



**UNIVERSIDAD NACIONAL
AUTÓNOMA DE MÉXICO**

FACULTAD DE CIENCIAS

Comparando hermanos durante la vida adulta: ¿es más grande y colorida la cría mayor del bobo de patas azules?

T E S I S

QUE PARA OBTENER EL TÍTULO DE:

BIÓLOGA

P R E S E N T A :

NATALIA LIFSHITZ GARCIA BESNÉ



DIRECTOR DE TESIS:

DR. HUGH MICHAEL DRUMMOND DUREY

México D.F.

2010



Universidad Nacional
Autónoma de México

Dirección General de Bibliotecas de la UNAM

Biblioteca Central



UNAM – Dirección General de Bibliotecas
Tesis Digitales
Restricciones de uso

DERECHOS RESERVADOS ©
PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

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

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

Datos del alumno

Lifshitz
García Besné
Natalia
52 64 75 98
Universidad Nacional Autónoma de México
Facultad de Ciencias
Biología
402048831

Datos del tutor

Dr.
Hugh Michael
Drummond
Durey

Datos del sinodal 1

Dr.
Adolfo Gerardo
Navarro
Sigüenza

Datos del sinodal 2

Dra.
María
del Coro
Arizmendi
Arriaga

Datos del sinodal 3

Dra.
Laura Roxana
Torres
Avilés

Datos del sinodal 4

Dra.
Alejandra
Núñez
De la Mora

Datos del trabajo escrito

Comparando hermanos durante la vida adulta: ¿es más grande y colorida la cría mayor del bobo de patas azules?

39 p
2010

A final de cuentas, siempre llegamos a donde nos esperan....

Saramago

Un hombre va al conocimiento como va a la guerra: bien despierto, con miedo, con respeto y con absoluta confianza. Ir de cualquier otra forma al conocimiento o a la guerra es un error, y quien lo cometa puede correr el riesgo de no sobrevivir para lamentarlo. Cuando un hombre ha cumplido estos cuatro requisitos estar bien despierto, y tener miedo, respeto y absoluta confianza no hay errores por los que deba rendir cuentas; en tales condiciones, sus acciones pierden la torpeza de las acciones de un necio. Si un hombre así fracasa o sufre una derrota, no habrá perdido más que una batalla, y eso no le provocará lamentaciones lastimosas.

Don Juan Matus.

...A mi ague, que nunca se cansó de expresar su fascinación por las aves...

Agradecimientos

A Hugh por haber confiado en mí y haberme dado la oportunidad de entrar al mundo de la ciencia, enseñándome cosas nuevas a cada paso de este camino. A Cristina Rodríguez, por su ayuda y sus consejos y a Ale Núñez por ser la mente detrás del proyecto y ser tan accesible durante la realización de este.

A mis papas, por enseñarme desde chiquita a admirar las maravillas de la naturaleza y haberme apoyado en todos mis viajes y loqueras. A mi hermano Arturo por ese cerillo y por recordarme constantemente la importancia de hacer lo que te apasiona en la vida y hacerlo al 100. A mi familia por ser mi cimiento y darme su cariño incondicional. Por hacerme sentir como una exploradora de mundos remotos.

A Edgar, por aparecer en mi vida justo cuando te esperaba, por ser una gran motivación y por estar aquí para compartir estos momentos tan importantes y los que faltan.

A Gaby, mi hermana en otra vida, por haber estado conmigo el primer día en la facultad y siempre motivarme, invitarme y acompañarme a la aventura.

A la bandita forever; Ren, Colocho, Tulio, Cheko, Pau, Pablo, Esme, Myrna, Duke. Porque con ustedes me he sentido parte de algo irrompible, inseparable. Porque con ustedes he vivido de los mejores y más divertidos momentos de mi vida. Porque son y siempre serán mis hermanos.

A la isla y los bobos, por dejarme apreciar el espectáculo de la naturaleza día con día hasta sentirme parte de ella. Por abrirme los ojos a la maravilla de lo sencillo y recordarme que ¡en la noche todavía se ven las estrellas!

A los pescadores de la isla Isabel por esas desmañanadas de chinchorros, esas largas tardes de cafecito y cábulas, esos zarandeos y sobre todo por abrirme las puertas de su mundo desde el principio.

A la banda de la Facultad por todos esos Jarochos mañaneros y por habernos reído y hecho compañía durante todos estos años.

A todos los changuitos que compartieron conmigo una de las experiencias más interesantes e intensas de mi vida y no permitir que me soltara de la cuerda.

A todos quienes me ayudaron y acompañaron en el campo (gracias Werito por esas desveladas de capturas). Al Laboratorio de conducta animal y su gente por hacerme sentir como en casa, en especial a Oscar, porque gracias a ti me animé a ir a la isla y pues creo que no nos arrepentimos. Y finalmente, pero no por ello con menor importancia, a la UNAM por haberme apoyado y formado como científica y sobretodo como persona.

Índice

Resumen.....	1
Introducción.....	2
El desarrollo temprano y sus efectos a largo plazo.....	2
Condición y desempeño reproductivo de aves.....	5
Atractivo sexual de aves.....	6
Ornamentos pigmentados por melanina.....	6
Ornamentos pigmentados por carotenoides.....	7
El bobo de patas azules.....	8
Hipótesis y predicciones.....	11
Método.....	12
General.....	12
Descripción de la muestra.....	12
Medición de adultos.....	13
Análisis de datos y pruebas estadísticas.....	14
Resultados.....	16
Orden de eclosión y talla cuando adultos.....	17
Peso.....	17
Pico.....	19
Ulna.....	20
Orden de eclosión y color de patas y alas cuando adultos.....	22
Color de patas.....	22
Color de alas.....	24
Discusión.....	26
Orden de eclosión y talla cuando adultos.....	26
Peso.....	26
Pico.....	27
Ulna.....	27
Orden de eclosión y color de patas y alas cuando adultos.....	28
Color de patas.....	28
Color de alas.....	29
Conclusión.....	30
Bibliografía.....	32
Apéndice.....	40

Resumen

Numerosos estudios de aves han demostrado el efecto del ambiente y las condiciones experimentadas durante el desarrollo temprano, sobre el fenotipo adulto. En la nidada típica del bobo de patas azules, la segunda cría eclosiona cuatro días después que la primera y durante varias semanas sufre subordinación agresiva, inanición y bajo crecimiento, además de presentar niveles elevados de corticosterona. Para saber si estas desventajas en la infancia perjudican el fenotipo de segundas crías durante la vida adulta, durante la época reproductiva de 2007 medí el peso, el tamaño de pico y ulna, así como el color de alas y patas, de primeras y segundas crías de ambos sexos de entre 3 y 18 años de edad. Con la edad, el peso de los machos que crecieron como segunda cría disminuyó pero el peso de los que crecieron como primera cría no mostró ninguna variación. En las hembras, el peso aumentó con la edad, independientemente del orden de eclosión. El tamaño del pico de machos y hembras no varió según el orden de eclosión o la edad del adulto. El tamaño de la ulna de los machos varió marginalmente con la edad cuadrática: primeras crías tienden a tener una ulna más pequeña mientras que segundas crías tienden a tener una ulna más grande conforme avanza la edad. Además, aquellos machos segunda cría que eclosionaron tarde en su año natal tuvieron la ulna más grande que aquellos que eclosionaron temprano. Contrario a lo esperado, el cromatismo verde en las patas de los machos no se relacionó con su orden de eclosión o edad. Sin embargo, independientemente del orden de eclosión, la cantidad de cromatismo verde de las patas de las hembras aumentó con la edad y con su fecha de puesta. Por último, el color de las alas tampoco mostró ninguna variación que se relacionara con el orden de eclosión o la edad de hembras y machos. Con el muestreo transversal, la variación con la edad podría deberse a la mortalidad diferencial de ciertos fenotipos. Sin embargo, el único resultado que indica una desventaja para las segundas crías en la vida adulta es la disminución en peso que presentan los machos segunda cría conforme avanza la edad. Por el contrario, los machos que eclosionaron más tarde tuvieron un mayor tamaño de ulna, lo que, para nuestra sorpresa, podría indicar una ventaja para las segundas crías. En conjunto, encontré poca evidencia de que las condiciones adversas bajo las que se desarrolla la segunda cría del bobo de patas azules perjudiquen su fenotipo en la vida adulta.

Introducción

El fenotipo de un organismo es el resultado de su genotipo, el ambiente en el que se desarrolla y la interacción entre estos dos últimos. Crecer bajo condiciones ambientales estresantes como la falta de alimento o agresiones por parte de conespecíficos, pueden moldear la morfología de los individuos aunque en ocasiones estos efectos pueden pasar desapercibidos y no ser evidentes sino hasta la adultez (Lindstrom 1999; Metcalfe y Monaghan 2001).

En el área de la medicina se le ha dado cada vez más importancia a los efectos del ambiente durante la vida temprana sobre fisiología, propensión a enfermedades y sobrevivencia de humanos adultos (Bateson et al. 2004; Galobardes et al. 2004; Lindstrom 1999). En especies de aves y mamíferos las condiciones nutricionales durante el desarrollo pueden afectar caracteres morfológicos individuales, así como la adecuación y éxito reproductivo de los individuos de toda una cohorte y de su descendencia y la proporción de sexos a nivel poblacional (Lummaa y Clutton-Brock 2002; Monaghan 2008).

El desarrollo temprano y sus efectos a largo plazo

El desarrollo temprano ocurre desde que un individuo es concebido hasta que alcanza la madurez sexual (Lindstrom 1999). Durante este periodo, la expresión del genotipo es especialmente sensible a la influencia de las condiciones ambientales, de manera que la morfología, el estado fisiológico y la conducta de los individuos es resultado de la interacción entre su genotipo y el ambiente que experimentan durante las fases tempranas del desarrollo (Lindstrom 1999; West-Eberhard 1989). Las influencias ambientales sobre el fenotipo incluyen el estrés nutricional, efectos maternos, infecciones parasitarias y/o competencia social entre hermanos (Naguib et al. 2008).

Existe evidencia en aves y mamíferos de que las condiciones sociales y ecológicas adversas durante el desarrollo temprano afectan el crecimiento (De Kogel 1997), el metabolismo (Desai y Hales 1997) y la inmunocompetencia de los individuos (Birkhead et al. 1999, Naguib et al. 2004, Saino et al. 1997). Lo cual, a su vez origina variaciones en el patrón de desarrollo y en algunas variables de historia de vida tales como el tamaño y edad a

la madurez, así como la condición, sobrevivencia, atractivo sexual, fecundidad, esfuerzo reproductivo, e inclusive condición y sobrevivencia de la descendencia (Gorman y Nager 2004; Gustafsson y Sutherland 1988; Haywood y Perrins 1992; Lindstrom 1999; McNamara y Houston 1996; Metcalfe y Monaghan 2001; Mousseau y Fox 1998; Naguib y Gil 2005).

En especial, la disponibilidad de alimento ya sea en cantidad o en calidad, puede tener efectos importantes y permanentes en características fenotípicas de los individuos, entre las que se incluyen tamaño y atractivo sexual (Morgan y Metcalfe 2001; Ohlsson y Smith 2001; Richner et al. 1989). Diversos estudios con aves han encontrado de manera tanto observacional como experimental, que las crías que crecen con cantidad de alimento limitado o con alimento de baja calidad proteínica, tienen tasas de crecimiento deprimidas y llegan a la adultez con un menor tamaño y peso, además de que presentan menor atractivo sexual en sus ornamentos y cantos (Nowiki et al. 2002; Ohlsson y Smith 2001; Ohlsson et al. 2002; Richner et al. 1989; Sedinger et al. 2001). En ocasiones, estas variaciones en el desarrollo se generan a través de respuestas fisiológicas al estrés provocado por la falta de alimento (McNamara y Houston, 1996; Metcalfe y Monaghan 2001). Respecto a los mecanismos involucrados en la relación entre los efectos del ambiente y el fenotipo, las hormonas juegan un papel fundamental; el sistema endocrino puede responder a las variaciones ambientales produciendo un rango de fenotipos a partir del mismo genotipo (Dufty et al. 2002). En los vertebrados en general, la secreción elevada de corticosterona en respuesta a la restricción alimenticia estimula la actividad adrenocortical en individuos jóvenes lo cual sirve para reestablecer la homeostasis fisiológica afectada por la falta de alimento, (Harvey y Klandorf 1983 en Núñez de la Mora et al. 1996). Por otro lado, se ha sugerido que esta hormona podría alterar la receptividad o sensibilidad de las crías de bobo de patas azules a estímulos externos como las interacciones sociales, volviendo a las primeras crías más agresivas y a las segundas con mayor tendencia a someterse (Núñez de la Mora et al. 1996). Cuando se aumentaron experimentalmente los niveles de corticosterona circulante en crías de gaviota de patas negras (*Rissa tridactyla*) en cautiverio y con alimento *ad libitum*, la ingesta aumentó, pero a largo plazo se vió perjudicada tanto la habilidad para resolver tareas visuales y espaciales, como la reproducción y sobrevivencia (Kitaysky et al. 2003).

La falta de alimento y el estrés durante el desarrollo pueden tener efectos intergeneracionales, de manera que las condiciones experimentadas por las madres durante

su propio desarrollo influyen en las condiciones que ellas darán a su descendencia por medio de lo que es conocido como efectos maternos (Mousseau y Fox 1998). Una de las respuestas que se ha observado por parte de las madres en relación a las condiciones ambientales que ellas experimentaron durante su propio desarrollo es la concentración prenatal de hormonas dentro de los huevos. La deposición de andrógenos en el huevo tiene efectos positivos sobre el desarrollo del embrión y de la cría (Schwabl 1993 y 1996, pero ver (Sockman y Schwabl 2000). En el pinzón cebra (*Taeniopygia guttata*), las madres que crecieron en una nidada aumentada experimentalmente, pusieron huevos con menos testosterona cuando adultas (Gil et al. 2004), lo cual puede tener efectos negativos sobre el desarrollo del embrión y sus crías.

Los efectos a corto y largo plazo, suelen ser más fuertes mientras más temprano en el desarrollo se presenten las condiciones ambientales adversas (Lindstrom 1999). Por ejemplo, se ha documentado que la restricción alimenticia a las ratas cuando se están desarrollando en el útero, genera un número bajo de nefronas y alteraciones celulares en el hígado, así como alteraciones hormonales y metabólicas permanentes (Desai y Hales 1997). Esta vulnerabilidad a las condiciones durante el desarrollo puede variar con el sexo de las crías (Gorman y Nager 2004; Velando 2002); se esperaría que la restricción alimenticia tuviera un efecto más notorio sobre el sexo de mayor tamaño y/o con una tasa de crecimiento más acelerada, debido a su mayor demanda de recursos durante el desarrollo (Kalmbach et al. 2005; Torres y Drummond 1997). Además, en especies donde las crías compiten por el alimento, la escasez de alimento debería afectar más el desarrollo de los individuos cuya edad o tamaño relativo les pone en desventaja (Drummond et al. 1991; Metcalfe y Monaghan 2001).

La escasez de recursos es común en ambientes estocásticos (Kalmbach et al. 2005), y las condiciones adversas representan una presión de selección que favorece la evolución de mecanismos compensatorios de desarrollo (Naguib et al. 2007). Diversos estudios demuestran que si bien los procesos compensatorios pueden resultar en beneficios a corto plazo, casi siempre existen costos asociados que pueden no ser evidentes sino hasta la vida adulta y que pueden reducir el éxito reproductivo y la adecuación de por vida de los individuos (Metcalfe y Monaghan, 2001).

Condición y desempeño reproductivo de aves

La habilidad de un organismo para sobrevivir y reproducirse depende en parte, de su edad, tamaño y de su condición. La condición incluye, entre otras cosas, reservas de grasa, de proteínas, carga parasitaria, el estado de su sistema inmune, la calidad de su territorio y sus habilidades de forrajeo y pelea (McNamara y Houston, 1996). Tanto la condición actual y futura de un individuo como la de su descendencia, pueden ser influidas por el estrés experimentado durante su desarrollo temprano, así como por la conducta y esfuerzo reproductivo de sus padres (McNamara y Houston 1996; Naguib y Gil 2005). Por ejemplo, el aumento experimental en el esfuerzo parental total del papamoscas de collar (*Ficedula albicollis*) disminuye la condición de los padres, lo que a su vez disminuye la sobrevivencia, la condición a la madurez y el éxito reproductivo de sus crías (Gustafsson et al. 1994).

En aves marinas y en especial en especies longevas, se ha visto que la condición corporal (peso) de los individuos influye en su desempeño reproductivo. En algunas de estas especies como los petreles azules (*Halobaena caerulea*) y albatros (*Diomedea exulans*), sólo se reproducen aquellos individuos cuya condición corporal previa a la reproducción está por arriba de un umbral (Chastel et al. 1995; Weimerskirch et al. 2001). Además, cuando hay pocos recursos, los adultos abandonan el episodio reproductivo si este impone un riesgo fuerte a su sobrevivencia (Chastel et al. 1995). En el pinzón cebrado (*Taeniopygia guttata*) la capacidad de las hembras de producir e incubar huevos disminuye cuando tienen una nutrición deficiente al inicio de la reproducción, ocasionando a su vez, baja fecundidad en su descendencia (Gorman y Nager 2004).

En cuanto al desempeño reproductivo con la edad, la teoría de historia de vida predice que los organismos de larga vida que se reproducen varias veces, aumentan el esfuerzo reproductivo con la edad conforme la esperanza de sacar adelante a la descendencia futura disminuye (Trivers 1972; Pianka y Parker 1975). En el bobo de patas azules se ha comprobado que al aumentar indirectamente de manera experimental el esfuerzo reproductivo de animales viejos mediante un reto inmune, ellos aumentan la inversión para sacar adelante a la progenie actual (Velandó et al. 2006a).

Atractivo sexual de aves

Según el modelo de selección sexual de señal honesta (“honest signaling theory”), las señales son honestas cuando mantenerlas implica costos de producción y despliegue, por lo que la expresión de un ornamento (carácter sexual secundario) depende en gran medida de la condición del portador y covaría con otras medidas de calidad individual (Hamilton y Zuk 1982; Anderson, 1986; Zahavi, 1975). De esta manera, los individuos del otro sexo pueden utilizar los caracteres sexuales secundarios para evaluar la condición y calidad de parejas potenciales (Keyser y Hill, 1999).

Diversos ornamentos sexuales de aves como las plumas y la piel son pigmentados por melanina y/o carotenoides. Dichos ornamentos responden de manera distinta al estrés ambiental además de tener distintos costos asociados a su producción y despliegue. Se ha propuesto que los ornamentos de carotenoides son mejores indicadores de endoparasitismo y salud general, mientras que los ornamentos de melanina son buenos indicadores de dominancia, concentraciones hormonales, habilidades de forrajeo y ectoparasitismo (revisado en Jawor y Breitwisch, 2003). El atractivo sexual de aves adultas puede ser afectado por las condiciones de su desarrollo postnatal, como el tamaño de nidada y el cuidado parental recibido, que afectan su nutrición (De Kogel y Prijs 1996; Folstad y Karter 1992a; Gorman y Nager 2004; Gustafsson et al. 1995; Ohlsson et al. 2002) y se esperaría que exista un compromiso entre el desarrollo de caracteres caros con otros requerimientos energéticos costosos (Naguib et al. 2008).

Ornamentos pigmentados por melanina

La coloración del plumaje a base de melanina generalmente produce colores café y negro (McGraw 2006). La producción de la melanina (melanogénesis) así como la expresión de ornamentos que la contienen, puede ser influida por variables ambientales y por la condición fisiológica del individuo (Jawor y Breitwisch 2003). La melanina en plumas es producida a partir de aminoácidos esenciales. Por lo tanto, la disponibilidad de alimento puede influir en los colores que dependen de melaninas al afectar los controles hormonales de la melanogénesis y así la disponibilidad de dichos aminoácidos. Es posible que exista un compromiso para la utilización de aminoácidos entre producción de melanina

y otras proteínas (Jawor y Breitwisch 2003), lo cual implicaría un costo en la producción de colores basados en este pigmento.

Dado que durante la melanogénesis también se producen compuestos tóxicos, la coloración a base de melanina implica un costo metabólico y fisiológico y la capacidad de un individuo de absorber el costo, está asociada a su calidad (Jawor y Breitwisch 2003). Por lo tanto, se espera que los ornamentos de melanina reflejen de manera honesta la condición del individuo al momento de producir las plumas (Jawor y Breitwisch 2003). En el pinzón común (*Carpodacus mexicanus*), la coloración café de las plumas sirve como una señal honesta del rango de dominancia social (McGraw y Hill 2000) y en el azulejo garganta canela (*Sialia sialis*) sirve como una señal honesta de las habilidades paternas y de aprovisionamiento del individuo portador del ornamento (Seifferman y Hill 2003). Por otro lado, en algunas especies de aves como la lechuza de granero (*Tyto alba*), la coloración de los ornamentos a base de melanina es heredable (Bize et al. 2006; Roulin y Dijkstra 2003), de manera que por medio de estos caracteres, los individuos podrían estar eligiendo una mejor calidad genética en su pareja, así como mejores genes para su descendencia, sin excluir los efectos ambientales o directos (Bize et al. 2006).

Ornamentos pigmentados por carotenoides

En aves, los carotenoides son la base de la coloración roja y amarilla del plumaje (Parker et al. 2003). Particularmente en especies monógamas no paserinas, la coloración por carotenoides es desplegada en la piel expuesta de las patas y la cara (Favre et al 2003; Lozano 1994). Los carotenoides no pueden ser sintetizados *de novo*; tienen que ser obtenidos del alimento (McGraw y Ardia 2003). Por lo tanto son indicadores del acceso del individuo a cierta calidad y cantidad de pigmentos de color en la dieta y de su habilidad para incorporar fisiológicamente estos carotenoides al integumento. Debido a esto, el color tegumentario puede reflejar eventos fisiológicos (como el estado nutricional) más recientes que el color de las plumas y tiene el potencial de indicar condición física actual (Zuk et al. 1990; Lozano 1994; Negro et al.1998; Hill 2000; Hill et al. 2002). Así, si los carotenoides son un recurso limitado en el ambiente, solo las aves que son mejores forrajeras o aquellas que están en buena condición pueden presentar colores brillantes (Hill y Montgomerie 1994).

Estos pigmentos pueden ser movilizados facultativamente a través del cuerpo para distintas funciones fisiológicas, ya sea como antioxidantes, como estimulantes al sistema inmune, o para la coloración de ornamentos (revisado en McGraw y Ardia 2003, Lozano 1994). Dado que este tipo de señales dinámicas responden rápidamente a cambios en condición, ya sea nutricional o del sistema inmune, pueden indicar confiablemente la calidad del individuo y su capacidad de forrajeo (Folstad y Karter 1992b), útil para la elección y evaluación de pareja (Torres y Velando 2003).

Además de la información a corto plazo que dan los carotenoides en integumentos de aves, también hay evidencia de su capacidad para proveer de información sobre la historia del individuo. En faisanes de collar (*Phasianus colchicus*), se ha encontrado una relación positivas entre la calidad de la comida durante el desarrollo temprano y la expresión de ornamentos dependientes de carotenoides en la vida adulta (Ohlsson et al. 2002).

El bobo de patas azules

El bobo de patas azules (*Sula nebouxii*) es un ave marina de vida larga que anida colonialmente (Nelson 1978). Las hembras adultas son más grandes y aproximadamente 27% más pesadas que los machos (Nelson 1978). En la colonia de bobo de patas azules de isla Isabel, en la costa del Pacífico mexicano, estas aves se reproducen estacionalmente de diciembre a julio. Tanto hembras como machos generalmente tienen su primer evento reproductivo entre los 3 y 5 años de edad (Drummond et al., 2003) y ambos sexos presentan senescencia reproductiva (Beamonte et al. en revisión, Torres y Velando 2007, Velando et al. 2006a), logrando su éxito reproductivo máximo a la edad de 8 a 10 años (Beamonte et al. en revisión; Velando et al. 2006^a).

La hembra pone de 1 a 3 huevos con intervalos de 4 días entre las puestas, por lo que las crías, quienes son cuidadas por ambos padres, también eclosionan con 4 días de diferencia entre ellas (Drummond et al. 1986). Las hembras que ponen tempranamente en la temporada ponen segundos huevos más pesados que las hembras que anidan tarde (D'Alba y Torres 2007). A su vez, la masa y el volumen del huevo correlacionan positivamente tanto con el éxito de eclosión como con la masa de las crías al eclosionar (Nelson 1978, D'Alba 2000). Por otro lado, al menos en un año con efectos fuertes del fenómeno meteorológico de “el niño” (con condiciones alimenticias adversas), los primeros

huevos de la nidada tienen significativamente mayor volumen de yema que los segundos huevos (Drummond et al. 2008).

La asincronía en la eclosión origina una desventaja competitiva para las últimas crías en eclosionar; usualmente, la cría mayor domina agresivamente a su hermano al menos durante los primeros 60 días que viven juntas, aunque en muy pocos casos, esta relación se invierte, siendo la segunda cría quien domina (Drummond et al. 1991). En consecuencia, la cría mayor acapara el alimento provisto por los padres y crece más rápido durante las primeras semanas de vida, aunque al terminar el desarrollo la segunda cría alcanza un tamaño y masa parecidos a los de su hermano mayor (Drummond et al. 1986; Drummond et al. 1991; Guerra y Drummond 1995). En consecuencia de esta relación agresiva, las crías menores presentan conductas de sumisión ante sus hermanos mayores y niveles basales de corticosterona circulante más altos. Además, los niveles de corticosterona se incrementan aun más durante condiciones experimentales de privación de alimento, lo cual podría representar costos metabólicos y reducir la adecuación y sobrevivencia, tanto a corto como a largo plazo (Drummond y Canales 1998; Núñez de la Mora et al. 1996).

En cuanto a la historia de vida de primeras y segundas crías, se ha visto que cuando los dos hermanos conviven hasta emplumar por completo, la probabilidad de reclutamiento declina significativamente con la fecha de eclosión para ambas crías, viéndose mas afectada en estos casos la primera que la segunda cría. Una vez que han reclutado, existe una tendencia de las segundas crías a superar a las primeras en cuanto a tamaño de nidada durante los primeros 5 años reproductivos y en la fecha de puesta del nido (más temprano) durante los primeros 10 años reproductivos (Drummond et al. 2003).

En esta especie, tanto hembras como machos presentan un cortejo elaborado en el que exponen sus patas, cuyo color puede variar en pocas horas de un azul oscuro a un verde-azul y donde este último tono indica un buen estado nutricional del individuo (Torres y Velando 2003; Velando et al. 2006). La coloración verde-azul de los integumentos de las patas está mediada por carotenoides, y el color verde-azul es el que prefieren tanto hembras como machos en la evaluación de pareja (Torres y Velando 2003, 2005). En base al color de las patas de la pareja, los individuos pueden ajustar su inversión reproductiva (Velando et al. 2006b), por lo que este ornamento funciona como una señal de calidad y del potencial de inversión parental por parte del portador, ya sea la hembra o el macho (Velando et al. 2005;

Morales et al. 2008). Otro de los despliegues de cortejo más comunes en esta especie es la extensión de las alas (sky pointing), las cuales presentan una coloración café oscura que podría estar dada por melanina (Jawor y Breitwisch 2003). No se sabe si los adultos varían en la coloración de sus alas o si este es un carácter importante en la elección o la evaluación de pareja. Sin embargo, al hacer experimentalmente menos atractivos a los machos manipulando el color de sus patas, las hembras emparejadas con ellos disminuyeron la frecuencia de sky-pointings durante el cortejo (Torres y Velando 2003).

A pesar de que se ha visto que al emplumar no hay diferencias morfológicas muy grandes entre primeras y segundas crías (Drummond et al. 2003), dadas las condiciones adversas bajo las que crece la segunda cría del bobo de patas azules como menor cantidad de yema, la subordinación, la desventaja en el acceso al alimento, el crecimiento lento, crecimiento compensatorio y los altos niveles de corticosterona, se espera que su desarrollo se vea perjudicado de manera permanente, originando que en alguna etapa de su vida adulta sean inferiores que primeras crías en peso y tamaño corporal (condición), así como en color de patas y alas (atractivo sexual).

El objetivo de este trabajo es evaluar de manera observacional si estos efectos del desarrollo temprano se encuentran dentro de un mayor rango de edades y con relación a otras variables como fecha de eclosión y fecha de puesta, tomando peso y medidas de tamaño y color de patas y alas de primeras y segundas crías adultas de ambos sexos, durante la reproducción a la edad de 3 a 18 años. Adicionalmente, dado que las hembras son el sexo más grande y que cuando son tercera cría son más vulnerables que los machos (mueren más) (Torres y Drummond 1999), se espera que las hembras se vean más afectadas que los machos por crecer como segunda cría.

Hipótesis y predicciones

El orden de eclosión y el desarrollo temprano de las crías dentro de la nidada está correlacionado con la morfología de adultos, afectando negativamente a la segunda cría en eclosionar, de manera que:

En comparación con adultos que fueron cría de primer huevo, los adultos que eclosionaron de un segundo huevo:

1. Serán más ligeros.
2. Tendrán uñas mas cortas.
3. Tendrán picos más pequeños.
4. Tendrán patas menos brillantes.
5. Tendrán menos melanina en plumas de las alas.

Método

General

El estudio se llevó a cabo del 5 de marzo al 16 de abril del 2007 en la colonia reproductiva del bobo de patas azules (*Sula nebouxii*) en el Parque Nacional Isla Isabel, Nayarit, México (21°52'N, 105°54'W). En esta colonia, el Laboratorio de Conducta Animal del Instituto de Ecología, UNAM ha llevado a cabo un estudio demográfico longitudinal desde 1988, basado en revisiones diarias en dos áreas de la colonia (Zona de Trabajo y Costa Fragatas) que se encuentran aproximadamente a 200 m de distancia y que juntas han presentado un promedio de 1115 nidos por año en los últimos 10 años. Cada año, hacia el inicio del pico de eclosiones en la colonia (finales de febrero), todos los nidos con huevos y/o crías se marcan con estacas numeradas. Cuando las crías cumplen 3 días de edad, se anillan usando alambre de colores para diferenciar el orden de eclosión, mismos que se sustituyen con bandas de plástico numeradas individualmente al cumplir 7 días de edad. Desde que las crías eclosionan hasta que la mayoría cumple 30 días, se registra su supervivencia cada 3 días y luego cada 6 días hasta que cada cría cumple 70 días. A esta edad, se consideran emplumadas, se les mide la longitud de la ulna y del pico y son marcadas permanentemente con anillos metálicos numerados individualmente (Drummond et al. 1991). Dado que esta especie es filopátrica de por vida (Kim et al. 2007), es posible seguir longitudinalmente a los individuos a lo largo de su vida.

Descripción de la muestra

Estudié de manera transversal adultos reproductivos que fueron primeras y segundas crías en su nido natal (de dos crías en total) que hubieran cohabitado en el nido con su hermano hasta los 70 días, correspondientes a las cohortes que emplumaron desde 1989 al 2004. Se intentó muestrear 12 representantes de cada cohorte, 3 hembras que fueron primera cría en eclosionar, 3 hembras que fueron segunda, 3 machos que fueron primera y 3 machos que fueron segunda (Tabla 1). Para homogeneizar la muestra, los individuos fueron muestreados cuando su primera cría tenía 10 (± 5) días de edad. La muestra final está sesgada a favor de adultos de entre 5 y 13 años, ya que el éxito de eclosión y de supervivencia hasta los 10 días de las crías eclosionadas disminuyó en el año de estudio con la edad de los padres. En la

muestra final se incluyeron 121 adultos (63 machos y 58 hembras) de 13 cohortes de entre 3 y 19 años (Tabla 1.).

Tabla 1. Muestra final de adultos por cohorte, sexo y orden de eclosión en el nido natal.

COHORTE	♂ 1^a	♀ 1^a	♂ 2^a	♀ 2^a
1989	2		1	2
1990				
1991				
1992				
1993		1		
1994	2	4	3	3
1995	3	2		
1996	2	2	3	3
1997	7	5	5	3
1998				
1999	6	7	4	4
2000	5	5	5	3
2001	1	3	1	2
2002	4	2	3	1
2003				
2004	1	2		
N =	33	33	25	21

Medición de adultos

Los adultos se capturaron una sola vez, entre las 19:00 y 03:00 hrs. por medio de la técnica de lampareo (deslumbrar y capturar por la cabeza). Se midieron longitud de pico y ulna, peso, color de patas y color de alas. Para el tamaño, se midieron con una cinta métrica la longitud del pico y la ulna izquierda (± 1 mm). Para el peso, se metió al animal en un costal de lona y se pesó (± 10 g) con una pesola de 2 Kg. tarada previamente al peso del costal.

Para medir el color de las patas, se utilizó un espectrofotómetro (MINOLTA CR-2600d) calibrado diariamente contra una superficie blanca estándar. Este instrumento genera una curva del espectro de color de la superficie medida. Se utilizó el promedio de tres mediciones del color de la misma membrana interdigital de la pata izquierda de cada individuo. Con esto, se calculó un índice de color o croma verde, sumando los valores de

reflectancia de las longitudes de onda comprendidas entre los 460 y 620 nm, rango al cual los bobos de patas azules son más sensibles (Reed 1987) y posteriormente dividiendo este valor entre el correspondiente al total de reflectancia para cada animal. Con lo cual se cuantificó el porcentaje de reflectancia del cromó verde respecto al total de reflectancia de la curva espectral de cada individuo (Velandó et al, 2006).

Para evaluar el color de alas, se tomaron medidas con espectrofotómetro en tres puntos distintos sobre las plumas que recubren la ulna del ala izquierda: tercio anterior, tercio medio y tercio posterior. Para los análisis se utilizó el promedio de estas tres mediciones de cada individuo, para obtener su valor más alto o máximo de reflectancia (R_{max}) dentro de la curva de color y también se calculó la reflectancia total (RT), sumando todos los valores de reflectancia de la curva de color.

Análisis de datos y pruebas estadísticas

Las relaciones entre color y tamaño del adulto y su orden de eclosión en el nido natal se exploraron mediante modelos multivariados. Las variables dependientes fueron: peso, longitud de pico y ulna, cromó verde de patas y reflectancias máxima y total de alas. Las hembras y machos fueron analizados por separado porque el dimorfismo sexual hace que al juntar los sexos, la distribución de las variables dependientes sea bimodal. Para elegir el modelo lineal más apropiado, se analizó la normalidad de cada variable con la prueba Wilk-Shapiro. Para las variables con distribución normal use Modelos Lineales (ML), mientras que para aquellas que no lo fueron, usé Modelos Lineales Generalizados (MLG) (Crawley, 2003).

Las variables independientes en los modelos iniciales fueron: fecha de eclosión del adulto (medida como su fecha proporcional de eclosión relativa a su cohorte natal), edad, edad cuadrática, orden de eclosión del adulto en su nido natal, número de crías presentes en el nido del adulto en el momento de la medición (nidada), fecha en que el adulto puso el nido en el año del muestreo (fecha de puesta) y la calidad del año en que eclosionó el adulto, medida como la proporción de emplumados por crías eclosionadas (calidad de año natal). A excepción de la ulna y el pico, para las cuales se excluyó la edad cuadrática y sus interacciones por razones biológicas. Los modelos incluyeron inicialmente todas las variables independientes y las interacciones de dos vías importantes para responder la pregunta, y se fueron eliminando de manera secuencial, primero las interacciones no

significativas empezando por las menos significativas, usando pruebas ANOVA y después los términos principales no significativos hasta obtener un modelo final donde todas las variables y/o interacciones restantes fueran significativas. La significancia reportada para cada variable restante en el modelo final, es la diferencia en la devianza explicada después de eliminarla del modelo, y la significancia crítica era $p < 0.05$. Cuando fue significativa la interacción con el orden de eclosión, se exploraron por separado las dos categorías (primera y segunda cría), realizando una regresión independiente para obtener la significancia de cada una. Utilicé el programa estadístico “R” (R Development Core Team, Versión 2.3.1). Se reportan medias \pm error estándar en todo el manuscrito.

Resultados

Tabla 1. Medidas ($X \pm ds$) en 2007 de adultos que fueron primera y segunda cría.

	MACHOS		
	primera (n=37)	segunda (n=27)	total (n=64)
Peso (grs.)	1289±98.10	1288.40±96.81	1287.41±97.32
Pico (cm.)	108±1.62	107.48±2.37	107.83±1.98
Ulna (cm.)	195.20±3.43	194.20±3.82	194.86±3.6
Croma verde patas (%)	0.46±2.17	0.46±3.15	0.46±2.6
RT alas (nm)	296±46.83	312.09±90.15	302.47±68.2
Rmax alas (nm)	13.70±2.01	14.30±3.66	13.94±2.81

	HEMBRAS		
	primera (n=28)	segunda (n=25)	total (n=53)
Peso (grs.)	1705.33±103.35	1729.52±125.72	1709.81±111
Pico (cm.)	115.37±2.20	115.48±2.48	114.46±2.25
Ulna (cm.)	212.43±5.25	212.67±4.45	212.56±4.87
Croma verde patas (%)	0.45±2.24	0.45±2.04	0.45±2.11
RT alas (nm)	366.05±72.51	347.21±88.40	358.22±77.6
Rmax alas (nm)	16.43±2.70	15.70±3.51	16.10±2.30

Orden de eclosión y talla cuando adultos

Peso

En los machos, la interacción orden de eclosión x edad se relacionó significativamente con el peso (ML: $F_{1, 54} = 5.23$, $P = 0.02$; Tabla 2, Fig.1); en segundas crías, el peso disminuyó con la edad ($P = 0.048$), pero la relación no fue significativa para las primeras crías ($P = 0.263$).

El peso de las hembras aumentó significativamente con la edad (ML: edad: $F_{1, 52} = 13.8$, $P = 0.0005$; Tabla 3), independientemente del orden de eclosión (Fig. 2).

Tabla 2. Modelo lineal para peso de machos.

Variable	F	gl	P
<i>Modelo máximo</i>			
Rango de eclosión	1.50	1,56	0.23
Edad	0.09	1,54	0.76
Edad ²	0.17	1,50	0.70
Orden de eclosión	0.02	1,52	0.90
Nidada	0.71	1,55	0.40
Fecha de puesta	0.02	1,53	0.87
Año	0.002	1,51	0.96
Orden ecl:edad	5.82	1,49	0.02*
Orden ecl:edad ²	2.10	1,48	0.15
Orden ecl:rango ecl	0.20	1,47	0.66
<i>Modelo mínimo</i>			
Orden ecl:edad	5.23	1,54	0.02*
Orden de eclosión	0.004	1,55	0.95
Edad	0.08	1,56	0.78

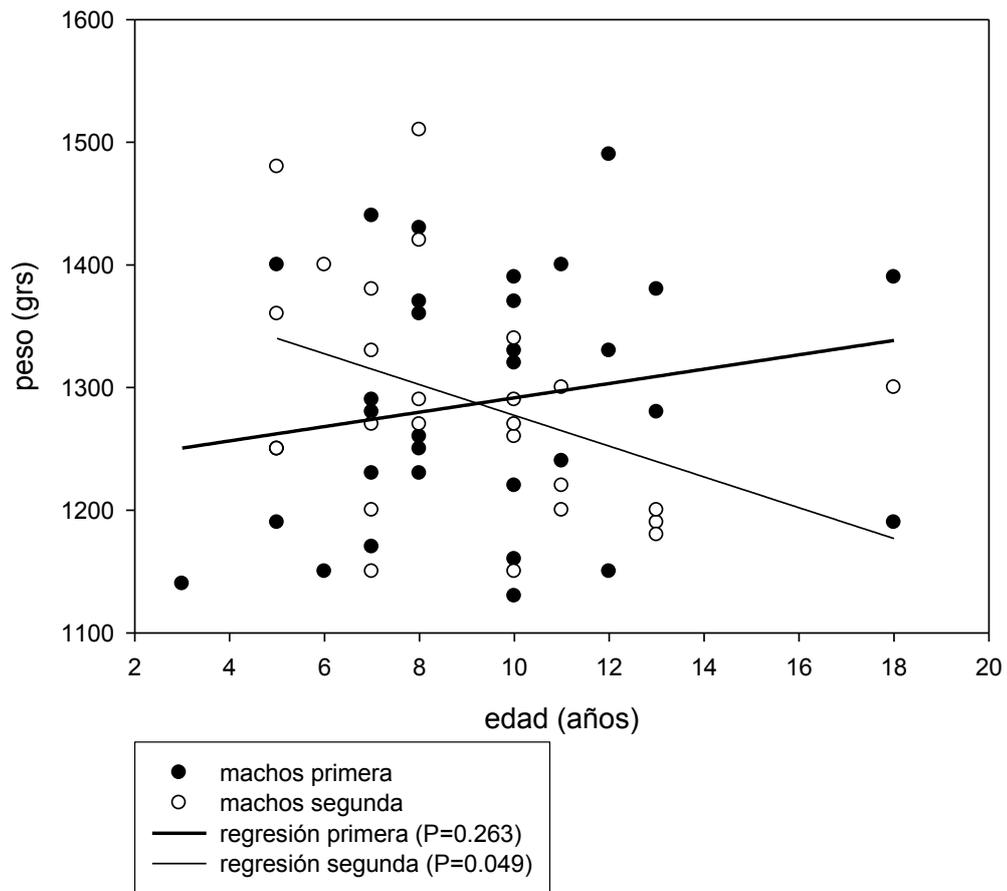


Figura 1. Relación entre el peso (gr.) y la edad de machos según el orden de eclosión en su nido natal.

Tabla 3. Valores del modelo lineal para peso de hembras.

Variable	F	gl	P
<i>Modelo máximo</i>			
Rango de eclosión	0.0001	1,47	0.99
Edad	13.80	1,52	0.0005***
Edad ²	0.88	1,46	0.35
Orden de eclosión	0.22	1.51	0.64
Nidada	0.08	1,50	0.78
Fecha de puesta	0.07	1,49	0.79
Año	0.08	1,48	0.78
Orden ecl:edad	0.97	1,44	0.33
Orden ecl:edad ²	1.22	1,45	0.27
Orden ecl:rango ec	0.36	1,43	0.55
<i>Modelo mínimo</i>			
Edad	13.80	1,52	0.0005***

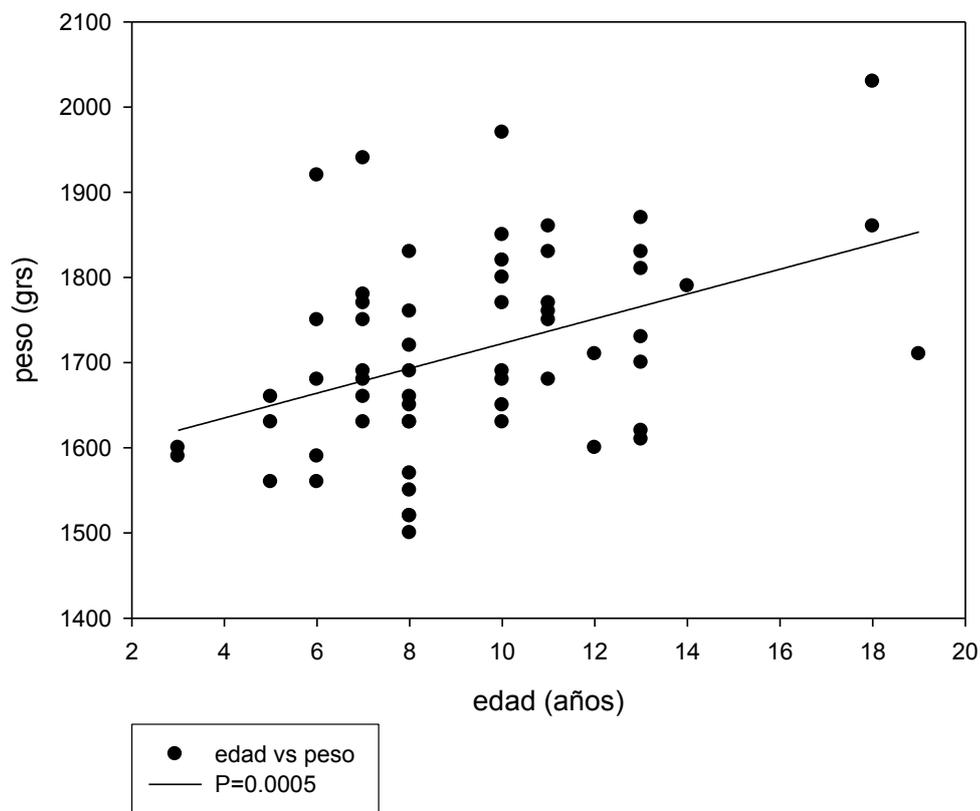


Figura 2. Relación entre el peso y edad de hembras.

Pico

Ninguna variable independiente se relacionó con el tamaño del pico de los machos (Tabla 4) ni de las hembras (Tabla 5).

Tabla 4. Valores de los modelos lineales generalizados para pico de machos.

Variable	F	gl	P
Rango de eclosión	2.86	1,54	0.38
Edad	0.01	1,52	0.91
Orden de eclosión	1.70	1,55	0.20
Nidada	2.30	1,56	0.09
Fecha de puesta	0.02	1,53	0.90
Año	0.01	1,51	0.91
Orden ecl:edad	3.47	1,50	0.07
Orden ecl:rango ec	0.03	1,49	0.86

Tabla 5. Valores de los modelos lineales generalizados para pico de hembras.

Variable	F	gl	P
Rango de eclosión	0.35	1,50	0.55
Edad	1.77	1,51	0.18
Orden de eclosión	0.07	1,49	0.80
Nidada	1.84	1,52	0.18
Fecha de puesta	0.03	1,48	0.84
Año	0.02	1,47	0.90
Orden ecl:edad	0.08	1,45	0.77
Orden ecl:rango ec	0.31	1,46	0.58

Ulna

En los machos, la interacción entre el orden de eclosión x la fecha de eclosión (medida como la fecha proporcional de eclosión relativa a su cohorte natal) se relacionó significativamente con el tamaño de la ulna (ML: $F_{1, 54} = 14.67$, $P = 0.0003$; Tabla 6); en segundas crías, el tamaño de la ulna aumentó con la fecha de eclosión ($P = 0.00015$; Fig. 3), pero para primeras crías, la tendencia fue a mantener el mismo tamaño de ulna con la fecha de eclosión ($P = 0.26$; Fig. 3).

En las hembras, ninguna variable se relacionó significativamente con el tamaño de la ulna (Tabla. 7).

Tabla 6. Valores del modelo lineal para ulna de machos.

Variable	F	gl	P
<i>Modelo máximo</i>			
Rango de eclosión	2.67	1,56	0.11
Edad	0.09	1,52	0.76
Orden de eclosión	1.57	1,55	0.21
Nidada	0.31	1,53	0.58
Fecha de puesta	0.24	1,51	0.63
Año	0.50	1,54	0.50
Orden ecl:edad	3.12	1,49	0.08
Orden ecl:rango ecl	13.90	1,54	0.0005***
<i>Modelo mínimo</i>			
Orden de eclosión	1.57	1,55	0.21
Rango de eclosión	2.67	1,56	0.11
Orden ecl:rango ecl	14.67	1,54	0.0003***

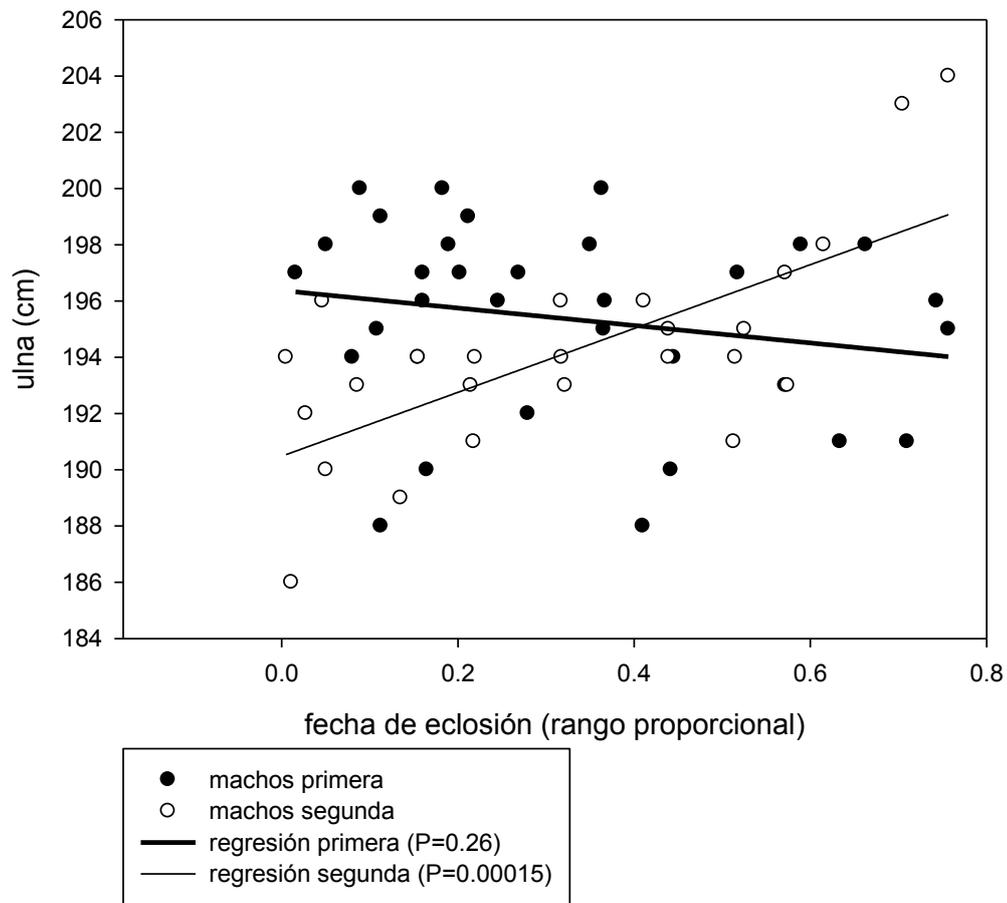


Figura 3. Relación entre el tamaño de la ulna y la fecha de eclosión (rango proporcional relativo a su cohorte natal) para machos según el orden de eclosión en su nido natal.
 *Nota: un menor valor del rango proporcional indica una fecha más temprana en la temporada.

Tabla 7. Valores del modelo lineal para ulna de hembras.

Variable	F	GI	P
Rango de eclosión	0.57	1,50	0.45
Edad	0.05	1,48	0.83
Orden de eclosión	0.003	1,47	0.95
Nidada	1.50	1,52	0.22
Fecha de puesta	2.20	1,51	0.14
Año	0.31	1,49	0.57
Orden ecl:edad	13.01	1,46	0.09
Orden ecl:rango ec	0.35	1,45	0.55

Orden de eclosión y color de patas y alas cuando adultos

Color de patas

En los machos, ninguna de las variables independientes se relacionó significativamente con el cromatismo verde de las patas (Tabla 8).

En las hembras, la edad y la fecha de puesta (en días julianos) del año en curso se relacionaron significativamente con el color de las patas (LM: edad: $F_{1, 51} = 4.7$, $P = 0.03$; fecha de puesta: $F_{1, 51} = 5.4$, $P = 0.02$; Tabla 9); las hembras de mayor edad (Fig. 4) y aquellas que anidaron más tarde en la temporada de estudio (Fig. 5) tuvieron valores de cromatismo verde mayores que las hembras jóvenes y las que anidaron relativamente más temprano en la temporada.

(Cabe notar que las puestas tardías de la presente muestra son puestas tempranas en relación al resto de la población anidadora porque el muestreo se llevó a cabo durante la primera parte de la temporada de anidación (Peña, 2009).

Tabla 8. Valores del modelo lineal para cromatismo verde de patas de machos.

Variable	F	gl	P
Rango de eclosión	2.50	1,56	0.12
Edad	0.36	1,54	0.55
Edad ²	0.46	1,53	0.50
Orden de eclosión	0.56	1,51	0.46
Nidada	1.15	1,55	0.29
Fecha de puesta	0.80	1,52	0.37
Año	0.05	1,50	0.83
Orden ecl:edad	0.80	1,48	0.37
Orden ecl:edad ²	0.03	1,49	0.86
Orden ecl:rango ec	0.004	1,47	0.95

Tabla 9. Valores del modelo lineal para cromas verdes de patas de hembras.

Variable	F	gl	P
<i>Modelo máximo</i>			
Rango de eclosión	0.40	1,49	0.53
Edad	4.71	1,51	0.03 *
Edad ²	0.32	1,46	0.57
Orden de eclosión	0.04	1,48	0.84
Nidada	1.93	1,50	0.17
Fecha de puesta	5.40	1,51	0.02 *
Año	0.0005	1,47	0.98
Orden ecl:edad	2.45	1,45	0.12
Orden ecl:edad ²	0.29	1,43	0.59
Orden ecl:rango ec	0.69	1,44	0.41
<i>Modelo mínimo</i>			
Edad	4.70	1,51	0.03*
Fecha de puesta	5.40	1,51	0.02*

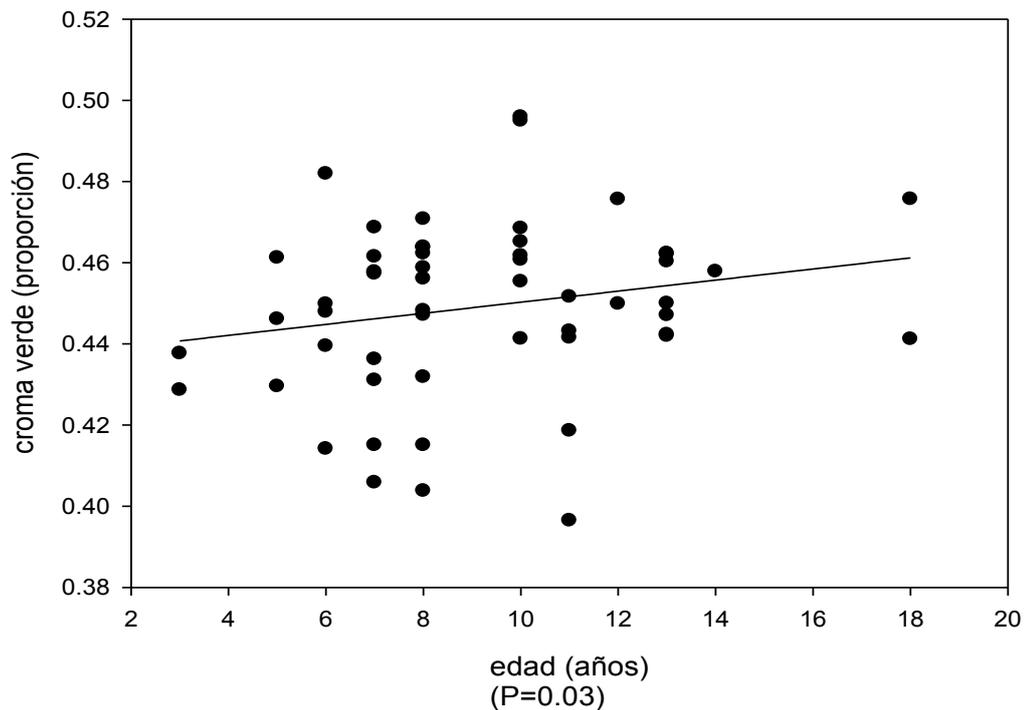


Figura 4. Relación entre la proporción en cromas verdes de las patas y la edad de hembras

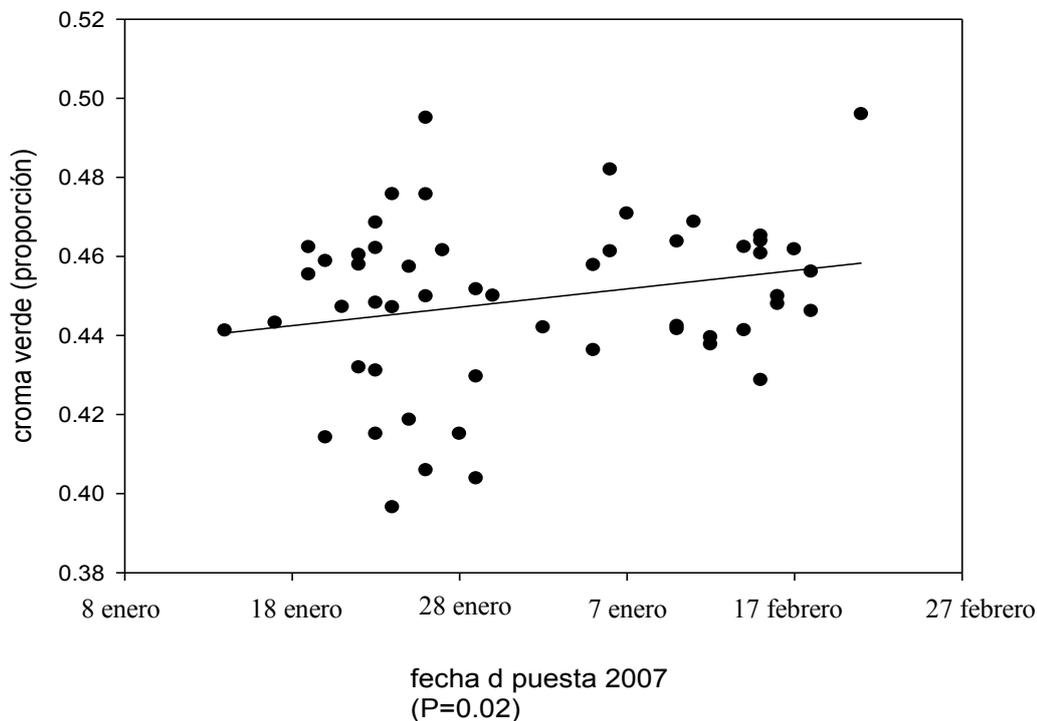


Figura 5. Relación entre la proporción de croma verde de las patas y la fecha de puesta de las hembras en el año de muestreo (2007).

Color de alas

En ambos sexos, ninguna variable se relacionó con la reflectancia total (Tabla 10 y 11) o la reflectancia máxima (Tabla 12 y 13) de las alas.

Tabla 10. Valores del modelo lineal generalizado de reflectancia total de alas de machos.

Variable	F	gl	P
Rango de eclosión	224	1,52	1
Edad	1856	1,53	1
Edad ²	1103	1,50	1
Orden de eclosión	3577	1,55	0.38
Nidada	175	1,51	1
Fecha de puesta	6297	1,56	0.24
Año	2729	1,54	0.44
Orden ecl:edad	45	1,49	1
Orden ecl:edad ²	1384	1,48	1
Orden ecl:rango ec	1963	1,47	1

Tabla 11. Valores del modelo lineal generalizado de reflectancia total de alas de hembras.

Variable	F	gl	P
Rango de eclosión	13039	1,51	0.13
Edad	12137	1,52	0.15
Edad ²	7196	1,46	0.26
Orden de eclosión	10357	1,50	0.18
Nidada	10126	1,49	0.18
Fecha de puesta	229	1,47	1
Año	2024	1,48	1
Orden ecl:edad	13945	1,44	0.11
Orden ecl:edad ²	7147	1,45	0.26
Orden ecl:rango ec	2062	1,43	1

Tabla 12. Valores del modelo lineal generalizado de reflectancia máxima de alas de machos.

Variable	F	gl	P
Rango de eclosión	0.47	1,51	0.81
Edad	2.55	1,53	0.57
Edad ²	3.15	1,52	0.53
Orden de eclosión	5.11	1,55	0.42
Nidada	0.16	1,50	0.89
Fecha de puesta	13.08	1,56	0.2
Año	3.65	1,54	0.50
Orden ecl:edad	0.36	1,48	0.84
Orden ecl:edad ²	2.9	1,47	0.57
Orden ecl:rango ec	1.98	1,49	0.63

Tabla 13. Valores del modelo lineal generalizado de reflectancia máxima de alas de hembras.

Variable	F	gl	P
Rango de eclosión	14.69	1,51	0.19
Edad	15.64	1,50	0.18
Edad ²	17.52	1,49	0.15
Orden de eclosión	12.45	1,48	0.22
Nidada	18	1,52	0.15
Fecha de puesta	0.38	1,46	0.83
Año	1.49	1,47	0.67
Orden ecl:edad	15.86	1,44	0.17
Orden ecl:edad ²	9.06	1,45	0.30
Orden ecl:rango ec	2.85	1,43	0.56

Discusión

Orden de eclosión y talla cuando adultos

Peso

Con la edad, el peso de machos que fueron segunda cría disminuyó, de manera más evidente a partir de los 9 años de edad, pero el peso de machos que fueron primera cría no mostró variación significativa. La disminución en peso de las segundas crías podría deberse a sesgos en el muestreo, como una mortalidad diferencial donde la sobrevivencia de individuos pesados decrece con la edad o a que con la edad, son menos las segundas crías pesadas que se reproducen, por lo que no aparecen en mi muestra. Alternativamente, las segundas crías pueden estar perdiendo peso de manera facultativa a edades avanzadas para disminuir el costo del vuelo e invertir más recursos en la reproducción (Blem 1976; Gaston y Hipfner 2006; Norberg 1981; Ritz 2007). Tal reducción podría no ser necesaria en primeras crías, si son de mayor calidad y pueden soportar el mismo peso aun a edades avanzadas (Weimerskirch et al. 2001).

Otra posibilidad es que las segundas crías pierden peso con la edad en consecuencia de la inanición y subordinación o la aceleración en crecimiento que se ha visto que presentan durante la infancia. Las segundas crías son más pequeñas que su hermano mayor durante aproximadamente las primeras 7 semanas de vida (Drummond et al. 1991), pero a los 70 días de edad su peso es similar al de primeras (Drummond et al. 1991; Drummond et al. 2003), lo cual implica una compensación en crecimiento entre los 50 y 70 días de edad. En varias especies de animales, se ha visto que este tipo de compensación generalmente conlleva costos que se pagan mas adelante en la vida (Metcalfé y Monaghan 2001) incluyendo, posiblemente, la pérdida de peso observada después de los nueve años de edad, que es la edad aproximada a la cual inicia la senescencia reproductiva en bobos (Beamonte et al. aceptado).

En hembras el patrón fue distinto, ya que su peso aumentó con la edad, independientemente del orden de eclosión. Es posible que las hembras ligeras mueren más jóvenes o no logran reproducirse con la misma frecuencia que las hembras pesadas a edades avanzadas, cuando se ha visto que el éxito reproductivo de hembras de aves y mamíferos como el venado rojo (*Cervus elaphus*), depende de su tamaño y condición corporal (McNamara y Houston, 2006). Alternativamente, el aumento de peso de hembras en crianza

con la edad podría reflejar un aumento progresivo en la inversión en la condición propia, que a su vez se podría relacionar con la disminución que se ha observado en la inversión reproductiva de hembras senescentes, cuyo éxito reproductivo decrece a partir de los 8 años de edad (Beamonte et al aceptado). Las diferencias entre sexos se discutirán más adelante en la sección de conclusiones.

Pico

No hubo diferencias en el tamaño del pico según el orden de eclosión o la edad de hembras ni de machos adultos. Actualmente, no existen estudios sobre el crecimiento del pico en el bobo de patas azules. Sin embargo, en pinzón cebra (*Taeniopygia guttata*) se ha visto que durante el tiempo que los polluelos son alimentados por sus padres, el pico es poco afectado por la escasez de alimento; crece despacio y por un periodo largo, a diferencia de otros caracteres más vulnerables, que tienen una tasa de crecimiento mayor y alcanzan un tamaño máximo a edades tempranas (De Kogel 1997).

Otra posibilidad es que durante el desarrollo se asignen recursos de manera preferencial al crecimiento del pico (De Kogel 1997), dado que en el bobo de patas azules es una estructura utilizada por ambos sexos en la competencia intrasexual por pareja, en la defensa del nido y para obtener alimento (Nelson 1987).

Ulna

Los machos que fueron segunda cría y eclosionaron tarde en su año natal tuvieron la ulna más grande que aquellos que eclosionaron temprano. Teóricamente, existe una relación positiva entre la longitud del ala y la capacidad para soportar el peso durante el vuelo y para forrajear (Thomas 1993). Es posible que entre las crías segundas que eclosionan tarde y por tanto enfrentan una transición a la independencia difícil, sobreviven más y se reproducen con más probabilidad aquellos individuos grandes cuyo mayor tamaño les permite sobrevivir la adversidad durante la infancia.

Otra posibilidad es que las hembras que se reproducen tarde invierten más recursos en los segundos huevos para preparar a sus crías para condiciones adversas durante la infancia o la transición a la independencia. Consistente con esta propuesta, la concentración

de andrógenos en sangre de crías del bobo de patas azules aumenta mientras más tarde eclosionan (Dentressangle et al, 2008). Los andrógenos podrían favorecer la eclosión de huevos o fortalecer la condición corporal, conducta y/o desarrollo, como se ha documentado en otros estudios de aves (Mousseau y Fox 1998; Nager et al. 2000; Williams 1994). Por tanto, para los machos que fueron segunda cría y eclosionaron tarde, los costos de forrajeo disminuyen con la edad ya que tienen una ulna mas grande y un peso menor.

En hembras, no hubo variación en el tamaño de ulna que se relacionara con su edad, orden de eclosión o fecha de eclosión. Es posible que esto se deba a una mortalidad diferencial, donde las hembras cuya ulna tiene un tamaño mas pequeño o mas grande que la media, no sobrevivan o no logran reproducirse.

Orden de eclosión y color de patas y alas cuando adultos

Color de patas

Contrario a lo esperado, el croma verde de las patas de los machos no se relacionó con su orden de eclosión, edad o fecha de eclosión (u otra variable analizada). La señal expresada en el color de patas es una característica bajo selección sexual que varía según el estatus reproductivo de los individuos: durante la crianza la brillantez disminuye respecto a su propio color durante el cortejo (Espinosa 2004). Es posible que la ausencia de diferencias entre primeras y segundas crías en la vida adulta se deba a que una vez establecidos la pareja y el nido, el color ya no tiene la misma función como señal y los carotenoides se asignan a otras funciones, ya sea como antioxidantes o inmunoestimulantes (Lozano 1994; Velando et al. 2006b). Sería una comparación mas interesante, medir el color de patas de primeras y segundas crías durante la época de cortejo, cuando el color de este carácter esta en constante evaluación para la elección de pareja (Torres y Velando 2003; 2005) .

En hembras, independiente del orden de eclosión el croma verde de las patas aumentó con la edad al igual que el peso, lo que en conjunto podría indicar que las hembras viejas están en mejor condición. Posiblemente están mejor nutridas y por lo tanto pueden asignar más carotenoides a la coloración de sus patas que las hembras jóvenes (McGraw y Ardia 2003). Al igual que se sugirió para explicar el aumento en el peso de hembras con la edad, otras posibilidades son que las hembras ligeras y con peor color mueren más jóvenes o

que a edades avanzadas no logran reproducirse con la misma frecuencia que las hembras pesadas y con buen color.

La cantidad de croma verde en las patas de las hembras primeras y segundas aumentó también con su fecha de puesta. Es importante señalar que la muestra de este estudio no abarca individuos de toda la temporada reproductiva. Sin embargo, esta última es bimodal (Peña, 2009) y los individuos de este estudio se encuentran dentro del primer pico de puestas, que puede verse como una sub muestra representativa del promedio de la población. Posiblemente las hembras que establecieron el nido temprano se esforzaron para hacerlo y se deterioran más en consecuencia. Alternativamente, es posible que las aves que anidan temprano estén dispuestas a invertir más en la reproducción que las aves tardías ya que las crías en la colonia que eclosionan en fechas tempranas tienen mayor probabilidad de sobrevivir y reclutar (Drummond et al. 2003), lo que les da un mayor valor reproductivo. En contraste, las aves que anidaron más tarde y posiblemente bajo condiciones de reproducción mas perjudiciales, como elevación en la temperatura superficial del mar y escasez de alimento (Velando y Alonso-Alvarez 2003), destinan menos recursos a sus crías y mas a su condición corporal, lo que les permitiría en teoría, tener un color de patas más atractivo. Esto es consistente con lo reportado por Peña (2009), quien encontró que en la Isla Isabel, la anidación temprana del bobo de patas azules estuvo relacionada con un mayor éxito del nido, mostrando un decaimiento en el éxito a partir de la mitad de la temporada, que coincide aproximadamente con la mitad del pico reproductivo en el que muestreamos.

Color de alas

En este, el primer análisis del color de alas del bobo de patas azules, se buscó la relación con el orden de eclosión en individuos de ambos sexos y de distintas edades. No hubo diferencias en reflectancia total ni en reflectancia máxima relacionadas al orden de eclosión en hembras ni en machos. No se sabe la cantidad y tipo de pigmentos en el color café de las plumas, de los bobos, pero posiblemente se trata de un ornamento mixto que combine melanina y carotenoides (Jawor y Breitwisch 2003). Los pigmentos que dan origen a la coloración de las plumas tienen diferentes reflectancias de color, orígenes y funciones en el cuerpo. Para fines de este trabajo, el color de las plumas se analizó desde el punto de vista descriptivo con base en dos parámetros obtenidos a partir de la curva de reflectancia del color de las plumas: reflectancia total y reflectancia máxima. Sería interesante estudiar si

la coloración en las plumas tiene alguna función en términos de atractivo sexual y luego explorar la producción y el contenido de pigmentos que las componen.

Conclusión

Numerosos estudios de aves han demostrado el efecto del ambiente y las condiciones experimentadas durante el desarrollo temprano sobre el fenotipo adulto (Lindstrom 1999). El presente estudio mostró que algunas diferencias fenotípicas entre adultos del bobo de patas azules se pueden relacionar con las condiciones del desarrollo temprano (orden de eclosión y fecha de eclosión) y a la vez con el sexo de los individuos.

En cuanto a las diferencias entre sexos, se esperaría que las hembras fueran más vulnerables que los machos a las condiciones adversas durante el desarrollo ya que en esta especie son el sexo más grande (Drummond et al, 1991; Nelson 1978; Torres y Drummond 1999a). Sin embargo, el orden de eclosión se relacionó solamente con el fenotipo de machos adultos y no con el fenotipo de hembras adultas: para machos que fueron primera y segunda cría, el peso y tamaño de ulna varían de manera distinta dependiendo de su edad y fecha de eclosión respectivamente. Tal vez son relevantes los diferentes patrones de crecimiento y desarrollo que experimentan hembras y machos: a la eclosión, no difieren en tamaño ni en masa (Torres y Drummond 1999a), pero las hembras crecen más rápido y alcanzan una talla y masa final mayor, a pesar de que no hay evidencia de que necesiten una mayor inversión en alimentación por parte de los padres para lograrlo (Torres y Drummond 1999b). Para explicar estas contradicciones, Torres y Drummond (1999b) sugirieron que dada la competencia agresiva en el nido, los machos necesitan tener un desarrollo motor más acelerado que las hembras, cuya talla mayor les confiere ventajas competitivas. Es posible que el costo de esta supuesta aceleración en el desarrollo motor de los machos sea lo que ocasiona diferencias en el fenotipo adulto de crías que se desarrollan en contextos diferentes: variación en peso y tamaño de ulna de machos relacionada al orden de eclosión.

Dadas las condiciones de estrés y escasez de alimento bajo las que se desarrolla la segunda cría del bobo de patas azules (Drummond et al. 1986; Drummond et al. 1991; Núñez de la Mora et al. 1996), esperaba que las diferencias entre primeras y segundas crías adultas indicaran una ventaja de ser primera cría, con respecto al tamaño corporal y al color de patas y alas. Sin embargo, los resultados relacionados al orden de eclosión fueron pocos y solamente la disminución en peso de segundas crías con la edad podría indicar una ventaja de ser primera cría. Sorpresivamente, el mayor tamaño de la ulna mientras más tarde eclosionaron las segundas crías, podría indicar una ventaja de ser segunda cría. Esta escasez de diferencias se puede deber a dos cosas: 1) La muestra de segundas crías solo incluyó aquellas que lograron emplumar y reclutar, por lo que no es una muestra representativa de

las crías que eclosionaron en segundo lugar. Dado que mueren más segundas que primeras crías durante la crianza (Drummond et al. 1986) es posible que las segundas crías que empluman son más seleccionadas por viabilidad que las primeras crías que empluman. 2) La selección natural pudo haber favorecido un programa de desarrollo infantil capaz de amortiguar tanto los embates de su hermano mayor como la escasez de alimento y los altos niveles de corticosterona que presentan durante los 4 meses de infancia. Así, al llegar a la vida adulta las segundas crías alcanzan y en el caso de la ulna de machos superan el tamaño de sus hermanos mayores, además de que logran tener un atractivo y un éxito reproductivo similar (Drummond et al. 2003). Cuando se han manipulado las condiciones del desarrollo temprano de polluelos de manera experimental, ya sea variando la cantidad y calidad del alimento (Ohlsson y Smith 2001), las concentraciones de hormonas (Kitaysky et al. 2003) o el tamaño de la nidada en la que se desarrollan los individuos (Naguib et al. 2008), entre otras variables, se han registrado repercusiones negativas sobre tamaño, atractivo, capacidades cognitivas, adecuación y en última instancia sobrevivencia en la etapa adulta (Kitaysky et al. 2003; Naguib et al. 2008; Ohlsson y Smith 2001). Cabe señalar que observé a los bobos en el campo bajo condiciones naturales y, si bien las condiciones bajo las cuales se desarrolla la segunda cría del bobo de patas azules son estresantes y deficientes, como algunas de las impuestas en los experimentos mencionados, siguen siendo condiciones naturales y, en esta especie, predecibles y materia prima para la actuación de la selección natural. En cambio, es menos claro que las manipulaciones experimentales aplicadas a crías de otras especies de aves hayan simulado los retos a los que naturalmente están expuestos.

Bibliografía

Bateson, P., Barker, D., Clutton-Brock, T., Deb, D., D'Udine, B., Foley, R. A., Gluckman, P., Godfrey, K., Kirkwood, T., Lahr, M. M., McNamara, J., Metcalfe, N. B., Monaghan, P., Spencer, H. G. y Sultan, S. E. 2004: Developmental Plasticity and Human Health. *Nature* 430, 419-421.

Beamonte, R., Velando, A., Drummond, H., Torres, R. Accepted. Senescence of maternal effects: aging influences egg quality and rearing capacities in a long lived seabird. *The American Naturalist*.

Bize, P., Gasparini, J., Klopfenstein, A., Altwegg, R. y Roulin, A. 2006: Melanin-based coloration is a nondirectionally selected sex-specific signal of offspring development in the Alpine Swift. *Evolution* 60, 2370-2380.

Blem, C. R. 1976: Patterns of lipid storage and utilization in birds. *Integrative and Comparative Biology* 16, 671-684.

Clutton-Brock, T. H. 1984: Reproductive effort and Terminal Investment in iteroparous animals. *American Naturalist* 123, 212-229.

Crawley M.J. Statistical computing. In An introduction to data analysis using S-plus 2003 Chichester, UK:Wiley

Chastel, O., Weimerskirch, H. y Jouventin, P. 1995: Body condition and seabird reproductive performance: a study of three Petrel species. *Ecology* 76, 2240-2246.

D'Alba L. 2000. Efecto de la asignación de recursos de huevos sobre la sobrevivencia de crías de diferente sexo y orden de puesta en el bobo de patas azules (*Sula nebouxii*). Tesis de Licenciatura, Universidad Nacional Autónoma de México.

D'Alba, L. Torres, R. 2007: Seasonal egg-mass variation and laying sequence in a bird with facultative brood reduction. *The Auk* 124, 643-652.

De Kogel, C. H. y Prijs, H. J. 1996: Effects of brood size manipulations on sexual attractiveness of offspring in the Zebra Finch. *Animal Behaviour* 51, 699-708.

De Kogel, C. H. 1997: Long-term effects of brood size manipulation on morphological development and sex-specific mortality offspring. *Journal of Animal Ecology* 66, 168-178.

Dentressangle F, Boeck L, Torres R. 2008. Maternal investment in eggs is affected by male feet colour and breeding conditions in the Blue-footed Booby, *Sula nebouxii*. *Behavioural Ecology and Sociobiology* 62: 1899-1908.

- Desai, M. y Hales, C. N. 1997: Role of fetal and infant growth in programming metabolism in later life. *Biological Reviews of the Cambridge Philosophical Society* 72, 329-348.
- Drummond, H. y Canales, C. 1998: Dominance between booby nestlings involves winner and loser effects. *Animal Behaviour* 55, 1669-1676.
- Drummond, H., Gonzalez, E. y Osorno, J. L. 1986: Parent-offspring cooperation in the Blue-footed Booby (*Sula nebouxii*): social roles in infanticidal brood reduction. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 19, 365-372.
- Drummond, H., Osorno, J. L., Torres, R., Chavelas, C. G. y Larios, H. M. 1991: Sexual size dimorphism and sibling competition: implications for avian sex ratios. *American Naturalist* 138, 623-641.
- Drummond, H., Rodríguez, C. y Schwabl, H. 2008: Do mothers regulate facultative and obligate siblicide by differentially provisioning eggs with hormones? *Journal of Avian Biology* 39, 139-143.
- Drummond, H., Torres, R. y Krishnan, V. V. 2003: Buffered development. *American Naturalist* 161, 794-807.
- Dufty, A. M., Clobert, J. y Møller, A. P. 2002: Hormones, developmental plasticity and adaptation. *Trends in Ecology y Evolution* 17, 190-196.
- Espinoza, I. 2004. Color y condicion en el bobo de patas azules, *Sula nebouxii*. Tesis de Licenciatura, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México, México, D.F.
- Faivre, B., Grégoire, A., Prévault, M., Cézilly, F. y Sorci, G. 2003: Immune Activation Rapidly Mirrored in a Secondary Sexual Trait. *Science* 300 103
- Folstad, I. y Karter, A. J. 1992: Parasites, Bright males, and the Immunocompetence Handicap. *American Naturalist* 139, 603-622.
- Galobardes, B., Lynch, J. W. y Davey Smith, G. 2004: Childhood socioeconomic circumstances and cause-specific mortality in adulthood: Systematic Review and Interpretation, 7-21.
- Gaston, A. J. y Hipfner, J. M. 2006: Body mass changes in Brunnich's Guillemots *Uria lomvia* with age and breeding stage. *Journal of Avian Biology* 37, 101-109.

- Gil, D., Heim, C., Bulmer, E., Rocha, M., Puerta, M. y Naguib, M. 2004: Negative effects of early developmental stress on yolk testosterone levels in a passerine bird. *Journal of Experimental Biology* 207, 2215-2220.
- Gluckman, P. D., Hanson, M. A. y Spencer, H. G. 2005: Predictive adaptive responses and human evolution. *TRENDS in Ecology and Evolution* 20, 527-533.
- Gorman, H. E. y Nager, R. G. 2004: Prenatal developmental conditions have long-term effects on offspring fecundity. *Proceedings of the Royal Society of London* 271, 1923-1928.
- Guerra, M. y Drummond, H. 1995: Reversed sexual size dimorphism and parental care: minimal division of labour in the Blue-footed Booby. *Behaviour* 132, 7-8.
- Gustafsson, L., Nordling, D., Andersson, M. S., Sheldon, B. C. y Qvarnstrom, A. 1994: Infectious diseases, reproductive effort and the cost of reproduction in birds. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences* 346, 323-331.
- Gustafsson, L., Qvarnstrom, A. y Sheldon, B. C. 1995: Trade-offs between life-history traits and a secondary sexual character in male Collared Flycatchers. *Nature* 375, 311-313.
- Gustafsson, L. y Sutherland, W. J. 1988: The costs of reproduction in the collared flycatcher *Ficedula albicollis*. *Nature* 335, 813-815.
- Hamilton, W. D. y Zuk, M. 1982: Heritable true fitness and bright birds: a role for parasites? *Science, New Series* 218, 384-387.
- Haywood, S. y Perrins, C. M. 1992: Is clutch size in birds affected by environmental conditions during growth? *Proceedings of the Royal Society of London* 249, 195-197.
- Hill, G. E. 2000: Energetic constraints on expression of carotenoid-based plumage coloration. *Journal of Avian Biology* 31, 559-566.
- Hill, G. y Montgomerie, R. 1994: Plumage colour signals nutritional condition in the House Finch. *Proceedings: Biological Sciences* 258, 47-52.
- Hill, G. E., Caron, Y. I. y Montgomerie, R. 2002: Dietary carotenoids predict plumage coloration in wild House Finches. *Proceedings of the Royal Society of London* 269, 1119-1124.
- Jawor, J. M. y Breitwisch, R. 2003: Melanin ornaments, honesty, and sexual selection. *Auk* 120, 249-265.

- Kalmbach, E., Furness, R. W. y Griffiths, R. 2005: Sex-biased environmental sensitivity: natural and experimental evidence from a bird species with larger females. *Behavioral Ecology* 16, 442-449.
- Keyser AJ, Hill GE, 1999. Condition-dependent variation in the blueultraviolet coloration of a structurally based plumage ornament. *Proceedings of the Royal Society of London B* 266:771–777.
- Kim, S.-Y., Torres, R., Dominguez, C. A. y Drummond, H. 2007: Lifetime philopatry in the Blue-footed Booby: a longitudinal study. *Behavioral Ecology* 18, 1132–1138.
- Kitaysky, A. S., Kitaiskaia, E. V., Piatt, J. F. y Wingfield, J. C. 2003: Benefits and costs of increased levels of corticosterone in seabird chicks. *Hormones and Behavior* 43, 140-149.
- Lindstrom, J. 1999: Early development and fitness in birds and mammals. *TRENDS in Ecology and Evolution* 14, 343-348.
- Lozano, G. A. 1994. Carotenoids, parasites, and sexual selection. *Oikos* 70:309–311.
- Lummaa, V. y Clutton-Brock, T. 2002: Early development, survival and reproduction in humans. *TRENDS in Ecology and Evolution* 17, 141-147.
- McGraw KJ (2006) Mechanics of melanin-based coloration. En: Hill GE, McGraw KJ (eds) *Bird coloration I. Mechanisms and measurements*. Harvard University Press, Cambridge, pp 243–294.
- McGraw, K. J. y Ardia, D. R. 2003: Carotenoids, immunocompetence, and the information content of sexual colors: an experimental test. *American Naturalist* 162, 704-712.
- McGraw, K. J. y Hill, G. E. 2000: Carotenoid-based ornamentation and status signaling in the house finch. *Behavioral Ecology* 11, 520-527.
- McNamara, J. M. y Houston, A. I. 1996: State-dependent life histories. *Nature* 380, 215-221.
- Metcalfe, N. B. y Monaghan, P. 2001: Compensation for a bad start: grow now pay later? *Trends in Ecology and Evolution* 16, 254-260.
- Monaghan, P. 2008: Early growth conditions, phenotypic development and environmental change. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences* 363, 1635-1645.
- Morales J, Velando A, Torres R. 2008. Fecundity compromises attractiveness when pigments are scarce. *Behavioural Ecology* 20: 117-123

- Morgan, I. J. y Metcalfe, N. B. 2001: Deferred costs of compensatory growth after autumnal food shortage in juvenile salmon. *Proceedings of the Royal Society of London* 268: 295-301.
- Mousseau, T. A. y Fox, C. W. 1998: The adaptive significance of maternal effects. *Trends in Ecology and Evolution* 13: 403-407.
- Nager, R. G., Monaghan, P. y Houston, D. C. 2000: Within-clutch trade-offs between the number and quality of eggs: experimental manipulations in gulls. *Ecology* 81: 1339-1350.
- Naguib, M. y Gil, D. 2005: Transgenerational effects on body size caused by early developmental stress in zebra finches. *Biology Letters* 1: 95-97.
- Naguib, M. y Nemitz, A. 2007: Living with the past: nutritional stress in juvenile males has immediate effects on their plumage ornaments and on adult attractiveness in Zebra Finches. *PLoS ONE* 2(9): e901.
- Naguib, M., Heim, C. y Gil, D. 2008: Early developmental conditions and male attractiveness in Zebra Finches. *Ethology* 114: 255-261.
- Naguib, M., Riebel, K., Marzal, A. & Gil, D. 2004 Nestling immunocompetence and testosterone covary with brood size in a songbird. *Proceedings of the Royal Society*. B271, 833-838
- Nelson, J. B. 1978. *The Sulidae*. Oxford University Press, Oxford.
- Norberg, R. A. 1981: Temporary weight decrease in breeding birds may result in more fledged young. *American Naturalist* 118: 838-850.
- Núñez de la Mora, A., Drummond, H. y Wingfield, J. C. 1996: Hormonal correlates of dominance and starvation-induced aggression in chicks of the blue-footed booby. *Ethology* 102: 748-761.
- Ohlsson, T. y Smith, H. G. 2001: Early nutrition causes persistent effects on pheasant morphology. *Physiological and Biochemical Zoology* 74, 212-218.
- Ohlsson, T., Smith, H. G., Raberg, L. y Hasselquist, D. 2002: Pheasant sexual ornaments reflect nutritional conditions during early growth. *Proceedings of the Royal Society of London* 269, 21-27.
- Parker, T. H., Stansberry, B. M., Becker, C. D. y Gipson, P. S. 2003: Do melanin- or carotenoid-pigmented plumage ornaments signal condition and predict pairing success in the Kentucky Warbler? *Condor* 105, 663-671.

- Peña, Beatriz., 2009: Variación en la fecha de puesta del bobo de patas azules. Tesis profesional de licenciatura. Instituto de Ecología, Universidad Nacional Autónoma de México, México, D.F.
- Pianka ER, Parker WS. 1975: Age-specific reproductive tactics. *American Naturalist* 109:453–464
- Reed JR. 1987: Scotopic and photopic spectral sensitivities of boobies. *Ethology* 76:33–55
- Richner, H., Schneiter, P. y Stirnimann, H. 1989: Life-history consequences of growth rate depression: An experimental study on Carrion Crows (*Corvus corone corone L.*). *Functional Ecology* 3, 617-624.
- Ritz, M. S. 2007: Sex-specific mass loss in chick-rearing South Polar Skuas *Stercorarius maccormicki*; stress induced or adaptive?. *The International Journal of Avian Science* 149, 156-165.
- Roulin, A. y Dijkstra, C. 2003: Genetic and environmental components of variation in eumelanin and pheomelanin sex-traits in the barn owl. *Heredity* 90, 359-364.
- Saino, N., Calza, S. & Møller, A. P. 1997 Immunocompetence of nestling barn swallows (*Hirundo rustica*) in relation to brood size and parental effort. *Journal of Animal Ecology*. 66, 827–836.
- Sedinger, J. S., Herzog, M. P., Person, B. T., Kirk, M. T., Obritchkewitch, T., Martin, P. P. y Stickney, A. A. 2001: Large-Scale Variation in Growth of Black Brant Goslings Related to Food Availability. *Auk* 118, 1088-1095.
- Seifferman, L. y Hill, G. E. 2003: Structural and melanin coloration indicate parental effort and reproductive success in male eastern bluebirds. *Behavioral Ecology* 14, 855-861.
- Schwabl, H. 1996: Maternal testosterone in the avian egg enhances postnatal growth. *Comparative Biochemistry and Physiology Part A: Physiology* 114: 271-276.
- Sockman, K., W. y Schwabl, H. 2000: Yolk androgens reduce offspring survival. *Proceedings of the Royal Society B* 267: 1451-1456.
- Thomas, A. L. R. 1993: The aerodynamic costs of asymmetry in the wings and tail of birds: Asymmetric birds can't fly round tight corners. *Proceedings of the Royal Society B* 254: 181-189.
- Torres, R. y Drummond, H. 1997: Female-biased mortality in nestlings of a bird with size dimorphism. *Journal of Animal Ecology* 66: 859-865.

Torres, R. y Drummond, H. 1999a: Variably male-biased sex ratio in a marine bird with females larger than males. *Oecologia* 118, 16-22.

1999b: Does large size make daughters of the Blue-footed Booby more expensive than sons? *Journal of Animal Ecology* 68: 1133-1141.

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

2005: Male preference for female foot colour in the socially monogamous Blue-footed Booby, *Sula nebouxii*. *Animal Behaviour* 69: 59-65.

2007: Male reproductive senescence: the price of immune-induced oxidative damage on sexual attractiveness in the blue-footed booby. *Journal of Animal Ecology*. 76:1161–1168.

Trivers RL (1972) Parental investment and sexual selection. En : Campbell B (ed) *Sexual selection and the descent of man, 1871–1971*. Aldine, Chicago, pp 73–90

Velando, A. 2002: Experimental manipulation of maternal effort produces differential effects in sons and daughters: implications for adaptive sex ratios in the blue-footed booby. *Behavioral Ecology* 13, 443-449.

Velando, A. y Alonso-Alvarez, C. 2003: Differential body condition regulation by males and females in response to experimental manipulations of brood size and parental effort in the blue-footed booby. *Journal of Animal Ecology* 72, 846-856.

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

Velando, A., Drummond, H. y Torres, R. 2006a: Senescent birds redouble reproductive effort when ill: confirmation of the terminal investment hypothesis. *Proceedings of the Royal Society of London, Series B*, 273, 1443–1448.

Velando, A., Torres, R. y Espinosa, I. 2005: Male coloration and chick condition in Blue-footed Booby: a cross-fostering experiment. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 58: 175-180.

Weimerskirch, H., Zimmermann, L. y Prince, P. A. 2001: Influence of environmental variability on breeding effort in a long-lived seabird, the yellow-nosed albatross. *Behavioral Ecology* 12: 22-30.

West-Eberhard, M. J. 1989: Phenotypic Plasticity and the Origins of Diversity. *Annual Review of Ecology and Systematics* 20: 249-278.

Zahavi, A. 1975: Mate selection – A selection for a handicap. *Journal of Theoretical Biology* 53: 205-214.

Zuk, M., Thornhill, R., Ligon, J. y Johnson, K. 1990. *American Zoologist* 30:235-244

Apéndice

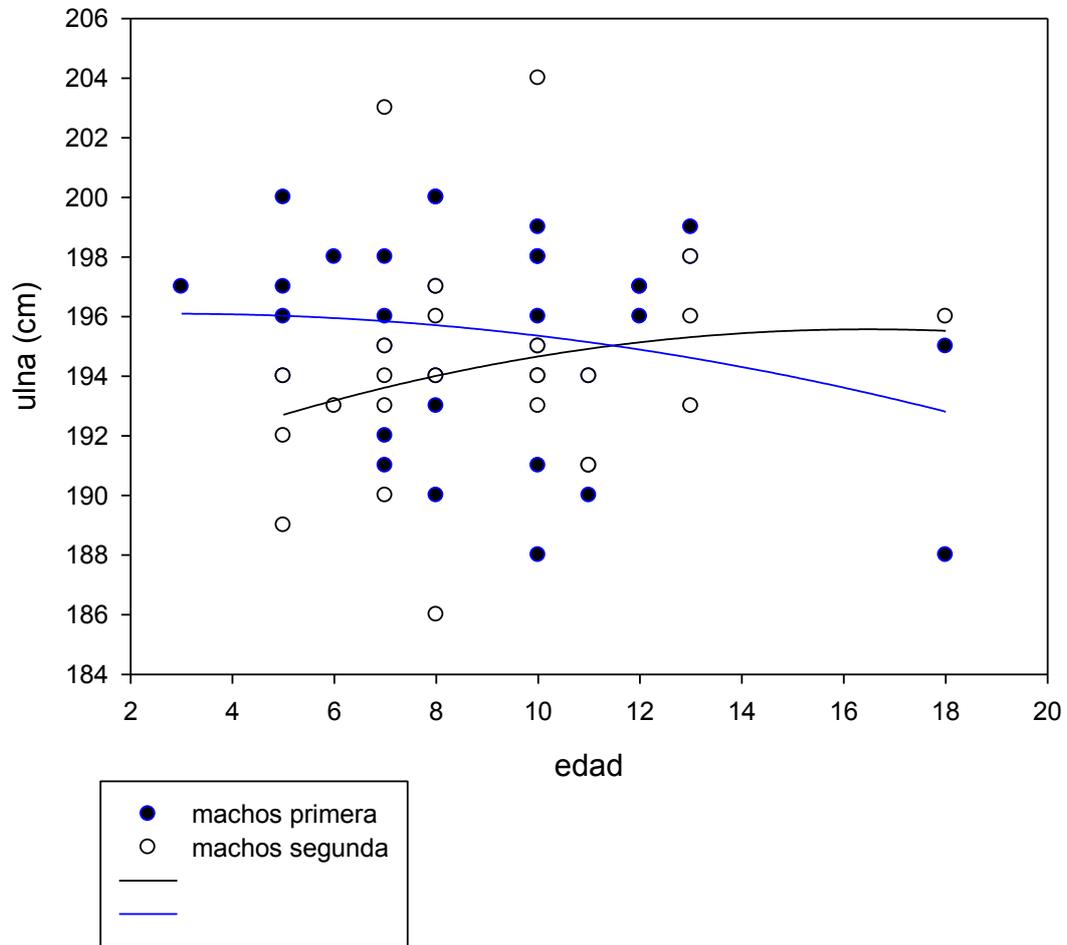


Figura 6. Relación marginal entre el tamaño de la ulna y la edad de machos, según el orden de eclosión en su nido natal.