



UNIVERSIDAD NACIONAL
AUTÓNOMA DE MÉXICO

FACULTAD DE CIENCIAS

INVERSIÓN TERMINAL Y REDUCCIÓN
FACULTATIVA DE NIDADA EN EL BOBO DE PATAS
AZULES (*SULA NEBOUXII*)

T E S I S

QUE PARA OBTENER EL TÍTULO DE:

BIOLOGA

PRESENTA:

SOON YOO ANAYA HONG

TUTOR:

DR. HUGH DRUMMOND

2012



Universidad Nacional
Autónoma de México



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.

1. Datos del alumno

Anaya

Hong

Soon Yoo

7343420848

Universidad Nacional Autónoma de México

Facultad de Ciencias

Biología

408024550

2. Datos del tutor

Dr.

Hugh

Drummond

3. Datos del sinodal 1

Dr.

Adolfo Gerardo

Navarro

Sigüenza

4. Datos del sinodal 2

Dr.

Juan

Núñez

Farfán

5. Datos del sinodal 3

Dr.

Erick Alejandro

García

Trejo

6. Datos del sinodal 4

Dra.

Patricia

Escalante

Pliego

7. Datos del trabajo escrito

Inversión terminal y reducción facultativa de nidada en el bobo de patas azules
(*Sula nebouxii*)

40 p

2012

ÍNDICE

RESUMEN	1
INTRODUCCIÓN	3
Inversión terminal	3
Reducción facultativa de nidada	6
Objetivo	7
Bobo de patas azules	8
MÉTODOS	13
Sitio de estudio	13
Colecta de datos	13
Análisis de datos	14
RESULTADOS	18
Estudio longitudinal	18
Estudio transversal	21
DISCUSIÓN	23
Inversión terminal	23
Variación entre individuos y entre cohortes	27

Fecha de puesta	29
Limitaciones del estudio	30
LITERATURA CITADA	31

ÍNDICE DE FIGURAS Y CUADROS

Figura 1	19
Cuadro 1	20
Cuadro 2	22

RESUMEN

Según la hipótesis de inversión terminal, los animales de vida larga incrementan su inversión en la reproducción conforme avanza su edad y disminuyen sus expectativas de sobrevivir en eventos reproductivos posteriores. En aves con reducción facultativa de nidada, donde las crías compiten agresivamente por el alimento provisto por los padres y la cría menor puede perecer si el alimento es insuficiente, un aumento en la inversión reproductiva con la edad podría implicar una mayor provisión de alimento a la nidada y una reducción en la mortalidad de la cría menor.

Hasta ahora, no se ha evaluado si la inversión terminal podría condicionar la reducción facultativa de nidada. Usando como modelo al bobo de patas azules (*Sula nebouxii*), un ave marina de vida larga y con reducción facultativa de nidada, evalué si al incrementar la edad de ambos padres disminuye la mortalidad de la cría menor en nidadas de dos y tres crías. Llevé a cabo dos estudios, en uno de ellos realicé un seguimiento de la historia reproductiva de cuatro cohortes hasta la edad de 15 años y en el otro analicé la reproducción de individuos de diferentes cohortes que se reprodujeron en el mismo año. Con ninguno de los estudios encontré una relación entre la edad de los padres y la probabilidad de muerte de la cría menor en nidadas de dos y tres crías. Los resultados de ambos estudios no apoyan la hipótesis de inversión terminal.

A pesar de que los resultados del actual estudio no muestran efectos de inversión terminal sobre la probabilidad de muerte de la cría menor en nidadas de

dos y tres crías, no se puede descartar la posibilidad de efectos diversos de inversión terminal sobre otras variables.

INTRODUCCIÓN

Inversión terminal

La cantidad de recursos que un individuo puede asignar a la reproducción actual está limitada por su historia de vida (Fisher 1930; Williams 1966; van Noordwijk y de Jong 1986). La inversión en la reproducción (i.e., esfuerzo reproductivo) actual puede implicar costos sobre la supervivencia y la reproducción futura (Williams 1966; Stearns 1992). Estos costos pueden ser fisiológicos, si se restringe la asignación de recursos para el crecimiento o mantenimiento del individuo o para la reproducción futura; o ecológicos, si por ejemplo, la reproducción incrementa el riesgo de depredación (Partridge y Harvey 1988; Stearns 1989).

El nivel óptimo de esfuerzo reproductivo a cualquier edad podría depender parcialmente del valor reproductivo residual, es decir, de la probabilidad de supervivencia y reproducción futura de un individuo (Williams 1966; Part *et al.* 1992; Mysterud *et al.* 2005). En organismos de vida larga, el valor reproductivo residual disminuye con la edad (e.g., aves: Ackerman y Eadie 2003; Velando *et al.* 2006; Reed *et al.* 2008; mamíferos: Mysterud *et al.* 2005) como consecuencia del deterioro somático y de la pérdida de funciones asociados a la senescencia (Williams 1957).

La senescencia es la acumulación inevitable e irreversible de daño con la edad que conduce a la pérdida de funciones y eventualmente a la muerte (Williams 1966; Monaghan *et al.* 2008). Se han identificado mecanismos celulares, como la acumulación de radicales libres dentro de las células (Harman 1956) o el

desgaste de los telómeros en el genoma (Blackburn 1991; Monaghan y Hausmann 2006), que están asociados a muchos efectos negativos de la edad (Campisi 2005; Nemoto y Finkel 2004). La acumulación de estos efectos negativos asociados a la senescencia disminuye la probabilidad de supervivencia de un individuo (Williams 1957, 1966). La probabilidad de reproducción a cualquier edad es una función de la probabilidad de supervivencia hasta esa edad, por lo que con la disminución de la probabilidad de supervivencia de un individuo se reduce también su probabilidad de reproducción (Williams 1957).

La hipótesis de inversión terminal sugiere que al disminuir la probabilidad de supervivencia y reproducción futura, los individuos deberían aumentar su esfuerzo reproductivo (Williams 1966; Pianka y Parker 1975; Clutton-Brock 1984). Sin embargo, existen evidencias que sugieren que los individuos podrían restringir su esfuerzo reproductivo hacia el final de la vida (e. g., protistas: Reece *et al.* 2010; insectos: Cotter *et al.* 2011; mamíferos: Yoccoz *et al.* 2002; Mason *et al.* 2011). Con esto la tasa de desgaste disminuye, asegurando más tiempo en el cual los individuos podrían aumentar su éxito reproductivo de toda la vida (Yoccoz *et al.* 2002; McNamara *et al.* 2009).

La inversión terminal ha sido abordada desde dos aproximaciones. Con la primera se exploran los posibles costos de la inversión en la reproducción actual sobre el crecimiento y el mantenimiento de los padres. Estos estudios documentan que los padres de mayor edad pierden mayor proporción de masa corporal después del apareamiento y durante la crianza que los padres de menor edad

(e.g, aves: Nilsson y Svensson 1996; Are Hanssen 2006; mamíferos: Isaac y Johnson 2005; Mysterud *et al.* 2005; Bercovitch *et al.* 2009; Hoffman *et al.* 2010); y un aumento en la mortalidad de los padres con mayor señalización sexual después de ser sometidos a un reto inmune (posiblemente porque la producción de caracteres secundarios resulta costosa en términos energéticos; e.g., insectos: Krams *et al.* 2011; Nielsen y Holman 2012).

Por su parte, con la segunda aproximación se exploran los cambios con la edad en parámetros reproductivos que se consideran indicadores de esfuerzo reproductivo. En estos estudios, la inversión terminal ha sido estimada como un incremento con la edad en el número de intentos reproductivos (e.g., mamíferos: Descamps *et al.* 2008), en el tiempo invertido en cuidado postnatal (e.g., mamíferos: Clutton-Brock 1984; Hoffman *et al.* 2010; Fisher y Blomberg 2011; insectos: Krams *et al.* 2011), así como en el número y crecimiento de las crías (e.g., mamíferos: Clutton-Brock 1984; reptiles: Massot *et al.* 2011).

En aves, se han encontrado evidencias que sugieren que las hembras de mayor edad invierten más en la reproducción que las hembras jóvenes. Las hembras de mayor edad pueden incrementar la cantidad de sustancias que proveen a la yema de los embriones, como carotenoides, que protegen los tejidos ante metabolitos oxígeno-reactivos (Blount *et al.* 2000; Costantini y Moller 2008); y andrógenos, que influyen en el desarrollo de la crías y en sus habilidades competitivas (Gil *et al.* 2007). Las hembras de mayor edad también pueden aumentar el número de intentos reproductivos (Bonneaud *et al.* 2004), el tiempo

de incubación y el cuidado postnatal (Part *et al.* 1992; Nilsson y Svensson 1996; Are Hanssen 2006; Beamonte-Barrientos *et al.* 2010), lo que podría aminorar o revertir las restricciones fisiológicas de los efectos de la senescencia reproductiva (Beamonte-Barrientos *et al.* 2010). Adicionalmente, los padres de mayor edad podrían aumentar su inversión en la reproducción incrementando la cantidad de alimento o la frecuencia de aprovisionamiento a la nidada, lo cual favorecería el crecimiento y la supervivencia de sus crías, y apoyaría la hipótesis de inversión terminal (Velando *et al.* 2006).

Reducción facultativa de nidada

En aves con reducción facultativa de nidada, la supervivencia de la cría menor de cada nidada depende de la cantidad de recursos disponibles durante la temporada (Lack 1954; O'Connor 1978). En nidadas con reducción facultativa de nidada por fratricidio, la muerte de la cría menor es mediada por la competencia agresiva entre las crías para la obtención de alimento (e.g., Edwards y Collopy 1983; Mock y Parker 1986; Drummond y García-Chavelas 1989; Lamey 1990). La competencia agresiva es beneficiada por la diferencia de edad entre las crías; la cual es determinada por los padres con la fecha de puesta y el régimen de incubación de las crías (Lack 1954; Drummond *et al.* 1986; Mock *et al.* 1990). Cuando el alimento provisto a la nidada es insuficiente para satisfacer a todas las crías, comúnmente la cría menor muere. Sin embargo, si la cría menor sobrevive, esta podría ser para los padres un seguro en caso de que uno de los huevos o de las crías mayores

muerta; podría también contribuir con el éxito reproductivo de los padres en caso de que sobreviva junto con las crías mayores (Mock *et al.* 1990); o podría ser el remplazo de una de las cría mayores cuando estas no son de buena calidad (Kozlowski y Stearns 1989; Forbes y Mock 1998). Ya que la sobrevivencia de la cría menor representa un beneficio para los padres, es posible que los padres de mayor edad aumenten el cuidado parental para disminuir la probabilidad de muerte de la cría menor.

Un aspecto que hasta ahora no ha sido explorado es si la probabilidad de muerte de la cría menor se relaciona con la edad de los padres. La supervivencia de la cría menor debería aumentar con la edad de los padres, si estos aumentan su inversión a mayores edades.

Objetivo

En este estudio, mi objetivo es evaluar si la probabilidad de muerte de la cría menor en nidadas de dos y tres crías (i.e., la ocurrencia de reducción facultativa de nidada) disminuye al incrementar la edad de los padres; relación que podría reflejar un aumento en la inversión en la reproducción al disminuir el valor reproductivo residual en ambos sexos.

Específicamente, pretendo poner a prueba la siguiente predicción: Con la edad de los padres, disminuirá la probabilidad de muerte de la cría menor en nidadas de dos y tres crías. Exploraré esta posibilidad en el ave marina *Sula*

nebouxii, el bobo de patas azules, esta ave de vida larga puede vivir hasta 20 años (Drummond *et al.* 2003) y se reproduce varias veces en su vida (Nelson 1978). En sus nidadas puede ocurrir reducción facultativa por fratricidio, donde usualmente muere la cría menor cuando el alimento que ambos padres proveen a la nidada no es suficiente para satisfacer a todas las crías (Nelson 1978; Drummond *et al.* 1986; Valderrábano-Ibarra *et al.* 2007).

Bobo de patas azules

Reproducción

Los bobos de patas azules son aves marinas pelecaniformes que anidan colonialmente en islas del Pacífico tropical oriental (Nelson 1978). La mayoría de las hembras y los machos que nacen en Isla Isabel se reproducen por primera vez en su colonia natal entre los 2 y 6 años de edad (Kim *et al.* 2010). Hembras y machos son fieles al sitio donde anidaron por primera vez (Kim *et al.* 2007). Las parejas pueden perdurar varios años, pero los bobos frecuentemente cambian de pareja en una temporada o entre temporadas y mientras están apareados copulan con vecinos cercanos en la colonia (Osorio-Beristain y Drummond 1998; Pérez-Staples y Drummond 2005).

Estos bobos ponen de 1 - 3 huevos en el suelo con un intervalo promedio (\pm desviación estándar) de 5.230 ± 1.830 días entre cada puesta (Nelson 1978; Castillo-Álvarez y Chávez-Peón 1983), y pueden llevar al emplumado de 0 - 3

crías después de 41 - 49 días de incubación y más de 3 meses de crianza (Nelson 1978; Guerra y Drummond 1995; Osorio-Beristain y Drummond 1998). Las hembras, quienes a los 70 días de edad son 5-10% más grandes y 30-32% más pesadas que los machos (Drummond *et al.* 1986; Guerra y Drummond 1995; Torres y Drummond 1999), proveen hasta 3 veces más alimento a la nidada durante los primeros 35 días de vida de las crías, y alimentan a estas más frecuentemente que los machos hasta que alcanzan los 60 días de edad, posiblemente porque los machos también invierten tiempo en el cuidado y la defensa del nido (Guerra y Drummond 1995).

En estas aves, el éxito reproductivo (i.e., el número de crías que llegan al emplumado por nido) incrementa con la edad hasta alcanzar su nivel máximo entre los 8 - 9 años, y disminuye progresivamente a partir de los 10 y 11 años de edad en machos y hembras, respectivamente (Velando *et al.* 2006; Beamonte-Barrientos *et al.* 2010). El decaimiento en el éxito reproductivo al avanzar la edad (i.e., senescencia reproductiva; Weismann 1891; Williams 1957) parece ser al menos parcialmente resultado de una reducción en la cantidad de recursos que las hembras invierten en los huevos y en el cuidado de las crías (Beamonte-Barrientos *et al.* 2010). Además es posible que la acumulación de daño oxidativo en las células germinales de los machos potencie la aparición de desórdenes genéticos en la progenie (Velando *et al.* 2008; 2011).

Aunque el éxito reproductivo decae con la edad en ambos sexos, se ha demostrado experimentalmente que las hembras senescentes llevan a más crías

al emplumado cuando cuidan crías de hembras que están en su clímax reproductivo que cuando cuidan crías de hembras senescentes o jóvenes, posiblemente porque las hembras senescentes aumentan su cuidado parental en respuesta a crías de buena calidad (Beamonte-Barrientos *et al.* 2010). Por otra parte, el éxito reproductivo de machos senescentes incrementa al doble cuando se les induce experimentalmente los síntomas de una infección, posiblemente porque estos machos aumentan su cuidado parental cuando ven disminuidas sus expectativas de supervivencia; un resultado que ha sido interpretado como inversión terminal en el bobo de patas azules (Velando *et al.* 2006).

Competencia agresiva entre hermanos y reducción facultativa de nidada

En Isla Isabel, las nidadas con dos y tres crías representan, respectivamente, el 46.5% y el 9.2% del total de nidadas que se establecen en el sitio de estudio cada año (Drummond *et al.* 2011). En cada nidada, los huevos eclosionan en el orden en que fueron puestos, lo que da lugar a una diferencia promedio (\pm desviación estándar) de edad de 3.960 ± 1.930 días entre la primera y la segunda cría, y de 3.600 ± 1.670 días entre la segunda y la tercera cría (Castillo-Álvarez y Chávez-Peón 1983). Las crías compiten agresivamente por acceder al alimento que los padres regurgitan directamente en sus picos (Nelson 1978). La diferencia de edad entre las crías favorece el establecimiento de una jerarquía de dominancia (Drummond *et al.* 1986; Valderrábano-Ibarra *et al.* 2007) en la que las crías mayores dominan a sus hermanos mediante amenazas vocales, picotazos y mordidas (Nelson 1978; Drummond *et al.* 1986; Anderson y Ricklefs 1995), lo cual

redunda en mayor crecimiento y sobrevivencia de las crías mayores (Drummond *et al.* 1986).

En nidadas de dos y tres crías, la agresión inicia cuando las crías mayores tienen 5 días de edad (Drummond *et al.* 1991; Valderrábano-Ibarra *et al.* 2007) y, aunque disminuye gradualmente, la agresión persiste aun después de que la jerarquía se ha establecido en la nidada, aproximadamente cuando las crías mayores llegan a la edad de 21 - 28 días (Valderrábano-Ibarra *et al.* 2007). En nidadas de tres crías, la primera cría agrede y domina a sus dos hermanos menores pero concentra su agresión en la segunda cría; mientras que esta última concentra su agresión y domina sobre la cría menor (Valderrábano-Ibarra *et al.* 2007). Las crías aprenden el papel de dominantes o subordinados, y aunque estos roles suelen mantenerse en la nidada mediante amenazas y conductas de sumisión estereotipadas (Drummond *et al.* 1986; Drummond y Osorno 1992; Drummond y Canales 1998; Valderrábano-Ibarra *et al.* 2007), la jerarquía de dominancia puede invertirse en algunas nidadas (Drummond *et al.* 1986, 1991; Drummond y Osorno 1992; Valderrábano-Ibarra *et al.* 2007).

Los padres nunca interfieren de manera directa en la agresión entre sus crías (Drummond *et al.* 1986, 1991; Drummond y García-Chavelas 1989). Cuando el alimento es insuficiente para sacar adelante a una nidada completa, la cría mayor incrementa sus niveles de agresión y expulsa a su hermano menor del nido (Drummond 2001). La cría menor enfrenta un alto riesgo de ser expulsada del nido durante sus primeras 2 - 3 semanas de vida (Drummond y García-Chavelas 1989)

y puede morir ya sea por inanición, estrés térmico o por la agresión de los adultos vecinos en la colonia (Drummond y García-Chavelas 1989; Drummond *et al.* 1991; Drummond y Osorno 1992). Aunque la cría menor es la que usualmente perece si el alimento es insuficiente, algunas veces la reducción de nidada se da por la muerte de alguna de las crías mayores (Drummond *et al.* 1986); posiblemente porque la supervivencia de las crías también depende de su calidad (Stinson 1977; Kozlowski y Stearns 1989). Aproximadamente, el 56.1% de las primeras crías en la colonia logra sobrevivir al emplumado; en comparación con el 44.7% y el 34.8% de las segundas y terceras crías, respectivamente (Drummond *et al.* 2003).

MÉTODOS

Sitio de estudio

Estudié la colonia reproductiva de bobos de patas azules del Parque Nacional Isla Isabel, una isla volcánica tropical localizada a 28 km de la costa de Nayarit, en el Pacífico mexicano (21°52'N, 105°54'O). La isla tiene una superficie de 82.160 ha y presenta pendientes abruptas, acantilados, pequeñas bahías, caletas, playas arenosas y rocosas y pozas de marea (Ríos-Jara *et al.* 2003). Desde 1988, el Laboratorio de Conducta Animal del Instituto de Ecología de la UNAM realiza censos anuales en una zona de estudio que mide 2.7 ha en la que anidan en promedio 992 parejas de bobos de patas azules cada año (intervalo = 218 - 1375 parejas, en 22 temporadas reproductivas), aproximadamente el 65.0% de las parejas que conforman la colonia reproductiva de Isla Isabel (Ancona *et al.* 2011).

Colecta de datos

Durante 17 temporadas reproductivas, de 1993 a 2009, diferentes observadores marcaron todos los nidos (i.e., sitios con huevos o crías) de la colonia reproductiva dentro de la zona de estudio. En cada nido, los observadores registraron la identidad del padre y de la madre inscrita en un anillo de acero y el número de huevos o crías. Los observadores suspendieron el registro de la identidad de cada progenitor tras confirmar esta durante tres registros consecutivos; y continuaron inspeccionando el contenido de los nidos cada 3 a 6 días durante 5 meses, desde

el inicio de la eclosión en la colonia (mediados de febrero) hasta que las últimas crías de la colonia emplumaron (finales de julio). Los observadores registraron las fechas de puesta y de eclosión de cada huevo o se calcularon a partir de la edad estimada de las crías encontradas en cada nido, siguiendo las curvas de crecimiento de pico y ulna de primeras y segundas crías elaboradas por Drummond y colaboradores en 1987 (datos no publicados). Los observadores determinaron el orden de eclosión de las crías con base en sus fechas de puesta o eclosión y marcaron a cada cría con un anillo de plástico de un color específico según su orden de eclosión en el nido (i.e., primera, segunda o tercera cría en eclosionar). Los observadores monitorearon la supervivencia de las crías en cada nido hasta que estas alcanzaron los 70 días de edad, momento en el cual se considera que han llegado al emplumado porque a partir de esta edad la mortalidad de crías es muy baja (detalles en Drummond *et al.* 2003). A cada cría de 70 días de edad se le colocó un anillo de acero grabado con una identidad individual en alguna de sus patas. Si se hallaba el cadáver de una cría o esta desaparecía antes de haber cumplido los 70 días de edad, los observadores la registraron como muerta o desaparecida antes de emplumar.

Análisis de datos

Usé únicamente los datos de nidadas de dos y tres crías donde se conocía la edad del padre y de la madre. Expresé la muerte o supervivencia de la cría menor (i.e., la segunda o la tercera cría en eclosionar en nidadas de dos y tres crías,

respectivamente) hasta 70 días de edad como una variable binaria: 0 = sobrevivió, 1 = murió.

Exploré la relación entre la probabilidad de muerte de la cría menor en nidadas de dos y tres crías (variable dependiente) y la edad de ambos progenitores (variables independientes) mediante dos estudios, uno longitudinal y otro transversal. En el estudio longitudinal usé datos de reproducción de todas las hembras y machos procedentes de las cohortes 1989 (n = 5 hembras y 5 machos), 1991 (n = 9 hembras y 5 machos), 1993 (n = 9 hembras y 5 machos) y 1994 (n = 14 hembras y 23 machos) que vivieron al menos 15 años y que se reprodujeron más de una vez hasta esa edad (progenitores focales). Las cohortes 1990 y 1992 no fueron incluidas en el análisis porque en esos años los individuos no fueron marcados. El seguimiento de las trayectorias individuales hasta una edad tope permite analizar cambios en la reproducción conforme avanza la edad excluyendo individuos que mueren jóvenes por ser de baja calidad o por haber invertido fuertemente en la reproducción a edades tempranas.

En el estudio longitudinal construí un Modelo Lineal Generalizado Mixto (GLMM) con distribución binomial y función *logit*, en el cual incluí los términos lineales y cuadráticos de la edad de cada uno de los progenitores y la interacción entre estos como variables explicativas. Incluí también el tamaño de nidada en interacción con las edades de los padres porque diferentes tamaños de nidada posiblemente implican diferentes niveles de inversión parental (Anderson y Ricklefs 1992; Wilcoxon *et al.* 2010) a diferentes edades. Además, consideré el

sexo de cada progenitor focal y la fecha de inicio de la anidación (fecha de puesta del primer huevo) de cada pareja en cada temporada como variables independientes porque la inversión parental puede variar entre los sexos (Guerra y Drummond 1995) y la supervivencia de las crías disminuye conforme más avanzada es su fecha de eclosión (Peña-Álvarez 2009). Incluí el éxito de nido anual en nidadas de dos y tres crías (estandarizado con respecto al éxito de nido promedio en ambos tamaños de nidada de todas las temporadas analizadas) a fin de considerar en los modelos la variación inter-anual en la supervivencia de las crías en la colonia. Incluí la identidad de ambos progenitores y la cohorte del progenitor focal como términos aleatorios porque este modelo implica medidas repetidas de los mismos individuos y su desempeño reproductivo puede variar en función de su calidad genética y de las condiciones del año en que nacieron (Kim *et al.* 2011).

En el estudio transversal, usé los datos de reproducción de 379 parejas que establecieron nidadas de dos y tres crías en 2008, un año en el que se registró una alta cantidad de parejas reproductoras de edad conocida y de nidadas con tres crías en la zona de estudio. Este diseño me permitió analizar la reproducción de hembras y machos de entre 2 - 20 años de edad, un intervalo de edades más extenso que el considerado en el diseño longitudinal (3 - 15 años de edad del progenitor focal). En este estudio transversal construí un Modelo Lineal Generalizado (GLM) con distribución binomial y función *logit* para explorar la relación entre la probabilidad de muerte de la cría menor en nidadas de dos y tres crías y la edad de cada uno de los progenitores. En este modelo, incluí como

variables independientes los términos lineales y cuadráticos de la edad de la madre y del padre, así como las interacciones entre dichos términos. Incluí tanto las interacciones de tercer orden como las de segundo orden entre los términos lineales y cuadráticos de la edad de ambos progenitores y el tamaño de nidada. Además, incluí como variable independiente la fecha de inicio de la anidación de cada pareja en la temporada 2008.

Realicé todos los análisis con el paquete de análisis estadístico *R* (*R* Development Core Team 2008) versión 2.12.2. Seleccioné el modelo mínimo más adecuado removiendo secuencialmente cada una de las interacciones de interés entre las variables independientes y posteriormente cada variable independiente. Comparé cada modelo mínimo adecuado con un modelo que incluía una variable independiente no significativa o un modelo que excluía una variable independiente significativa para calcular la significancia estadística ($\alpha < 0.05$) del cambio en el coeficiente de verosimilitud asociado a cada modelo (Crawley 2005). Usé una prueba de χ^2 para estimar la significancia estadística de cada término aleatorio (Littell *et al.* 1996), calculada como el cambio en el cociente de verosimilitud (-2 log-verosimilitud) resultante de comparar modelos que incluían los términos aleatorios de interés con modelos donde éstos eran removidos (Crawley 2007). Los valores reportados en los resultados corresponden al promedio y el error estándar (EE), así como al valor de las pendientes estimadas (β) \pm EE de los términos significativos retenidos en cada modelo.

RESULTADOS

Estudio longitudinal

En promedio, cada progenitor focal tuvo 8.140 ± 0.292 nidadas durante sus primeros 15 años de vida, de las cuales 5.220 ± 0.238 fueron nidadas de dos y tres crías. La probabilidad de perder a la cría menor en nidadas de dos y tres crías varió entre individuos focales ($\chi^2 = 4.260$, $P = 0.000$) y entre cohortes ($\chi^2 = 4.020$, $P = 0.000$), pero no se relacionó significativamente con la identidad de la pareja con la que cada progenitor focal anidó en cada uno de sus intentos reproductivos ($\chi^2 = 1.079$, $P = 0.064$).

No hubo una relación entre la probabilidad de muerte de la cría menor en nidadas de dos y tres crías y la edad del progenitor focal (Cuadro 1). Sin embargo, la probabilidad de muerte de la cría menor disminuyó al incrementar la edad de la pareja de cada individuo focal, y la magnitud de esta disminución dependió del tamaño de la nidada (Cuadro 1). En nidadas de dos crías, la probabilidad de muerte de la cría menor disminuyó con la edad de la pareja de un 35 a un 20.0%; mientras que en nidadas de tres crías esta probabilidad disminuyó de casi un 80.0% a 0.0% (Figura 1). La probabilidad de muerte de la cría menor en ambos tamaños de nidada fue independiente del sexo de los progenitores (Cuadro 1).

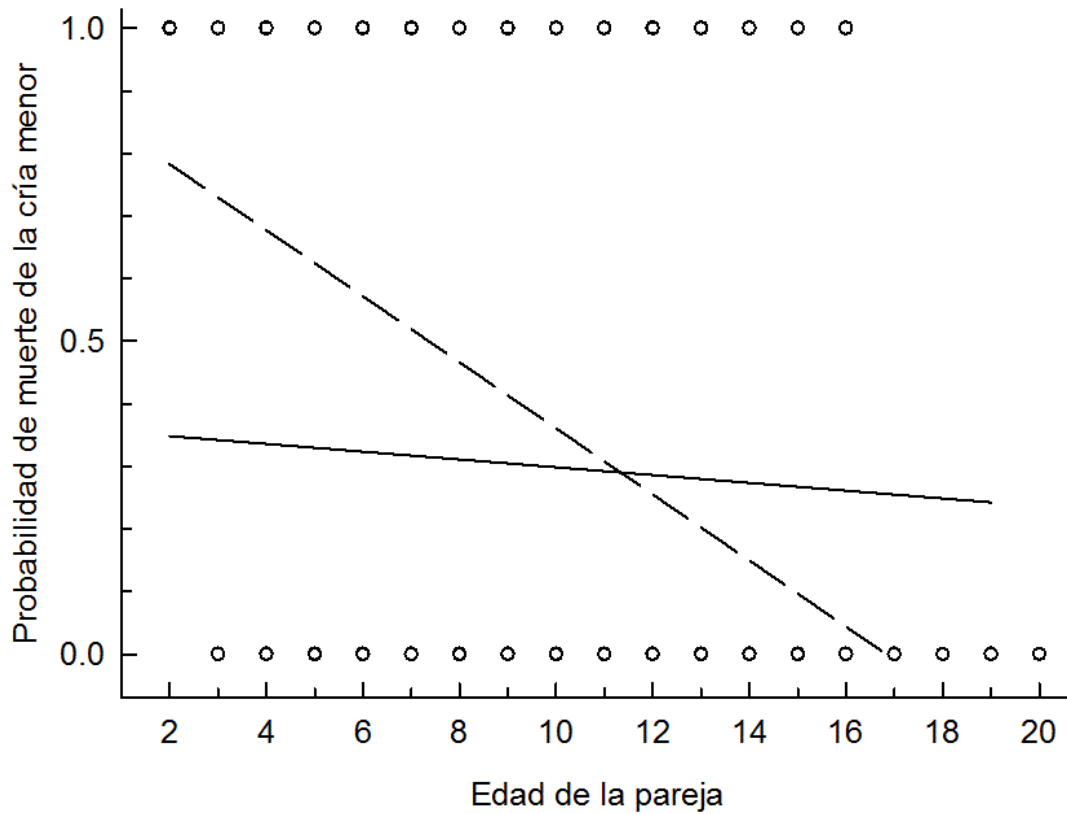


Figura 1. Relación de la edad de la pareja de cada progenitor focal y la probabilidad de muerte de la cría menor en 356 nidadas de dos crías (línea continua) y en 56 nidadas de tres crías (línea discontinua). Las curvas fueron estimadas a partir del modelo final reportado en el cuadro 1. La probabilidad de muerte de las crías menores fue independiente del sexo de los progenitores focales.

Cuadro 1. GLMM con distribución binomial y función *logit*, examinando la relación entre la probabilidad de muerte de la cría menor en nidadas de dos y tres crías y la edad de ambos progenitores. Los valores de χ^2 , de probabilidad (P) y de la pendiente ($\beta \pm EE$) en negritas identifican las variables independientes que fueron retenidas en cada modelo final. La cohorte y la identidad de cada progenitor focal fueron los términos aleatorios retenidos en el modelo.

Variable independiente	χ^2	P	$\beta \pm EE$
Edad del progenitor focal	0.246	0.620	0.020 \pm 0.040
Edad de la pareja	1.791	0.047	1.439 \pm 0.803
Tamaño de nidada	13.834	0.000	1.542 \pm 0.380
Sexo del progenitor focal	0.010	0.921	-0.028 \pm 0.279
Fecha de puesta del primer huevo	13.085	0.000	2.086 \pm 0.577
Éxito de nido anual	85.300	0.000	-1.615 \pm 0.186
Edad del progenitor focal ²	0.247	1.342	0.014 \pm 0.012
Edad de la pareja ²	0.014	0.906	-0.071 \pm 0.585
Edad del progenitor focal \times Edad de la pareja	0.000	1.000	-0.064 \pm 0.056
Edad del progenitor focal \times Tamaño de nidada	1.897	0.168	0.165 \pm 0.118
Edad de la pareja \times Tamaño de nidada	4.009	0.041	-0.646 \pm 0.371
Edad del progenitor focal ² \times Edad de la pareja ²	0.868	0.351	0.003 \pm 0.006
Edad del progenitor focal ² \times Tamaño de nidada	0.000	1.000	0.028 \pm 0.039
Edad de la pareja ² \times Tamaño de nidada	0.231	0.630	0.791 \pm 1.458
Edad del progenitor focal \times Edad de la pareja \times Tamaño de nidada	0.066	0.797	0.017 \pm 0.193
Edad del progenitor focal ² \times Edad de la pareja ² \times Tamaño de nidada	0.059	0.808	-0.005 \pm 0.021

Estudio transversal

Durante la temporada 2008, se registraron anidando 805 parejas de edad conocida, de las cuales 216 y 163 nidadas correspondieron a nidadas de dos y tres crías, respectivamente. La probabilidad de muerte de la cría menor aumentó con el tamaño de nidada y con la fecha de puesta pero no se relacionó con la edad de ninguno de los progenitores (Cuadro 2).

Cuadro 2. GLM con distribución binomial y función *logit*, examinando la relación entre la probabilidad de muerte de la cría menor en nidadas de dos y tres crías y la edad de ambos progenitores. Los valores del cambio en devianza (Δ Dev.), de probabilidad (P) y de la pendiente ($\beta \pm$ e.e.) en negritas identifican cada variable independiente que fue retenida en el modelo final.

Variable independiente	Δ Dev.	P	$\beta \pm$ EE
Edad de la hembra	0.755	0.686	-0.029 \pm 0.044
Edad del macho	0.310	0.578	0.024 \pm 0.043
Tamaño de nidada	37.123	0.000	1.432 \pm 0.272
Fecha de puesta del primer huevo	9.066	0.003	1.914 \pm 0.650
Edad de la hembra ²	1.060	0.303	0.006 \pm 0.008
Edad del macho ²	1.980	0.159	0.012 \pm 0.008
Edad de la hembra \times Edad del macho	0.841	0.359	-0.011 \pm 0.012
Edad de la hembra \times Tamaño de nidada	0.002	0.963	0.004 \pm 0.086
Edad del macho \times Tamaño de nidada	1.315	0.252	0.099 \pm 0.088
Edad de la hembra ² \times Tamaño de nidada	0.274	0.601	0.009 \pm 0.017
Edad del macho ² \times Tamaño de nidada	1.044	0.307	0.019 \pm 0.019
Edad de la hembra ² \times Edad del macho ²	2.693	0.101	-0.000 \pm 0.000
Edad de la hembra \times Edad del macho \times Tamaño de nidada	3.005	0.083	-0.197 \pm 0.119
Edad de la hembra ² \times Edad del macho ² \times Tamaño de nidada	1.836	0.176	-0.000 \pm 0.000

DISCUSIÓN

Inversión terminal

En el estudio longitudinal la probabilidad de muerte de la cría menor en nidadas de dos y tres crías disminuyó al incrementar la edad de la pareja de cada individuo focal, y la magnitud de esta disminución dependió del tamaño de la nidada; este resultado apoya en general la hipótesis de inversión terminal. El efecto de la edad de la pareja fue mayor en nidadas de tres crías que en nidadas de dos crías; aunque se esperaba que la cría menor en nidadas de tres crías tuviera mayor probabilidad de muerte que la cría menor en nidadas de dos crías, ya que su supervivencia hasta el emplumado es aproximadamente 10.0% menor que la de las crías segundas (Drummond *et al.* 2003).

Es posible que el efecto de la edad de la pareja sea mayor sobre las nidadas de tres crías que sobre las nidadas de dos crías debido a un cambio con la edad en la muestra de las parejas. Los costos de producir y mantener nidadas de tres crías podrían ser mayores que los de tener nidadas de dos crías. Las nidadas de tres crías podrían implicar mayores gastos energéticos para la producción de huevos o para el abastecimiento de alimento a la nidada en comparación con las nidadas de dos crías. Posiblemente en el bobo de patas azules los individuos de edades más avanzadas que producen nidadas de tres crías son individuos que han sobrevivido por ser de buena calidad. Por ejemplo, Wilcoxon y colaboradores (2010) sugieren que los machos del azulejo de Florida

(*Aphelocoma coerulescens*) que sobreviven a las edades más avanzadas son individuos de alta calidad que mantienen una buena condición fisiológica.

En el estudio longitudinal no hubo una relación entre la edad del progenitor focal y la probabilidad de muerte de la cría menor en nidadas de dos y tres crías. Este resultado contradice la hipótesis de inversión terminal y pone en duda si la disminución de la probabilidad de muerte de la cría menor en nidadas de dos y tres crías con la edad de la pareja del progenitor focal refleja inversión terminal. Posiblemente la diferencia de los efectos de la edad de ambos progenitores se debe a que las muestras son diferentes entre sí. La muestra de los progenitores focales excluyó individuos que murieron jóvenes por ser de baja calidad o por haber invertido fuertemente en la reproducción a edades tempranas, mientras que la muestra de las parejas de los progenitores focales consideró individuos que pertenecen a diferentes cohortes y que probablemente murieron a diferentes edades.

La ausencia de un efecto de la edad del progenitor focal sobre la probabilidad de muerte de la cría menor en nidadas de dos y tres crías de la muestra longitudinal podría deberse también a diferencias entre cohortes. El éxito reproductivo y el desarrollo temprano de las crías del bobo de patas azules están estrechamente relacionados con condiciones oceanográficas, particularmente El Niño Oscilación Sur (Anderson 1989; Nelson 2005). Además, la condición corporal durante el emplumado y los primeros años de vida del bobo de patas azules afectan la supervivencia y la edad de reclutamiento (edad de la primera

reproducción, de acuerdo con Reed *et al.* 2003). De hecho, Kim *et al.* 2011 reportaron que los individuos de la cohorte 1989 (año con alto éxito de reproducción en la colonia, donde los individuos de esta cohorte enfrentaron efectos de un episodio de El Niño cuando tenían dos años) tuvieron el doble de probabilidad de reclutamiento que los que habían nacido en 1991 (año con bajo éxito reproductivo en la colonia, donde los miembros de la cohorte sufrieron las condiciones de un episodio de El Niño durante sus dos primeros años de vida). Otra posibilidad es que la muestra longitudinal no abarcó suficientes años durante los que se podrían presentar efectos de la senescencia reproductiva (después de los 10 y 11 años de edad en machos y hembras, respectivamente); lo cual podría dificultar encontrar efectos de la edad de los progenitores focales sobre la probabilidad de muerte de la cría menor en nidadas de dos y tres crías.

Por su parte, la edad de machos y hembras en el estudio transversal no se relacionó con la probabilidad de muerte de la cría menor en nidadas de dos y tres crías, resultado que no apoya la hipótesis de inversión terminal. Tanto las edades del progenitor focal en el estudio longitudinal y las edades de hembras y machos en el estudio transversal no se relacionaron con la probabilidad de muerte de la cría menor en nidadas de dos y tres crías. En estos resultados no disminuyó la ocurrencia de reducción facultativa de nidada al incrementar la edad de los padres, lo cual contradice la hipótesis de inversión terminal. Dada esta contradicción, deberíamos de considerar que el resultado positivo para las parejas de la muestra longitudinal podría ser anómalo, y deberse al error de muestreo, ya que la muestra consta de solo 94 individuos.

Sin embargo, estudios previos han demostrado un aparente efecto de inversión terminal en el bobo de patas azules. Velando *et al.* 2006 reportaron que el éxito reproductivo de machos senescentes incrementa al doble cuando se les induce experimentalmente los síntomas de una infección, posiblemente porque estos machos aumentan su cuidado parental cuando ven disminuidas sus expectativas de supervivencia. A pesar de que los resultados del actual estudio no muestran efectos de inversión terminal sobre la probabilidad de muerte de la cría menor en nidadas de dos y tres crías, no se puede descartar la posibilidad de efectos diversos de inversión terminal sobre otras variables. Es posible que a edades más avanzadas las hembras y machos adelanten la fecha de anidación o que aumenten el tiempo dedicado a la defensa territorial o al cuidado postnatal. Además, el porcentaje de masa corporal perdida después del apareamiento y durante la crianza podría aumentar con la edad. Las hembras podrían proporcionar mayor cantidad de carotenoides y andrógenos a los huevos, aumentar el número de intentos reproductivos o el tamaño de puesta.

Adicionalmente, sería interesante realizar análisis de inversión terminal y probabilidad de muerte de las crías que contemplen también las primeras y segundas crías. Si los padres de edades más avanzadas con nidadas de tres crías son individuos que han sobrevivido por su alta calidad, estos podrían producir crías de mayor calidad que los otros padres. Con lo anterior disminuiría no solo la probabilidad de muerte de la tercera cría, sino también la probabilidad de muerte de la primera y segunda cría. O podría ser posible que la probabilidad de muerte de la cría menor disminuya mientras que la de las crías mayores aumenta; por lo

que la cría menor funcionaría como un seguro cuando una de las crías mayores muere o como un reemplazo cuando las crías mayores no son de buena calidad.

Variación entre individuos y entre cohortes

La probabilidad de muerte de la cría menor en nidadas de dos y tres crías varió entre individuos focales, lo que sugiere que la probabilidad de que ocurra reducción facultativa en la nidada podría estar relacionada con las características fisiológicas, morfológicas o conductuales de los padres. Estas diferencias entre individuos pueden deberse a diferencias genéticas o ambientales como la fecha de nacimiento, la calidad del cuidado parental recibido, la ubicación del nido natal en la colonia, entre otros. Si el desarrollo temprano de los padres fue bajo condiciones ambientales favorables, su condición fisiológica al reproducirse será mejor que la de aquellos padres con desarrollo temprano en condiciones desfavorables. Sin embargo, una buena calidad individual es primordial cuando las condiciones durante el desarrollo temprano son desfavorables (Kim *et al.* 2011). Posiblemente la calidad individual de los padres influye en la calidad de las crías, y cuando los padres son de buena calidad, la probabilidad de muerte de la cría menor en nidadas de dos y tres crías es menor si los padres son de baja calidad.

La variación en la probabilidad de muerte de la cría menor en nidadas de dos y tres crías según la cohorte de origen de los progenitores focales sugiere que las condiciones durante el desarrollo temprano del individuo afectan a largo plazo su reproducción. Las cohortes del bobo de patas azules difieren en la masa

corporal de las crías, la probabilidad de reclutamiento, y la edad de la primera anidación (Drummond *et al.* 1986, 2003). Es posible que las condiciones de temperatura, precipitación, densidad poblacional y las fuertes variaciones anuales en la disponibilidad de alimento enfrentadas durante los primeros años de vida de los progenitores focales afecten sus características morfológicas. Por ejemplo, el tamaño corporal o la resistencia para dedicar tiempo a la búsqueda de alimento podría verse reducido en aves que crecieron durante años con condiciones desfavorables. Al mismo tiempo, estos individuos podrían resultar menos atractivos al tener alas de menor tamaño o porque su débil condición para forrajeo es reflejada en un color de patas poco atractivo. Los padres con mayor tamaño corporal o resistencia para forrajeo, o con mayor atractivo sexual podrían ser padres con buena condición fisiológica que podrían sacar adelante a las crías menores.

También es posible que las condiciones del año de anidación determinen la muestra de adultos reproductores. Por ejemplo, en años con condiciones ambientales difíciles, posiblemente solo los individuos con mayor experiencia o aquellos con las mejores condiciones fisiológicas intenten reproducirse (Wilcoxon *et al.* 2010). Así mismo, esta autoselección de padres según las condiciones ambientales podría restringir la calidad genética de las crías en cada año de reproducción. La autoselección generaría diferencias entre la calidad genética de las crías de cada año de nacimiento. Alternativamente, cada año se reproducen individuos con diferentes condiciones fisiológicas, las cuales limitan la inversión en la reproducción. Sin embargo, es posible que las hembras aminoren las

consecuencias de la senescencia reproductiva a través de efectos maternos (Mousseau y Fox 1998). Una forma es mediante la provisión de diferentes cantidades de sustancias presentes en la yema de los embriones, como los carotenoides (Blount *et al.* 2000; Costantini y Moller 2008) y los andrógenos (Gil *et al.*, 2007); y otra forma es mediante el cuidado posnatal provisto a la cría para aminorar o revertir los efectos del decline en la provisión de sustancias en efectos maternos prenatales asociados con el incremento de edad (Beamonte-Barrientos *et al.* 2010).

Fecha de puesta

La sincronización de la reproducción durante cada temporada con variables ambientales como la disponibilidad de presas es un factor que puede determinar el éxito de una nidada, en especial en aves tropicales que se reproducen por temporadas (Oppliger *et al.* 1994). La variación interanual en la dieta podría mediar los efectos negativos de eventos de El Niño sobre la participación en la reproducción, el crecimiento de las crías y el esfuerzo y el éxito reproductivo en la colonia de bobos de Isla Isabel (Ancona *et al.* 2011). Peña-Álvarez (2009) reportó que la supervivencia de las crías de esta ave disminuye conforme es más avanzada su fecha de eclosión. En consistencia con lo anterior, en ambos estudios la probabilidad de muerte de la cría menor en nidadas de dos y tres crías aumentó conforme más avanzada fue la fecha de inicio de la anidación.

Limitaciones del estudio

Wilcoxon *et al.* 2010 encontraron que la cantidad de alimento provisto a la nidada por parte de machos reproductores del azulejo de Florida fue mayor en nidadas de tres o cuatro crías que en nidadas de una o dos crías; pero que al mismo tiempo, la cantidad de alimento que recibía cada cría disminuyó con el tamaño de nidada. En el estudio transversal la probabilidad de muerte de la cría menor en nidadas de dos y tres crías aumentó con el tamaño de nidada, posiblemente porque las nidadas de mayor tamaño implican mayores niveles de inversión parental. En el estudio longitudinal la probabilidad de muerte de la cría menor en nidadas de dos y tres crías se relacionó con el tamaño de nidada y con la edad de la pareja del progenitor focal; posiblemente porque las parejas de los progenitores focales son individuos que han sobrevivido por ser de buena calidad. Esta buena calidad les permitiría tener nidadas de tres crías y abastecer de alimento a toda la nidada y llevar al emplumado a la cría menor.

En mi estudio elegí selectivamente nidadas grandes, donde el tamaño de puesta y el éxito de eclosión también fueron grandes. Es posible que con este sesgo hacia nidadas grandes, la muestra considerara sólo a individuos de mayor calidad que los individuos que tuvieron nidadas pequeñas. La muestra de los padres de ambos estudios, al no ser aleatoria, podría no reflejar resultados que sean válidos para toda la población del bobo de patas azules.

LITERATURA CITADA

- Ackerman, J. T. y Eadie, J. M., 2003. Current versus future reproduction: an experimental test of parental investment decisions using nest desertion by mallards (*Anas platyrhynchos*). *Behavioral Ecology and Sociobiology* **54**: 264 - 273.
- Ancona, S., Sánchez-Colón, S., Rodríguez, C. y Drummond, H., 2011. El Niño in the warm tropics: local sea temperature predicts breeding parameters and growth of blue-footed boobies. *Journal of Animal Ecology* **80**(4): 799 - 808.
- Anderson, D. J. y Ricklefs, R. E., 1992. Food provisioning and brood size in masked and blue-footed boobies (*Sula* spp.) on Isla Española, Galápagos Islands. *Ecology* **73**: 1363 - 1374.
- Anderson, D. J. y Ricklefs, R. E., 1995. Evidence of kin-selected tolerance by nestlings in a siblicidal bird. *Behavioral Ecology and Sociobiology* **37**: 163 - 168.
- Anderson, D. J., 1989. Differential responses of boobies and other seabirds in the Galápagos to the 1986-87 El Niño-Southern Oscillation event. *Marine Ecology Progress Series* **52**: 209 - 216.
- Are Hanssen, S., 2006. Costs of an immune challenge and terminal investment in a long-lived bird. *Ecology* **87**(10): 2440 - 2446.
- Beamonte-Barrientos, R., Velando, A., Drummond, H. y Torres, R., 2010. Senescence of Maternal Effects: Aging Influences Egg Quality and Rearing Capacities of a Long-Lived Bird. *The American naturalist* **175** (4): 469-480.

- Bercovitch, F. B., Loomis, C. P. y Rieches, R. G., 2009. Age-specific changes in reproductive effort and terminal investment in female Nile lechwe. *Journal of Mammalogy* **90**: 40 - 46.
- Blackburn, E.H., 1991. Structure and function of telomeres. *Nature* **350**: 569 - 573.
- Blount, J. D., Houston, D. C. y Moller, A. P., 2000. Why egg yolk is yellow. *Trends in Ecology & Evolution* **15**: 47 - 49.
- Bonneaud, C., Mazuc, J., Chastel, O., Westerdahl, H. y Sorci, G., 2004. Terminal investment induced by immune challenge and fitness traits associated with major histocompatibility complex in the house sparrow. *Evolution* **58**(12): 2823 - 2830.
- Campisi, J., 2005. Senescent cells, tumor suppression, and organismal aging: Good citizens, bad neighbors. *Cell* **120**: 513 - 522.
- Castillo-Álvarez, A. y Chávez-Peón, C., 1983. Ecología Reproductiva e influencia del comportamiento en el control del número de crías en el bobo de patas azules, *Sula nebouxii*, en la Isla Isabel Nay. Tesis de licenciatura, UNAM, Facultad de Ciencias.
- Clutton-Brock, T. H. 1984. Reproductive effort and terminal investment in iteroparous animals. *The American Naturalist* **123**: 212 - 229.
- Costantini, D. y Moller, A. P., 2008. Carotenoids are minor antioxidants for birds. *Functional Ecology* **22**: 367 - 370.
- Cotter, S. C., Ward, R. S. J. y Kilner, R. M., 2011. Age-specific reproductive investment in female burying beetles: independent effects of state and risk of death. *Functional Ecology* **25**: 652 - 660.

- Crawley, M. J., 2005. *Statistics: an introduction using R*. John Wiley and Sons, Chichester.
- Crawley, M. J., 2007. *The R Book*. John Wiley & Sons, Ltd., Chichester.
- Descamps, S., Boutin, S., Berteaux, D., Gaillard, J., 2008. Age-specific variation in survival, reproductive success and offspring quality in red squirrels: evidence of senescence. *Oikos* **117**: 1406 - 1416.
- Drummond, H. y Canales, C., 1998. Dominance between booby nestlings involves winner and loser effects. *Animal Behaviour* **55**: 1669 - 1676.
- Drummond, H. y García-Chavelas., C., 1989. Food shortage influences sibling aggression in the blue-footed booby. *Animal Behaviour* **37**: 806 - 819.
- Drummond, H. y Osorno, J. L., 1992. Training siblings to be submissive losers: dominance between booby nestlings. *Animal Behaviour* **44**: 881 – 893.
- Drummond, H., 2001. A revaluation of the role of food in broodmate aggression. *Animal Behaviour* **61**: 517 - 526.
- Drummond, H., González, E. y Osorno, J. L., 1986. Parent-offspring cooperation in the blue-footed booby (*Sula nebouxi*): social roles in infanticidal brood reduction. *Behavioral Ecology and Sociobiology* **19**: 365 - 372.
- Drummond, H., Osorno, J. L., Torres, R., García-Chavelas, C. y Merchant Larios, H., 1991. Sexual size dimorphism and sibling competition: implications for avian sex ratios. *The American Naturalist* **138**: 623 – 641.
- Drummond, H., Rodríguez, C. y Oro, D., 2011. Natural 'poor start' does not increase mortality over the lifetime. *Proceedings of the Royal Society B* **278**(1723): 3421 -3427.

- Drummond, H., Torres, R. y Krishnan, V. V., 2003. Buffered development: resilience after aggressive subordination in infancy. *The American Naturalist* **161**: 794 - 807.
- Fisher, D. O. y Blomberg, S. P., 2011. Costs of reproduction and terminal investment by females in a semelparous marsupial. *PLoS One* **6**(1): e15226.
- Fisher, R. A., 1930. The genetical theory of natural selection. Oxford: Clarendon Press, New York.
- Forbes, L. S. y Mock, D. G., 1998. Parental optimism and progeny choice: when is screening for offspring quality affordable? *Journal of Theoretical Biology* **192**: 3 - 14.
- Gil, D., Biard, C., Lacroix, A., Spottiswoode, C. N., Saino, N., Puerta, M. y Moller, A. P., 2007. Evolution of yolk androgens in birds: development, coloniality, and sexual dichromatism. *The American Naturalist* **169**: 802 - 819.
- Guerra, M. y Drummond, H., 1995. Reversed sexual size dimorphism and parental care: minimal division of labour in the blue-footed booby. *Behaviour* **132**: 479 - 496.
- Harman, D., 1956. Aging: a theory based on free radical and radiation chemistry. *Journal of Gerontology* **11**(3): 298 - 300.
- Hoffman, C. L., Highmab, J. P., Mass-Rivera, A., Ayala, J. E. y Maestriperia, D., 2010. Terminal investment and senescence in rhesus macaques (*Macaca mulatta*) on Cayo Santiago. *Behavioral Ecology* **21**(5): 972 - 978.
- Isaac, J. y Johnson, C. N., 2005. Terminal reproductive effort in a marsupial. *Biology Letters* **1**: 271 - 275.

- Kim, S-Y, Torres, R., Rodríguez, C. y Drummond, H., 2007. Effects of breeding success, mate fidelity and senescence on breeding dispersal of male and female blue-footed boobies. *Journal of Animal Ecology* **76**: 471 - 479.
- Kim, S-Y, Velando, A., Sorci, G. y Alonso-Álvarez, C., 2010. Genetic correlation between resistance to oxidative stress and reproductive life span in a bird species. *Evolution* **64**: 852 - 857.
- Kim, S-Y, Velando, A., Torres, R. y Drummond, H., 2011. Effects of recruiting age on senescence, lifespan and lifetime reproductive success in a long-lived seabird. *Oecologia* **166**: 615 - 626.
- Kozlowski, J. y Stearns, S. C., 1989. Hypotheses for the production of excess zygotes: models of bet-hedging and selective abortion. *Evolution* **43**: 1369 - 1377.
- Krams, I., Daukste, J., Kivleniece, I., Krama, T., Rantala, M. J., Ramey, G. y Sausa, L., 2011. Female choice reveals terminal investment in male mealworm beetles, *Tenebrio molitor*, after a repeated activation of the immune system. *Journal of Insect Science* **11**(56).
- Lack, D., 1954. The natural regulation of animal numbers. Oxford University Press.
- Littell, R. C., Milliken, G. A., Stroup, W. W. y Wolfinger, R. D., 1996. SAS System for Mixed Models, Cary, NC: SAS Institute Inc.
- Massot, M., Clobert, J., Montes-Poloni, L., Haussy, C., Cubo, J. y Meylan, S., 2011. An integrative study of ageing in a wild population of common lizards. *Functional Ecology* **25**(4): 848 - 858.

- McNamara, J. M., Houston, A. I., Barta, Z., Scheuerlein, A. y Fromhage, L., 2009. Deterioration, death and the evolution of reproductive restraint in late life. *Proceedings of the Royal Society B* **276**: 4061 – 4066.
- Mock, D. W., Drummond, H. y Stinson, C. H., 1990. Avian siblicide. *American Scientist* **78**: 438 - 449.
- Monaghan, P. y Haussmann, M. F., 2006. Telomere dynamics: Linking lifestyle and lifespan? *Trends in Ecology & Evolutionary Biology* **21**(1): 47 - 53.
- Monaghan, P., Charmantier, A., Nussey, D. H. y Ricklefs, R. E., 2008. The evolutionary ecology of senescence. *Functional Ecology* **22**: 371 - 378.
- Mousseau, T. A. y Fox, C. W., 1998. The adaptive significance of maternal effects. *Trends in Ecology & Evolutionary Biology* **13**: 403 - 407.
- Mysterud, A., Solberg, E. J. y Yoccoz, N. G., 2005. Ageing and reproductive effort in male moose under variable levels of intrasexual competition. *Journal of Animal Ecology* **74**: 742 - 754.
- Nelson, J. B., 1978. The sulidae: gannets and boobies. Oxford University Press.
- Nelson, J. B., 2005. Pelicans Cormorants and their relatives. Oxford University Press.
- Nemoto, S. y Finkel, T., 2004. Ageing and the mystery at Arles. *Nature* **429**: 149 - 152.
- Nielsen, M. L. y Holman, L., 2012. Terminal investment in multiple sexual signals: immune-challenged males produce more attractive pheromones. *Functional Ecology* **26**: 20 - 28.

- Nilsson, J. A. y Svensson, E., 1996. The cost of reproduction: a new link between current reproductive effort and future reproductive success. *Proceedings of the Royal Society B* **263**: 711 - 714.
- Oppliger, A., Richner, H. y Christe, P., 1994. Effect of an ectoparasite on lay date, nest site choice, desertion, and hatching success in the great tit (*Parus major*). *Behavioral Ecology* **5**: 130 - 134.
- Osorio-Beristain, M. y Drummond, H., 1998. Non-aggressive mateguarding by the blue-footed booby: a balance of female and male control. *Behavioral Ecology and Sociobiology* **43**: 307 - 315.
- Part, T., Gustafsson, L. y Moreno, J., 1992. "Terminal Investment" and a Sexual Conflict in the Collared Flycatcher (*Ficedula albicollis*). *The American Naturalist* **140**(5): 868 - 882.
- Partridge, L. y Harvey, P. H., 1988. The ecological context of life history evolution. *Science* **241**: 1449 - 1454.
- Peña-Álvarez, B., 2009. Variación de la fecha de puesta del bobo de patas azules. Tesis de Licenciatura. UNAM, Facultad de Ciencias.
- Perez-Staples, D. y Drummond, H., 2005. Tactics, effectiveness and avoidance of mate guarding in the blue-footed booby (*Sula nebouxii*). *Behavioral Ecology and Sociobiology* **59**: 115 – 123.
- Pianka, E. R. y Parker, W. S., 1975. Age-specific reproductive tactics. *The American Naturalist* **109**: 453 - 464.
- R Development Core Team, 2006. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria.

- Reece, S. E., Ali, E., Schneider, P. y Babiker, H. A., 2010. Stress, drugs and the evolution of reproductive restraint in malaria parasites. *Proceedings of the Royal Society B* **277**: 3123 – 3129.
- Reed, E. T., Gauthier, G., Pradel, R., Lebreton, J-D, 2003. Age and environmental conditions affect recruitment in greater snow geese. *Ecology* **84**: 219 -230.
- Reed, T. E., Kruuk, L. E. B., Wanless, S., Frederiksen, M., Cunningham, E. J. A. y Harris, M. P., 2008. Reproductive senescence in a long-lived seabird: rates of decline in late-life performance are associated with varying costs of early reproduction. *The American Naturalist* **171**: 89 - 101.
- Ríos-Jara, E., Pérez-Peña, M., López-Uriarte, E., Enciso-Padilla, I., Robles-Jarero, E. G., Martínez-Zatarain, A., Maciel-Fores, R., Davidova, V., Michel-Morfín, J. E. y López-Rivas, C. E., 2003. Estudio previo justificativo para la declaratoria bajo régimen de protección de la zona marina adyacente al Parque Nacional Isla Isabel, Informe interno. WWF-Programa Golfo de California, México.
- Stearns, S. C., 1989. Tradeoffs in life-history evolution. *Functional Ecology* **3**: 259 - 268.
- Stearns, S. C., 1992. *The Evolution of Life Histories*. Oxford University Press.
- Stinson, C. H., 1977. Growth and behaviour of young Ospreys *Pandionh aliaetus*. *Oikos* **28**: 299 – 303.
- Torres, R. y Drummond, H., 1999. Does large size make daughters of the blue-footed booby more expensive than sons?. *Journal of Animal Ecology* **68**: 1 - 10.

- Valderrábano-Ibarra, C., Brumón, I. y Drummond, H., 2007. Development of a linear dominance hierarchy in nestling birds. *Animal Behaviour* **74**(6): 1705 - 1714.
- van Noordwijk, A.J. y de Jong, G., 1986. Acquisition and allocation of resources: their influence on variation in life history tactics. *The American Naturalist* **128**: 137 - 142.
- Velando, A., Drummond, H. y Torres, R., 2006. Senescent birds redouble reproductive effort when ill: confirmation of the terminal investment. *Proceedings of the Royal Society B* **273**: 1443 - 1448.
- Velando, A., Noguera J. C., Drummond H. y Torres R., 2011 Senescent males carry premutagenic lesions in sperm. *Journal of Evolutionary Biology* **24**: 693 - 697.
- Velando, A., Torres, R. y Alonso-Alvarez, C., 2008. Avoiding bad genes: oxidatively damaged DNA in germ line and mate choice. *Bioessays* **30**: 1212 - 1219.
- Weismann, A., 1891. On Heredity. Clarendon Press, Oxford.
- Wilcoxon, T. E., Boughton, R. K. y Schoech, S. J., 2010. Older can be better: physiological costs of paternal investment in the Florida Scrub-Jay. *Behavioral Ecology and Sociobiology* **64**: 1527 –1535.
- Williams, G. C., 1957. Pleiotropy, natural selection, and the evolution of senescence. *Evolution* **11**: 398 - 411.
- Williams, G. C., 1966. Natural selection, the costs of reproduction, and a refinement of Lack's principle. *The American Naturalist* **100**: 687 - 690.

Yoccoz, N. G., Mysterud, A., Langvatn, R. y Stenseth, N. C., 2002. Age- and density-dependent reproductive effort in male red deer. *Proceedings of the Royal Society B* **269**: 1523 - 1528.