 nidos), 2) manipulación media (25 nidos) con 3 cm de corte y 3) manipulación drástica (24 nidos) con 5 cm de corte (Tabla I).

Tabla I. Número de nidos en cada tratamiento experimental de manipulación del costo de vuelo y el tamaño de nidada en *Larus atricilla*, en la Isla el Rancho, 2007.

Ave	Nidos con un pollo			Nidos con tres pollos		
	<i>Grado de manipulación:</i>			<i>Grado de manipulación:</i>		
Manipulada:	<i>Control</i>	<i>3 cm</i>	<i>5 cm</i>	<i>Control</i>	<i>3 cm</i>	<i>5 cm</i>
Macho	6	7	6	4	4	8
Hembra	6	7	5	9	7	5

Se estimó el costo de vuelo causado por el corte de las alas con el software "Flight" para plataforma Windows (Pennycuick, 2006) con base en las medidas de masa corporal (0.314 Kg.), envergadura del ala (1.03 m), área de la superficie de vuelo bajo condiciones normales (0.0931 m²), área de la superficie de vuelo bajo la manipulación de 3 cm (0.0877 m²) y área de la superficie de vuelo bajo la manipulación de 5 cm (0.0829 m²). Dichas áreas fueron calculadas con base en las mediciones de cinco individuos. Calculé que el costo de vuelo en los individuos con 3 cm de corte fue un 5.84% mayor que bajo condiciones normales, mientras que en los individuos con corte de 5 cm fue 11% mayor (ver Pennycuick, 1989).

Para determinar el sexo de los adultos medí la longitud del pico (LP), longitud total del cuerpo (LT) y longitud del ala (LA), y calculé un puntaje individual con la formula: $(LP \times 0.649) + (LT \times 0.579) + (LA \times 0.762)$, si el valor del puntaje resultante fue mayor que 507.392 el individuo se clasificó como macho, y si resultó menor se consideró hembra (Evans et al., 1993). Además, se verificó el sexo mediante observaciones de comportamiento de cópula y comparando con el tamaño de su pareja (los machos son ligeramente mayores que las hembras). A cada adulto capturado se le colocó una combinación única de anillos de colores y se les pinto el pecho con tinta indeleble (plumón de aceite) color negro para facilitar las observaciones a distancia en el campo, y no interferir con el comportamiento de los padres durante su estancia en el nido.

II.3.2.2 Manipulación del tamaño de nidada

Se manipuló el tamaño de nidada en aquellos nidos escogidos al azar que no tuvieron el número de pollos previamente asignado (Tabla 1) Se aumentó el tamaño de la nidada en 19 nidos. En total se agregaron 23 pollos a los nidos para completar los tratamientos de tres pollos y se extrajeron ocho pollos a varios nidos, para que el tamaño de la nidada fuera de 1 pollo.

Los pollos de los nidos manipulados fueron marcados con anillos de colores y se les tomaron las medidas de crecimiento (longitud de culmen, tarso y cuerda alar, y masa corporal) y su presencia en el nido durante la estancia en la isla, para determinar su condición corporal y supervivencia. Se consideró como índice de condición corporal a los residuales de la regresión entre la medida con mejor ajuste lineal (cuerda alar) y la masa corporal (Schulte-Hostedde et al., 2005; Castillo-Guerrero y Mellink, 2006). La supervivencia de los pollos se calculó con base en los pollos observados por periodo de captura (considerando cada periodo como 5-7 días), se realizaron siete eventos de captura y se consideraron como vivos a aquellos que no se observaron en un determinado periodo de captura, pero fueron observados en periodos posteriores.

Se determinó el cuidado parental en los nidos manipulados con base en observaciones focales. Se registró el porcentaje de tiempo de estancia en el nido y número de sesiones de alimentación a los pollos de cada padre. Sesión de alimentación se refiere a una serie de intentos de alimentar al pollo en un periodo de tiempo menor a 5 min, frecuentemente se trataba de la misma presa que era ofrecida a los pollos de manera reiterada debido a las dificultades de los pollos pequeños para manipular presas relativamente grandes. Se seleccionó esta medida debido a que la frecuencia de alimentación puede confundir al observador anotando varias veces alimentación sin que sea transferido alimento (Bart et al., 1998).

Las observaciones se llevaron a cabo desde un día después de su manipulación hasta transcurrir una edad de 25 días. Cada periodo de observación

fue de una hora. Las observaciones de los nidos se llevaron de 7:00 a 9:00 y de 18:00 a 20:00.

II.3.3 Análisis estadístico

Realicé todas las pruebas con un $\alpha=0.05$ para los factores individuales, pero $\alpha = 0.1$ para las interacciones entre factores consideré diferencias significativas, debido a que las pruebas de significancia para los términos de las interacciones tienen un accionar más bajo que los de efectos principales (Littell et al., 1991). Para todos los casos de estudio y análisis de datos, realicé pruebas de normalidad (Kolmogorov-Smirnov) y homogeneidad de varianzas (Bartlett), y en caso de no contar con estas características, realicé pruebas no paramétricas (Zar, 1996).

II.3.3.1 Características del nido

Para determinar la influencia de las características físicas de los nidos de *L. atricilla* en el éxito a eclosión utilicé una regresión múltiple, (Ho: No hay una relación significativa entre las características del nido (diámetro, profundidad, cobertura y altura vegetal, visibilidad e inclinación, distancia al nido más cercano, y densidad y el éxito a eclosión). Para determinar la influencia de las características físicas de los nidos de *L. atricilla* en el éxito a volantón utilicé una regresión múltiple (Ho: No hay una relación significativa entre las características diámetro, sustrato, profundidad, cobertura y altura vegetal, visibilidad e inclinación, distancia al nido más cercano, y densidad y el éxito a volantón en los nidos).

II.3.3.2 Características de los huevos, orden de aparición y fecha de puesta

Para conocer los factores que afectaron el éxito de eclosión, utilicé como variable categórica el orden de aparición y como covariados el volumen del huevo y la fecha de puesta. El modelo estadístico que se utilizó fue un modelo lineal mixto, con un ligamiento logit para considerar la distribución binomial de la variable dependiente (Ho: Hay un efecto significativo sobre el éxito a eclosión de alguno de los factores -tamaño de huevos, orden de aparición, y fecha de puesta).

Para conocer los factores que afectaron el éxito de volantón, se utilizaron como variables independientes el tamaño de los huevos, orden de aparición y fecha de puesta. Utilicé un modelo lineal mixto, con un ligamiento logit para considerar la distribución binomial de la variable dependiente (Ho: Hay un efecto significativo sobre el éxito a volantón de alguno de los factores -tamaño de huevos, orden de aparición, y fecha de puesta).

II.3.3.3 Cuidado parental, efectos de manipulación de costo de vuelo y tamaño de la nidada

Para determinar si hubo un efecto del sexo, grado de manipulación y/o tamaño de nidada en los patrones de cuidado parental, utilicé dos análisis de varianza multifactorial utilizando como variable dependiente, para un caso, el porcentaje de tiempo de estancia en el nido y, para el otro, el número de sesiones de alimentación a pollos por hora de observación, siendo factores independientes el sexo del adulto, el grado de manipulación y el tamaño de nidada en ambos casos (Ho: No hubo un efecto por sexo; Ho: No hubo un efecto por el grado de manipulación en el costo de vuelo; Ho: No hubo un efecto por el tamaño de nidada; Ho: La interacción entre los factores pueden tener un efecto en el cuidado parental).

II.3.3.4 Índice de condición corporal en nidadas manipuladas

Para determinar si hubo un efecto del sexo del adulto manipulado, del grado de manipulación y del tamaño de nidada en la condición corporal de los pollos utilicé un análisis de varianza multifactorial. Las variables independientes fueron sexo del adulto manipulado, grado de manipulación y el tamaño de la nidada y la variable dependiente el índice de condición corporal de los pollos (Ho: El sexo del adulto manipulado, el grado de manipulación, el tamaño de nidada y la interacción entre los factores no influenciaron la condición corporal del pollo).

II.3.3.5 Supervivencia en nidadas manipuladas

Para determinar si hubo un efecto del grado de manipulación y el tamaño de nidada en la supervivencia de los pollos utilicé una prueba de comparación de pendientes de ecuaciones lineares obtenidas de regresiones lineares (Ho: El grado de manipulación no tuvo un efecto en la supervivencia de los pollos; Ho: No hubo un efecto por el tamaño de nidada en la supervivencia de los pollos).

III. RESULTADOS

III.1 Biología reproductiva

III.1.1 Cronología reproductiva

Los adultos de *Larus atricilla* comenzaron a congregarse en la Bahía de Santa María-La Reforma a principios del mes de febrero, previo a la temporada de anidación. A finales de febrero, se observaron las primeras gaviotas descansando y sobrevolando la isla, la mayoría con la cabeza completamente negra, lo que indicaba que se encontraban listas para reproducirse. El 15 de marzo se observó a las primeras parejas cortejando, en la playa, y estableciendo territorio, en zonas con vegetación. A principios de abril se encontraron parejas ya establecidas y cuidando su territorio de anidación y se observó cortejo de pre-cópula (en el cual el macho realiza una serie de movimientos de la cabeza hacia arriba y abajo, y al finalizar alimenta a la hembra). El 26 de abril se observó la primer pareja copulando y a principios del mes de mayo se detectaron los primeros nidos con un huevo. A finales del mismo mes se observaron las primeras eclosiones en la isla.

Se observaron dos picos en la fecha de puesta, y consecuentemente, dos picos de las fechas de eclosión. La puesta en la colonia fue relativamente sincrónica puesto que la mayoría de los huevos se pusieron en aproximadamente dos semanas (Figura 2). En general, durante su primera semana después de la eclosión, los pollos permanecieron en el nido al resguardo de sus padres. Después de una semana, hubo pollos en las cercanías de los nidos, escondidos entre la vegetación de zacate salado para resguardarse de los posibles ataques de vecinos y para atenuar las altas temperaturas ($\pm 35^{\circ}$ C). A las cuatro semanas de edad, los pollos eran más independientes de los padres, se defendían de las agresiones de los vecinos y podían andar en los alrededores de los nidos sin necesidad de esconderse entre la vegetación. Incluso formaban grupos numerosos refrescándose en las orillas de la playa. A la quinta semana después de las primeras eclosiones se observaron los primeros pollos volantes en las orillas de la Isla (Figura 2).

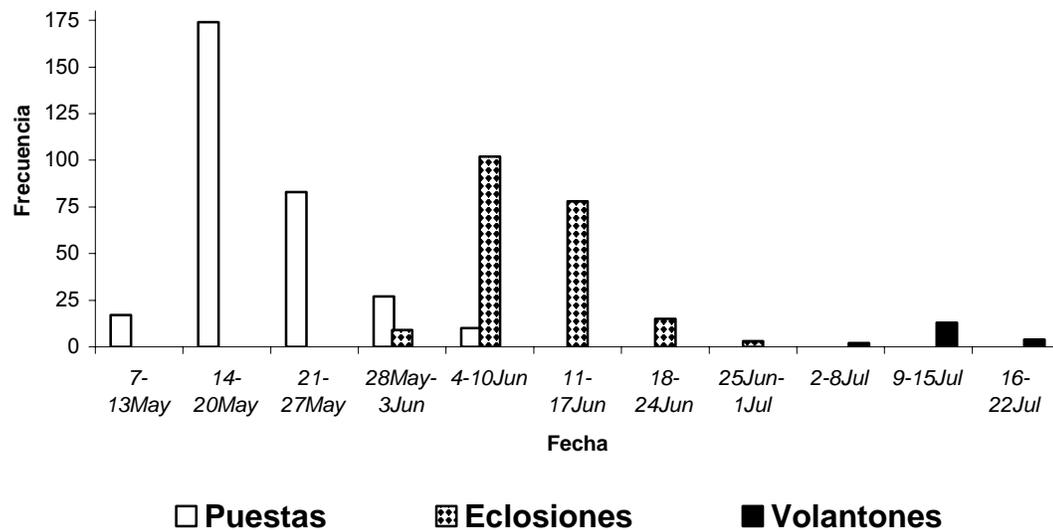


Figura 2. Número de huevos puestos, huevos eclosionados y volantones producidos por la Gaviota *Larus atricilla* en los cuadrados de muestreo, Isla El Rancho, durante la temporada 2007.

III.1.2 Éxito reproductivo (éxito de eclosión y de volantón)

En los 148 nidos que monitoreé se pusieron 311 huevos, de los que eclosionaron 207. No hubo diferencias significativas en el éxito de eclosión (porcentaje de huevos eclosionados del total puesto) debidas a la posición del huevo en la secuencia de puesta. Tampoco hubo diferencias significativas entre los nidos de 1, 2 y 3 huevos en la productividad en nidos con al menos un huevo eclosionada (Tabla II).

Para determinar el éxito a volantón se siguieron 47 nidos. En estos se pusieron 95 huevos, de los cuales eclosionaron 57, y 19 de los pollos nacidos llegaron a la etapa de volantón. Es decir, un 33% de los pollos que eclosionan llegan a la edad de volantón. En el éxito de volantón no hubo diferencias significativas entre los huevos en función de su orden de puesta. La productividad de volantones por nido

fue muy similar a la de volantones producidos por huevo, y no hubo diferencias significativas entre los nidos de 1, 2 y 3 huevos (Tabla III).

Tabla II. Éxito de eclosión de huevos de *Larus atricilla*: efectos de secuencia en la postura y de tamaño de nidada. Isla El Rancho Sinaloa, 2007 ($X^2 = 1.087$, g.l.=2, $p > 0.05$; $X^2 = 1.067$, g.l.=2, $p > 0.05$).

Variable	1° huevo	2° huevo	3° huevo	Total
Total de huevos	148	129	34	311
Huevos eclosionados	106	80	21	207
Éxito de eclosión (%)	71.62	62.01	61.76	66.55
Total de nidos	20	93	34	147
Nidos con al menos una eclosión	12	73	29	114
Nidos con al menos una eclosión (%)	60	78	85	77.55

Tabla III. Éxito de volantón de los huevos de *Larus atricilla*: efectos de secuencia en la postura y de tamaño de nidada. Isla El Rancho Sinaloa, 2007 ($X^2 = 0.819$, g.l.=2, $p > 0.05$; $X^2 = 0.434$, g.l.=2, $p > 0.05$).

Variable	1° huevo	2° huevo	3° huevo	Total
Total de huevos	34	21	2	95
Volantones	11	8	0	19
Éxito a volantón (%)	32.35	38.09	0	33.33
Total de nidos	7	33	8	48
Nidos con al menos un volantón	2	13	4	19
Productividad de volantón por nido (%)	29	38	50	39.58

III.2 Hábitat de Anidación

Los nidos se concentraron en zonas provistas de vegetación, y todos estuvieron sobre un sustrato con material vegetal compuesto por *Salicornia sp.* y

Distichlis spicata. El 36.9% de los nidos estaban en sitios con una cobertura vegetal del 100%, mientras que tan solo el 9.9% de los nidos estuvo en un sitio con una cobertura vegetal menor al 50%. Una buena proporción de nidos (39.7%) no tuvieron obstrucciones a la visibilidad (sitios con mas de 350° de visibilidad), mientras que el 30.5% estuvieron en sitios con una visibilidad menor de 200°. El diámetro de los nidos varió entre 17cm y 27cm, y el 36.2% tuvo un diámetro menor a 21 cm (Tabla IV). Hubo un efecto significativo inverso de la visibilidad alrededor del nido sobre el éxito de eclosión (Tabla V). No hubo un efecto significativo de las características del nido sobre el éxito a volantón ($R = 0.337$, $R^2 = 0.113$, $F [7,37]=.674$, $p<.692$; Tabla VI). La densidad de nidos alrededor del nido focal varió entre 0 y 0.91 nidos/m² (0.36, $s = 0.19$) y exhibió una distribución normal (K-S $d = 0.10$, $p<.10$). La distancia al nido más cercano varió entre 40 cm y 500 cm (170.44, $s = 94.02$, Tabla IV).

III.3 Características de los huevos, orden de aparición, fecha de puesta y éxito reproductivo

El tamaño promedio de puesta para la especie en la Isla El Rancho durante la temporada reproductiva 2007 fue de 2.09 (± 0.60) huevos por nido; el 12.84% de los nidos tuvo un huevo, mientras que el 64.18% de los nidos tuvo dos huevos, y el 22.98% restante tuvo tres huevos. El volumen promedio de los huevos fue de 42,693.32 mm³ (± 251.03).

Tabla IV. Características físicas en nidos de *Larus atricilla* en la Isla El Rancho, durante la temporada reproductiva 2007.

		Cobertura vegetal (%)				
Intervalo		0-70%	71-80%	81-90%	91-99%	100%
% Nidos		9	8	18	28	37
		Visibilidad desde el nido (grados radiales)				
Intervalo		0-90	91-180	181-270	271-360	
% Nidos		22	15	17	87	
		Inclinación del terreno (grados)				
Intervalo		0-1	2-4	5-8	9-15	17-30
% Nidos		32	19	26	16	7
		Profundidad (cm)				
Intervalo			3-4	4.1-6		6.1-8
% Nidos			21	62		17
		Diámetro (cm)				
Intervalo		17-19	19.1-20	20.1-24		24.1-27
% Nidos		9	26	40		25
		Densidad (m ²)				
Intervalo		0.05-0.20	0.21- 0.30	0.30- 0.40	0.41- 0.50	0.51- 0.70 > 0.70
% Nidos		18	26	23	13	16 4
		Distancia nido más cercano (cm)				
Intervalo		40-100	101-200	201-300	301-400	401-500
% Nidos		26	46	17	9	2

Tabla V. Parámetros del modelo de regresión múltiple, entre las características físicas del sitio del nido y el éxito de eclosión de *L. atricilla* en la Isla El Rancho, Sinaloa, 2007.

Variable	Pendiente	t ₁₃₃	Valor p
Ordenada de Origen		3.359	0.001
Diámetro	-0.078	-0.922	0.357
Profundidad	-0.070	-0.808	0.420
Inclinación	0.047	0.575	0.565
% de Cobertura vegetal	-0.046	-0.546	0.585
Índice de visibilidad	-0.288	-3.485	0.000
Densidad	0.115	1.278	0.203
Nido mas cercano	0.086	0.953	0.341

Hubo un efecto significativo del volumen del huevo y la fecha de puesta sobre el éxito de eclosión (Tabla VII). A medida que aumentó el volumen de los huevos se incrementó la probabilidad de éxito a eclosión y los anidantes tempranos tuvieron una probabilidad mayor de éxito mayor que los tardíos. El volumen del huevo se vio afectado a su vez por la secuencia de puesta; a medida que iban apareciendo los huevos en el nido, éstos tuvieron un volumen cada vez menor.

Al igual que con el éxito de eclosión, la fecha de puesta influyó de manera significativa en el éxito de volantón (Tabla VIII). Los anidantes tempranos tuvieron una probabilidad de éxito mayor que los anidantes tardíos.

Tabla VI. Parámetros del modelo de regresión múltiple, entre las características físicas del sitio del nido y el éxito de volantón de *L. atricilla* en la Isla El Rancho, Sinaloa, 2007.

Variable	Pendiente	T ₃₆	Valor p
Ordenada de Origen		-0.091	0.927
Diámetro	0.219	1.051	0.299
Profundidad	-0.200	-0.892	0.377
Inclinación	-0.132	-0.731	0.469
% de Cobertura vegetal	0.006	0.036	0.970
Índice de visibilidad	-0.240	-1.376	0.177
Densidad	0.079	0.392	0.696
Nido mas cercano	0.047	0.241	0.810

Tabla VII. Parámetros del modelo lineal mixto, con ligamiento logit para considerar la distribución binomial de la variable dependiente (éxito de eclosión) entre el volumen de los huevos, su orden de aparición y su fecha de puesta. El Rancho, Sinaloa 2007.

Variable	g. l.	Wald	Valor p
Volumen (mm ³)	1	9.74	0.001
Orden de aparición	1	0.73	0.390
Fecha de puesta	1	6.71	0.009

III. 4 Crecimiento de los pollos

Entre las estructuras medidas para determinar el crecimiento de los pollos, el culmen tuvo el índice de crecimiento más lento (Tabla IX). La masa tuvo el índice de crecimiento mayor. La estructura que tomó un mayor tiempo en llegar al valor de la asíntota fue la cuerda alar, misma que continuó creciendo hasta

aproximadamente 50 días después de la eclosión, aún después de que los pollos llegaran a la etapa de volantón. El crecimiento del tarso y el culmen exhibieron curvas similares; mientras que la masa y la cuerda alar exhibieron curvas similares entre sí pero diferentes a las anteriores (Figura 3).

Tabla VIII. Parámetros del modelo lineal mixto, con ligamiento logit para considerar la distribución binomial de la variable dependiente (éxito de volantón) entre el volumen de los huevos, el orden de aparición y fecha de puesta. El Rancho, Sinaloa 2007.

Variable	g. l.	Wald	Valor p
Volumen (mm ³)	1	1.969	0.160
Orden de aparición	1	0.701	0.402
Fecha de puesta	1	4.869	0.027

Tabla IX. Parámetros de crecimiento para diversas estructuras de pollos de *Larus atricilla* utilizando la ecuación logística. Isla El Rancho, Sinaloa, 2007.

Estructura	Asíntota ^a	K ^b	t _i ^c (días)	r ^{2d}
Tarso	51.869	0.131	32	0.932
Culmen	36.98	0.074	45-47	0.916
Masa	265.665	0.154	35	0.895
Cuerda alar	311.08	0.117	50	0.950

^a Unidades de la asíntota en mm, excepto en masa (g).

^b Tasa de crecimiento.

^c t_i = Tiempo de inflexión de la curva.

^d Varianza explicada por el modelo de regresión.

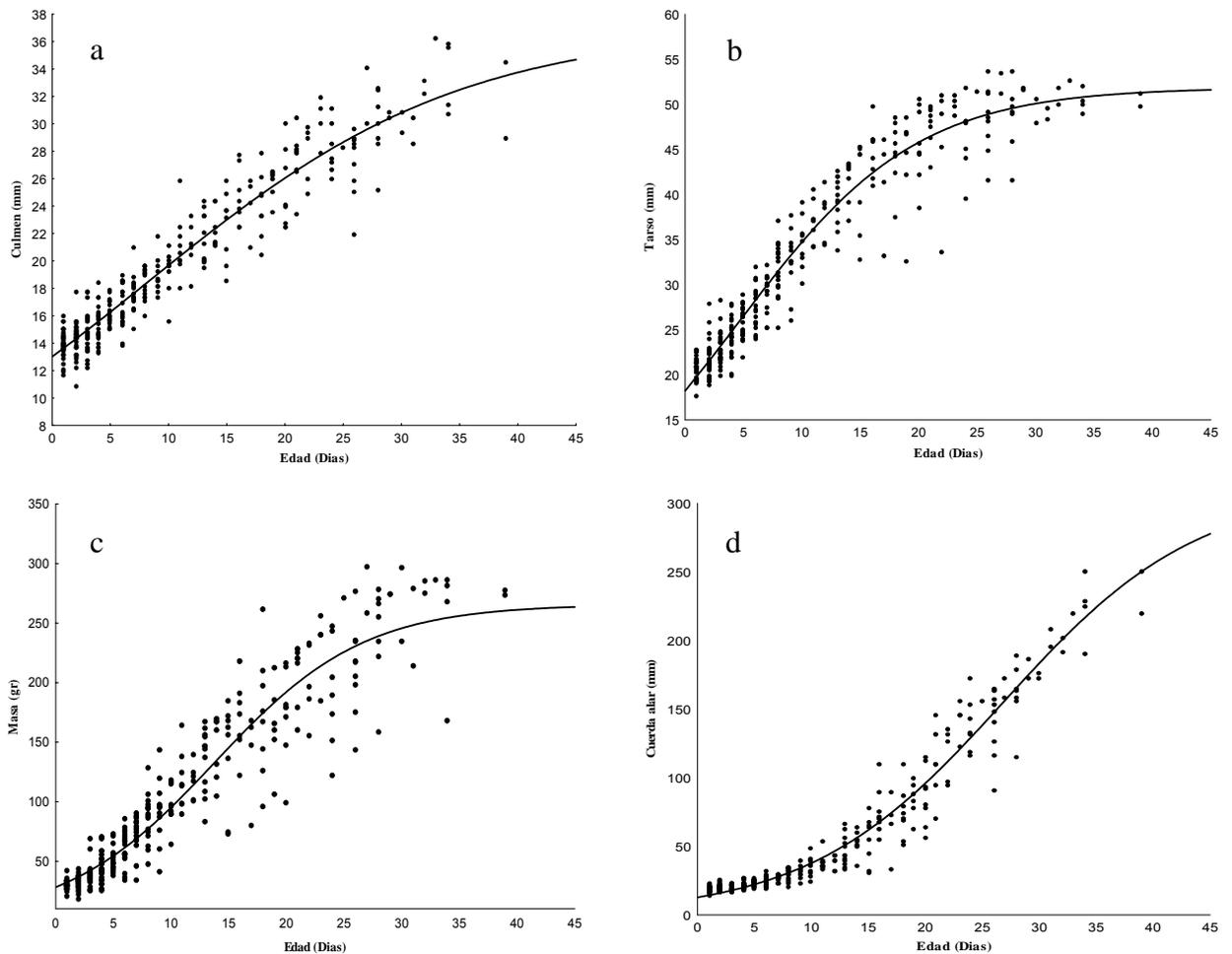


Figura 3. Edad y crecimiento de pollos de *Larus atricilla* en Isla El Rancho, Sinaloa, 2007: a) Culmen, b) Tarso, c) Masa y d) Cuerda alar. Se muestra el ajuste a la ecuación logística.

III.5 Cuidado parental bajo condiciones experimentales

III.5.1 Patrones de cuidado parental del “grupo control”

III.5.1.1 Porcentaje de tiempo en nido

Hubo efectos significativos de los adultos marcados realizados con anillos de color, del sexo capturado y de la interacción entre sexo y tamaño de nidada sobre el porcentaje de tiempo de estancia en nidos por parte de los adultos (Tabla X). El

grupo no marcado permaneció un mayor porcentaje de tiempo en el nido (68.88, s = 4.63) que el grupo marcado (54.69, s = 4.63).

Tabla X. Análisis de varianza del porcentaje de tiempo de estancia en el nido por adultos de *L. atricilla* en Isla El Rancho, 2007. Se abrevian los siguientes títulos: F. de V., Fuente de variación; S. C., Suma de Cuadrados; g. l., grados de libertad y C. M., Cuadrado Medio).

F. de V.	S. C.	g. l.	C. M.	F	P
Ordenada al origen	538767.3	1	538767.3	356.024	0.000
Sexo	9378.2	1	9378.2	6.197	0.014
Tamaño de nidada	411.1	1	411.1	0.272	0.603
Marcado/No marcado	7103.5	1	7103.5	4.694	0.032
Sexo* Tamaño de nidada	6217.6	1	6217.6	4.108	0.044
Sexo* Marcado/No marcado	3693.4	1	3693.4	2.440	0.120
Tamaño de Nidada* Marcado/ No marcado	291.3	1	291.3	0.193	0.662
Sexo* Tamaño de nidada* Marcado/ No marcado	458.6	1	458.6	0.3030	0.583
Error	211860.6	140	1513.3		

La interacción del sexo y tamaño de nidada afectó el porcentaje de tiempo de estancia en el nido. Cuando la nidada consistió de un solo pollo, la hembra pasó una proporción de tiempo similar a la del macho, Pero cuando la nidada fue de

tres pollos, los machos permanecieron un tiempo menor en el nido que las hembras (Figura 4).

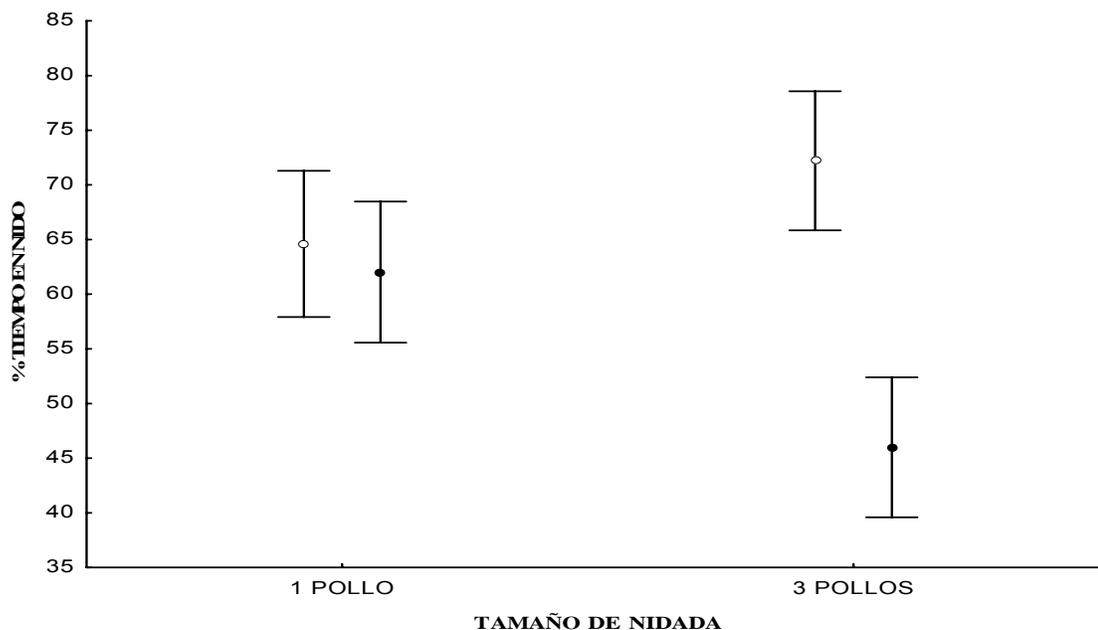


Figura 4. Porcentaje promedio de tiempo (\pm error estándar) de estancia en nido por parte de los adultos *L. atricilla* manipulados Hembra, Macho, en función del tamaño de nidada. Isla El Rancho, 2007.

III.5.1.2 Sesiones de alimentación a pollos

En el número de sesiones de alimentación a pollos fue influenciado solo por el tamaño de nidada (Tabla XI). Cuando el tamaño de la nidada fue de un pollo, la sesión de alimento a los pollos fue menor (0.42, $s = 0.12$) que en las nidadas de tres pollos (0.78, $s = 0.13$). Sin embargo, estandarizando el número de sesiones de alimentación entre el número de pollos presentes en el nido, no hubo diferencias significativas entre el número de sesiones de alimentación a pollos entre la nidada de tamaño diferente. Es decir, los adultos alimentan con la misma frecuencia a cada pollo.

Tabla XI. Análisis de Varianza para la sesión de alimento a pollos por parte de adultos de *L. atricilla*.

F. de V.	S. C.	g. l.	C. M.	F	p
Ordenada al origen	52.358	1	52.358	42.070	0.000
Sexo	0.487	1	0.487	0.391	0.532
Tamaño de nidada	4.537	1	4.537	3.646	0.058
Marcado/No marcado	3.202	1	3.203	2.573	0.111
Sexo* Tamaño de nidada	0.589	1	0.589	0.473	0.493
Sexo* Marcado/No marcado	3.347	1	3.347	2.689	0.103
Tamaño de Nidada*					
Marcado/ No marcado	0.609	1	0.609	0.489	0.485
Sexo* Tamaño de nidada*					
Marcado/ No marcado	0.467	1	0.467	0.375	0.541
Error	174.236	140	1.245		

III.5.2 Efectos de manipulación de costo de vuelo y tamaño de nidada en el cuidado parental

III.5.2.1 Porcentaje de tiempo en el nido

Ninguna de las variables consideradas tuvo un efecto significativo sobre el porcentaje de tiempo en el nido de los adultos marcados (Tabla XII). Sin embargo, para sus parejas las interacciones sexo* grado de manipulación y sexo* tamaño de nidada si afectaron el porcentaje de tiempo que pasaron en el nido (Tabla XIII). Las hembras disminuyeron un poco su estancia en el nido conforme se incrementó el grado de manipulación de su pareja, mientras que los machos incrementaron notablemente su tiempo de estancia en el nido al incrementarse el grado de manipulación de su pareja (Figura 5). En cuanto a la interacción entre sexo y tamaño de nidada, cuando el tamaño de la nidada fue de un pollo, los machos permanecieron un mayor porcentaje de tiempo en el nido que los machos

con un tamaño de nidada de 3 pollos, mientras que en las hembras el patrón fue el opuesto, las hembras con 3 pollos estuvieron más tiempo en el nido que las de un pollo.

Tabla XII. Análisis de Varianza para el porcentaje del tiempo en el nido, cuando el adulto fue el marcado.

F. de V.	S. C.	g. l.	C. M.	F	p
Ordenada al origen	556769.8	1	556769.8	303.782	0.000
Sexo	102.9	1	102.9	0.056	0.813
Grado de manipulación	2561.0	2	1280.5	0.699	0.499
Tamaño de nidada	99.8	1	99.8	0.054	0.816
Sexo* Grado de manipulación	1690.8	2	845.4	0.461	0.631
Sexo* Tamaño de nidada	233.5	1	233.5	0.127	0.722
Grado de manipulación* Tamaño de Nidada	3022.8	2	1511.4	0.824	0.440
Sexo* Grado de manipulación* Tamaño de nidada	7877.6	2	3938.8	2.149	0.119
Error	350063.5	191	1832.8		

Tabla XIII. Análisis de Varianza para el porcentaje del tiempo en el nido, cuando el adulto fue el no marcado.

F. de V.	S. C.	g. l.	C. M.	F	p
Ordenada al origen	1048668	1	1048668	804.937	0.000
Sexo	180	1	180	0.138	0.710
Grado de manipulación	3985	2	1992	1.529	0.219
Tamaño de nidada	60	1	60	0.045	0.830
Sexo* Grado de manipulación	15530	2	7765	5.960	0.003
Sexo* Tamaño de nidada	7002	1	7002	5.374	0.021
Grado de manipulación*					
Tamaño de Nidada	1437	2	718	0.551	0.577
Sexo* Grado de manipulación*					
Tamaño de nidada	1515	2	757	0.581	0.560
Error	248834	191	1303		

III.5.2.2 Número de sesiones de alimento a pollos

El número de sesiones de alimentación a pollos en los adultos marcados y manipulados fue afectado por el tamaño de nidada y las interacciones de sexo* grado de manipulación, y sexo* Grado de Manipulación * tamaño de nidada (Tabla XIV). Para los adultos manipulados, el número de sesiones de alimentación a pollos aumentó con el tamaño de la nidada; cuando el tamaño de la nidada es de un pollo, hay pocas sesiones de alimentación (0.20, s = 0.08) y cuando aumenta el tamaño de nidada a tres pollos, las sesiones de alimentación aumentan (0.77, s = 0.09) (Figura 6).

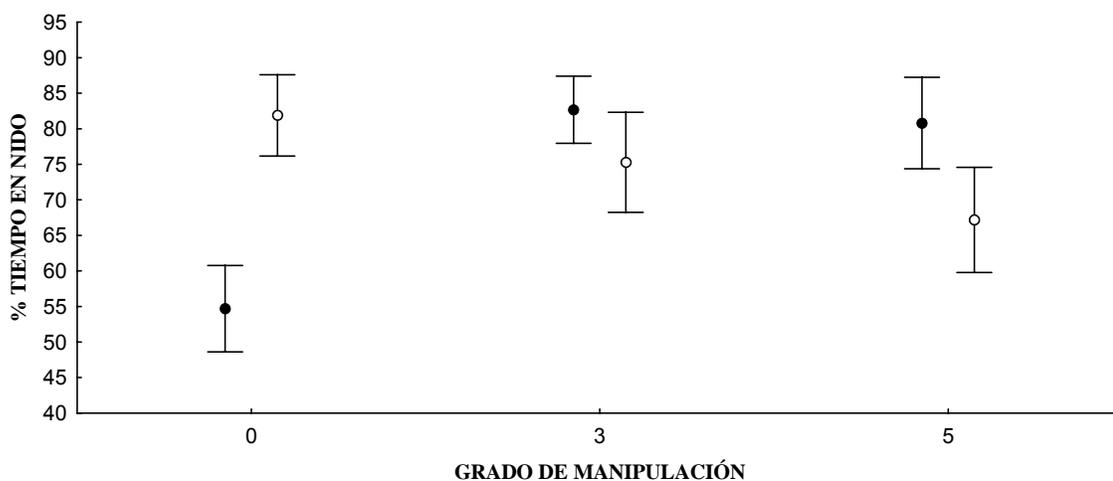


Figura 5. Porcentaje de tiempo en el nido parte de adultos no marcados Hembra, Macho, en función del Grado de manipulación. Se muestra la media y \pm Error estándar.

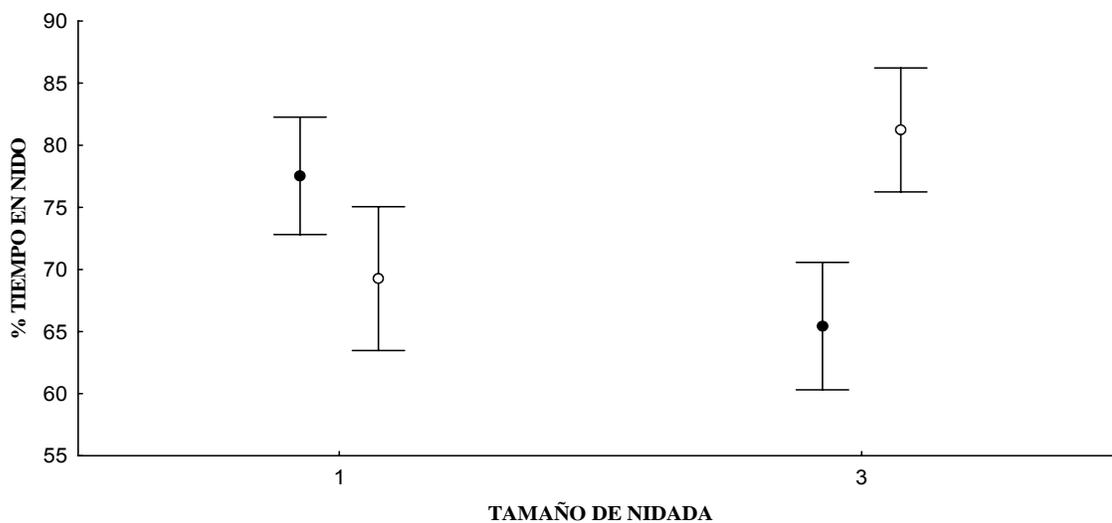


Figura 6. Porcentaje de tiempo en el nido parte de adultos no marcados Macho, Hembra, en función del tamaño de nidada. Se muestra la media y \pm Error estándar.

Tabla XIV. Análisis de Varianza para el número de Sesiones de alimento de alimento a pollos cuando el adulto fue el marcado y manipulado.

F. de V.	S. C.	g. l.	C. M.	F	p
Ordenada al origen	46.381	1	46.382	61.502	0.000
Sexo	0.565	1	0.565	0.749	0.388
Grado de manipulación	0.724	2	0.362	0.480	0.620
Tamaño de nidada	15.582	1	15.582	20.661	0.000
Sexo* Grado de manipulación	3.823	2	1.911	2.534	0.082
Sexo* Tamaño de nidada	0.928	1	0.927	1.230	0.269
Grado de manipulación*					
Tamaño de Nidada	0.288	2	0.144	0.190	0.826
Sexo* Grado de manipulación*					
Tamaño de nidada	4.416	2	2.208	2.927	0.056
Error	144.042	191	0.754		

En cuanto a la interacción entre sexo* grado de manipulación* y tamaño de nidada, cuando el tamaño de nidada es de un pollo, el número de sesiones de alimentación no varió mucho entre uno y otro grado de manipulación, ni tampoco entre los sexos manipulados. En cambio, cuando el tamaño de nidada aumentó a tres pollos, el número de sesiones de alimentación varió por sexo y grado de manipulación. Los machos marcados sin manipulación tuvieron un bajo número de sesiones (0.61, s = 0.24), que aumentó considerablemente cuando el grado de manipulación fue de 3cm (1.36, s = 0.26). Con grado de manipulación de 5cm, bajó nuevamente el número de sesiones de alimentación a los pollos (0.72, s = 0.20). Las hembras exhibieron un patrón contrario: Iniciaron con un número de sesiones de alimentación alto cuando no se les incrementó el costo de vuelo (0.79, s = 0.17); con grado de manipulación de 3cm, disminuyó (0.33, s = 0.18), pero con grado de manipulación de 5cm nuevamente se incrementó el número de sesiones de alimentación (0.83, s = 0.25; Figura 7). Para las parejas de los

adultos manipulados, las variables consideradas no tuvieron efectos significativos (Tabla XV).

Tabla XV. Análisis de Varianza para el número de abastecimientos de alimento a pollos cuando el adulto fue el No marcado (pareja del adulto manipulado).

F. de V.	S. C.	g. l.	C. M.	F	p
Ordenada al origen	82.592	1	82.592	55.905	0.000
Sexo	1.394	1	1.394	0.944	0.333
Grado de manipulación	1.437	2	0.718	0.486	0.616
Tamaño de nidada	0.433	1	0.434	0.294	0.589
Sexo* Grado de manipulación	1.927	2	0.963	0.652	0.522
Sexo* Tamaño de nidada	0.654	1	0.654	0.443	0.506
Grado de manipulación*					
Tamaño de Nidada	0.839	2	0.420	0.284	0.753
Sexo* Grado de manipulación*					
Tamaño de nidada	2.944	2	1.472	0.996	0.371
Error	282.173	191	1.477		

III.6 Condición corporal y supervivencia de los pollos

III.6.1 Condición corporal de los pollos

La relación entre variables de crecimiento de pollos que mejor se ajustó a una regresión lineal fue el culmen vs masa corporal ($R = 0.96$, $R^2 = 0.931$, $p < 0.000$, $F [1,336] = 4585.1$). Por lo tanto, los residuales de esta regresión se utilizaron como un índice de condición corporal. El tamaño de nidada y la interacción triple de sexo* grado de manipulación* tamaño de nidada tuvieron un efecto significativo en la condición corporal de los pollos (Tabla XVI). Al aumentar el tamaño de la nidada

disminuyó la condición corporal de los pollos. En nidadas de un pollo la condición corporal de los pollos fue mejor (4.10, $s = 1.43$) que en nidadas de tres pollos (- 4.10, $s = 1.43$; Figura 8).

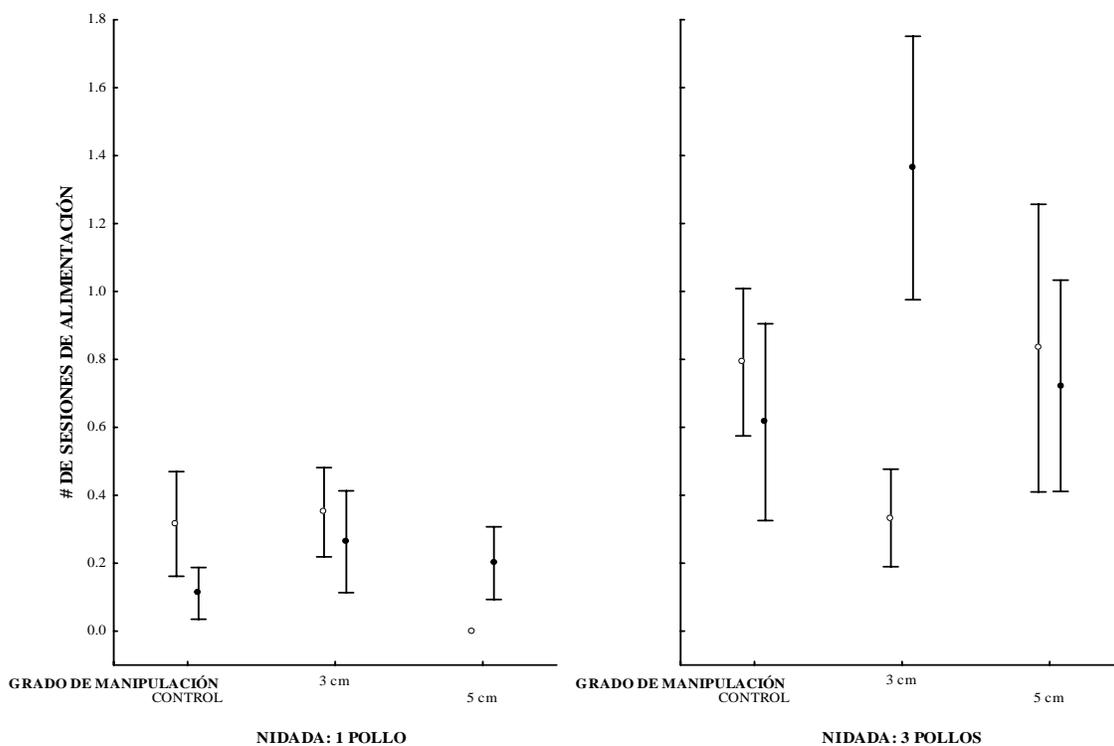


Figura 7. Número de Sesiones de Alimento a pollos en función del tamaño de nidada, el grado de manipulación y el sexo Macho, Hembra de *L. atricilla* en la Isla El Rancho, 2007 (media \pm error estándar).

En cuanto a la interacción sexo* grado de manipulación* y tamaño de nidada, en nidadas de un pollo, la condición corporal se vio afectada de manera diferente, dependiendo del sexo del padre manipulado. Cuando se manipuló a los machos, la condición corporal de los pollos disminuyó al incrementarse el grado de manipulación, mientras que cuando se manipuló a las hembras, la condición corporal en los pollos se mantuvo sin cambios (Figura 9). En nidadas de tres

pollos, independientemente del sexo del adulto marcado, la condición corporal fue menor al control, pero similar entre los pollos en los nidos de adultos con 3 y 5 cm de corte de ala (Figura 10).

Tabla XVI. Análisis de Varianza para el índice de condición corporal de las nidadas de adultos manipulados.

F. de V.	S. C.	g. l.	C. M.	F	p
Sexo	70.8	1	70.831	0.127	0.722
Grado de manipulación	282.4	2	141.201	0.253	0.776
Tamaño de nidada	4531.9	1	4531.943	8.131	0.004
Sexo* Grado de manipulación	163.7	2	81.868	0.147	0.863
Sexo* Tamaño de nidada	174.1	1	174.062	0.312	0.577
Grado de manipulación*	612.5	2	306.248	0.549	0.578
Tamaño de nidada	6062.7	2	3031.330	5.438	0.004
Error	159409.1	286	557.374		

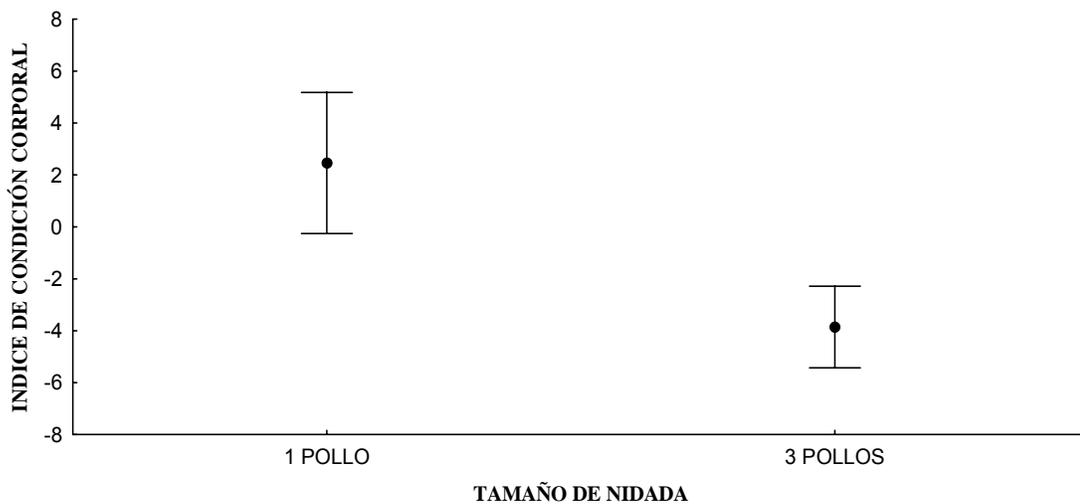


Figura 8. Índice de condición corporal de las nidadas de los adultos manipulados en función del tamaño de la nidada (media \pm error estándar).

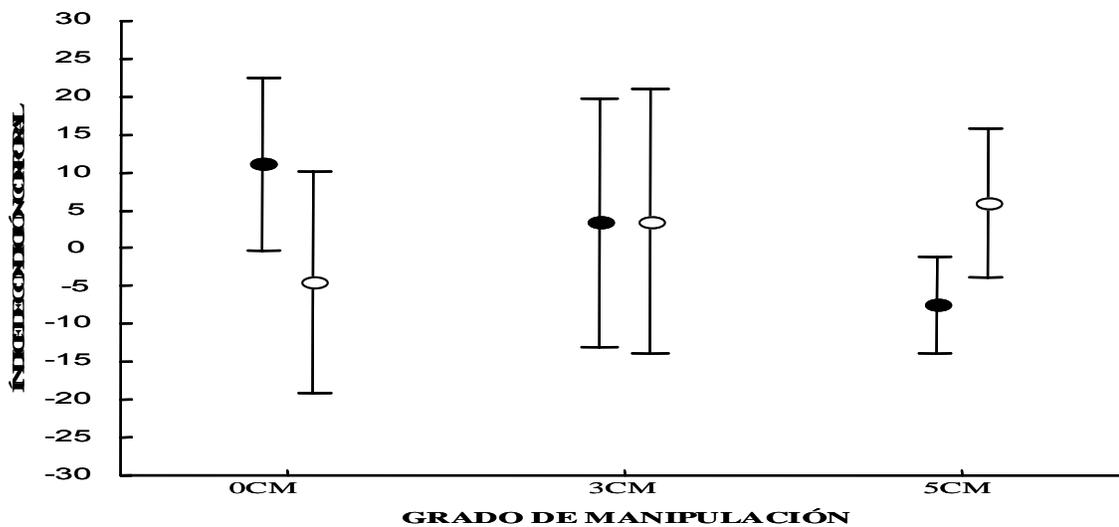


Figura 9. Índice de Condición corporal de las nidadas de los adultos manipulados en función del tamaño de la nidada de un pollo, grado de manipulación y sexo del adulto manipulado Macho, Hembra *L. atricilla* en la Isla El Rancho, 2007 (media \pm intervalo de confianza de 95%).

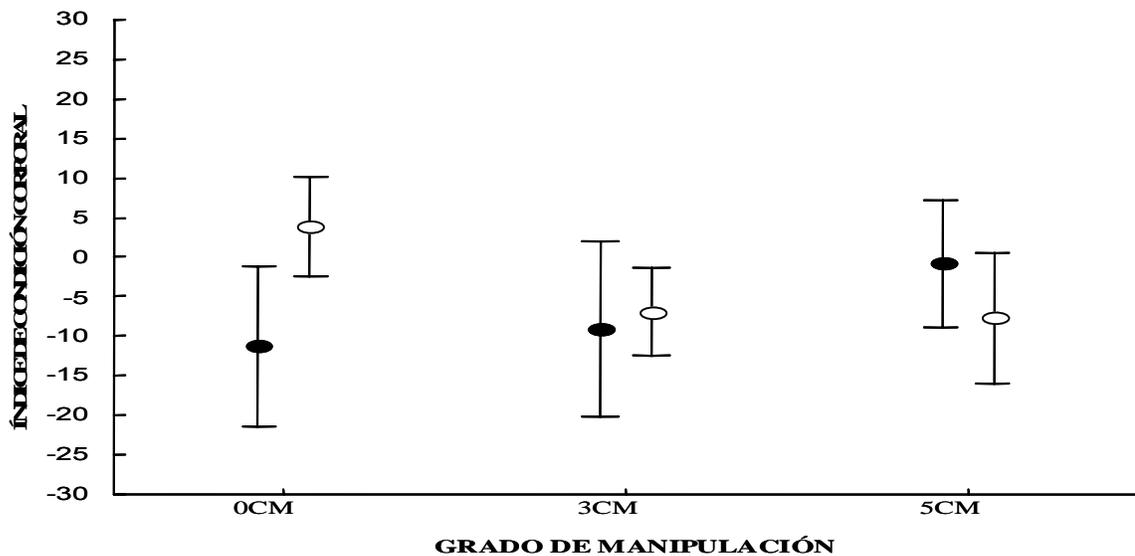


Figura 10. Índice de Condición corporal de las nidadas de los adultos manipulados en función del tamaño de la nidada de tres pollos, grado de manipulación y sexo del adulto manipulado Macho, Hembra *L. atricilla* en la Isla El Rancho, 2007 (media \pm intervalo de confianza de 95%).

III.6.2 Supervivencia de pollos en nidadas manipuladas

Se calculó la supervivencia de pollos, a partir de 146 individuos. De éstos, 47 sobrevivieron hasta la edad de volantón. Después de cierta edad, la supervivencia se mantuvo alta. En las nidadas con un pollo hubo diferencias significativas en la supervivencia de los pollos entre los tratamientos 0cm y 3cm de manipulación de adultos, pero no hubo diferencias significativas con las interacciones de los otros tratamientos (Tabla XVII). La nidada de un pollo sobrevivió en promedio el 51% (Figura 11).

La supervivencia de pollos en nidadas con tres pollos fue estadísticamente menor que la de pollos de nidadas de un pollo (Tabla XVIII) y, además, hubo diferencias por el grado de manipulación (0cm, 3cm y 5cm). No se encontraron diferencias significativas en la supervivencia del grupo control con el grupo 3cm. La supervivencia del grupo de 5cm fue significativamente menor que al de los

otros grupos (Tabla XIX). En las camadas de 3 pollos, solo el 26.33% de ellos sobrevivieron (Figura 12).

Tabla XVII. Prueba de comparación de pendientes de líneas rectas para la diferencia entre dos coeficientes de regresión de la supervivencia de los pollos con diferentes grados de manipulación cuando el tamaño de nidada fue de un pollo.

Variable	Ecuación	R ²	B	t	g.l.	t _c	p
Control	$y = -0.075x + 4.400$	0.507	-0.075	2.870	10	2.228	0.016
3cm	$y = -0.123x + 4.670$	0.915	-0.123				
Control	$y = -0.075x + 4.400$	0.507	-0.075	1.601	10	2.228	0.140
5cm	$y = -0.102x + 4.635$	0.899	-0.102				
3cm	$y = -0.123x + 4.670$	0.915	-0.123	-2.139	10	2.228	0.058
5cm	$y = -0.102x + 4.635$	0.899	-0.102				

Tabla XVIII. Prueba de comparación de pendientes de líneas rectas para la diferencia entre dos coeficientes de regresión de la supervivencia de los pollos con tamaño de nidada de uno y tres pollos.

Variable	Ecuación	R ²	B	t	g.l.	t _c	p
1 pollo	$y = -0.101x + 4.574$	0.870	-0.101	11.720	10	2.228	0.000
3 pollos	$y = -0.227x + 4.842$	0.973	-0.227				

Tabla XIX. Prueba de comparación de pendientes de líneas rectas para la

diferencia entre dos coeficientes de regresión de la supervivencia de los pollos con diferentes grados de manipulación en nidadas de tres pollos.

Variable	Ecuación	R ²	b	t	G.l.	t _c	p
Control	$y = -0.190x + 4.710$	0.948	-0.190	1.450	10	2.228	0.178
3cm	$y = -0.207x + 4.884$	0.965	-0.207				
Control	$y = -0.190x + 4.710$	0.948	-0.190	6.026	10	2.228	0.000
5cm	$y = -0.302x + 4.956$	0.932	-0.302				
3cm	$y = -0.207x + 4.884$	0.965	-0.207	5.237	10	2.228	0.000
5cm	$y = -0.302x + 4.956$	0.932	-0.302				

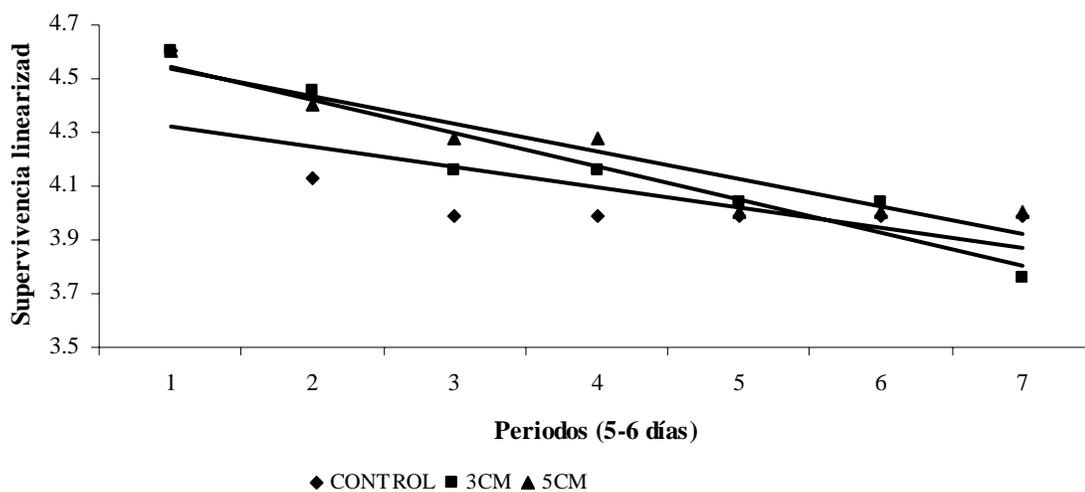


Figura 11. Supervivencia de nidadas de un pollo de los adultos manipulados (Control, 3cm y 5cm).

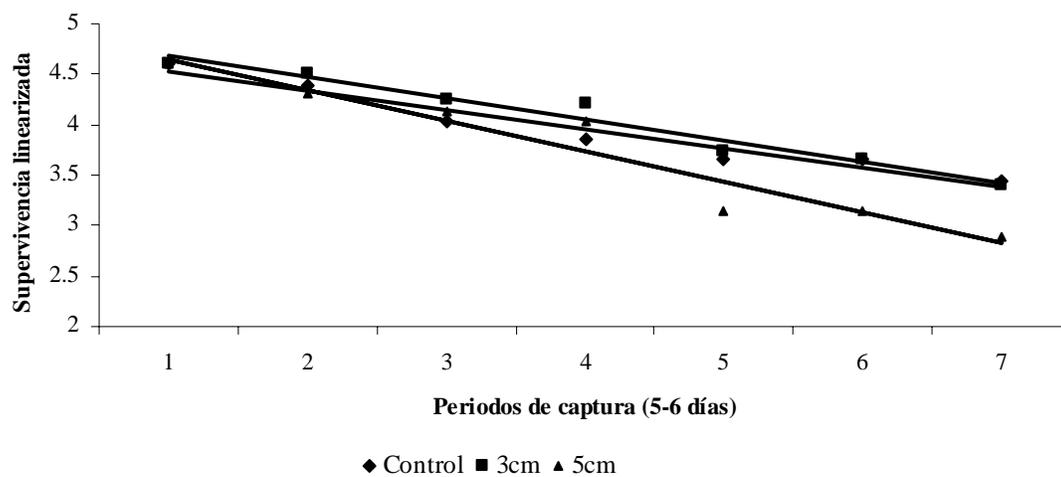


Figura 12. Supervivencia de nidadas de tres pollos de los adultos manipulados (Control, 3cm y 5cm).

IV. DISCUSIÓN

IV.1 *Biología reproductiva*

IV.1.1 Cronología reproductiva

La temporada reproductiva en isla El Rancho fue similar a la que ocurre en latitudes similares en la costa este de Norteamérica, donde se ha documentado un gradiente latitudinal en la reproducción de *Larus atricilla*. En latitudes altas el inicio de la puesta es más tardío (Montevicchi et al., 1979), de manera que las aves en Massachussets (41°) empiezan a poner sus huevos del 21-31 Mayo; las de New Jersey (39°) el 18 de Mayo; y las de Tampa, Florida (27°) del 15-20 Abril (Bongiorno, 1970; Dinsmore y Shreiber, 1974; Zale, 1985). La isla El Rancho (25°) tuvo un inicio y una duración similar a la de la colonia en Tampa, Florida, más corta que la de colonias en latitudes altas. Esto sugiere que el mismo patrón se mantiene en la costa oeste.

Al igual que en la mayoría de las colonias estudiadas de *L. atricilla* (excepto en Florida; Burger, 1996), ocurrieron dos picos reproductivos en las eclosiones, en dos semanas subsecuentes. Se ha mencionado que la disponibilidad de presas puede ser un determinante para el inicio de postura de huevos, y estos a su vez corresponden con los picos reproductivos (Schreiber y Norton, 2002). Por lo tanto, quizás los picos reproductivos encontrados en *L. atricilla* se relacionan directamente con la abundancia de alimento en los alrededores de la colonia, aunque no lo comprobé de manera directa.

IV.1.2 Éxito reproductivo (éxito de eclosión y de volantón)

El éxito de eclosión de 67% en El Rancho durante la temporada 2007 fue similar a otras colonias, mientras que el éxito de 33% de éxito a volantón parece bajo. Colonias como las de Tampa Bay, Florida, han tenido valores de éxito de eclosión de 79% y 81% en 1975 y 1976 respectivamente. En Corpus Christi, Texas, el éxito de eclosión entre 1978 y 1981 fue de 67%, 75%, 4% y 71% respectivamente, en Port Mansfield, Texas, en 1979-1981 fue de 63%, 52% y 71% respectivamente; mientras que en Barnegat Bay, New Jersey, fue de 82% en 1995

(Burger, 1996). En cuanto al éxito a volantón en Tampa Bay, en 1976, se calculó en 45%; en Corpus Christi, entre 1978 y 1981, en 25.5%; en Barnegat Bay, en 1995, en 56% (Burger, 1996). El promedio de volantones por nido en El Rancho, durante la temporada 2007 (0.39 pollos por nido), fue también menor al reportado en las otras colonias (Tampa Bay, La Florida 1.32; Corpus Christi, Texas 0.65; Barnegat Bay, New Jersey 1.21; Burger, 1996). Así, en El Rancho parece haber sido un año de condiciones inferiores al promedio, lo que es concordante con una anomalía positiva de temperatura durante el mismo (NOAA). Sin embargo, en este momento no existe información para saber si 2007 fue un año particularmente pobre en El Rancho, o si la productividad de esta colonia es, en general, mucho menor a la de otras.

El éxito de eclosión y de volantón disminuyó progresivamente con el orden de puesta de los huevos. Este patrón se ha documentado previamente para otras colonias (Spaans y Spaans, 1975; Schreiber et al., 1979). Esto concuerda con la hipótesis de “desventaja del tercer pollo”, indicada para gaviotas, que señala que las aves utilizan esta estrategia como una respuesta adaptativa para reducir la rivalidad entre las crías, y reducir las pérdidas de energía en inversión parental (Pierotti y Bellrose, 1986). Conforme aparecen los huevos, estos disminuyen su tamaño, además de ser de menor calidad nutritiva. Como resultado, al momento de eclosionar, los pollos de este 3er huevo son más pequeños y crecen más lentos que sus hermanos, lo que los coloca en desventaja y reduce su sobrevivencia.

IV.2 Hábitat de Anidación

En El Rancho, *Larus atricilla* anidó en lugares provistos con vegetación, en zonas planas o con pendientes poco pronunciadas. Para muchas aves marinas, incluyendo las gaviotas, la cobertura vegetal y la visibilidad del nido, son factores importantes que afectan el éxito reproductivo (Lemmetynen, 1973; Hudson, 1982; Stokes y Boersma, 1998). Una buena cobertura vegetal permite reducir el estrés por temperaturas altas a los huevos y pollos, mientras que una visibilidad baja

protege a los pollos de depredadores y conoespecíficos (Hunt y Hunt, 1976; Burger y Shisler, 1978; Burger, 1980; Burger y Gochfeld, 1981; Parsons, 1982; Saliva y Burger, 1989). Así, el anidar en sitios con vegetación herbácea y poca visibilidad, se mejora el éxito reproductivo.

En el caso de los pollos de *L. atricilla*, no hubo ninguna variable física del hábitat de anidación que resultara significativa en determinar su éxito a volantón. Ello se puede deber a su gran movilidad tan solo días después de eclosionar, lo que les permite buscar condiciones adecuadas de protección. Son otros los factores que influyen su éxito a volantón. Aunque no se evaluó, la altura de la vegetación pudo haber sido determinante en la supervivencia de los pollos, pues las altas temperaturas imperantes en la Isla (30-35°C) causaron la muerte de varios de ellos y algunos pollos se movieron a lugares con vegetación alta, aparentemente para cubrirse de los rayos solares. La fecha de puesta fue un factor que influyó en éxito de volantón, donde los pollos que eclosionaron primero tuvieron un éxito mayor, posiblemente debido a que los adultos que anidan primero escogen los mejores sitios de anidación, que les va permitir a los pollos mitigar de alguna forma las temperaturas altas y, como consecuencia, incrementar el éxito reproductivo.

IV.3 Características de los huevos, orden de aparición, fecha de puesta y éxito reproductivo

El tamaño de puesta promedio en El Rancho en 2007 fue de 2.09 huevos, menor a lo reportado en otras colonias más norteñas, donde el tamaño de puesta de *L. atricilla* es generalmente de tres huevos, aunque tiene un rango de 2-4 (Burger, 1996), pero mayor que en colonias más cercanas al Ecuador (e.g. 1.81 en Trinidad y Tobago). Así, la colonia de El Rancho se ajusta bien a la idea de que el tamaño de puesta se reduce de latitudes altas a latitudes bajas.

En El Rancho la probabilidad de eclosión dependió directamente del volumen de los huevos e inversamente de la fecha de puesta. Lo primero refleja el que huevos más grandes producen yemas más grandes y ello incrementa la

probabilidad de supervivencia del embrión (Murton y Westwood 1972, Parsons, 1976). La fecha de puesta se relaciona directamente con la selección del sitio de anidación, donde anidantes tempranos seleccionan los mejores sitios, además de ser padres más experimentados en la búsqueda de alimento, lo que produce un incremento en el éxito de eclosión. Los datos de El Rancho refuerzan esta opinión.

En El Rancho hubo una relación significativa en la disminución del tamaño de los huevos conforme fueron apareciendo en el nido. Este patrón se ha documentado previamente en esta especie (Schreiber y Schreiber, 1979; Preston y Preston, 1953) y se debe a que con la progresión de la puesta, las hembras pierden recursos.

La supervivencia de los pollos (éxito de volantón) de *L. atricilla* se vio influenciada directamente por la fecha de puesta en El Rancho. Se ha indicado que esto se debe a que la depredación se incrementa al final de la temporada reproductiva, con lo que los pollos más chicos tienen una menor probabilidad de sobrevivir (Loman, 1977). En El Rancho las causas fueron diferentes. Al final de la temporada, los pollos de menor edad eran agredidos con frecuencia tanto por adultos vecinos, como por pollos de mayor edad, y esto se vio reflejado en la baja supervivencia de los pollos que nacieron más tarde. Además, a ello se debe sumar el posible impacto de la temperatura. Aunque los pollos de *L. atricilla* cuentan con un buen sistema de termorregulación al momento de eclosionar (Dawson et al., 1972), este sistema también requiere del crecimiento del pollo para desarrollarse mejor. Pollos tardíos serían más afectados por el incremento de la temperatura.

IV. 4 Crecimiento de los pollos

Los patrones de crecimiento de pollos integran información sobre las adaptaciones evolutivas para el desarrollo de los mismos en función de las características del ambiente (Ricklefs, 1979). El crecimiento de los pollos de *L. atricilla*, en el este de Norteamérica, se ha descrito desde 1974 (Dinsmore y

Shreiber, 1980; Shreiber y Shreiber, 1979). En El Rancho, se observó un incremento acelerado de masa hasta llegar a la asintota. Ricklefs (1968) sugirió que una nutrición pobre puede reducir la asintota de la masa, pero no obtuvo evidencia de que eso sucediera, excepto cuando el pollo moría de inanición. Los pollos de El Rancho alcanzaron la asintota cinco días más tarde que los de otras colonias, lo que sugiere que tuvieron una nutrición más pobre.

El culmen, la estructura que presentó un crecimiento más estable, tuvo un incremento lineal hasta más o menos el día 15, cuando el crecimiento disminuyó. De manera similar, al eclosionar, el tarso, con 23-28mm, tenía el 45% del tamaño del adulto. Su crecimiento fue rápido durante las primeras dos semanas, para después disminuir hasta llegar a la asintota. En estos dos casos, a la edad de volantón las estructuras tienen el tamaño del adulto. En contraste, la cuerda alar se incrementó relativamente despacio desde la eclosión hasta el día 15, después de lo cual el crecimiento se incrementó rápidamente. Aparentemente, primero se desarrollan el culmen y tarso, para aumentar la capacidad del pollo de alimentarse y de moverse para protegerse de los ataques de depredadores y vecinos, así como para buscar sombras disponibles en la vegetación y evitar la insolación (Ricklefs, 1973). No es necesario que desarrollen las alas a edad temprana, y no se dedica energía a ello.

IV.5. Efectos de manipulación de costo de vuelo y tamaño de nidada en el cuidado parental

IV.5.1 Porcentaje de tiempo en el nido

Al manipular el costo de vuelo en un ave, se esperan reacciones para compensar, al menos parcialmente, los efectos de la manipulación. En El Rancho, los adultos manipulados no exhibieron modificación en el porcentaje de tiempo de atención al nido, pero existió una compensación, dependiente del sexo, por parte de sus parejas. Por una parte las hembras disminuyeron gradualmente su porcentaje de estancia en el nido al incrementarse el grado de manipulación de su pareja, mientras que los machos incrementaron su porcentaje de tiempo en el nido

conforme se aumentó el grado de manipulación de sus parejas. Una explicación posible es que las hembras manipuladas tuvieron que esforzarse más para encontrar alimento, y sus parejas debieron esperar el retorno permaneciendo un mayor porcentaje de tiempo en el nido. En cambio, los machos manipulados podrían haber compensado por si solos el costo de vuelo implicado en la manipulación.

El tamaño de nidada también influyó en el porcentaje de tiempo de estancia en el nido de los adultos de *L. atricilla*. Aparentemente los viajes de las hembras se alargaban con el incremento del tamaño de la nidada, lo que repercutía directamente en el tiempo de estancia en el nido de los machos. Tal incremento en tiempo parece una adaptación a la mayor demanda de la nidada, teniendo las hembras que buscar durante más tiempo una mayor cantidad de alimento para satisfacer las necesidades de una nidada mayor, además de sus propias necesidades. Bajo condiciones normales, en esta especie, ambos padres comparten tareas al 50% cada uno de ellos. Sin embargo, en el presente estudio se encontró una asimetría en la asignación de tiempos bajo condiciones de manipulación de costo de vuelo y tamaño de nidada.

IV.5.2 Número de sesiones de alimento a pollos

Los factores considerados (sexo, grado de manipulación y tamaño de nidada) interactuaron en la respuesta en la alimentación de los pollos. En general, la alimentación por parte de los padres se incrementa conforme aumenta el tamaño de la nidada (Morehouse y Brewer, 1968; Best, 1977; Walsh, 1978). En El Rancho se observó claramente esa compensación, pues las sesiones de alimentación fueron mas frecuentes en las nidadas de tres pollos que en las de uno. Aunque con esta respuesta se maximiza la supervivencia de los pollos, regularmente este incremento no alcanza para proveer la misma cantidad de alimento a cada pollo que en nidadas menores (Wright y Cuthill, 1990). Sin embargo, en El Rancho el incremento en el número de sesiones de alimentación por nidada fue suficiente para dar el mismo número de sesiones de alimentación a cada pollo, que las que

recibían los pollos de nidadas de un pollo. Por otra parte, no se evaluó la cantidad de alimento recibida por cada pollo, y aunque el número de sesiones por pollo se mantuvo, la cantidad de alimento a cada pollo de nidadas grandes podría haber sido menor. De hecho, la condición corporal de los pollos de nidadas pequeñas fue mejor que la de los pollos de nidadas grandes. Por lo tanto en El Rancho, aunque existió un ajuste por parte de los padres en el número de sesiones de alimentación, la cantidad de alimento recibida parece haber sido menor.

En nidadas de un pollo no hubo mucha variación entre los grupos control y los manipulados, ni tampoco entre los adultos de ambos sexos. Sin embargo, en nidadas de tres pollos hubo una respuesta diferencial entre sexos: los machos incrementaron el número de sesiones de alimentación cuando se manipuló su costo de vuelo con corte de 3cm, pero disminuyó con cortes de 5cm. Las hembras mostraron el patrón contrario a los machos. Las funciones de los padres y los niveles de energía no son necesariamente iguales entre machos y hembras durante el cuidado biparental (Dulude et al., 1987; Hamer y Furness, 1993; Sanz et al., 2000; Gray y Hamer, 2001). Sin embargo, los elementos a mano no permiten definir las ventajas o las razones de los ajustes encontrados en este trabajo.

IV.6 Condición corporal y supervivencia de los pollos

IV.6.1 Condición corporal de los pollos

En El Rancho, el tamaño de la nidada por si solo tuvo un efecto en la condición corporal de los pollos, afectando de manera negativa a los pollos de las nidadas mayores, lo que concuerda con otros estudios (Ydenberg y Bertram, 1989; Navarro y González-Solís, 2007). Las diferencias en la condición corporal de los pollos dependiendo el sexo y grado de manipulación del costo de vuelo de los padres y el tamaño de la nidada sugieren que el esfuerzo reproductivo se ejerce al límite biológico de esta especie. Cualquier incremento en los costos energéticos se refleja en la condición y supervivencia de los pollos.

IV.6.2 Supervivencia de pollos en nidadas manipuladas

El tamaño de nidada se relacionó de manera inversa con la supervivencia de los pollos. Como se ha observado en trabajos previos (Wernham y Bryant, 1998; Stearns, 1992; Erikstad et al., 1998; Harding et al., 2002), los requerimientos de alimento de una nidada son más difíciles de satisfacer a medida que esta es mayor. Por una parte hay un límite en las capacidades de los padres y, por la otra, una competencia por alimento entre los pollos, lo que afecta la condición corporal de los mismos e incrementa sus posibilidades de mortalidad. El efecto del tamaño de nidada sobre la condición de los pollos se incrementó con el corte de plumas de vuelo, debido a que la capacidad de los padres de satisfacer la demanda de alimento de los pollos fue rebasada más rápidamente. De estas dos variables, el tamaño de la nidada tuvo mayor influencia en la mortalidad de los pollos.

V. CONCLUSIONES

Del presente estudio se concluye que:

- La especie *L. atricilla* se apegó a la cronología reproductiva reportada para otros sitios de anidación, concordante con un gradiente latitudinal en su reproducción, y con la existencia de dos picos reproductivos en semanas subsecuentes.
- En el sitio del nido, la principal característica física que afectó de manera directa al éxito de eclosión fue la visibilidad, donde anidar en sitios con vegetación herbácea y poca visibilidad, mejoró el éxito reproductivo, mientras que las características físicas no tuvieron influencia importante en el éxito de volantón.
- La fecha de puesta influyó en el éxito de eclosión y el éxito a volantón, disminuyendo ambos a medida que la puesta fue más tardía. Posiblemente las aves más experimentadas se asentaron primero en la colonia, ocupando los mejores lugares de anidación.
- Hubo una disminución en el volumen de los huevos conforme a la secuencia de puesta, y esto se relacionó de manera directa con una disminución en el éxito de eclosión conforme los huevos fueron más pequeños.
- Los patrones de crecimiento de los pollos de *L. atricilla* mostraron sus adaptaciones al ambiente, donde el tarso y culmen se desarrollan primero para permitirle a los pollos una mayor capacidad de alimentación y de movimiento que les permita refugiarse del clima y depredadores; y después el desarrollo del ala.
- *Larus atricilla* mostró una cierta flexibilidad en la inversión parental cuando se manipuló el costo de vuelo en machos y hembras y el tamaño de nidada.
- La manipulación en el tamaño de la nidada por si sola tuvo un mayor efecto en la respuesta parental de los adultos manipulados que la manipulación del costo de vuelo.

- Las nidadas de un pollo no mostraron mucha variación en cuanto a la inversión parental, mientras que en nidadas de tres pollos la inversión por parte de los padres se vio modificada de manera clara, y los costos se transmitieron tanto a las parejas de los adultos manipulados como a sus crías.
- Los padres de nidadas de un pollo no mostraron mucha variación en su inversión parental, quizás debido a que la capacidad de amortiguamiento ocasionado por el incremento en el costo de vuelo no fue tan severa como para llegar al límite y poner el riesgo su propia supervivencia y reproducción futura.
- Existió un ajuste en la inversión parental por parte de las parejas de los adultos manipulados, dependiendo del sexo y el tamaño de nidada.
- La condición corporal y la supervivencia de los pollos fue afectada negativamente por la manipulación en el costo de vuelo de los padres y tamaño de nidada, lo que sugiere que los padres transfieren parte de los costos a sus crías.
- Quizás la hipótesis de inversión fija no es generalizable para las aves marinas, y podría existir un gradiente de amortiguamiento que depende de la capacidad reproductiva de las diferentes especies.

VI. LITERATURA CITADA

Abramsky, Z., M.L. Rosenzweig y A. Subach. 2002. Measuring the benefit of habitat selection. *Behavioral Ecology* 3:497–502.

Almansa, J.C. 2002. La evolución del cuidado parental. Pp.193-212 en M. Soler (Ed.). *Evolución: la base de la Biología*. Proyecto Sur de Ediciones, Córdoba, España.

Álvarez-Borrego, S. 1983. Gulf of California. pp. 427-450 en B.H. Ketchum (Ed.) *Estuaries and enclosed seas*. Elsevier, Amsterdam, Holanda.

Álvarez-Borrego, S. 2002. *Physical Oceanography*. Pp. 41-59 en T.J. Case., M.L. Cody y E. Ezcurra (Eds.). *A New Island Biogeography of the Sea of Cortés*. Oxford University, New York.

Anderson, D.J. y P.J. Hodum. 1993. Predator behavior favors clumped nesting in an oceanic seabird. *Ecology* 74:2462-2464.

Bart, J., M. A. Fligner y W. I. Notz. 1998 *Sampling and statistical methods for behavioral ecologists*. Cambridge: Cambridge University Press. England.

Bent, A.C. 1921. *Life histories of North American gulls and terns*. United States Natural Museum Bulletin 113. 345 pp.

Best, L.B. 1977. Nestling biology of the field sparrow. *Auk* 94:308-319.

Bongiorno, S.F. 1970. Nest-site selection by adult laughing gulls (*Larus atricilla*). *Animal Behavior* 18:434-444.

Bouliner, 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 Ecologica* 17:531-552.

Burger, J. 1977. Role of visibility in nesting behavior of *Larus* gulls. *Journal of Comparative Physiology and Psychology* 91:1347-1358.

Burger, J. 1996. Laughing Gull (*Larus atricilla*). Pp. 1-28. en A. Poole y F. Gill (Eds.). *The Birds of North America*, No. 225. Academy of Natural Sciences, Philadelphia, Penn., and American Ornithologists' Union, Washington, D.C.

Burger, J. y F. Lesser. 1978. Determinants of colony site selection in common terns (*Sterna hirundo*). *Proceedings of the Conference of the Colonial Waterbird Group* 1:118-127.

Burger, J. y J. Shisler. 1980. Colony and nest site selection in laughing gulls in response to tidal flooding. *The Condor* 82:251-258.

Burger, J. y M.L. Gochfeld. 1985. Nest site selection by Laughing Gulls: comparison of tropical colonies (Culebra: Puerto Rico) with temperate colonies (New Jersey). *Condor* 87:364-373.

Castillo-Guerrero, J.A. 2003. Respuestas del Bobo de patas azules (*Sula nebouxii*) a las características del hábitat, con énfasis en las relaciones interespecificas, en la Isla El Rancho, Sinaloa, durante la Temporada Reproductiva 2003. Tesis de M.C. Centro de Investigación Científica y Educación Superior de Ensenada. Ensenada, B. C.

Castillo-Guerrero, J. y E. Mellink. 2006. Maximum diving depth in fledging Blue-footed Boobies: Skill development and transition to independence. *Wilson Journal of Ornithology* 118:527-531.

Chaurand, T. y H. Weimerskirch. 1994. Incubation routine, body mass regulation and egg neglect in the blue petrel (*Halobaena caerulea*). *Ibis* 136:285–290.

Clifford, L.D. y D.J. Anderson. 2001. Clutch size variation in the Nazca booby: a test of the egg quality hypothesis. *Behavioral Ecology* 13:274–279.

Clode, D. 1993. Colonially breeding seabirds: Predators or prey? *Trends in Ecology and Evolution* 8:336-338.

Clutton-Brock, T.H. 1991. *The evolution of parental care*. Princeton University Press, Princeton, New Jersey pp 31-46.

Cody, M.L. 1985. An introduction to habitat selection in birds. Pp. 3-56 en M.L. Cody. (Ed.). *Habitat selection in birds*. Academic Press, New York.

Conservación Internacional. 2003. *Conservación y Desarrollo para Bahía Santa Maria, Sinaloa. Estrategia de manejo*. Comisión Conservación Desarrollo. Bahía Santa Maria, México. Guaymas, Sonora México.

Croxall, J.P. 1982. Energy costs of incubation and moult in petrels and penguins. *Journal of Animal Ecology* 63:275–282.

Curio, E. 1987. Brood defence in the great tit the influence of age, number and quality of young. *Ardea* 75:35-42.

Cuthill, I. 1991. Field experiments in animal behaviour: methods and ethics. *Animal Behavior* 42:1007–1014.

Danchin, E. y J.Y. Monnat. 1992. Population dynamics modeling of two neighboring kittiwake *Rissa tridactyla* colonies. *Ardea* 80:171-180.

Darwin, C. 1859. *On the Origin of Species by Means of Natural Selection, or the Preservation of Favored Races in the Struggle for Life*. John Murray, Londres, Inglaterra.

Dawson, W.R, R.W. Hill y J.W. Hudson. 1972. Temperature regulation in newly hatched laughing gulls (*Larus atricilla*). *The Condor*. 74(2):177-184.

Dexheimer, M. y N.E. Southern. 1974. Breeding Success relative to nest location and density in Ring-billed Gull colonies. *Wilson Bulletin* 86:288-290.

Dinsmore, J.J. y R.W. Schreiber. 1974. Breeding and annual cycle of laughing gulls in Tampa Bay, Florida. *Wilson Bulletin* 86:419-427.

Duffy, D.C. 1983. The ecology of tick parasitism on densely nesting Peruvian seabirds. *Ecology* 64:110-119.

Dulude, A.M., G. Baron y R. McNeil. 1987. Role of male and female ringbilled gulls in the care of young and territorial defense. *Canadian Journal of Zoology* 65:1535–1540.

Erikstad, K.E., P. Fauchald, T. Tveraa y H. Steen. 1998. On the cost of reproduction in long-lived birds: the influence of environmental variability. *Ecology* 79:1781–1788.

Evans, D.R., E.M. Hoopes, y C.R. Griffin. 1993. Discriminating the sex of Laughing Gulls by linear measurements. *Journal of Field Ornithology* 64:472-476.

Fontaine, J.J. y T.E. Martin. 2006. Habitat Selection Responses of Parents to Offspring Predation Risk: An Experimental Test. *American Naturalist* 168:811-818.

Gandini, P., E. Frerey y D. Boersma. 1997. Efectos de la calidad de hábitat sobre el éxito reproductivo del pingüino de Magallanes (*Spheniscus magallanicus*) en Cabo Vírgenes, Santa Cruz, Argentina. *Ornitología Neotropical* 8:37- 48.

Gray, C.M. y K.C. Hamer. 2001. Food-provisioning behaviour of male and female Manx shearwaters, *Puffinus puffinus*. *Animal Behaviour* 62:117-121.

Hamer, K.C. y W. Furness. 1993. Parental investment and brood defense by male and female great skuas *Catharacta skua*: the influence of food supply, laying date, body size and body condition. *Journal of Zoology* 230:7-18.

Hamer, K.C., E.A. Schreiber y J. Burger. 2002. Breeding biology, life histories, and life history-environment interactions in seabirds. Pp. 217-261 en E.A. Schreiber y J. Burger (Eds.). *Biology of Marine Birds*. CRC Press, Boca Raton, New York.

Harding, A.M.A, T.I. Van Pelt, J.F. Piatt y A.S. Kitaysky. 2002. Reduction of provisioning effort in response to experimental manipulation of chick nutritional status in the Horned Puffin. *Condor* 104:842-847.

Hays, H. y M. LeCroy. 1971. Field criteria for determining incubation stage in eggs of the common tern. *Wilson Bulletin* 83:425-429.

Howell, A.H. 1932. *Florida bird life*. Coward-McCann, New York, N. Y., 1-579.

Hudson, P.J. 1982. Nest site characteristics and breeding success in the razorbill *Alca torda*. *Ibis* 124:355-359.

Hunt, G.L., Jr. y M.W. Hunt. 1976. Gull chick survival: the significance of growth rates, timing of breeding and territory size. *Ecology* 57:62-75.

Hunt, G.L., 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.

Johnsen, I., K.E. Erikstad y B.E. Sæther. 1994. An experimental study of the costs of reproduction in the kittiwake (*Rissa tridactyla*). *Ecology* 76:1636–1642.

Jouventin, P., J. Bried y E. Ausilio. 1996. Life-history variations of the Lesser Shearwater *Chionis minor* in contrasting habitats. *Ibis* 138:732-741.

Kessler, A. e I.T. Baldwin. 2002. *Manduca quinquemaculata*'s optimization of intra-plant oviposition to predation, food quality, and thermal constraints. *Ecology* 85:2094–2099.

Kolbe, J.J. y F.J. Janzen. 2002. Impact of nest-site selection on nest success and nest temperature in natural and disturbed habitats. *Ecology* 83:269–281.

Lefelaar, D. y R.J. Robertson. 1986. Equality of feeding roles and the maintenance of monogamy in tree swallows. *Behavior Ecology and Sociobiology* 18:199-206.

Lemmetynen, R. 1973. Breeding success in *Sterna paradisaea* and *S. hirundo* in southern Finland. *Annales Zoologici Fennici* 10:526-535.

Linden, M. y A.P. Møller. 1989. Cost of reproduction and covariation of life history traits in birds. *Trends in Ecology and Evolution* 4:367–371.

Littell, R.C., R.J. Freund y P.C. Spector. 1991. SAS system for linear models. 3rd ed. SAS Institute, Inc., Cary, NC, EEUU.

Loman, J. 1977. Factors affecting clutch and brood size in the crow (*Corvus cornix*). *Oikos* 29:294-301.

Massey, W. B. y E. Palacios. 1994. Avifauna of the wetlands of Baja California, México: Current status. *Studies in avian biology* 15: 45-57.

Mauck, R.A y T.C. Grubb. 1995. Petrel parents shunt all experimentally increased reproductive costs to their offspring. *Animal Behavior* 49:999–1008.

Montevecchi, W.A. 1978. Nest Site Selection and its Survival Value among Laughing Gulls. *Behavior Ecology Sociobiology* 4:143-161.

Morris, R.D. 1987. Time-partitioning of clutch and brood care activities in herring gulls: a measure of parental quality? *Studies in Avian Biology* 10:68–74.

Mosiño, P y E. García. 1974. The climate of Mexico. Pp. 345-404 en R.A. Bryson y F. K. Hare. (Eds.). *Climates of North America. World Survey of Climatology*. Vol. 11 Elsevier, New York.

Murton, R.K., y N.J. Westwood. 1977. *Avian breeding cycles*. Oxford, Clarendon Press.

Nalwanga D., P. Lloyd, M. Plessis y T.E. Martin. 2004. The influence of nest-site characteristics on the nesting success of the Karoo Prinia (*Prinia maculosa*). *Ostrich* 75:269–274.

Navarro, J. y J. González-Solís. 2007. Experimental increase of flying costs in a pelagic seabird: effects on foraging strategies, nutritional state and chick condition, *Oecologia* 151:150-160.

Nettleship, D.N. 1972. Breeding success of the common puffin (*Fratercula artica* L.) on different habitats at Great Island, Newfoundland. *Ecology* 30:146-166.

Parejo, D., E. Danchin y J.M. Aviles. 2004. The heterospecific habitat copying hypothesis: can competitors indicate habitat quality? *Behavioral Ecology* 16:96-105.

Parsons, J. 1976. Factors determining the number and size of eggs laid in the Herring Gull. *The Condor* 78:481-492.

Parsons, J. 1982. Nest-site habitat and hatching success of gulls. *Colonial Waterbirds* 5:131–138.

Partridge, L. y P.H. Harvey. 1988. The ecological context of life history evolution. *Science* 242:1449-1455.

Pennycuik, C.J. 1989. Bird flight performance: a practical calculation manual. Oxford University Press, New York.

Pennycuik, C.J. 2006. Flight for Windows
<http://www.bio.bristol.ac.uk/people/pennycuick.htm>

Peresbarbosa-Rojas, E. y E. Mellink. 2001. Nesting Waterbirds of Isla Montague, Northern Gulf of California, México: Loss of Eggs due to Predation and Flooding, 1993-1994. *Waterbirds* 24:265-271.

Pierotti, R., y C.A. Bellrose. 1986. Proximate and ultimate causation of egg size and the "third-chick disadvantage" in the Western Gull. *Auk* 103:401-407.

Preston, F.W. y E.J. Preston. 1953. Variation of the shapes of birds' eggs within the clutch. *Annals of the Carnegie Museum* 33:128-139.

Pugesek, B.H. y K.L. Diem. 1983. The relationship between parental age and reproductive effort in the California Gull (*Larus californicus*) *Behavioral Ecology and Sociobiology* 13:161-171.

Regehr, H.M. y W.A. Montevecchi. 1997. Interactive effects of food shortage and predation on breeding failure of Black-legged Kittiwakes: Indirect effects of fisheries activities and implications for indicator species. *Marine Ecology Progress Series* 155:249-260.

Reid, W.V. 1987. The cost of reproduction in the glaucous-winged gull. *Oecologia* 74:458-467.

Ricklefs, R.E. 1968. Patterns of growth in birds. *Ibis* 110:419-451.

Ricklefs, R.E. 1973. Patterns of growth in birds. 11. Growth rate and mode of development. *Ibis* 115:117-201.

Ricklefs, R.E. 1979. Adaptation, constraint, and compromise in avian postnatal development. *Biological Reviews* 54:269-290.

Ricklefs, R.E. 1987. Response of adult Leach's storm-petrels to increased food demand at the nest. *Auk* 104:750–756.

Saliva, J. E. y J. Burger. 1989. Effect of experimental manipulation of vegetation density on nest-site selection in Sooty Terns. *Condor* 91:689-698.

Sanz, J.J., S. Kranenbarg y J.M. Tinbergen. 2000. Differential response by males and females to manipulation of partner contribution in the great tit (*Parus major*). *Journal of Animal Ecology* 69:74–84.

Sasvari, L. 1986. Reproductive effort of widowed birds. *Journal of Animal Ecology* 55:553-564.

Schreiber, E.A. y R.L. Norton. 2002. Brown Booby (*Sula leucogaster*). En: F.B. Gill y A. Poole (eds.). *The birds of North America* 649. The birds of North America, Inc. Philadelphia.

Schreiber, R.W. y E.A. Schreiber. 1978. Colonial bird use and plant succession on dredged material islands in Florida. Vol. I: Sea and wading bird colonies. United States Army Engineers. Waterways Experimental Station. Technical Report D-78-14, Vicksburg, Miss. 63 pp.

Ricklefs, R.E. 1979. Breeding biology of Laughing Gulls in Florida. Part II: nestling parameters. *Journal of Field Ornithology* 51:340.355.

Schreiber, R.W., E.A. Schreiber y J.J. Disnmore. 1979. Breeding Biology of laughing gulls in Florida. Part I: Nesting, egg, and incubation parameters. *Bird-Banding* 50:304-321.

Schulte-Hostedde, A., B. Zinner, J.S. Millar y G.J. Hickling. 2005. Restitution of mass-size residuals: validating body condition indices. *Ecology* 86:155–163.

Slagsvold, T. y J.T. Lifjeld. 1988. Ultimate adjustment of clutch size to parental feeding capacity in a passerine bird. *Ecology* 69:1918-1922.

Smith, C.J., J.D. Reynolds y W.J. Sutherland. 2000. Population consequences of reproductive decisions. *Proceedings of the Royal Society: Biological Sciences* 267:1327–1334.

Spaans, M.J. y A.L. Spaans. 1975. Some data on the breeding biology of the herring gulls *Larus argentatus* on the Dutch Frisian Island of Terschelling. *Limosa* 48:1-39.

Springer, A.M., D.G. Roseneau, E.C. Murphy y M.I. Springer. 1984. Environmental controls of marine food webs: Food habits of seabirds in the eastern Chukchi Sea. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Science* 41:1202-1215.

Stenhouse, I.J., H.G. Gilchrist y W.A. Montevecchi. 2004. Reproductive investment and parental roles in Sabine's gulls *Xema sabini*. *Journal of Ethology* 22:85–89.

Stokes, D.L. y P.D. Boersma. 1998. Nest-site characteristics and reproductive success in Magellanic penguins (*Spheniscus magellanicus*). *Auk* 115:34-49.

Suryan, R.M. y D.B. Irons. 2001. Colony and population dynamics of Black-Legged Kittiwakes in a heterogeneous environment. *Auk* 118:636–649.

Thebeau, L.C. y B.R. Chapman. 1984. Laughing gull nest placement on Little Pelican Island, Galveston Bay. *Southwest. Naturalist* 29:247-256.

Trivers, R.L. 1972. Parental investment and sexual selection. Pp. 136-179 en B. Campbell. (Ed.). Sexual selection and the descent of man 1871-1971. Aldine, Chicago, EEUU.

Tveraa, T., B.E. Saether, R. Aanes y K.J. Erikstad. 1998. Regulation of food provisioning in the Antarctic Petrel; the importance of parental body condition and chick body mass. *Journal of Animal Ecology* 67:699-704.

Verbeek, N.A.M. y J.L. Morgan. 1980. Removal of primary remiges and its effect on the flying ability of glaucous-winged gulls. *Condor* 82:224-226.

Walsh, H. 1978. Food of nestling purple martins. *Wilson Bulletin* 90:248-260.

Weimerskirch, H., O. Chastel y L. Ackermann. 1995. Adjustment of parental effort to manipulated foraging ability in a pelagic seabird, the thin-billed prion (*Pachyptila belcheri*). *Behavioral Ecology and Sociobiology* 36:11-16.

Weimerskirch, H., T. Mougey y X. Hindermeier. 1997. Foraging and provisioning strategies of black-browed albatrosses in relation to the requirements of the chick: natural variation and experimental study. *Behavior Ecology* 8:635-643.

Wernham, C.V. y D.M. Bryant. 1998. An experimental study of reduced parental effort and future reproductive success in the Puffin, *Fratercula arctica*. *Journal of Animal Ecology* 67:25-40.

Worth, B.C. 1940. Egg Volumes and Incubation Periods. *Auk* 57:44-60.

Wright, J. e I. Cuthill. 1989. Manipulation of sex differences in parental care. *Behavior Ecology and Sociobiology* 25:171-181.

Wright, J. e I. Cuthill. 1990. Manipulation of sex differences in parental care: the effect of brood size. *Animal Behavior* 40:462-471.

Ydenberg, R.C. y D.F. Bertram. 1989. Lack's clutch size hypothesis and brood enlargement studies on colonial seabirds. *Colonial Waterbirds* 12:134-137.

Zale, A.V. y R. Mulholland. 1985. Habitat suitability index models: laughing gull. United States Fish and Wildlife Service. Biological Report 82(10.94). 1-23.

Zar, J. H. 1996. *Biostatistical Analisis*. Prentice Hall. New Jersey, EEUU.