

TESIS DEFENDIDA POR

Erik Adrian Peñaloza Padilla

Y APROBADA POR EL SIGUIENTE COMITÉ

Dr. Eric Mellink Bijtel

Director del Comité

Dr. José Alfredo Castillo Guerrero

Miembro del Comité

Dr. Eduardo Palacios Castro

Miembro del Comité

M.C. Vicente Ferreira Bartrina

Miembro del Comité

M.C. José de Jesús Ibarra Gonzales

Miembro del Comité

Dra. Bertha Eugenia Lavaniegos Espejo

*Coordinador del programa de posgrado
en Ecología Marina*

Dr. David Hilario Covarrubias Rosales

Director de Estudios de Posgrado

28 de Septiembre de 2011.

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



**PROGRAMA DE POSGRADO EN CIENCIAS
EN ECOLOGIA MARINA**

**Cuidado Parental y Desarrollo de las Habilidades de Forrajeo
en Volantones de Bobo Café (*Sula leucogaster*)**

TESIS

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

Presenta:

ERIK ADRIAN PEÑALOZA PADILLA

Ensenada, Baja California, México, Septiembre del 2011

RESUMEN de la tesis de **Erik Adrian Peñaloza Padilla**, presentada como requisito parcial para la obtención del grado de MAESTRO EN CIENCIAS en ECOLOGIA MARINA. Ensenada, Baja California. Septiembre, 2011.

CUIDADO PARENTAL Y DESARROLLO DE LAS HABILIDADES DE FORRAJEO EN VOLANTONES DE BOBO CAFÉ (*Sula leucogaster*)

Resumen aprobado por:

Dr. Eric Mellink Bijtel

Director de Tesis

En este estudio se alimentó a pollos de bobo café (*Sula leucogaster*) en libertad y se analizó su efecto sobre los patrones de cuidado parental, comportamiento y desarrollo, en el Farallón de San Ignacio, Golfo de California, durante la temporada reproductiva 2006. Simultáneamente se examinó el desarrollo de las habilidades de buceo de volantes de esta especie en vida libre. La alimentación suplementaria no influyó en el esfuerzo parental, edad al primer vuelo, ni condición corporal del pollo. Tampoco la diferencia intersexual en talla de los pollos afectó el esfuerzo parental, edad de primer vuelo, ni condición corporal de los pollos. Ni el número, ni la duración de los viajes de forrajeo de los volantes fueron afectados por el alimento suplementario o el sexo del volantón. Los viajes de forrajeo de los adultos tuvieron una duración mayor cuando hubo una disminución en la productividad primaria (PP). La edad del pollo influyó de manera inversa en el tiempo que los padres permanecieron en el nido y de manera directa en la duración de los viajes de forrajeo. Las profundidades promedio y máximas de buceo, así como la duración promedio de buceo de los volantes, aumentaron gradualmente desde su primer vuelo. La duración máxima de buceo no estuvo influenciada por los días desde su primer vuelo. La tasa de buceo y proporción de buceos activos (tipo U) de los volantes aumentaron considerablemente entre los 21 y 25 días desde su primer vuelo. Ninguno de los componentes evaluados en el desarrollo del buceo fue afectado por la PP a escala intra-temporada, ni por las diferencias intersexuales en talla de los volantes. Los resultados indican que existe una fuerte influencia de las condiciones ambientales en el esfuerzo parental y que el desarrollo de las capacidades de buceo de los volantes es adquirido de manera gradual, lo que puede ser un factor importante en la duración del cuidado parental post-vuelo en el bobo café.

Palabras Clave: *Sula leucogaster*, esfuerzo parental, Farallón de san Ignacio, Golfo de California, habilidades de forrajeo, TDR's.

ABSTRACT of the thesis presented by **Erik Adrian Peñaloza Padilla** as a partial requirement to obtain the MASTER OF SCIENCE degree in ECOLOGIA MARINA. Ensenada, Baja California, México. September, 2011.

PARENTAL CARE AND FORAGING SKILLS ADQUISITION IN BROWN BOOBIES' FLEDGLINGS (*Sula leucogaster*).

This study examined the effect of supplemental feeding, within-season environmental variation and chick's age and sex on parental effort and behavior, chick body condition, and age of first flight of Brown Boobies (*Sula leucogaster*), at Farallon de San Ignacio, Gulf of California, during the 2006 breeding season. Simultaneously I examined the development of diving skills by fledglings of this species and its relation with environmental variability, sex and days since first flight. Supplementary feeding did not influence parental effort, age of first flight, or body condition. Size difference between male and female chick did neither affect parental effort, age at first flight, nor chick body condition. Neither the number nor the duration of foraging trips of fledglings was affected by the extra food or sex of the fledgling. Parental effort was strongly influenced by primary productivity of the ocean. Foraging trips of adults were longer when there was a decrease in primary productivity. The fledglings' mean and maximum diving depth and mean diving duration, increased gradually since first flight. Maximum diving depth was not influenced by the age since first flight. The fledglings' diving frequency and proportion of active dives (U shape) increased significantly between 21 and 25 days since age of first flight. None of the diving skill components evaluated were affected by primary productivity at a local intra-season scale or by differences in size between male and female fledglings. The results indicate a strong influence of environmental conditions on parental effort and that the fledglings' diving skills are acquired gradually, which may suggest this as an important factor in the duration of post-fledglings parental care in the Brown Boobies.

Keywords: Brown booby, parental care, Farallon de San Ignacio, Gulf of California, foraging skills ontogeny, TDR's.

DEDICATORIAS

A mis padres Teresa Padilla y Viviano Peñaloza por apoyarme en todos mis proyectos y respetar mis decisiones.

A mi esposa Isela e hija Luna Quetzalli, simplemente por estar ahí y confiar en mí. Su sola compañía fue un buen aliciente para la conclusión de este objetivo de vida.

A mis amigos.

Un hombre creativo está motivado por el deseo de lograr, no por el deseo de vencer a los demás
Ayn Rand

Para mí, no soy más que un niño jugando en la playa, mientras que los vastos océanos de la verdad se encuentran ante mí sin aún ser descubiertos.
Isaac Newton

AGRADECIMIENTOS

Al CICESE que me recibió como estudiante en el posgrado y al Consejo nacional de ciencia y tecnología (CONACYT) por otorgarme la beca de maestría con no. de registro 230273.

A Eric Mellink Bijtel por aceptarme como estudiante y apoyarme en todo momento en la realización de esta tesis.

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

A los miembros del comité de tesis Eduardo Palacios, Vicente Ferreira y José de Jesús Ibarra por su interés en el trabajo y por sus sugerencias y comentarios al manuscrito.

A mis amigos que me ayudaron en las salidas de campo: Isela Castañeda, Fabiola Cárdenas, Carlos Regalado (el barra), Sergio Sevilla (el search), Alejandro Castro (miyagui).

A mis compañeras del CICESE, Mariela Brito, Melissa Mayorga y Daniela Rabiela por su amistad durante la maestría.

A mis amigos y colegas de la licenciatura que han sido un buen ejemplo a seguir y que prefiero no mencionarlos por temor a omitir alguno de ellos.

A los maestros del CICESE por compartir su conocimiento, en especial a Jaime Luevano, Oscar Sosa y Sharon Herzka.

A Marco (el flaco) y toda la familia González Bernal por el apoyo logístico durante el trabajo de campo, por su amistad y su ayuda desinteresada.

A Felipe Mercado por el transporte a la isla y por estar al pendiente de nuestras necesidades durante la estancia en campo.

A los bobos café.

CONTENIDO

RESUMEN	i
ABSTRACT	ii
DEDICATORIAS	iii
AGRADECIMIENTOS	iv
CONTENIDO.....	v
ÍNDICE DE FIGURAS	vii
ÍNDICE DE TABLAS	ix
I. INTRODUCCIÓN	1
II. ANTECEDENTES	4
III. OBJETIVOS	8
III.1. Objetivo General	8
III.2. Objetivos Particulares	8
IV. MATERIALES Y METODOS.....	9
IV.1. Sitio de estudio.....	9
IV. 2. Métodos.....	10
IV.2.1. Experimento de alimentación suplementaria.....	11
IV.2.2. Cuidado parental.....	13
IV.2.3. Índice de condición corporal de los volantones.....	13
IV.2.4. Estimación de la edad de primer vuelo	14
IV.2.6. Viajes de forrajeo de adultos y volantones.....	15
IV.2.7. Desarrollo de las habilidades de buceo de los volantones.....	15
IV.2.8. Caracterización de la variabilidad ambiental.....	17
IV.3. Análisis estadístico	18
IV.3.1. Patrones de cuidado parental, comportamiento y desarrollo corporal del pollo en el sitio de anidación.....	18

CONTENIDO (continuación)

IV.3.2. Viajes de forrajeo de los adultos y viajes de los volantones al mar.....	19
IV.3.3. Desarrollo de las habilidades de buceo de los volantones.....	20
V. RESULTADOS	22
V. 1. Cuidado parental	22
V.1.1 Frecuencia de alimentación a pollos	22
V.1.2. Estancia de padres en el nido	22
V.2. Viajes de forrajeo de los adultos.....	24
V.3. Frecuencia de petición de alimento por parte del pollo	26
V.4. Desarrollo de los pollos	27
V.4.1. Edad de primer vuelo de los volantones	27
V.4.2. Condición corporal de los volantones.....	27
V.5. Viajes de forrajeo de los volantones.....	28
V.6. Desarrollo de las habilidades de buceo de los volantones	29
V.6.1. Profundidad promedio y máxima de buceo de los volantones	29
V.6.2. Duración promedio y máxima de buceo de los volantones	30
V.6.3. Tasa de buceo y proporción de buceos tipo “U” de los volantones.....	32
VI. DISCUSIÓN.....	33
VI.1. Experimento de alimentación suplementaria	33
Edad de primer vuelo	34
Respuesta de los padres a la variabilidad ambiental.....	35
Comportamiento de los volantones	36
Diferencias intersexuales en los pollos.....	36
VI.2. Desarrollo de habilidades de buceo	37
VII. CONCLUSIONES	42
VIII. LITERATURA CITADA	44

LISTA DE FIGURAS

- Figura 1. Localización geográfica del área de estudio: Farallón de San Ignacio, Golfo de California, México. El área sombreada representa la zona en la cual se caracterizó la productividad primaria en periodos semanales..... 10
- Figura 2. Atributo considerado para la estimación de la fecha de primer vuelo en volantones de bobo café. Izquierda: volantón antes de su primer vuelo; patas con acumulación de guano. Derecha: volantón después de primer vuelo; patas limpias de guano. 14
- Figura 3. Ejemplo de buceos del tipo “V” (izquierda) y “U” (derecha) de bobo café a más de 20 días de edad desde el primer vuelo en la isla FSI. 16
- Figura 4. Productividad primaria (mg C m⁻² día⁻¹) durante la temporada reproductiva 2006 del bobo café en un radio de 40km del FSI. Se muestran los periodos en que se llevó a cabo el experimento de suplemento alimenticio y el estudio del desarrollo de las habilidades de buceo (TDR's) en volantones de bobo café. 18
- Figura 5. Proporción del tiempo que los adultos dedicaron al nido en función de la PP en FSI. Los números sobre cada línea muestran el número de horas de observación. Media ±ES. Líneas con diferente letra refieren diferencias significativas (Tukey, p<0.01)..... 23
- Figura 6. Proporción del tiempo que los adultos dedicaron al nido en función de la edad del pollo en isla FSI. Los números sobre cada línea muestran el número de horas de observación. Media ±ES. 23
- Figura 7. Número (línea punteada) duración (línea continua) de los viajes de forrajeo realizados por los adultos de bobo café en función de la edad del pollo en FSI durante la temporada reproductiva 2006. Los números sobre el eje de las abscisas muestran las horas de observación durante el periodo diurno y los números entre paréntesis los individuos evaluados. Media ±ES. Barras con diferente letra son significativamente diferentes para cada línea (Tukey p<0.05). 25
- Figura 8. Duración de los viajes de forrajeo realizados por los adultos de bobo café en función de la PP durante la temporada reproductiva 2006 en FSI. 25
- Figura 9. Número de los viajes de forrajeo realizados por los adultos de bobo café en función de la PP durante la temporada reproductiva 2006 en FSI. 26

LISTA DE FIGURAS (continuación)

- Figura 10. Eventos de petición de alimento por hora de los pollos de bobo café en función de la PP en FSI. Los números sobre cada línea muestran el número de horas de observación. * Media ±ES. 27
- Figura 11. Número de viajes de forrajeo por día realizados por volantones machos y hembras de bobo café en función del tratamiento de suplemento alimenticio en el FSI. Los números sobre cada línea indican el número de individuos evaluados. Media ±ES. 29
- Figura 12. Profundidad promedio de buceo por día (línea continua) y profundidad máxima alcanzada (línea quebrada) por volantones de bobo café con respecto a los días desde su primer vuelo en isla FSI. Los números bajo el eje de las abscisas indican el número de individuos evaluados. * Media ±ES. .. 30
- Figura 13. Duración promedio de buceo por día (línea continua) y duración máxima de buceo (línea quebrada) de volantones de bobo café con respecto a los días desde primer vuelo. Los números sobre el eje de las abscisas indican el número de individuos evaluados. * Media ±ES 31
- Figura 14. Repuesta de la \bar{x} tasa de buceo y \bar{y} proporción de buceos del tipo "U" en función de los días desde primer vuelo en FSI. Los números sobre el eje de las abscisas indican el número de horas de observación y el número de individuos entre paréntesis. * Media ±ES. 32

LISTA DE TABLAS

Tabla I. Análisis de los parámetros del desarrollo de buceo de los volantones de bobo café. En negritas se muestran las diferencias significativas31

I. INTRODUCCIÓN

El comportamiento es un componente de la adaptación al ambiente, por lo tanto el estudio de rasgos particulares del comportamiento provee de perspectivas hacia la evolución de las especies (Burger 1980). El cuidado parental es cualquier acción que los padres realizan para aumentar las probabilidades de supervivencia de la cría (Trivers, 1972) e incluye la protección contra depredadores y conespecíficos, protección contra condiciones climáticas adversas, aprovisionamiento de alimento y enseñanza de las técnicas o sitios de alimentación (Hamer *et al.*, 2002). Así, la selección natural favorece a aquellos padres que asignan una mayor inversión energética a sus crías (Howe, 1979). Por lo tanto, la respuesta de los adultos al medio y el desarrollo de las crías durante el periodo de cuidado parental tienen implicaciones importantes para la evolución de la historia de vida en varios taxa, incluyendo las aves (Tallamy, 1984; Wheelwright y Templeton, 2003; Gruebler y Naef-Daenzer, 2010).

En aves, el período en el cual las crías pasan de depender de los cuidados de los padres a ser independientes es muy variable entre familias, entre especies dentro de una misma familia, entre poblaciones de una misma especie (Burger, 1980) e, incluso, entre años dentro de una misma población (Nelson 1978). Se ha sugerido que periodos más largos de cuidado parental permiten que los volantones adquieran una destreza mayor en sus técnicas de alimentación y, por lo tanto, un mayor éxito de captura de presas durante su alimentación independiente (Burger, 1980), lo que es decisivo para la supervivencia y el reclutamiento de juveniles a la población adulta (Ashmole y Tovar, 1968; Daunt *et al.*, 2007; Yoda *et al.*, 2007, Braasch y Schaub, 2009; Gruebler y Naef-Daenzer, 2010). Sin embargo, para los adultos un cuidado parental más prolongado implica una disminución en su supervivencia a largo plazo, debido a que una mayor inversión energética representa un mayor desgaste corporal (Burger 1980, Stearns 1992, Wheelwright *et al.*, 2003). A pesar de su importancia, el desarrollo de las habilidades de forrajeo durante el periodo de cuidado parental de las aves marinas se ha estudiado poco

(Burger 1980; Schreiber y Burger, 2002) y ello se debe a que las aves marinas tienen periodos de crianza largos y el seguimiento de volantones es complicado (Ashmole y Tovar, 1968; Burger, 1981; Schreiber y Burger, 2002; Yoda *et al.*, 2004, Castillo-Guerrero y Mellink, 2006).

Muchos factores pueden influir en la duración y en el esfuerzo dedicado al cuidado parental, por ejemplo: 1) La disponibilidad de alimento (Nelson, 1969a, b; en Burger, 1980, 1981), 2) la velocidad a la cual los volantones adquieren sus habilidades de forrajeo (Schreiber y Burger 2002; Wheelwright *et al.*, 2003; Yoda *et al.*, 2007), 3) la calidad de los padres (Balbontin y Ferrer, 2005; Gruebler y Naef-Daenzer, 2008) y 4) la interacción entre los adultos y volantones, generalmente actuando en dos direcciones opuestas (conflicto padre-progenie; Trivers, 1974). Este último establece que el interés de los padres es minimizar la inversión parental por cría para no comprometer su propia salud y/o reproducciones futuras, mientras que el de las crías es maximizarlo en beneficio propio. Es por eso que la energía que los adultos utilizan en el esfuerzo reproductivo debería ser un balance entre aumentar las probabilidades de supervivencia del volantón y disminuir la probabilidad de su propia mortalidad (Burger, 1980). Además, se sabe poco acerca de las posibles diferencias intersexuales de las crías como factor en la duración del periodo de cuidado parental y en la adquisición de las habilidades de forrajeo especialmente en especies con dimorfismo de talla (Torres y Drummond, 1999; Wheelwright *et al.*, 2003; Castillo-Guerrero y Mellink, 2006).

La calidad del hábitat de alimentación cerca de las colonias está sujeta a las variaciones del ambiente (Jaquement *et al.*, 2005). En el ambiente marino los cambios en las condiciones locales (e.g. variaciones en la climatología o temperatura superficial del mar) pueden modificar la estructura trófica y afectar la distribución y disponibilidad del alimento para las aves marinas, y pueden actuar como iniciadores del periodo reproductivo (Jaquement *et al.*, 2005, Vilchis *et al.*, 2006, Jaquement *et al.*, 2007, Castillo-Guerrero, 2009).

La familia Sulidae (Aves, Orden Suliformes), y en particular el bobo café (*Sula leucogaster*) es un buen modelo para estudiar los patrones de cuidado parental y el desarrollo de las habilidades de forrajeo ya que los volantones regresan al nido, lo cual facilita su captura y recaptura, y porque es parte de una de las familias (Sulidae) con cuidado parental post-vuelo extenso y altamente variable; desde ausente (e.g. alcatraz del norte; *Morus bassanus*), hasta de poco más de un año en algunas especies tropicales (e.g. *Sula leucogaster*, Nelson, 1978; Burger, 1980).

En el presente trabajo se evaluó el efecto de la alimentación experimental (a pollos de bobo café silvestre) y de la variabilidad ambiental (utilizando como indicador la productividad primaria marina) sobre los patrones de cuidado parental, comportamiento y desarrollo del pollo durante la temporada reproductiva 2006 (enero-mayo). Simultáneamente, se examinó el desarrollo de las habilidades de buceo de volantones de bobo café en vida libre. A través de ambos métodos se propuso generar información que ayudará a esclarecer cuáles factores influyen en la duración del cuidado parental post-vuelo en aves marinas.

II. ANTECEDENTES

El bobo café es un ave marina con dimorfismo inverso de tamaño, siendo las hembras $\approx 10\%$ más grandes y $\approx 25\%$ más pesadas que los machos (Nelson, 1978; Schreiber y Norton, 2002; 23% hembras más pesadas que machos en el Farallón de San Ignacio; Peñaloza-Padilla y Castillo-Guerrero, datos no publicados). El ciclo reproductivo del bobo café, tiene una duración mínima de ≈ 32 semanas (Nelson 1978). Los periodos de incubación (42-45d) y de pre-vuelo (95-100d) son periodos con poca variación interpoblacional e interanual. En cambio, la duración del periodo post-vuelo varía enormemente entre individuos (e.g. Yoda *et al.*, 2004, Yoda *et al.*, 2007), entre localidades y entre años, pudiendo ser de solo 4 semanas y prolongándose hasta 59 semanas. Durante esta fase, los padres siguen proveyendo de alimento y protección a los volantones, mientras éstos aparentemente inician la fase de reconocimiento de sitios de alimentación y desarrollan sus habilidades de forrajeo (Schreiber y Burger, 2002; Yoda *et al.*, 2004, 2007; Castillo-Guerrero y Mellink, 2006).

El bobo café como otros miembros de la familia Sulidae utiliza una estrategia de alimentación que varía entre vuelos al ras de la superficie del mar capturando peces voladores, a buceos de caída en picada desde alturas que varían de 0.5 m hasta 30 m y en los que alcanzan de 3 a 4 m de profundidad en buceo pasivo (donde utilizan solo la inercia para desplazarse bajo la superficie del mar). En ocasiones realizan buceo activo, utilizando las alas y/o las patas para propulsarse bajo el agua en persecución de la presa, en el que llegan hasta 34 m de profundidad, con una duración de inmersión de entre 8 y 38 s (Nelson, 1978; Garthe *et al.*, 2000; Brierley y Fernandes, 2001; Ropert-Coudert *et al.*, 2004).

Para sobrevivir, los volantones deben adquirir las habilidades para dominar la técnica de alimentación antes de lograr la independencia. El primer paso es adquirir habilidades de maniobrabilidad y eficiencia energética del vuelo (Yoda *et al.*, 2004). Una vez que los volantones dominan estas habilidades, deben

aprender sobre la captura de presas y saber reconocer los sitios de alimentación (Shealer, 2002; Castillo-Guerrero y Mellink, 2006).

El cuidado parental y el desarrollo de las habilidades de forrajeo durante la transición a la alimentación independiente se han explorado recientemente en miembros de la familia Sulidae. En el bobo café se reportó un incremento gradual en la duración y en la proporción de tiempo utilizado en vuelo pasivo durante los viajes de forrajeo (Yoda et al., 2004), mientras que el desarrollo de las habilidades de buceo fue lento durante el primer mes de vuelo y solo uno de los dos individuos evaluados, exhibió un incremento gradual en la profundidad y duración de los buceos (Yoda et al., 2007). En el bobo de patas rojas (*Sula sula*) los viajes de forrajeo de volantes fueron de mayor duración con el paso del tiempo, aparentemente debido al mejoramiento de las habilidades de forrajeo aunque sin ser capaces de una alimentación independiente, ya que la proporción de alimento obtenido de los padres fue del 94% y los volantes lograron su alimentación independiente a los 60 días después de su primer vuelo (Guo et al., 2010). En volantes del bobo de patas azules (*Sula nebouxii*) se registró un desarrollo acelerado en las habilidades de buceo durante los primeros 15 días después del primer vuelo, alcanzando una profundidad máxima similar a la de los adultos. A pesar de la adquisición rápida de las habilidades de buceo, los volantes permanecieron apegados a los nidos hasta por 25 días adicionales (Castillo-Guerrero y Mellink, 2006). En los bobos, se ha tratado de relacionar el dimorfismo sexual de los adultos con el intervalo de forrajeo ó su distribución en el mar (Gilardi, 1992; Lewis et al., 2005) y con las labores de cuidado parental, profundidad máxima de buceo y dieta (Peñaloza-Padilla, 2006). Solamente Castillo-Guerrero y Mellink (2006) han evaluado la relación entre la velocidad de adquisición de habilidades de buceo y el sexo de los volantes, pero de bobo de patas azules, evaluando la hipótesis de que los machos al ser más pequeños y ligeros alcanzan la independencia más rápido que las hembras, sin encontrar diferencias. Por lo tanto en bobo café, debido a la diferencia en tamaño y masa

corporal y a la técnica de buceo de caída en picada se espera que las hembras alcancen mayor profundidad de buceo que los machos y que a su vez los machos al ser más ligeros tengan una mayor frecuencia de buceos y un mayor porcentaje de buceos activos (tipo U) y por lo tanto una mayor duración de buceo.

Aún no está claro el papel que juega el alimento disponible, ni la velocidad de adquisición de habilidades de forrajeo en la duración del periodo de transición a la alimentación independiente en aves marinas. Aunque se ha evaluado la respuesta de los adultos y su progenie a una alimentación suplementaria en varias especies de aves, los resultados no son consistentes. Por ejemplo, los pollos de *Fratercula arctica* (Hamer y Cook, 1997; Wernham y Bryant, 1998) y *F. corniculata* (fam. Alcidae; Harding *et al.*, 2002) que recibieron alimento suplementario, fueron alimentados con menor frecuencia que pollos control por sus padres, mientras que en *Cerorhinca monocerata* (Familia alcidae) no se observó dicho efecto (Takahashi *et al.*, 1999). En el cuervo *Corvus corone*, especie con reproducción cooperativa, los pollos de las familias con alimento suplementario tuvieron una masa corporal mayor y desarrollaron tarsos más grandes que los pollos de las familias control, aunque la supervivencia de los juveniles no varió entre tratamientos (Richner, 1992). La tasa de supervivencia de juveniles de aves rapaces con alimento suplementario fue mayor sólo en uno de dos años evaluados (Ward y Kennedy, 1996), y no hubo diferencias en la edad de primer vuelo ni en la duración del cuidado parental post-vuelo (Kennedy y Ward, 2003) con respecto a los juveniles control.

Recientemente se han diseñado instrumentos útiles en el estudio de las actividades de forrajeo en aves marinas (Aceleradores, TDR's y GPS miniaturizados), lo que permite una mayor claridad y mejor análisis en dichas actividades (e.g. Lewis *et al.*, 2005; Ludynia *et al.*, 2010; Zavalaga *et al.*, 2010). Esta misma tecnología ha sido utilizada en la evaluación del desarrollo de habilidades de forrajeo en individuos de aves marinas durante su transición a la alimentación independiente (e.g. Yoda *et al.*, 2004, Yoda *et al.*, 2007).

Estos nuevos instrumentos proveen de nuevas oportunidades para el estudio del efecto de la variabilidad ambiental (utilizado como indicador de la disponibilidad de alimento; Frederikzen *et al.*, 2006) durante el periodo de adquisición de habilidades de buceo y patrones de cuidado parental, que permite interpretar mejor la relación entre los factores ambientales y su implicación en la estrategia de vida y plasticidad de la especie.

III. OBJETIVOS

III.1. Objetivo General

Evaluar el efecto del alimento suplementario (grupos control, 150 y 300 gr) y de la variabilidad ambiental (productividad primaria) a escala intratemporada (enero-mayo) en el cuidado parental, comportamiento y desarrollo de los pollos (medido como talla/peso y edad de primer vuelo) y caracterizar el desarrollo de las habilidades de buceo de volantones de *S. leucogaster* durante su transición a una alimentación independiente en la isla "Farallón de San Ignacio" durante la temporada reproductiva 2006.

III.2. Objetivos Particulares

Determinar si el alimento suplementario, las variaciones ambientales de escala local e intratemporada, la edad o el sexo de los pollos se relacionan con patrones de cuidado parental, comportamiento y desarrollo de los pollos.

Caracterizar el desarrollo de buceo (profundidad, duración, frecuencia de buceo, y proporción de buceos tipo "U") de los volantones de bobo café en función de los días desde su primer vuelo y de las variaciones ambientales de escala local e intratemporada.

Evaluar si existen diferencias intersexuales en el desarrollo de las habilidades de buceo de los volantones de bobo café debido a la diferencia en tamaño y masa corporal.

IV. MATERIALES Y METODOS

IV.1. Sitio de estudio

El Golfo de California es una mar dinámica y de alta productividad con marcados patrones oceanográficos estacionales con aguas superficiales ecuatoriales cálidas durante el verano (julio a septiembre) y surgencias de aguas subsuperficiales del pacífico durante el invierno (diciembre a marzo) causando una disminución de 10°C en la temperatura superficial del mar (Soto-Mardones *et al.*, 1999). Durante el verano la concentración de pigmentos fotosintéticos es baja, mientras que en invierno es alta debido a las surgencias provocadas por los vientos del noreste (Álvarez-Borrego, 2002).

El Farallón de San Ignacio (FSI) se encuentra sujeta a este patrón oceanográfico. Se localiza a aproximadamente 36 km al oeste del puerto de Topolobampo, Sinaloa (25° 26' N, 109° 22'W, Fig. 1). Tiene paredes verticales de casi 140 m de altura y un área de aproximadamente 16 ha en su base (Samaniego-Herrera *et al.*, 2008 en Guevara-Medina *et al.*, 2008) y una cumbre relativamente plana con una extensión de ≈3.5-4 ha (González-Bernal *et al.*, 2002). El FSI se encuentra cerca de la cuenca Farallón y está rodeada de aguas de entre 200-500 m de profundidad (Castillo-Guerrero *et al.*, 2011). La temperatura media anual en la región es de 20°C. La precipitación pluvial anual está entre los 100 y 300 mm.

Esta isla alberga una colonia de ≈1200 parejas bobo café y colonias de bobo de patas azules, gaviota ploma (*Larus hermanni*), pato buzo (*Phalacrocorax auritus*) y rabijunco (*Phaethon aethereus*). La temporada reproductiva (periodo anual en el cual el bobo café invierte la mayor parte de su energía y tiempo en labores de reproducción) en el FSI ocurre de enero a mayo. El bobo café anida principalmente en las zonas escarpadas y acantilados de la isla (González-Bernal *et al.*, 2002; Guevara-Medina *et al.*, 2008).

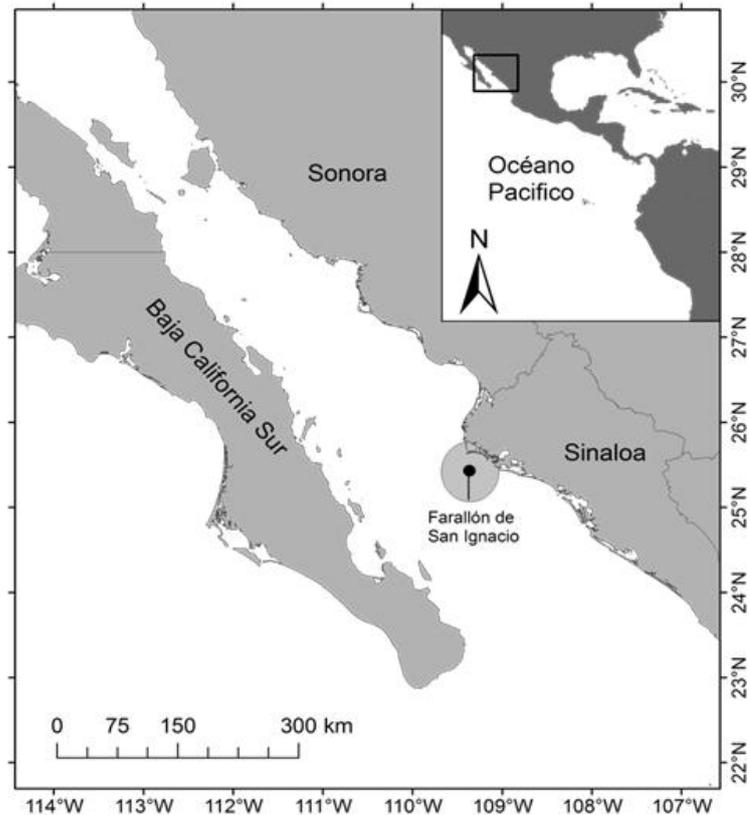


Figura 1. Localización geográfica del área de estudio: Farallón de San Ignacio, Golfo de California, México. El área sombreada representa la zona en la cual se caracterizó la productividad primaria en periodos semanales.

IV. 2. Métodos

Durante 2006 se realizaron 8 visitas (24-28 ene., 14-18 feb., 28 feb-04 mar., 15-19 y 26-30 mar., 12-16 y 18-22 abr. y 09-may) a la isla durante los meses de actividad reproductiva (enero-mayo; González-Bernal *et al.*, 2002) con un promedio de 9 días (ES=2.1) entre visita y visita. Cada salida constó de cinco días efectivos de campo (excepto la salida del 9 de mayo que fue de solo un día), para un total de 36 días de trabajo en campo.

IV.2.1. Experimento de alimentación suplementaria

Se eligieron y marcaron 27 nidos de bobo café con huevo ó con pollo menor a 4 semanas de edad (para minimizar el error en el cálculo de la edad), en las partes accesibles de la isla, principalmente en la cara norte. Para algunos pollos (30%) se conocía la fecha de su eclosión; para los demás (70%) se utilizó el catálogo de edades del bobo café basado en el desarrollo del plumaje (Castillo-Guerrero y Mellink, 2005) y en descripciones (Dorward 1962; Nelson 1978; Schreiber y Norton 2002). Para intentar evitar la depredación de pollos por especies oportunistas (e.g. *Larus livens*; Guevara-Medina *et al.*, 2008) por la ausencia temporal de los padres debida a mi presencia en el nido, los grupos experimentales se integraron conforme los pollos de los nidos seleccionados cumplían entre 47-70 días de edad (\bar{x} =57, ES=1.02d, moda=55 con frecuencia relativa de 0.29), momento en el que se les asignó el tratamiento de manera secuencial, hasta tener 9 pollos en cada tratamiento. A esta edad se inició el suministro de alimento suplementario, ya que es la edad de máxima demanda por alimento reportada para otros bobos, como el bobo nazca (*Sula dactylatra*), el de patas azules (Anderson y Ricklefs, 1992) y el de patas rojas (Guo *et al.*, 2010). Se aplicaron tres tratamientos de suplemento alimenticio; grupo control, en el cual los pollos no fueron abastecidos con alimento suplementario, y grupos de 150 g (\approx 781 kJ) y 300 g (\approx 1563 kJ) de suplemento alimenticio. El alimento suplementario utilizado fue calamar (*Loligo opalescens*; los valores de contenido energético se estimaron con base en lo reportado para *Loligo reynaudi*; Adams, 1984). Se usó calamar como alimento suplementario dado que forma parte normal de la dieta del bobo café (Dorward 1962; Mellink *et al.* 2001) y estaba disponible en el mercado. Los tratamientos se aplicaron diariamente durante los cinco días de cada visita al FSI (\bar{x} =18.09 días con alimentación experimental pollo⁻¹, ES=0.72). El alimento se les dio a los pollos manualmente, abriéndoles el pico e insertándolo, asegurando que lo tragarán (*sensu* Torres y Drummond, 1999).

La cantidad de alimento en cada tratamiento se estableció con base en la demanda reportada para pollos mayores de 500g de masa corporal, los cuales son alimentados con $\approx 200\text{g d}^{-1}$ (Scheriber y Norton (2002) y con base en la ingesta máxima diaria de 163 g y 283 g reportadas para los bobos de patas azules y Nazca, respectivamente (Anderson y Ricklefs, 1992). Así, se consideró que el tratamiento de 300g era suficiente para satisfacer la demanda diaria de alimento de los pollos, pues excedía el máximo reportado para los otros bobos, mientras que el de 150g sería por sí solo insuficiente pues estaba por debajo del mínimo reportado.

Los integrantes de cada uno de los nidos experimentales se anillaron con cintillos de plástico industriales de colores en combinaciones diferentes, para distinguir inequívocamente entre individuos, colocados en el tarso (ver figura 2). A cada pollo se le midió el tarso y el culmen (mandíbula superior desde la base hasta la punta) utilizando un vernier ($\pm 0.1\text{mm}$), la ulna con una regla alar milimétrica ($\pm 1\text{mm}$) y la masa corporal mediante la utilización de dinamómetros Pesola[®] de 500 g y 1000 g según la edad del pollo. Las mediciones se realizaron una vez en cada visita, desde la eclosión hasta los 100 días de edad.

Para cada uno de los nidos en tratamiento se evaluó: 1) la frecuencia con que los padres alimentaron a sus pollos (en Sulidos la alimentación se da por medio de regurgitación directa a éstos; Nelson, 1978) y tiempo de estancia de los padres en el nido; 2) la frecuencia con que los pollos pidieron alimento a sus padres (en Sulidos el patrón de petición de alimento es mediante movimientos de la cabeza del pollo de lado a lado y arriba y abajo acompañado de un sonido como un “clac clac” repetitivo con las alas en movimiento y extendidas hacia los lados y, ocasionalmente, con picotazos hacia el pico del adulto; Nelson, 1978); 3) la edad del primer vuelo y condición corporal del volantón al inicio de la fase post-vuelo; y 4) la duración y número de los viajes de forrajeo de los adultos y de los volantones.

IV.2.2. Cuidado parental

Para obtener información sobre los patrones de cuidado parental y comportamiento del pollo en el nido, realicé observaciones directas a los nidos experimentales, a una distancia de entre 5 a 10 m, intentando no afectar el comportamiento normal de las aves. Durante las observaciones registré: sexo del ave adulta al cuidado, edad del pollo, hora de salida y llegada de los padres al nido, eventos de petición de alimento por parte del pollo, y eventos de alimentación al pollo por parte de los padres.

Las observaciones iniciaron entre las 07:00-08:00 hrs y terminaron a las 17:00 hrs para un promedio de 10.5 h de observación ($ES=0.09$) por nido día⁻¹, solo durante un día de cada salida de campo. Las observaciones dieron inicio 5 min después de que me ubiqué en un lugar estratégico permitiendo que las aves regresaran a su actividad normal en caso de haber sido perturbadas por mi llegada.

IV.2.3. Índice de condición corporal de los volantones

El índice de condición corporal representa la cantidad relativa de energía almacenada en forma de ácidos grasos comparada con los componentes estructurales del cuerpo (Green, 2001). Por lo tanto, un animal en condición corporal buena tendría reservas mayores de energía que un animal en condición corporal pobre (Schulte-Hoestedde *et al.*, 2005). Existen métodos muy precisos para estimar las reservas energéticas en animales; sin embargo, son métodos destructivos. Por otro lado, existen métodos no destructivos como la razón entre la masa de un individuo y alguno de sus componentes estructurales. En este estudio utilicé el valor del primer factor resultante de un análisis de componentes principales de las tres estructuras corporales medidas (longitud de culmen, ulna y tarso; 85% de la varianza explicada, contribución de cada variable al factor 1; culmen 0.342, ulna; 0.341, tarso; 0.315) para cada volantón como un índice de tamaño corporal (ITC; Weimerskirch *et al.*, 2009). Usando este índice como variable independiente, realicé un análisis de regresión lineal simple utilizando la masa corporal como variable dependiente. Utilicé los residuales, expresados como

proporción del valor esperado de la regresión (para estandarizar por diferencias en tamaño entre machos y hembras), como el índice de condición corporal (Reid, 1988; Hamer y Furnes, 1991; Hamer y Hill, 1993; Lorentsen, 1996; Takahashi *et al.*, 1999; Castillo-Guerrero *et al.*, 2011). Para evaluar la calidad del índice, puse a prueba: 1) La linealidad en la relación funcional entre la masa y el ITC (inicio del tratamiento: $r^2=.98$ $p=0.00$, edad de volantón: $r^2=.98$ $p=0.00$) y 2) la independencia entre la condición corporal y el ITC (inicio del tratamiento: $r^2=0.00$ n.s., edad de volantón: $r^2=0.00$ n.s.) (Green 2001).

IV.2.4. Estimación de la edad de primer vuelo

Cuando los volantones llegan a la edad de vuelo estos viajan al mar y al posarse sobre la superficie sus patas se enjuagan removiendo la acumulación de guano en ellas (Fig. 2). Esto ha sido utilizado para determinar el momento del primer vuelo (Dorward, 1962; Castillo-Guerrero y Mellink, 2006). Así, para la mayoría de los individuos de mi estudio la estimación de la edad de primer vuelo fue exacta al día; en los demás fue de ± 3 días.



Figura 2. Atributo considerado para la estimación de la fecha de primer vuelo en volantones de bobo café. Izquierda: volantón antes de su primer vuelo; patas con acumulación de guano. Derecha: volantón después de primer vuelo; patas limpias de guano.

IV.2.6. Viajes de forrajeo de adultos y volantones

Para examinar la duración y número de viajes de forrajeo de adultos y volantones de los nidos experimentales registré su presencia-ausencia en el nido (Lormée *et al.*, 2005; Wemerskirch *et al.*, 2006; Guo *et al.*, 2010). El registro se llevó a cabo a intervalos de una hora, desde las 07:00 h hasta las 19:00 h. Los adultos reproductivos de bobo café forrajean solo durante el día (Yoda y Kohno, 2008; Lerma-Lizarraga, 2011). Además, es razonable suponer que al igual que los bobos de patas azules y de Nazca, el bobo café generalmente permanezca en o cerca del nido cuando no se encuentran forrajeando (Anderson y Ricklefs, 1987; Weimerskirch *et al.*, 2009). Debido a que la información sobre la ecología de forrajeo de los volantones es aún escasa, se trabajó bajo el supuesto de que las ausencias en nido representaban viajes al mar.

IV.2.7. Desarrollo de las habilidades de buceo de los volantones

Se seleccionaron y marcaron (de la misma forma que los individuos experimentales, pero diferentes a éstos) 16 volantones antes de que realizaran su primer vuelo. Posteriormente se monitorearon diariamente para obtener la fecha de su primer vuelo. Una vez que alcanzaron la edad de vuelo, a cada volantón se le colocó un TDR (por sus siglas en inglés; temperature-depth recorder; dispositivo que registra la profundidad del buceo y temperatura ambiental; Lewis *et al.*, 2005). Debido a que los bobos café realizan inmersiones someras, los TDRs se programaron para registrar datos cada segundo. Cada TDR se fijó dorsalmente a las dos plumas rectrices centrales, con el sensor hacia la parte posterior, con cinta industrial resistente al agua (Duct tape[®]) en cada extremo. Los TDRs miden 80 mm de longitud, 19 mm de diámetro, altura máxima de 22 mm y masa de 21-23 g ($\approx 2.5\%$ de la masa corporal de los volantones). El peso de los TDRs se encuentra dentro del umbral de 5% que no afecta el comportamiento normal de las aves marinas voladoras (Croll *et al.*, 1992) y cumple con los límites recomendados por el Ornithological Council Guidelines (Gaunt *et al.*, 1997). De cada individuo al que se le colocó un TDR, se determinó su sexo y se registró los días desde primer

vuelo, la hora y fecha de colocación y de remoción del dispositivo. Para la captura y recaptura de los volantones se utilizó una red de mano de 50 cm de diámetro con un mango de 1m de largo. La manipulación de los volantones para la colocación de los TDRs duró menos de 5 min en cada caso. Debido a que la resolución de presión atmosférica de los dispositivos utilizados en este estudio fue de 1.5-2.5 mbar (1.5-2.5 cm de la columna de agua; Lewis *et al.*, 2005), se consideraron solo las inmersiones mayores a 5 cm realizadas por los volantones. La información obtenida de los TDRs se descargó a una computadora utilizando el software Hyper terminal® y se visualizó utilizando el software Excel® 2003, ambos de Microsoft®.

Los buceos registrados por los TDRs se clasificaron con base en su perfil como buceo pasivo o de tipo “V”, en el cual la profundidad máxima alcanzada es mantenida un segundo, seguido de un ascenso relativamente rápido hacia a la superficie y buceo activo o de tipo “U,” en el cual el volantón se mantuvo por más de un segundo en la profundidad máxima seguida de un ascenso más lento hacia la superficie, lo que sugiere un buceo activo (Garthe *et al.*, 2000; Yoda y Kohno, 2008; Fig. 3).

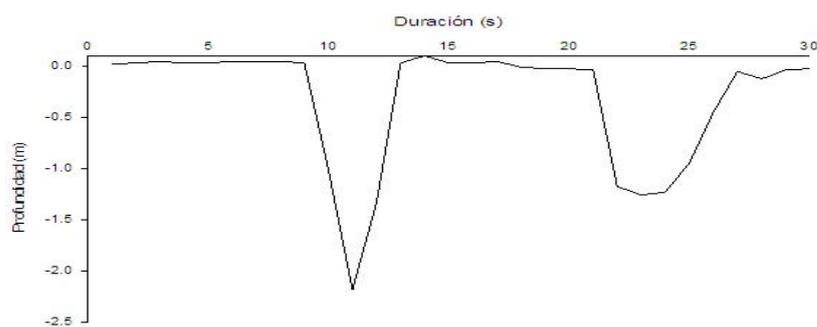


Figura 3. Ejemplo de buceos del tipo “V” (izquierda) y “U” (derecha) de bobo café a más de 20 días de edad desde el primer vuelo en la isla FSI.

Para evitar sobrestimar la masa corporal de los pollos por el alimento no digerido contenido en sus estómagos, se pesaron durante la mañana (<12:00hrs) cuando hay menos eventos de alimentación en esta especie (Atolón de Johnston; Schreiber y Norton, 2002; 07:00-11:59 hrs vs 12:00-17:59 hrs, 18.1%, 81.9% respectivamente; Peñaloza-Padilla y Castillo-Guerrero, datos no publicados).

Se determinó el sexo de los pollos con base en la longitud promedio del culmen de machos y hembras adultos de la misma colonia y año (Culmen: ♀=96.4mm ES=0.74 n=13, ♂=90.2mm ES=0.78 n=14) misma que se comparó con la longitud del culmen de cada uno de los volantones al alcanzar la edad de primer vuelo (Culmen: ♀=96.05mm ES=0.54, n=11, ♂=87.3mm ES=0.72, n=15), edad en la cual las estructuras corporales ya han cesado su crecimiento (Nelson, 1978; Schreiber y Norton, 2002).

IV.2.8. Caracterización de la variabilidad ambiental

La temperatura y la productividad primaria son mediciones importantes que representan las condiciones superficiales del océano (Hamman *et al.*, 1988). Además, están asociadas positivamente con la abundancia de peces y en el mantenimiento de las pesquerías en los océanos (Downing *et al.*, 1990; Pauly y Christensen, 1995; Frederiksen *et al.*, 2006). En este sentido, se utilizó la productividad primaria (PP) para caracterizar la variabilidad ambiental a escala local e intra-temporada (enero-mayo del 2006). La información de la PP ($\text{mg C m}^{-2} \text{ dia}^{-1}$) se obtuvo de las estimaciones por la National Oceanographic and Atmospheric Administration (NOAA), con base en las imágenes obtenidas de los satélites Aqua-MODIS y Pathfinder (<http://coastwatch.pfeg.noaa.gov/coastwatch>). Debido a que el bobo café se alimenta principalmente en zonas costeras y someras y se desplaza hasta 40 Km de la colonia (Nelson, 1978; Weimerskirch *et al.*, 2009), se utilizó la información de PP del área en un radio de 40 km alrededor de la isla (Fig. 1). Se calculó el promedio semanal (c/8 días) considerando solo el periodo enero-mayo 2006. La mayor PP promedio ocurrió en la tercera semana de abril, con $5967 \text{ mg C m}^{-2} \text{ dia}^{-1}$. Mientras que la PP promedio más baja ocurrió en la

primera semana de abril, con $3084 \text{ mg C m}^{-2} \text{ día}^{-1}$ (Fig. 4). La estimación de la PP por medio de imágenes de satélite no difiere significativamente de otros métodos (e.g. aporte de nitrato a las aguas oceánicas; Álvarez-Borrego, 2010).

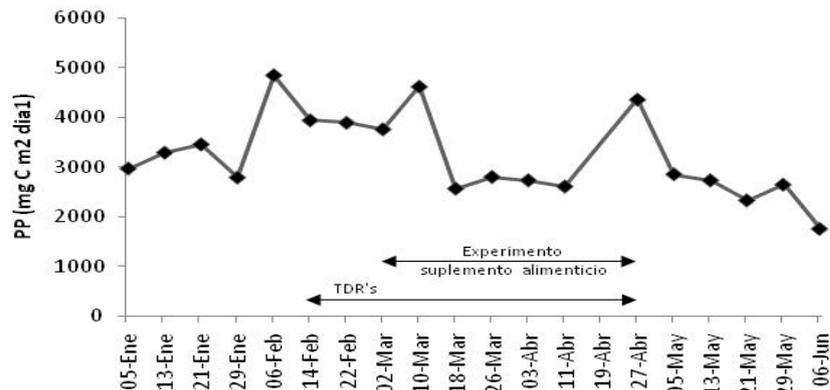


Figura 4. Productividad primaria ($\text{mg C m}^{-2} \text{ día}^{-1}$) durante la temporada reproductiva 2006 del bobo café en un radio de 40km del FSI. Se muestran los periodos en que se llevó a cabo el experimento de suplemento alimenticio y el estudio del desarrollo de las habilidades de buceo (TDR's) en volantes de bobo café.

IV.3. Análisis estadístico

IV.3.1. Patrones de cuidado parental, comportamiento y desarrollo corporal del pollo en el sitio de anidación.

Para evaluar los componentes del cuidado parental se utilizó al nido como la unidad experimental. En total se evaluaron 26 nidos (9 como control; 9 con el suplemento de 150g y 8 con el suplemento de 300g, debido a que un pollo del último grupo murió a los 61 días de edad, una semana después de haberlo incluido en el estudio). Para examinar los efectos del tratamiento controlando las variaciones de la edad del pollo, se agruparon en 5 clases de edad (en intervalos de 10 días de edad) desde los 51 hasta los 101 días después de la eclosión.

Para analizar el efecto del sexo del adulto en la frecuencia de alimentación y el tiempo dedicado al nido, se analizaron sendos modelos lineales mixtos, utilizando al sexo del adulto como factor fijo y al individuo como factor aleatorio, debido a que se tenían muestras repetidas para algunos individuos. No se encontraron diferencias significativas de la frecuencia de alimentación a pollos ni en el tiempo dedicado al nido entre machos y hembras adultos ($F_{1,31} = 1.65$ $p=0.20$; $F_{1,31} = 0.02$ $p=0.86$, respectivamente), por lo que esa variable no se consideró en los análisis posteriores.

Debido a que se registraron observaciones repetidas para cada nido, se utilizaron sendos modelos lineales mixtos utilizando al tratamiento, edad y sexo del pollo como factor fijo y la frecuencia de alimentación a pollos por los padres (eventos hora⁻¹), la frecuencia de petición de alimento (eventos hora⁻¹) a padres por los pollos y la proporción de tiempo de estancia de padres en nido como factores de respuesta. Para evitar un efecto por pseudoreplicación se incluyó al nido como factor aleatorio. Para evaluar el efecto de la variabilidad ambiental se incluyó la PP como covariable. El efecto del tratamiento de la alimentación suplementaria sobre la edad de primer vuelo y sobre el índice de condición corporal de los pollos se analizó por sendos ANOVAs de dos vías utilizando al tratamiento y sexo del pollo como variables independientes. La fecha de eclosión promedio de los pollos elegidos fue el 12 de enero y no difirió entre tratamientos (ANOVA $F_{2,21}=0.4$ $p=0.66$), por lo que no se incluyó en el análisis de la edad de primer vuelo.

IV.3.2. Viajes de forrajeo de los adultos y viajes de los volantones al mar

Para analizar el efecto del sexo del adulto en la duración y número de viajes de forrajeo se realizaron sendos modelos lineales mixtos utilizando al sexo del adulto como factor fijo y al individuo como factor aleatorio para controlar la pseudoreplicación. No se encontraron diferencias significativas en la duración ($F_{1,361}=2.30$ $p=0.12$) ni en el número de los viajes de forrajeo ($F_{1,189}=0.14$ $p=0.70$)

entre macho y hembras adultos, por lo que dicha variable no se considero en análisis posteriores.

Se examinó el efecto del tratamiento, edad y sexo del pollo en la duración y número de los viajes de forrajeo de los adultos por medio de sendos modelos lineales mixtos, con el tratamiento, edad y sexo del pollo como factores fijos y nido como factor aleatorio para evitar efectos por pseudoreplicación. La duración y el número de los viajes de los volantones al mar se analizaron incluyendo al tratamiento y el sexo del volantón como factores fijos, días desde primer vuelo y PP como covariables y el individuo como factor aleatorio en sendos modelos lineales mixtos.

Sabiendo que existe una relación entre la PP y la abundancia de presas, aunque no de manera inmediata (Frederiksen *et al.*, 2006), y después de una inspección gráfica de los datos de la duración y número de los viajes de forrajeo de los adultos en función de la PP, se consideró un desfase de aproximadamente 15 días en la respuesta de los adultos (actividades de forrajeo) a la variabilidad ambiental. En concordancia, los datos de la duración y número de viajes de forrajeo de los adultos se compararon con los datos de PP de 15 días antes. Para analizar la relación entre la duración y el número de los viajes de forrajeo con la PP, se realizaron sendos análisis de regresión múltiple utilizando la PP como la variable independiente y la duración y número de viajes (promedio por día) como las variables dependientes.

IV.3.3. Desarrollo de las habilidades de buceo de los volantones

Debido a que durante la evaluación del desarrollo de las habilidades de buceo de los volantones se registró más de un buceo para algunos individuos, se utilizó un modelo lineal mixto considerando días desde primer vuelo y PP como covariables, sexo del volantón como factor fijo e individuo como factor aleatorio. La profundidad promedio, profundidad máxima, duración promedio y duración máxima de los buceos se incluyeron como variables de respuesta.

Para evaluar la tasa de buceo (buceos hr^{-1}) y proporción de buceos tipo “U” (que indica una mayor habilidad de buceo; Garthe *et al.*, 2000), se utilizaron sendos modelos lineales mixtos incluyendo los días desde primer vuelo (agrupados en 5 categorías a intervalos de 5 días de edad cada una) y sexo del volantón como factores fijos, al individuo como factor aleatorio y la PP como covariable.

Se probó normalidad y homocedasticidad por medio de las pruebas Kolmogorov-Smirnov y Leven respectivamente, utilizando un nivel de significancia de 0.05. Se utilizó la prueba de Tukey para detectar diferencias entre categorías de cada variable independiente, cuando se encontró un efecto significativo. Todas las pruebas estadísticas se realizaron con el software Statistica versión 7.1 (StatSoft Inc., 2005). A los valores reportados como proporción se les aplicó la transformación Arco-seno (Zar, 1996), pero las gráficas muestran los valores reales (se muestra la media y el error estándar, a menos que se mencione lo contrario). Los resultados se consideraron significativos con un nivel de $\alpha \leq 0.05$.

V. RESULTADOS

V. 1. Cuidado parental

Se dedicaron 256 h de observación directa durante el periodo diurno (07:00-17:00 hrs) a 26 nidos experimentales de bobo café en FSI, durante la temporada reproductiva 2006, en los cuales 14 pollos eran machos y 12 hembras, de entre 51 y 101 días de edad.

V.1.1 Frecuencia de alimentación a pollos

La frecuencia de alimentación promedio fue de 0.04 eventos hora⁻¹ (± 0.01) durante el periodo de observación, es decir un evento cada 25 h de observación diurna (07:00-17:00 hrs), la cual no varió entre categorías de edad del pollo ($F_{4,33}=1.68$ $p=0.17$), tratamiento ($F_{2,1.4}=1.23$ $p=0.48$) ni sexo del pollo ($F_{1,4.6}=6.54$ $p=0.054$). La PP no influyó la frecuencia de alimentación a los pollos ($F_{1,31}=0.43$ $p=0.51$).

V.1.2. Estancia de padres en el nido

Hubo diferencias significativas en la proporción de tiempo que los padres dedicaron al nido en función de la PP ($F_{1,27}=10.47$ $p<0.01$) y la edad del pollo ($F_{4,31}=3.52$ $p<0.05$), El tiempo de estancia de los padres en el nido disminuyó significativamente cuando la productividad primaria fue máxima (4609 mg C m⁻² dia⁻¹; Prueba Tukey, $p<0.01$; Fig. 5) y cuando el pollo tuvo más de 91 días de edad (Prueba Tukey, $p<0.05$; Fig. 6). Por lo contrario, no hubo diferencias en el tiempo que los padres dedicaron al cuidado del pollo en el nido atribuibles a los tratamientos ($F_{2,2.8}=0.67$ $p=0.57$), ni al sexo del pollo ($F_{1,6.3}=0.01$ $p=0.91$).

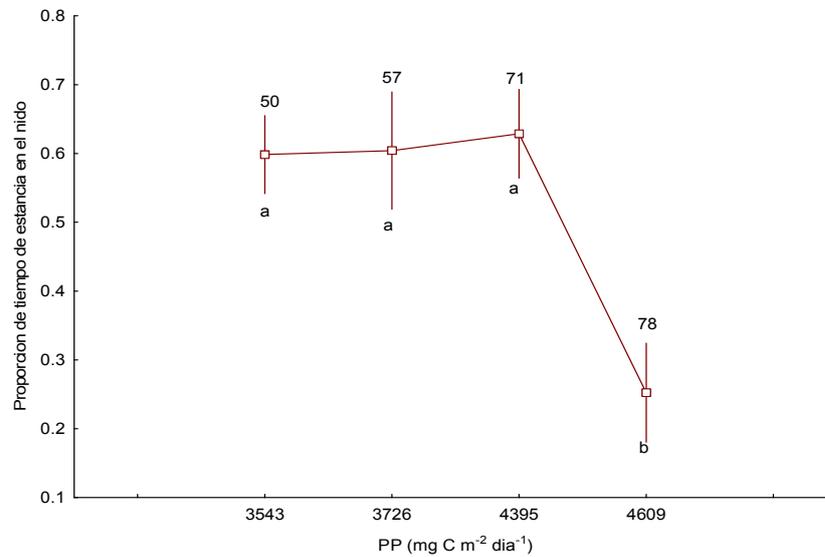


Figura 5. Proporción del tiempo que los adultos dedicaron al nido en función de la PP en FSI. Los números sobre cada línea muestran el número de horas de observación. \square Media \pm ES. Líneas con diferente letra refieren diferencias significativas (Tukey, $p < 0.01$).

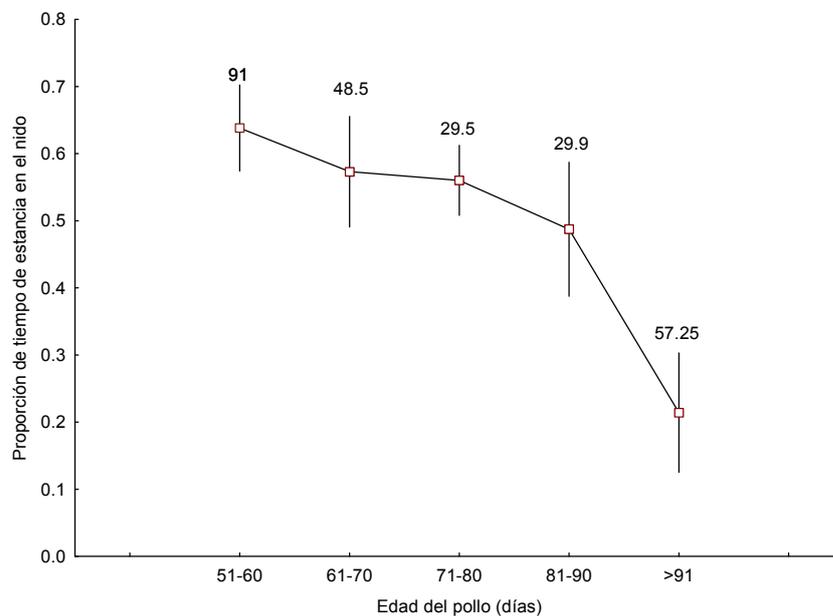


Figura 6. Proporción del tiempo que los adultos dedicaron al nido en función de la edad del pollo en isla FSI. Los números sobre cada línea muestran el número de horas de observación. \square Media \pm ES.

V.2. Viajes de forrajeo de los adultos

La duración de los viajes de forrajeo de los adultos de bobo café fue de 3.77h (± 0.14 h; rango=1-11h; moda=1, con frecuencia relativa=0.24 mientras que el número de viajes de forrajeo fue de 1.77 día^{-1} (± 0.04 ; rango= 0-4; moda=2, con frecuencia relativa=0.40).

La duración de los viajes de forrajeo estuvo influenciada por la edad del pollo ($F_{5,164}=2.89$, $p=0.01$). Después de los 90 días de edad del pollo (Tukey $p<0.005$, Fig. 7). Ni el tratamiento, ni el sexo del pollo causaron un efecto en la duración del viaje ($F_{2,20}=0.11$ $p=0.89$, $F_{1,23}=0.01$ $p=0.91$ respectivamente). Aunque hubo una tendencia de que los padres con pollos más grandes realizaban menos viajes de forrajeo, el efecto no fue significativo ($F_{5,156}=1,49$ $p=0.19$: Fig. 7). El tratamiento y sexo del pollo no causaron efecto en el número de viajes de forrajeo de los adultos ($F_{2,20}=0.06$ $p=0.93$, $F_{1,22}=0.31$ $p=0.58$, respectivamente). Los viajes de forrajeo fueron más largos cuando hubo una disminución en la PP ($F_{1,3}=13.58$, $R^2=0.81$ $p=0.03$). Cuando la PP estuvo por debajo de los $3000 \text{ mg C m}^{-2} \text{ día}^{-1}$ los viajes aumentaron hasta 5.5 h (Fig. 8). El número de viajes de forrajeo no se relacionó con la PP ($F_{1,3}=0.71$, $R^2=0.19$ $p=0.46$, Fig 9).

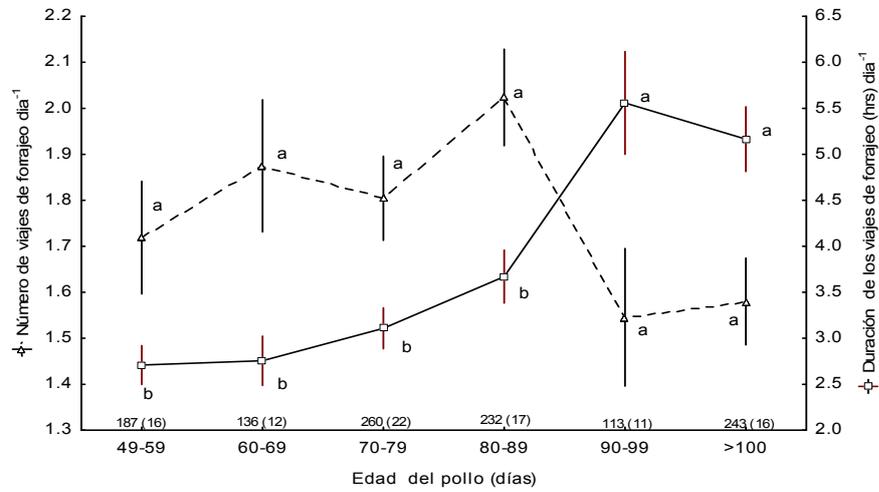


Figura 7. Número (línea punteada) duración (línea continua) de los viajes de forrajeo realizados por los adultos de bobo café en función de la edad del pollo en FSI durante la temporada reproductiva 2006. Los números sobre el eje de las abscisas muestran las horas de observación durante el periodo diurno y los números entre paréntesis los individuos evaluados. Media ± ES. Barras con diferente letra son significativamente diferentes para cada línea (Tukey p<0.05).

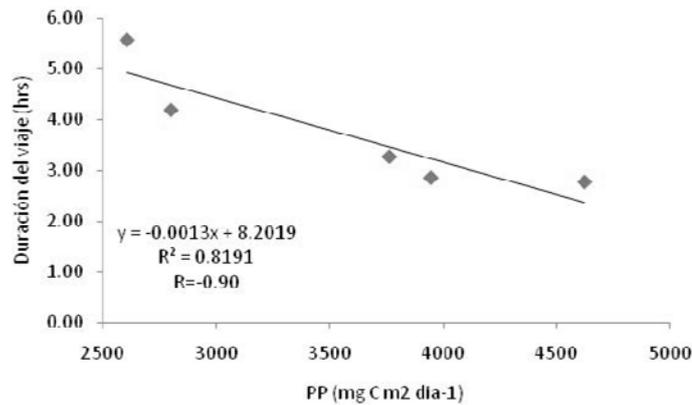


Figura 8. Duración de los viajes de forrajeo realizados por los adultos de bobo café en función de la PP durante la temporada reproductiva 2006 en FSI.

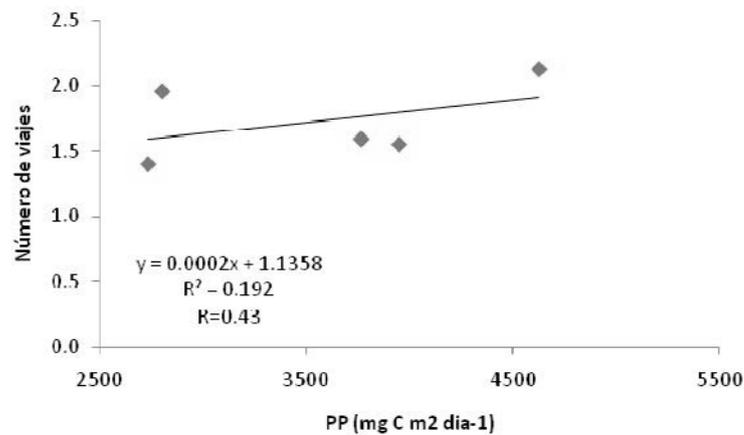


Figura 9. Número de los viajes de forrajeo realizados por los adultos de bobo café en función de la PP durante la temporada reproductiva 2006 en FSI.

V.3. Frecuencia de petición de alimento por parte del pollo

La frecuencia promedio de petición de alimento de los pollos fue de 0.16 eventos hora⁻¹ (± 0.03) lo que representa un evento cada 6.25h durante el periodo de observación (07:00-17:00 hrs), y a medida que aumentó la PP disminuyó la tasa de petición ($F_{1,11}=7.82$ $p=0.01$; Fig. 10). Los pollos no variaron esta frecuencia en función de su edad ($F_{4,10}= 1.26$ $p=0.34$), tratamiento ($F_{2,0.16}=27.95$ $p=0.61$), ni sexo ($F_{1,1.67}=0.00$ $p=0.95$).

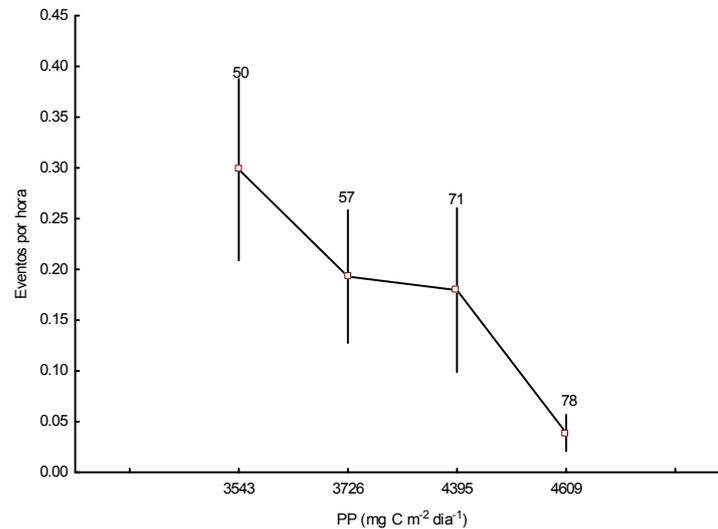


Figura 10. Eventos de petición de alimento por hora de los pollos de bobo café en función de la PP en FSI. Los números sobre cada línea muestran el número de horas de observación. Media \pm ES.

V.4. Desarrollo de los pollos

V.4.1. Edad de primer vuelo de los volantones

Debido a que un pollo del tratamiento de 300g murió a los 60 días de edad, además de dos pollos del tratamiento de 150g que aún no realizaban su primer viaje al mar al final del trabajo de campo (09-may), se analizaron solamente 24 de los 27 pollos experimentales. El primer vuelo de los volantones de bobo café fue a los 89 días de edad ($\pm 1.31d$, rango=77-102d, n=24), sin que hubiera diferencias entre tratamientos (ANOVA $F_{2,18}=0.29$ p=0.74), sexo (ANOVA $F_{1,18} = 0.91$ p=0.35), ni su interacción (ANOVA $F_{2,18}=0.35$ p=0.70).

V.4.2. Condición corporal de los volantones

No hubo diferencias significativas entre los tratamientos en la condición corporal de los volantones ($F_{2,20}=0.88$ p=0.42). Tampoco el sexo del volantón ni la

interacción sexo volantón*tratamiento influyeron en la condición corporal ($F_{1,20}=0.05$, $p=0.81$, $F_{2,20}=0.06$ $p=0.94$, respectivamente) al iniciar el periodo post-vuelo.

V.5. Viajes de forrajeo de los volantones

En 460 h de registro de presencia-ausencia de 20 volantones de las 26 familias experimentales, la duración promedio de los viajes al mar fue de 3.13 h (± 0.25 h, rango=1-9h, moda=1, frecuencia relativa=38%), mientras que el número promedio de viajes por día fue de 1.93 (± 0.12 , rango=0-4, moda=2, frecuencia relativa=48%).

La duración de los viajes no se vio influenciada por los tratamientos ($F_{2,14}=0.75$ $p=0.48$), días desde primer vuelo ($F_{1,47}=0.57$ $p=0.45$), sexo ($F_{1,20}=1.59$ $p=0.22$), ni PP ($F_{1,80}=2.63$ $p=0.10$). El número de los viajes de forrajeo de los volantones fue influenciado por el tratamiento ($F_{2,15}=3.93$ $p=0.04$) y sexo del volantón ($F_{1,25}= 5.73$ $p=0.02$). Los machos realizaron más viajes (2.03, ± 0.25) que las hembras (1.66, ± 0.25 ; Fig. 11). Ni los días desde primer vuelo ni la PP influyeron en el número de los viajes realizados por los volantones ($F_{1,36}=0.02$ $p=0.86$, $F_{1,26}=0.49$ $p=0.48$, respectivamente). Sin embargo, al analizar por separado el efecto del tratamiento en el número de los viajes de los volantones de cada sexo (sendos ANOVA de una vía, para evitar pseudoreplicación se promediaron los valores de cada individuo), no se encontraron diferencias significativas (hembras; $F_{2,3}=0.48$ $p=0.65$, machos; $F_{2,11}=0.15$ $p=0.85$; Fig. 11).

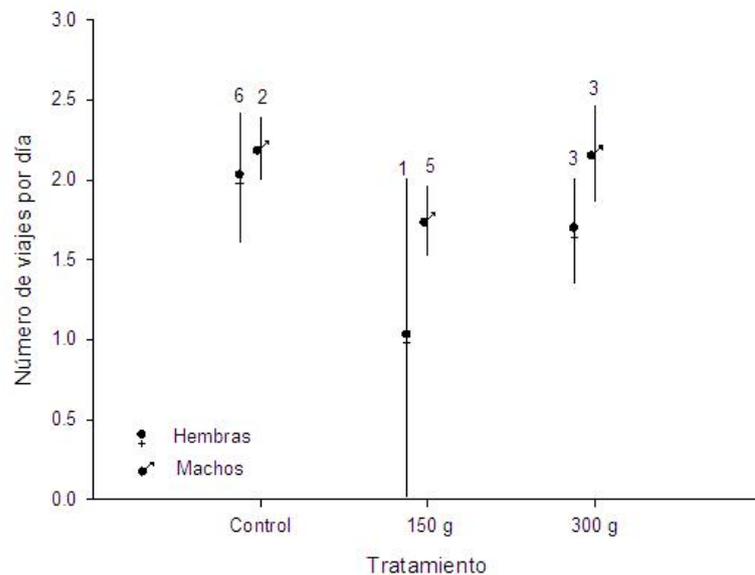


Figura 11. Número de viajes de forrajeo por día realizados por volantes machos y hembras de bobo café en función del tratamiento de suplemento alimenticio en el FSI. Los números sobre cada línea indican el número de individuos evaluados. Media \pm ES.

V.6. Desarrollo de las habilidades de buceo de los volantes

Los TDRs no registraron buceos durante el periodo nocturno (19:00-06:00hrs) lo que indica que los volantes no tienen actividad durante este periodo. Se registraron 1005 buceos durante las 335 h del periodo diurno (06:00-19:00hrs) en las que 16 individuos (7 machos y 9 hembras) mantuvieron los TDRs.

V.6.1. Profundidad promedio y máxima de buceo de los volantes

Hubo diferencias significativas en la profundidad promedio y en la profundidad máxima de buceo en función de los días desde primer vuelo, más no así debidas al sexo del volantón ni a la PP (Tabla I). Los volantes gradualmente fueron explotando y/o explorando una columna de agua más profunda alcanzando una profundidad promedio de 0.48m (\pm 0.08m) y una profundidad máxima de 1.33 m (\pm 0.22m) a los 21-25 días desde primer vuelo (Fig. 12).

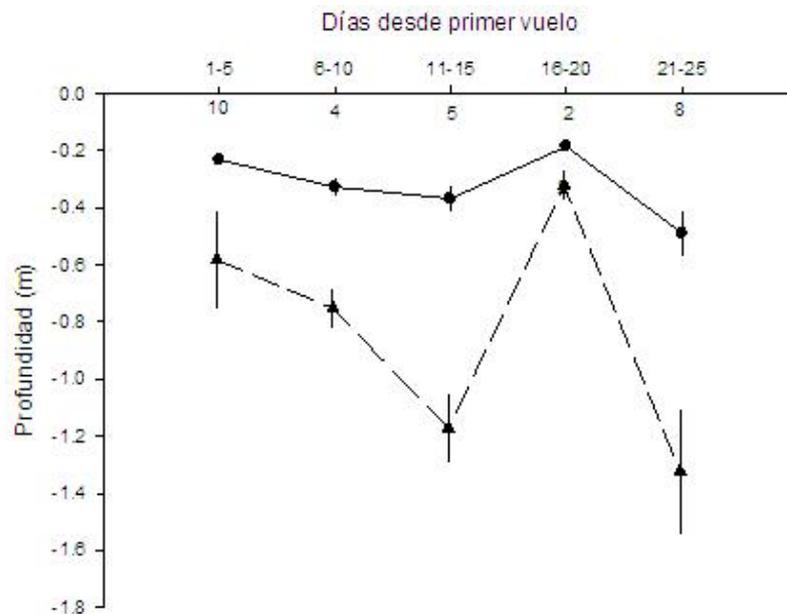


Figura 12. Profundidad promedio de buceo por día (línea continua) y profundidad máxima alcanzada (línea quebrada) por volantes de bobo café con respecto a los días desde su primer vuelo en isla FSI. Los números bajo el eje de las abscisas indican el número de individuos evaluados. Media \pm ES

V.6.2. Duración promedio y máxima de buceo de los volantes

La duración promedio de buceo de los volantes fue de 1.42 s (± 0.13 s) mientras que la duración máxima promedio fue de 3.12 (± 0.54) en los 21-25 días desde primer vuelo (Fig. 13). La duración promedio de buceo, más no la duración máxima de buceo, se vio influenciada por los días desde el primer vuelo. Ni el sexo del volante ni la PP influyeron en la duración promedio ni en la duración máxima de buceo (Tabla I).

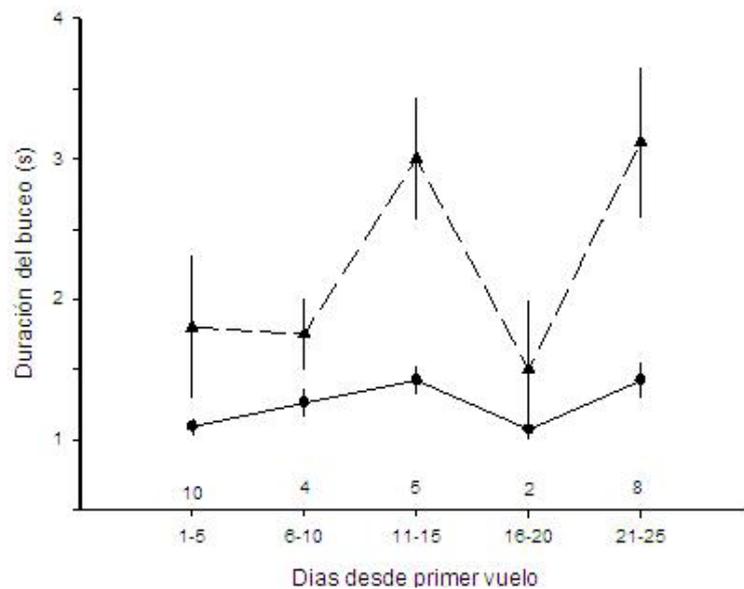


Figura 13. Duración promedio de buceo por día (línea continua) y duración máxima de buceo (línea quebrada) de volantes de bobo café con respecto a los días desde primer vuelo. Los números sobre el eje de las abscisas indican el número de individuos evaluados. Media \pm ES

Tabla I. Análisis de los parámetros del desarrollo de buceo de los volantes de bobo café. En negritas se muestran las diferencias significativas.

	Profundidad de buceo		Duración del buceo	
	Promedio	Máxima	Promedio	Máxima
Promedio* (\pm ES)	0.33m (0.03)	0.88m (0.10)	1.25s (0.05)	2.36s (0.26)
Días desde primer vuelo	F_{1,13}=14.20 p<0.01	F_{1,13}=9.68 p<0.01	F_{1,13}=6.77 p<0.05	F _{1,13} =3.49 p>0.05
Productividad primaria	F _{1,22} =0.22 p>0.05	F _{1,24} =0.47 p>0.05	F _{1,25} =0.01 p>0.05	F _{1,23} =0.17 p>0.05
Sexo del volatón	F _{1,4} =0.13 p>0.05	F _{1,6} =0.0 p>0.05	F _{1,7} =0.48 p>0.05	F _{1,10} =0.00 p>0.05

*Promedio de los buceos de volantes de bobo café de entre 1-25 días después de primer vuelo.

V.6.3. Tasa de buceo y proporción de buceos tipo "U" de los volantones

De los 1005 buceos registrados, 952 (95%) fueron del tipo "V" y el resto (53) fueron del tipo "U", y de éstos últimos, 48 (90%) fueron realizados por volantones mayores de 20 días desde su primer vuelo.

La tasa de buceo se incrementó con los días desde primer vuelo ($F_{1,15}=22.06$ $p<0.01$). Los volantones con más de 20 días desde su primer vuelo tuvieron una tasa de buceo mayor que durante los primeros 10 días del primer vuelo (Prueba Tukey $p\leq 0.02$, Figura 14). Ni el sexo del volantón ni la PP influyeron en la tasa de buceo ($F_{1,12}=0.45$ $p=0.51$, $F_{1,28}=0.28$ $p=0.59$, respectivamente). La proporción de buceos tipo "U" aumentó conforme pasó el tiempo desde primer vuelo ($F_{1,16}=14.26$ $p<0.01$). Los volantones mayores de 21 días de edad relativa al primer vuelo realizaron buceos tipo "U" con mayor frecuencia con respecto a los periodos previos (prueba Tukey $p=0.003$, Fig. 12). Ni el sexo del volantón, ni la PP influyeron en la proporción de buceos tipo "U" ($F_{1,2}=0.00$ $p=0.95$; $F_{1,7}=0.36$ $p=0.56$, respectivamente).

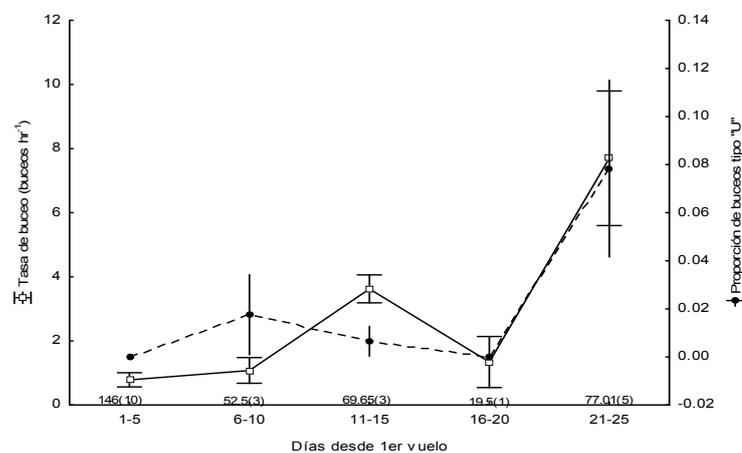


Figura 14. Repuesta de la \bar{x} tasa de buceo y \ast proporción de buceos del tipo "U" en función de los días desde primer vuelo en FSI. Los números sobre el eje de las abscisas indican el número de horas de observación y el número de individuos entre paréntesis. \bar{x} Media \pm ES.

VI. DISCUSIÓN

VI.1. Experimento de alimentación suplementaria

El alimento suplementario a los pollos no influyó en los patrones de cuidado parental de los adultos ni en el desarrollo corporal de los pollos de bobo café en el FSI. Algunos estudios han encontrado un efecto significativo de la alimentación suplementaria sobre algunos componentes reproductivos en aves (Richner, 1992; Bustamante, 1994; Cook y Hamer, 1997; Wernham y Bryant, 1998; Torres y Drummond, 1999; Gill y Hatch, 2002; Hardin *et al.*, 2002; Vergara *et al.*, 2010) y mamíferos (Thornton, 2007), aunque otros trabajos encontraron que no los había (Ward y Kennedy, 1996; Takahashi *et al.*, 1999; Kennedy y Ward, 2003). En parte, ello se debe a que los efectos del alimento suplementario existen o son más evidentes en años con poca disponibilidad de presas. Cuando la disponibilidad de alimento es limitante, los individuos con alimento suplementario exhiben ventajas reproductivas (Ward y Kennedy, 1996; Wernham y Bryant, 1998; Gill y Hatch 2002). Además, los adultos modifican la frecuencia de alimentación o la masa de alimento entregada en función de los requerimientos nutricionales del pollo (Cook y Hamer, 1997).

Por tal motivo, la falta de efecto del alimento suplementario en los patrones de cuidado parental y desarrollo del pollo en mi estudio pueden deberse a dos causas: 1) En la temporada reproductiva 2006 la PP en las aguas circundantes al FSI (radio de 40 km) fue la mayor del periodo 2003-2007 (Castillo-Guerrero, 2009) lo que indica que la disponibilidad de alimento durante la temporada 2006 no fue un factor limitante en la reproducción del bobo café. Bajo este escenario los grupos sin suplemento y con menor suplemento no se encontraban en desventaja nutricional, y 2) la ausencia de un efecto claro puede ser aparente, ya que en este estudio no evalué la masa de alimento entregada a los pollos por parte de sus padres. De esta manera y como se ha sugerido para otras especies (Takahashi *et al.*, 1999; Harding *et al.*, 2002) es probable que hubo

una regulación de la cantidad de alimento entregado en función de los requerimientos nutricionales del pollo. Sin embargo, los pollos no mostraron diferencias en la frecuencia de petición de alimento entre tratamientos, lo que indica que durante todo el proceso experimental sus requerimientos energéticos fueron aparentemente similares (Roulin, 2000; Quillfeldt *et al.*, 2006; Villaseñor y Drummond, 2007; Rodríguez–Girones *et al.*, 1996; Hofstetter y Ritchison, 1998)

El hecho de que la condición corporal al final del periodo pre-vuelo no mostró variaciones entre grupos en este estudio podría tener dos explicaciones: 1) la frecuencia de petición por sí sola no es una señal honesta de la condición del pollo, sino además debe considerarse la intensidad de la petición de alimento (e. g. duración de cada evento) y 2) los adultos regulan la cantidad de alimento a sus pollos utilizando algún otro carácter visual, por ejemplo la calidad del plumaje (Vergara *et al.*, 2010).

No hubo evidencia de regulación de alimento por parte de los padres. La frecuencia de alimentación a los pollos no mostró variación en función de los tratamientos ni de la edad del pollo. Aunque es posible que la evaluación haya sido deficiente. Por ejemplo, en Isla San Jorge se observó que hay un pico de regreso de los adultos de los viajes de forrajeo entre las 18:00 y 19:00 hrs (Lerma-Lizarraga, 2011), es decir poco después de la hora de finalización de las observaciones en este estudio (17:00 hrs). Así, es posible que exista un pico de alimentación a los pollos después de haber finalizado las observaciones a los nidos, el cual no fue registrado en este estudio.

Edad de primer vuelo

La edad de primer vuelo de los pollos de bobo café en este estudio fue similar entre tratamientos. La velocidad con la que los pollos crecen se puede ver afectada por las condiciones ambientales (Ricklefs, 1987). El crecimiento refleja la cantidad de alimento disponible a través del tiempo (Van Heezik y Davis,

1990; Cairns, 1992; Tremblay y Cherel, 2003). Por lo tanto un pollo criado en condiciones de abundante disponibilidad de alimento tiene un crecimiento relativamente mayor que un pollo criado bajo condiciones de empobrecimiento como años El Niño (Dorward, 1962; Suazo-Guillen, 2004, Castillo-Guerrero *et al.* 2011). La edad de primer vuelo registrada en este estudio fue menor que la reportada para el bobo café en otras localidades (95 y 96 días de edad en atolón de Kure e isla Navidad respectivamente; Nelson, 1978, 97 días en isla Nakanokamishima; Khono y Yoda, 2011, 98 días en isla Navidad; Gibson-Hill, 1947, 100 días en isla Nakanokamishima; Yoda *et al.*, 2004; Yoda *et al.*, 2007; Khono y Yoda, 2008. 120 días durante un año de poco alimento disponible en isla Ascensión; Dorward, 1962). Esto apunta a que el desarrollo de los pollos fue más rápido que en otras localidades en otros años, lo cual refuerza el hecho de que el alimento disponible durante la temporada reproductiva 2006 fue el mejor del periodo 2003-2007, en FSI (Dorward 1962, Nelson, 1978; Castillo-Guerrero *et al.*, 2011).

El hecho de que los pollos tengan un desarrollo más acelerado, podría implicar un desarrollo de las habilidades de forrajeo también más acelerado, debido a que los individuos jóvenes tienen una mayor probabilidad de capturar presas cuando estas son más abundantes cerca de la colonia antes que disminuyan las poblaciones de presas por movimientos migratorios o por la sobreexplotación de presas cercanas a la colonia (Olsen y Georges, 1993).

Respuesta de los padres a la variabilidad ambiental

En este estudio los adultos de bobo café ajustaron su esfuerzo de cuidado parental en función de la productividad primaria. Esto apoya la hipótesis de flexibilidad en la repartición del tiempo y es reconocida como una adaptación importante para regular el éxito reproductivo ante las variaciones de alimento en el ambiente (Montevecchi, 1993; Litzow y Piatt, 2003). Esta hipótesis indica que los individuos animales dedican un mayor esfuerzo al forrajeo cuando el alimento es escaso (Herbers, 1981). Los resultados de este estudio apoyan

esta hipótesis, ya que los padres ajustaron su comportamiento realizando viajes de forrajeo de mayor duración, cuando la la PP en el ambiente disminuyó. Parece ser que los padres ajustan su inversión parental solo cuando las variaciones en el ambiente son de corta duración (del orden de días) como sucedió con el bobo café en este estudio y en otras especies (Le Corre *et al.*, 2003), y opuesto a lo que sucede durante años El Niño (Castillo-Guerrero, 2003; Mellink, 2003; Suazo-Guillen, 2004; Castillo-Guerrero *et al.*, 2009) en los que los padres abandonan la crianza, presumiblemente para mantener su propio bienestar y garantizar su reproducción futura.

Comportamiento de los volantones

El tratamiento de suplemento de alimento no influyó en la duración ni el número de los viajes realizados por los volantones. Este resultado no apoya la hipótesis que predice que los individuos volantones que reciben menor cantidad de alimento en el sitio de anidación son estimulados a realizar un mayor esfuerzo de forrajeo motivados por la necesidad de alimento (Castillo-Guerrero y Mellink, 2006). Sin embargo, no se evaluó la totalidad del periodo post-vuelo a lo que podrían presentarse diferencias a largo plazo como sucede en otras especies (Kennedy y Ward, 2003).

Diferencias intersexuales en los pollos

En este estudio, el sexo del pollo no influyó en el esfuerzo parental. Raramente se ha observado una diferenciación en el aprovisionamiento de alimento entre pollos machos y hembras de especies con dimorfismo de talla (Stamps, 1990). Sin embargo, en el bobo de patas azules, especie con dimorfismo inverso de talla, la proporción de sexos varía posiblemente como respuesta a las variaciones de las condiciones ambientales, sugiriendo que el costo energético es mayor en la crianza del sexo de mayor tamaño (Torres y Drummond, 1999).

En suma, los resultados sugieren que las variaciones intratemporada en el ambiente marino a escala local influyen en el esfuerzo parental del bobo café

en la manera que los padres adecuan su esfuerzo posiblemente para garantizar su éxito reproductivo sin poner en riesgo su reproducción futura.

VI.2. Desarrollo de habilidades de buceo

Los volantones de bobo café en el FSI adquirieron sus habilidades de buceo de manera gradual desde su primer día de vuelo, de manera similar a lo que ocurre con otras especies de aves como el pelicano pardo (*Pelecanus occidentalis*; Brandt, 1984), aguillilla cola roja (*Buteo jamaicensis*; Johnson, 1986), pingüino emperador (*Aptenodytes forsteri*; Ponganis *et al.*, 1999), foca común (*Phoca vitulina*; Bekkby y Bjørge, 2000), pingüino juanita (*Pygoscelis papua*; Polito y Trivelpiece, 2008) y el bobo de patas rojas (Guo *et al.*, 2010). Al igual que el bobo café en otras localidades (Yoda *et al.*, 2004; Yoda *et al.*, 2007; Kohno y Yoda, 2011). En otras especies como el bobo de patas azules (Castillo-Guerrero y Mellink, 2006) y el cormorán oliváceo (*Phalacrocorax olivaceus*; Morrison *et al.*, 1978), los volantones adquieren una habilidad de buceo similar a los adultos poco después de iniciar su fase de vuelo, aunque siguen dependiendo de sus padres. Por lo tanto un aumento en la duración del cuidado parental permite que los volantones adquieran una destreza mayor para el forrajeo y, por lo tanto, un mayor éxito de captura de presas durante su alimentación independiente.

La profundidad y duración de los buceos en volantones de bobo café después de 25 días desde su primer vuelo fueron mayores en este estudio que lo reportado por Yoda *et al.* (2007) para la misma especie. Comparativamente, la profundidad alcanzada por los volantones fue muy similar a la reportada para los adultos de isla San Ildefonso (Weimerskirch *et al.*, 2009) aunque estuvo debajo de los valores de adultos reportados para otras colonias y años (Suazo-Guillen, 2004; Lewis *et al.*, 2005; Peñaloza-Padilla, 2006; Ceyca-Contreras, 2007; Yoda y Khono, 2008; Lerma-Lizarraga, 2011). Igualmente, la duración de los buceos fue menor que lo reportado para adultos en otras localidades (Yoda

y Khono, 2008; Lerma-Lizarraga, 2011). Es posible que la disponibilidad de presas influya en el grado de esfuerzo de los volantones (profundidad y duración del buceo) durante su transición a la independencia, es decir, que el esfuerzo de buceo es función de la disposición de las presas en la columna de agua en el océano.

Los volantones de este estudio tuvieron una duración máxima de buceo mayor al doble de tiempo que los adultos de la isla Nakanokamishima en Japón (Yoda y Khono, 2008). Es posible que el esfuerzo que realizan los adultos de la isla en Japón y de los volantones en FSI, pueda estar mediada por la diferencia en las condiciones ambientales entre localidades o bien por las diferencias en la habilidad en la captura de las presas durante los buceos, sugiriendo que los volantones al ser menos hábiles que los adultos en las capturas dedican mayor esfuerzo en las persecuciones de las presas y, por lo tanto, una mayor duración de buceo. A diferencia de la profundidad y duración promedio de buceo, la duración máxima de buceo no varió en función de la edad desde el primer día de vuelo, posiblemente porque, 1) el tiempo de evaluación no fue suficiente para detectar algún cambio en la duración máxima de buceo ó 2) que aunque los volantones tengan la capacidad de permanecer tiempo bajo el agua, si hay bastante alimento disponible en la superficie, no necesitan realizar mayor esfuerzo durante el buceo.

Los volantones de bobo café de este estudio realizaron casi el doble de buceos por hora que lo reportado para los adultos de isla San Jorge (Lerma-Lizarraga, 2011). Ello se puede interpretar como que los volantones aún no habían desarrollado completamente su habilidad de captura. Es decir, se podría considerar como una estrategia de “entrenamiento de buceo” de los volantones (Morrison *et al.*, 1978; Brandt, 1984). La proporción de buceo activo (tipo u) realizado por los volantones de este estudio fue mayor que lo reportado para dos volantones de bobo café en isla Nakanokamishima (Yoda *et al.*, 2007) y para adultos en isla San Jorge (Lerma-Lizarraga, 2011). Esta diferencia con los

adultos de San Jorge puede deberse a que estos últimos forrajean mucho más sobre presas solitarias y bentónicas (Mellink *et al.*, 2001), o también a la poca experiencia de los volantones durante los buceos pasivos; es decir, teniendo aún poca “puntería” en los buceos de caída.

Así, parece que los volantones de este estudio después de 25 días desde su primer vuelo, necesitan de más tiempo para estar dentro del intervalo de capacidades de buceo de los adultos. Sin embargo los valores de buceo de los volantones de este estudio son muy similares a lo reportado para adultos de bobo café en isla San Ildefonso (Weimerskirch *et al.*, 2009). Por lo que es posible que las profundidades de buceo hayan sido someras por que las presas estaban cerca de la superficie y por lo tanto los individuos volantones y adultos no necesitaban bucear más profundo. Sin embargo, comparaciones intercoloniales de este rasgo no son las adecuadas para inferir sobre cuánto tiempo más necesitan los volantones para estar dentro del intervalo de las capacidades de forrajeo de los adultos, dado que puede derivar en conclusiones equivocadas debido a la diferencia en las condiciones ambientales locales y por lo tanto en los patrones de distribución de profundidad de las presas (Yoda *et al.*, 2007; Lerma-Lizarraga, 2011). Por lo tanto se propone que para tener una mayor certeza de la adquisición de las capacidades de forrajeo de los volantones, estas sean comparadas con los valores de individuos adultos de la misma colonia y durante la misma temporada.

Una mayor disponibilidad de presas permitiría al volantón tener un mayor número de “objetivos” que lo estimularían a practicar las técnicas de alimentación mejorando así sus habilidades y eficiencia en la captura de presas (Olsen y Georges, 1993). Juveniles de otras especies usualmente cesan la petición de alimento cuando la energía obtenida por si mismos es mayor que la obtenida de sus padres (Moreno, 1984; Heinsohn, 1991; Wheelwright y Templeton, 2003). Así, si el éxito de captura de presas se mejora con un mayor

“entrenamiento” se acortaría la duración de dependencia de los volantones. Sin embargo no se evaluó la proporción de alimento obtenido de sus padres y la obtenida por si solos. Con base en los valores mínimos de buceo reportados para los adultos de bobo café (Weimerskirch *et al.*, 2009), si está velocidad lenta de adquisición de las habilidades de buceo se mantiene, bastan aproximadamente 4-5 semanas adicionales para que los volantones adquieran la capacidad mínima requerida de buceo para adquirir habilidades similares a la de los adultos. Sin embargo, como se ha sugerido para el bobo de patas azules (Castillo-Guerrero, 2006), esto no implica que el éxito de captura de presas o desempeño de forrajeo sea similar al de los adultos dentro de ese lapso de tiempo.

Con base en los resultados de este estudio se genera una secuencia hipotética sobre el desarrollo de las habilidades de buceo y que consta de tres periodos: 1) un periodo inicial de buceos someros y poco frecuentes, 2) buceos más profundos y en mayor frecuencia y 3) una mejora en el desempeño de los buceos activos (tipo U). Así, en un patrón general de desarrollo de la habilidad de forrajeo de volantones de bobo café primero desarrollan sus habilidades de vuelo (Yoda *et al.*, 2004), después hay una mejora en las habilidades de buceo (este estudio; Yoda *et al.*, 2007; Yoda y Khono, 2008) y, por último, una ampliación en su área de dispersión (Khono y Yoda, 2011) e interacción con individuos experimentados de la misma y otras especies para la localización de presas (Yoda *et al.*, 2011).

Al igual que en otras especies, los volantones de bobo café mantienen una dependencia del cuidado de los padres a pesar de tener la habilidad suficiente, en alguno de los componentes de forrajeo (Castillo-Guerrero y Mellink, 2006). El periodo de dependencia parental entonces se prolongaría hasta el momento en que obtener un beneficio mayor al alimentarse por sí mismos es más productivo que seguir pidiendo alimento a los padres (Moreno, 1984; Heinsohn, 1991; Wheelwright y Templeton, 2003).

Existen pocos trabajos que analizan las posibles diferencias intersexuales en la adquisición de las habilidades de forrajeo (Wheelwright y Templeton, 2003; Castillo-Guerreo y Mellink, 2006). A pesar del marcado dimorfismo de talla entre sexos (23% hembras más pesadas) no encontré diferencias en la adquisición de las habilidades de buceo durante la fase temprana del periodo post-vuelo en el bobo café. Este resultado es similar a lo encontrado en el bobo café (Yoda *et al.*, 2007) y el bobo de patas azules (Castillo-Guerrero y Mellink, 2006). No obstante, en todos los casos el tamaño de muestra es limitado. Además es posible que el factor ambiental tenga una influencia en la expresión de las diferencias intersexuales. Diferencia que no fue notoria en los resultados de este estudio por la buena disponibilidad de presas durante la temporada reproductiva 2006 en FSI. Sin embargo, los resultados de este estudio no sustentan la hipótesis de que la diferencia intersexual en talla afecta la adquisición de habilidades de buceo y, por lo tanto, se rechaza.

VII. CONCLUSIONES

Del presente estudio se concluye que:

- Los tratamientos de suplemento alimenticio no afectaron los patrones de cuidado parental, edad de primer vuelo ni condición corporal de los pollos del bobo café.
- No hubo diferencias intersexuales en los patrones de cuidado parental hacia pollos machos o hembras. Esto indica que no hubo costos adicionales de criar una hembra durante la temporada reproductiva 2006 en FSI.
- No hubo diferencias en la duración ni número de viajes de forrajeo entre tratamientos de alimento suplementario en los volantones de bobo café.
- Las variaciones intra-temporada en el ambiente (productividad primaria) afectaron el patrón de cuidado parental del bobo café. Por lo tanto se acepta la hipótesis de flexibilidad en la repartición del tiempo de los adultos, ya que los padres ajustaron su esfuerzo de forrajeo realizando viajes de mayor duración cuando la productividad primaria disminuyó.
- Los volantones de bobo café adquirieron sus habilidades de buceo de manera gradual desde su primer día de vuelo. El desarrollo de las habilidades de forrajeo en el bobo café es más lento que en otras especies taxonómicamente cercanas, como el bobo de patas azules y el cormorán oliváceo.
- No hubo diferencias intersexuales en la adquisición de habilidades de buceo en los volantones de bobo café por lo tanto se rechaza la hipótesis de que las diferencias intersexuales en talla afectan la adquisición de habilidades de buceo.

- Al igual que en otras especies, los volantones de bobo café mantienen una dependencia del cuidado de los padres a pesar de tener la habilidad suficiente, en alguno de los componentes de forrajeo.

VIII. LITERATURA CITADA

- Adams, N. J. 1984. Utilization efficiency of a squid diet by adult King penguins (*Aptenodytes patagonicus*). *Auk* 101:884-886.
- Alvarez-Borrego, S. 2002. Physical Oceanography. En: T. J. Case, M. L. Cody y E. Ezcurra (Eds.). *A New Island Biogeography of the Sea of Cortés*. Oxford University Press, New York. pp. 41-59.
- Alvarez-Borrego, S. 2010. Physical, chemical and biological oceanography of the Gulf of California. En: R. C. Brusca (ed). *El Golfo de California: diversidad y conservación*. The university of Arizona press, Arizona USA. pp 24-48.
- Anderson, D. J. y R. E. Ricklefs . 1987. Radio-tracking masked and blue-footed boobies (*Sula* spp) in the Galapagos Archipelago. *National Geographic Research* 3:152-163.
- Anderson, D. J. y R. E. Ricklefs . 1992. Brood size and food provisioning in Masked and Blue-footed Boobies (*Sula* spp.). *Ecology* 73:1363-1374.
- Ashmole, N. P. y H. Tovar. 1968. Prolonged parental care in Royal Terns and other birds. *Auk* 85:90-100.
- Balbontin, J. y M. Ferrer. 2005. Factors affecting the length of the post-fledging period in the Bonelli's Eagle *Hieraaetus fasciatus*. *Ardea* 93:189-198.
- Ballance, L.T. y R. L. Pitman. 1999. Foraging ecology of tropical seabirds. En: Adams NJ, Slotow RH (eds) *Proc 22nd International Ornithology Congress*, Durban, 20–22 Aug, 1998. *Birdlife South Africa Johannesburg*, p 2057–2071.
- Bekkby, T. y A. Bjørge. 2000. Diving behaviour of harbor seal *Phoca vitulina* pups from nursing to independent feeding. *Journal of Sea Research* 44:267-275.
- Braasch, A., C. Schaubert. 2009. Post-fledging body mass as a determinant of subadult survival in Common Terns *Sterna hirundo*. *Wilson Journal of Ornithology* 150:401-407.
- Brandt, C. A. 1984. Age and hunting success in the brown pelican: influences of skill and patch choice on foraging efficiency. *Oecologia* 62:132-137.
- Brierley, A. S. y P.J., Fernandes. 2001. Diving depths of Northern Gannets: acoustic observations of *Sula bassana* from an autonomous underwater vehicle. *Auk* 118: 529–534.

- Buckley, F. G. y P. A. Buckley. 1974. Comparative feeding ecology of wintering adult and juvenile royal terns (Aves: Laridae, Sternidae). *Ecology* 55:1053-1063.
- Burger, J. 1980. The transition to independence and postfledging parental care in seabirds, En: Burger, J.; Olla, B.L. *et al.* (1980). *Marine birds. Behavior of marine animals: current perspectives in research* 4:367-447.
- Burger, J. 1981. On becoming independent in Herring Gulls: Parent-young conflict. *The American naturalist* 117:444-456.
- Cairns, D. K. 1992. Population regulation of seabirds colonies. En: D. M. Powder (ed.), *Current Ornithology*. Vol. 9. Plenum Press, New York, p. 37-61.
- Castillo-Guerrero, J. A. 2003. Respuestas del Bobo de patas azules (*Sula nebouxii*) a las características del hábitat, con énfasis en las relaciones interespecíficas, en Isla El Rancho, Sinaloa, durante la temporada reproductiva 2003. Tesis (Maestría). Centro de Investigación Científica y Educación Superior de Ensenada. Ensenada, B. C. 98 p.
- Castillo-Guerrero, J. A. y E. Mellink. 2005. Catálogo de edades: *Sula leucogaster*. Centro de Investigación Científica y de Educación Superior de Ensenada, B. C. México. 11 pp.
- Castillo-Guerrero, J. A. 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.
- Castillo-Guerrero, J. A., M. A. Guevara-Medina y E. Mellink. 2011. Breeding ecology of Red-billed Tropicbird (*Phaethon aethereus*) under contrasting environmental conditions in the Gulf of California. *Ardea* 99:61-71.
- Catry T, J. A. Ramos, S. Jaquemet, L. Faulquier, M. Berlincourt, A. Hauselmann, P. Pinet y M. Le Corre. 2009. Comparative foraging ecology of a tropical seabird community of Seychelles, western Indian Ocean. *Marine Ecology Progress Series* 374:259-272.
- Croll, D. A., A. J. Gaston, A. E. Burger y D. Konnoff. 1992. Foraging behavior and physiological adaptations for diving in thick-billed murre. *Ecology* 73:344-356.
- Daunt, F., V. Afanasyev, A. Adam, J. P. Croxall y S. Wanless. 2007. From cradle to early grave: juvenile mortality in European Shags *Phalacrocorax aristotelis* results from inadequate development of foraging proficiency. *Biology Letters* 3:371-374.

- Dorward, D. F. 1962. Comparative biology of the White booby and the Brown booby *Sula* spp at Ascension. *Ibis* 103:174-220.
- Downing, J. A., C. Plante y S. Lalonde. 1990. Fish production correlated with primary productivity, not the morphoedaphic index. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 47: 1929-1936.
- Frederiksen, M., M. Edwards, A. J. Richardson, N. C. Halliday y S. Wanless. 2006. From plankton to top predators: bottom-up control of a marine food web across four trophic levels. *Journal of Animal Ecology* 75:1259-1268.
- Garthe, S., S. Benvenuti y W. A. Montevecchi. 2000. Pursuit plunging by Northern Gannets (*Sula bassana*) feeding on capelin (*Mallotus villosus*). *Proceedings of the Royal Society of London – Biological Sciences* 267:1717-1722.
- Gaunt, A. S., L. W. Oring, K. P. Able, D. W. Anderson, L. F. Baptista, J. C. Barlow y J. C. Wingfield. 1997. Guía para la utilización de aves silvestres en investigación. Segunda edición. Publicación especial por el Ornithological Council, Washington, D. C.
- Gibson-Hill, C. A. 1947. Notes on the birds of Christmas island. *Bulletin Raffles Museum* 18:87-165.
- Gilardi, J. D. 1992. Sex-specific foraging distributions of Brown Boobies in the Eastern Tropical Pacific. *Colonial Waterbirds* 15:148-151.
- Gill, V. A. y S. A. Hatch. 2002. Components of productivity in black-legged kittiwakes *Rissa tridactyla*: response to supplemental feeding. *Journal of Avian Biology* 33: 113–126.
- González-Bernal, M. A., E. Mellink y J. R. Fong-Mendoza. 2002. Nesting birds of Farallón de San Ignacio Sinaloa, México. *Western Birds* 33:254-257.
- Green, A. J. 2001. Mass/length residuals: measures of body condition or generators of spurious results? *Ecology* 82:1473:1483.
- Grüebler, M. U. y B. Naef-Daenzer. 2008. Postfledging parental effort in barn swallows: evidence for a trade off in the allocation of time between broods. *Animal Behaviour* 75:1877-1884.
- Grüebler, M. U. y B. Naef-Daenzer. 2010. Survival benefits of post-fledging care: experimental approach to a critical part of avian reproductive strategies. *Journal of Animal Ecology* 79:334-341.

- Guevara-Medina, M. A., J. A. Castillo-Guerrero y M. A. González-Bernal. 2008. Presencia y abundancia de aves de la Isla Farallón de San Ignacio, Sinaloa. *Huitzil* 9:20-28.
- Guo, H., L. Cao, L. Peng, G. Zhao y S. Tang. 2010. Parental care development of foraging skills and transition to Independence in the Red-footed Booby. *Condor* 112:38-47.
- Hamer, K. C., y Hill, J. K. 1993. Variation and Regulation of Meal Size and Feeding Frequency in Cory's Shearwater *Calonectris diomedea*. *Journal of Animal Ecology* 62: 441-450.
- Hamer, K., E. A. Schreiber y J. Burger. 2002. Breeding biology, life histories, and life history-environment interactions in seabirds. En Schreiber E. A. y J. Burger (eds.) 2002. *Biology of marine birds*. Boca Raton FL: CRC Press.
- Hamer, M. y K. C. Cook. 1997. Effects of supplementary feeding on provisioning and growth rates of nestling Puffins *Fratercula arctica*: evidence for regulation of growth. *Journal of Avian Biology* 28:56-62.
- Hamman, M. G., T. Baumgartner y A. Badan-Dangong. 1988. Coupling of the pacific sardine (*Sardinops sagax caeruleus*) life cycle with the Gulf of California pelagic environment. *CalCOFI report* 29:102-109.
- 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.
- Harding, M. A., J. F. Piatt, J. A. Schumtz, M. T. Schultz, T. I. Van Pelt, A. B. Kettle y S. G. Speckmann. 2007. *Ecology* 88:2024-2033.
- Heinsohn, R. G, 1991. Slow learning of foraging skills and extended parental care in cooperatively breeding white-winged choughs. *American Naturalist* 137:864-881.
- Herbers, J. M. 1981. Time resources and laziness in animals. *Oecologia* 49: 252-262.
- Hidalgo-González, R. y S. Álvarez-Borrego. 2001. Chlorophyll profiles and the water column structure in the Gulf of California. *Oceanologica Acta* 24:19-28.
- Hofstetter, S. H. y G. Ritchison. 1998. The begging behavior of nestling eastern screech-owls. *Wilson bulletin* 110:86-92.
- Howe, H. F. 1979. Evolutionary aspects of parental care in the Common Grackle, *Quiscalus quiscula* L. *Evolution* 33:41-51.

- Jaquement S., M. Le Corre y G.D. Quartly 2007. Ocean control of the breeding regime of the sooty tern in the southwest Indian Ocean. *Deep Sea Research Part I* 54-1: 130-142.
- Jaquement S., M. Le Corre, F. Marsac, M. Potier y H. Weimerskirch. 2005. Foraging habitats of the seabird community of Europa Island (Mozambique Channel). *Marine Biology* 147: 537-582.
- Johnson S. J. 1986. Development of hunting and self-sufficiency in juvenile red-tailed hawk (*Buteo jamaicensis*). *Raptor Research* 20:29-34.
- Kennedy, P. L. y J. M. Ward. 2003. Effects of experimental food supplementation on movements of juvenile northern goshawk (*Accipiter gentilis atricapillus*). *Oecologia* 134:284-291.
- Kitaysky A. S., G. L. Hunt Jr, E. N. Flint, M. A. Rubega y M. B. Decker. 2000. Resource allocation in breeding seabirds responses to fluctuations in their food supply. *Marine Ecology Progress Series* 206:283-296.
- Koga, K. y S. Shiraishi. 1994. Parent-offspring relations during the post-fledging dependency period in the Black kite (*Milvus migrans*) in Japan. *Journal of Raptor Research* 28:171-177.
- Kohno, H. y K. Yoda. 2011. The development of activity ranges in juvenile Brown Boobies *Sula leucogaster*. *Ibis* 153: no. doi: 10.1111/j.1474-919X.2011.01128.x
- Le Corre, M. 2001. Breeding seasons of seabirds at Europa Island (southern Mozambique Channel) in relation to seasonal changes in the marine environment. *Journal of Zoology* 254: 239-249
- Le Corre, M., Y. Cherel, F. Lagarde, H. Lormée y P. Jouventin. 2003. Seasonal and inter-annual variation in the feeding ecology of a tropical oceanic seabird, the red-tailed tropicbird *Phaeton rubricauda*. *Marine Ecology Progress Series* 255:289-301.
- Lerma-Lizarraga, M. 2011. Ecología de alimentación del bobo café, *Sula leucogaster*, en isla san Jorge, durante la temporada reproductiva 2004-2005. Tesis (Licenciatura) – Universidad de Guadalajara. Centro Universitario de Ciencias Biológicas y Agropecuarias. División de Ciencias Biológicas y Ambientales. Zapopan, Jalisco.
- Lewis, S., E. A. Schreiber, F. Daunt, G. A. Schenk, K. Orr, A. Adams, S. Wanless, y K. Hamer. 2005. Sex-specific foraging behavior in tropical boobies: does size matter? *Ibis* 147:408-414.

- Litzow M. A. y M. Piatt. 2003. Variance in prey abundance influences time budgets of breeding seabirds: evidence from pigeon guillemots *Cepphus columba*. *Journal of Avian Biology* 34:54-64.
- Lormée, H., C. Barbraud, O. Chastel. 2005. Reversed sexual size dimorphism and parental care in the Red-footed booby *Sula sula*. *Ibis* 147:307-315.
- Ludynia, K. y S. Garthe. 2010. Distribution and foraging behaviour of the Peruvian Booby (*Sula variegata*) off northern Chile. *Wilson Journal of Ornithology* 151:103-111.
- Mellink, E. 2003. Effect of the 1997-1998 El Niño and 1998-1999 La Niña events on breeding waterbirds and sea lions in the Upper Gulf of California, México. *Geofísica Internacional* 42:539-546.
- Mellink, E., J. Domínguez y J. Luévano. 2001. Diet of Eastern Pacific Brown Boobies *Sula leucogaster brewsteri* on Isla San Jorge, north-eastern Gulf of California, and an April comparison with diets in the Middle Gulf of California. *Marine Ornithology* 29: 39-44 p.
- Montevecchi, W. A. 1993. Birds as indicators of change in marine prey stocks. En: *Birds as monitors of environmental change*. Ed. by R. W. Furness y J. J. D. Greenwood. Chapman and Hall, London. 356 pp.
- Morrison, M. L., R.D. Slack y E. Shanley. 1978. Age and foraging ability relationship of Olivaceous cormorants. *Wilson Bulletin* 90:414-422.
- Nelson, J. B. 1978. *The Sulidae: Gannets and Boobies*. Oxford University, Oxford, United Kingdom.
- Olsen, J. y A. Georges. 1993. Do Peregrine falcons fledglings reach Independence during peak abundance of their main prey? *Journal of Raptor Research* 27:149-153.
- Peñaloza-Padilla, E. A. 2006. Cuidado parental y ecología de forrajeo del Bobo café (*Sula leucogaster brewsteri*) en el Farallón de San Ignacio, Sinaloa, México, en la temporada reproductiva 2004. Tesis (Licenciatura) – Universidad de Guadalajara. Centro Universitario de Ciencias Biológicas y Agropecuarias. División de Ciencias Biológicas y Ambientales. Zapopan, Jalisco.
- Polito, M. J., W. Trivelpiece. 2008. Transition to independence and evidence of extended parental care in the gentoo penguin (*Pygoscelis papua*). *Marine Biology* 154:231-240.

- Ponganis, P. J., L. N. Starke, M. Horning y G. L. Kooyman. 1999. Development of diving capacity in emperor penguins. *Journal of Experimental Biology* 202:781-786.
- Quillfeldt, P., J. F. Masello, I. J. Strange y K. L. Buchanan. 2006. Begging and provisioning of thin-billed prions, *Pachyptila belcheri*, are related to testosterone and corticosterone. *Animal Behaviour* 71: 1359–1369
- Richner, H. 1992. The Effect of Extra Food on Fitness in Breeding Carrion Crows. *Ecology* 73:330-335.
- Ricklefs, R. E. 1987. Response of adult leach's storm-petrels to increased food demand at the nest. *Auk* 104:750–756.
- Rodríguez-Girones, M. A., H. Drummond, y A. Kacelnik. 1996. Effect of food deprivation on dominance status in blue-footed booby (*Sula nebouxii*) broods. *Behavioral Ecology* 7: 82-88.
- Roulin, A. 2000. On the cost of begging vocalization: implication of vigilance. *Behavioural Ecology* 12:506-515.
- Roupert-Coudert, Y. D. Gremillet, P. Ryan, A. Kato, Y. Naito y Y. Le Maho. 2004. Between air and water: the plunge dive of the Cape Gannet *Morus capensis*. *Ibis* 146-281-290.
- Scheriber, E. A. y R. L. Norton. 2002. Brown Booby (*Sula leucogaster*). In *The Birds of North America*, No.649 (A. Poole and F. Gill, eds.) The Birds of North America, Inc., Philadelphia, PA.
- Schulte-Hoestedde, A., B. Zinner, J. S. Millar, y G. J. Hickling. 2005. Restitution of mass-size residuals: validating body condition indices. *Ecology* 86:155–163.
- Shealer D. A. 2002. Foraging behavior and food of seabirds. En Schreiber E. A. y J. Burger (eds.) 2002. *Biology of marine birds*. Boca Raton FL: CRC Press.
- Soto-Mardones L., S. G. Marinone y A Pares-Sierra. 1999. Variabilidad espaciotemporal de la temperatura superficial del mar en el Golfo de California. *Ciencias Marinas* 25: 1-30
- Stamps J. A. 1990. When should avian parents differentially provision sons and daughters? *American naturalist* 135:671-685.
- StatSoft, Inc. (2005). STATISTICA (data analysis software system), version 7.1. www.statsoft.com.

- Suazo-Guillen, E. 2004. Biología reproductiva y hábitos de forrajeo del Bobo café, *Sula leucogaster*, en dos islas del Golfo de California, 2003-2004. Tesis (Maestría). Centro de Investigación Científica y de Educación Superior de Ensenada. Ensenada, B.C.
- Takahashi, A., M. Kuroki, Y. Niizuma y Y. Watanuki. 1999. Parental Food Provisioning Is Unrelated to Manipulated Offspring Food Demand in a Nocturnal Single-Provisioning Alcid, the Rhinoceros Auklet. *Journal of Avian Biology* 30:486-490.
- Tallamy, D. W. 1984. Insect parental care. *Bioscience* 34:20-24.
- Tershy, B. y D. Croll. 2000. Parental investment, adult sex ratios, and sexual selection in a socially monogamous seabird. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 48:52-60.
- Torres R. y H. Drummond. 1999. Variably male-biased sex ratio in a marine bird with females larger than males. *Oecologia* 118:16-22.
- Tremblay, Y. y Y. Chereil. 2003. Geographic variation in the foraging behaviour, diet and chick growth of rockhopper penguins. *Marine Ecological Progress Series* 251:279-297.
- 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.
- Trivers, R.L. 1974. Parent-offspring conflict. *American Zoologist* 14:249-264.
- Vergara, P., J. A. Fargallo y J. Martínez-Padilla. 2010. Reaching independence: food supply, parent quality, and offspring phenotypic characters in kestrels. *Behavioral Ecology* 21:507-512.
- Vilchis L. I., L. T. Balance, P. C. Fiedler. 2006. Pelagic habitat of seabirds in the eastern tropical Pacific: effects of foraging ecology on habitat selection. *Marine Ecology Progress Series* 315: 279-292.
- Ward, J. M. y P. L. Kennedy. 1996. Effects of supplemental food on size and survival of juvenile northern goshawks. *Auk* 113:200-208.
- Weimerskirch, H., S. Shaffer, Y. Tremblay, D. Costa, H. Gadenne, A. Kato, Y. Ropert-Coudert, K. Sato y D. Aurioules. 2009. Species- and sex-specific differences in foraging behaviour and foraging zones in blue-footed and brown boobies in the Gulf of California. *Marine Ecology Progress Series* 391: 267-278.

- Wernham, C. y D. 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.
- Wheelwright, N. y J. J. Templeton. 2003. Development of foraging skills and the transition to independence in juvenile Savannah Sparrows. *Condor* 105:279-287.
- Wheelwright, N., K. Tice y C. Freeman-Gallant. 2003. Postfledging parental care in Savannah sparrows: sex, size and survival. *Animal Behaviour* 65:435-443.
- Wolf S. G., W. J. Sydeman, J. M. Hipfner, C.L Abraham, B.R Tershy y D. A. Croll. 2009. Range-wide reproductive consequences of ocean climate variability for the seabird Cassin's Auklet. *Ecology* 90-3: 742-753.
- Yoda, K., H. Kohno y Y. Naito. 2004. Development of flight performance in the Brown Booby. *Proceedings of the Royal Society of London, Series B (suppl.)* 271:S240–S242.
- Yoda, K., H. Kohno y Y. Naito. 2007. Ontogeny of plunge diving behavior in Brown boobies: Application of a data logging technique to hand raised seabirds. *Deep-Sea Research II* 54:321-329.
- Yoda, K. y H. Kohno. 2008. Plunging behaviour in chick rearing Brown boobies. *Ornithological Science* 7:5-13.
- Yoda, K., M., Murakoshi, K. Tsutsui y H. Kohno. 2011. Social Interactions of juvenile brown boobies at sea as observed with animal-borne video cameras. *PLoS ONE* 6(5): e19602. doi:10.1371/journal.pone.0019602
- Zar, J. H. 1996. *Biostatistical Analysis*. Prentice Hall. U.S.A. 662 p.
- Zavalaga, C. B., J. N. Halls, G. P. Mori, S. A. Taylor y G. Dell'Omo. 2010. At-sea movement patterns and diving behavior of Peruvian boobies *Sula variegata* in northern Peru. *Marine Ecology Progress Series* 404: 259–274.