



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO
POSGRADO EN CIENCIAS DEL MAR Y LIMNOLOGÍA
INSTITUTO DE CIENCIAS DEL MAR Y LIMNOLOGÍA, UNIDAD ACADÉMICA
MAZATLÁN
BIOLOGÍA MARINA

DESARROLLO DE HABILIDADES DE BUCEO, CUIDADO PARENTAL Y
TRANSICIÓN A LA INDEPENDENCIA EN EL BOBO DE PATAS AZULES (*SULA*
NEBOUXII), UN AVE MARINA DE VIDA LARGA

T E S I S
QUE PARA OBTENER EL GRADO ACADÉMICO DE:
MAESTRO EN CIENCIAS

PRESENTA:
ALFREDO LEAL SANDOVAL

TUTOR
DR. GUILLERMO JUAN FERNÁNDEZ ACEVES
INSTITUTO DE CIENCIAS DEL MAR Y LIMNOLOGÍA, UNIDAD ACADÉMICA
MAZATLÁN
MIEMBROS DEL COMITÉ TUTOR
DRA. MARÍA DEL CORO ARIZMENDI ARRIAGA
FACULTAD DE ESTUDIOS SUPERIORES IZTACALA, UNAM
DRA. LAURA ROXANA TORRES ÁVILA
INSTITUTO DE ECOLOGÍA, UNAM
DR. ERIC MELLINK BIJTEL
CENTRO DE INVESTIGACIÓN CIENTÍFICA Y DE EDUCACIÓN SUPERIOR DE
ENSENADA
DR. EDUARDO PALACIOS CASTRO
CENTRO DE INVESTIGACIÓN CIENTÍFICA Y DE EDUCACIÓN SUPERIOR DE
ENSENADA, UNIDAD LA PAZ
ASESOR EXTERNO
DR. ALFREDO CASTILLO GUERRERO
CENTRO DE INVESTIGACIÓN EN ALIMENTACIÓN Y DESARROLLO, A.C, UNIDAD
MAZATLÁN

MÉXICO, D. F. NOVIEMBRE 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.

Declaración del autor

El presente trabajo de tesis es el resultado del autor bajo la dirección y supervisión del Dr. Guillermo J. Fernández Aceves. Así mismo, el autor ha dado reconocimiento en el texto a las fuentes de información consultadas.

Se permiten y agradecen citas breves del material contenido en esta tesis sin permiso especial del autor, siempre y cuando se le de el crédito correspondiente. Para la reproducción total o parcial se la tesis con fines académicos se da consentimiento al Posgrado de Ciencias del Mar y Limnología de la U.N.A.M. La divulgación popular de los datos contenidos en esta tesis, deberá dar los créditos correspondientes previa aprobación escrita del manuscrito en cuestión, del director de tesis.

Biol. ALFREDO LEAL SANOVAL

Agradecimientos

A la Universidad Nacional Autónoma de México, por la oferta de posgrados de calidad como el del Instituto de Ciencias del Mar y Limnología.

Al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACyT) por la beca durante mis estudios de maestría.

Al Dr. Guillermo Fernández por la oportunidad, paciencia e interés que combinadas resultan en este documento.

Al Dr. Alfredo Castillo quien se ah desenvuelto como ágil asesor que ha seguido de cerca el desarrollo de esta tesis.

Al comité tutorial y jurado de examen: Dra. María Del Coro Arizmendi Arriaga, Dra. Laura Roxana Torres Ávila, Dr. Eric Mellink Bijtel, Dr. Eduardo Palacios Castro, por sus revisiones y comentarios al documento.

A todos aquellos que estuvieron involucrados en la obtención y procesamiento de estos datos: Eric Mellink, Alfredo Castillo, Aarón Aguilar, Erik Peñaloza, Miguel Prado, Fabiola Cárdenas, Isela Castañeda, Erick González, Miguel Guevara, Ulises Angulo, Carolina González y Marco Antonio Ornelas.

A la familia Leal-Sandoval quienes siguen apoyando mi “transición a la independencia”.

A Priscilla Uriarte por que aún en medio de este viaje llamado tesis, tiene el valor de formar nuestra pequeña familia.

Y a todos aquellos (compañeros/amigos del laboratorio de aves, de otros laboratorios, del posgrado, de la unidad, del MTB, etc.) que durante estos poco más de dos años en

Mazatlán han compartido su espacio y tiempo conmigo.

Dedicatoria

Esta tesis se la dedico a los bobos de patas azules de la Isla El Rancho, Sinaloa. En especial a los pollos/volantones de la temporada 2006, con los cuales intente esbozar como se recorre desde el nido, con las interacciones con sus hermanos, padres y vecinos, alcanzar el primer vuelo y se perfeccionan las técnicas de un depredador para alcanzar la independencia.

Tabla de contenido

ÍNDICE DE FIGURAS	viii
ÍNDICE DE TABLAS	xi
1. INTRODUCCIÓN.....	1
2. ANTECEDENTES	5
3. JUSTIFICACIÓN	10
4. HIPOTESIS	11
5. OBJETIVOS	12
5.1. General.....	12
5.2. Específicos.....	12
6. ÁREA DE ESTUDIO.....	12
7. MÉTODOS	13
7.1. Seguimiento de crías.....	13
7.2. Observaciones de conducta.....	15
7.3. Habilidades de forrajeo	16
7.4. Análisis estadísticos	18
8. RESULTADOS	21
8.1. Efecto del esfuerzo parental en la duración del periodo post-vuelo	21
8.1.1. La masa como indicador de la cantidad de cuidado parental.....	21
8.1.2. Fecha de eclosión como indicador del cuidado parental	25
8.1.3. Presencia de los padres en el nido.....	26
8.1.4. Transición a la independencia	26

8.1.5. Alimento proporcionado por los padres en la etapa de volantón.....	32
8.2. Caracterización del desarrollo de las habilidades de forrajeo.....	34
8.2.1. Viajes de alimentación.....	34
8.2.1. Descripción del forrajeo.....	35
9. DISCUSIÓN.....	45
9.1. Cuidado parental.....	45
9.2. Desarrollo de habilidades de forrajeo.....	51
9.3. Dimorfismo sexual.....	55
10. CONCLUSIONES.....	58
11. RECOMENDACIONES.....	59
12. REFERENCIAS.....	60

ÍNDICE DE FIGURAS

- Figura 1. Localización geográfica de isla El Rancho, Bahía Santa María en el Golfo de California. 13
- Figura 2. Masa máxima alcanzada (previo al primer vuelo: media \pm I.C. 95%) por hembras juveniles de *Sula nebouxii* en función de su orden de eclosión (n= 4 único, 17 mayor y 10 menor) en la nidada, en la isla El Rancho, Sinaloa, temporada reproductiva 2006. Las medias están ajustadas por mínimos cuadrados en función de las medias de dos covariados: fecha de eclosión (13.59) y ulna (209.35). Las barras denotan intervalos de confianza al 95%. 21
- Figura 3. Masa máxima alcanzada por machos juveniles de *Sula nebouxii* en función de su fecha de eclosión, en la isla El Rancho, Sinaloa, temporada reproductiva 2006. La línea indica el ajuste: masa máxima = $-1368.01 + 6.9 \times \text{fecha de eclosión} + 14.71 \times 192.32$ ($r^2 = .38$). 23
- Figura 4. Diferencia de masa (%) entre los periodos pre- y post-vuelo en *Sula nebouxii* juveniles en relación a su fecha de eclosión, en la isla El Rancho, Sinaloa, temporada reproductiva 2006. La línea indica el ajuste: diferencia en masa = $15.04456 - \text{fecha de eclosión} \times 1.42523 + 0.48217 \times 16.48276 + 1.7833$ ($r^2 = .58$). 24
- Figura 5. Edad del primer vuelo en hembras y machos de *Sula nebouxii* en función de la fecha de eclosión, en la isla El Rancho, Sinaloa, temporada reproductiva 2006. Las líneas indican el ajuste (negro hembras, gris machos): edad de vuelo de las hembras: $= 92.93 + 1.28 \times \text{fecha de eclosión}$, edad de vuelo de los machos: $y = 92.93 - 0.25 \times \text{fecha de eclosión}$ ($r^2 = 17$). 25
- Figura 6. Duración del periodo de transición (días después del primer vuelo hasta la última observación en el nido, I.C. 95%) en volantones de *Sula nebouxii* en función de la fecha de eclosión. (Duración del periodo = $23.3 + 0.41 \times \text{fecha de eclosión}$) en la isla El Rancho, Sinaloa, temporada reproductiva 2006 ($r^2 = 0.09$). 27
- Figura 7. Tiempo de presencia en el nido en función de las fecha de eclosión de los volantones de *Sula nebouxii* durante el periodo post-vuelo (% de presencia = $23.4 + (0.58 \times \text{fecha de eclosión}) - (0.37 \times 16.08)$) en la isla El Rancho, Sinaloa, temporada reproductiva 2006 ($r^2 = 0.09$). 28
- Figura 8. Tiempo de presencia en el nido en función de los días desde el primer vuelo en volantones de *Sula nebouxii* durante el periodo post-vuelo (% de

presencia = $23.40 + (0.37 \cdot \text{días desde el primer vuelo}) - (0.58 \cdot 14.58)$ en la isla El Rancho, Sinaloa, temporada reproductiva 2006 ($r^2 = 0.09$)..... 29

Figura 9. Proporción del tiempo (media \pm I.C. 95%) que los volantones de *Sula nebouxii* en función del orden de eclosión dedicaron a pedir alimento a sus padres por sesión de observación en el nido en la isla El Rancho, Sinaloa, temporada reproductiva 2006. Las medias están ajustadas por mínimos cuadrados en función de las medias de dos covariados: fecha de eclosión (15.95) y tiempo del volantón en el nido (233.54). Las barras denotan intervalos de confianza al 95%. 30

Figura 10. Porcentaje del tiempo dedicado a la petición de alimento por parte de los volantones de *Sula nebouxii* en función de la fecha de eclosión en la isla El Rancho, Sinaloa, temporada reproductiva 2006. La línea indica el ajuste lineal: porcentaje del tiempo = $0.13 + 0.03 \times \text{fecha de eclosión}$ ($r^2 = 0.33$). 31

Figura 11. Porcentaje del tiempo (media \pm I.C. 95%) que los volantones de *Sula nebouxii* según su orden de eclosión, dedicaron a pedir alimento a sus padres en el nido en la isla El Rancho, Sinaloa, temporada reproductiva 2006. Las medias están ajustadas por mínimos cuadrados en función de las medias de un covariado: fecha de eclosión (15.95). Las barras denotan intervalos de confianza al 95%. 32

Figura 12. Duración de los viajes de alimentación (media \pm I.C. 95) de los volantones de *Sula nebouxii* en función de los días transcurridos desde el primer vuelo en la isla El Rancho, Sinaloa, temporada reproductiva 2006. Las medias están ajustadas por mínimos cuadrados en función de las medias de dos covariados: fecha de eclosión (14.27) y los días desde el primer vuelo (16.66). Las barras denotan intervalos de confianza al 95%. La línea indica el ajuste lineal: duración de los viajes = $8.14 + (0.08 \cdot \text{días desde el primer vuelo}) - 0.07 \cdot 16.08$ ($r^2 = 0.08$)..... 35

Figura 13. Duración de los viajes de alimentación (media \pm I.C. 95) de los volantones de *Sula nebouxii* en función de la fecha de eclosión, en la isla El Rancho, Sinaloa, temporada reproductiva 2006. Las medias están ajustadas por mínimos cuadrados en función de las medias de dos covariados: fecha de eclosión (14.27) y los días desde el primer vuelo (16.66). Las barras denotan intervalos de confianza al 95%. La línea indica el ajuste lineal: duración de los viajes = $8.14 + (0.08 \cdot 16.08) - 0.07 \cdot \text{fecha de eclosión}$ ($r^2 = 0.08$). 36

Figura 14. Número de viajes de alimentación realizados por los volantones de *Sula nebouxii* en función de los días transcurridos desde el primer vuelo en la

isla El Rancho, Sinaloa, temporada reproductiva 2006 (La línea indica el ajuste: número de viajes por día = $1.75 - 0.015 \times \text{días desde el primer vuelo}$ ($r^2 = 0.09$). Las barras representan la media (\pm ES) de valores agrupados en intervalos de cinco días después del primer vuelo y solo una ayuda visual en la explicación del modelo. 37

Figura 15. Número de viajes de alimentación realizados por día (media \pm I.C. 95%) de los volantones de *Sula nebouxii* con relación al orden de eclosión en el nido, en la isla El Rancho, Sinaloa, temporada reproductiva 2006. Las medias están ajustadas por mínimos cuadrados en función de un covariado: los días de vuelo (16.59). Las barras denotan intervalos de confianza al 95%. 38

Figura 16. Duración máxima de los buceos realizados por volantones *Sula nebouxii* en relación a los días transcurridos desde el primer vuelo en la isla El Rancho, Sinaloa, temporada reproductiva 2006. La línea indica el ajuste: duración máxima = $3.31 + \text{días desde el primer vuelo} \times 0.17$ ($r^2 = .18$). 39

Figura 17. Profundidad máxima (metros dentro de la columna de agua) alcanzada en los buceos de los volantones de *Sula nebouxii* en relación a los días desde el primer vuelo, en la isla El Rancho, Sinaloa, temporada reproductiva 2006. La línea indica el ajuste: profundidad máxima = $0.73 + \text{días desde el primer vuelo} \times 0.09$ ($r^2 = .70$). 40

Figura 18. Profundidad promedio alcanzada en los buceos de los volantones de *S. nebouxii* en relación a los días desde el primer vuelo, en la isla El Rancho, Sinaloa, temporada reproductiva 2006. La línea indica el ajuste: Profundidad promedio = $0.38 + \text{días desde el primer vuelo} \times 0.03$ ($r^2 = .74$). 41

Figura 19. Forma de los buceos realizados por volantones *Sula nebouxii* con relación a los días transcurridos desde el primer vuelo en la isla El Rancho, Sinaloa, temporada reproductiva 2006. Se muestra la media y error estándar. . 42

Figura 20. Proporción de los buceos realizados en serie (negro) y solitario (gris) por volantones *Sula nebouxii* con relación a los días transcurridos desde el primer vuelo en la isla El Rancho, Sinaloa, temporada reproductiva 2006. La línea indica el ajuste: Buceos en serie = $0.67 - \text{días desde el primer vuelo} \times 0.003 + 0.0001 \times 1700.47$ ($r^2 = 0.48$). Buceos en solitario = $0.3321 + \text{días desde el primer vuelo} \times 0.003 - 0.0001 \times 1700.47$ ($r^2 = 0.48$). 43

ÍNDICE DE TABLAS

Tabla I. Resultado de las pruebas estadísticas de tiempo de atención de hembras y machos en el nido (F1, 89 y F1, 91 , respectivamente, salvo en las pruebas de orden de eclosión, donde F2, 89 y F2, 91).26

Tabla II. Síntesis de los resultados del cuidado parental durante la etapa de transición a la independencia en volantones de *Sula nebouxii* en la isla El Rancho, Sinaloa en la temporada reproductiva 2006. Se muestran los valores significativos (P), no significativo (N/S) y no incluido en el análisis (N/A).....33

Tabla III. Síntesis de los resultados de la adquisición de habilidades de forrajeo durante la etapa de transición a la independencia en volantones de *Sula nebouxii* en la isla El Rancho, Sinaloa en la temporada reproductiva 2006. Se muestran los valores significativos (P), no significativo (N/S) y no incluido en el análisis (N/A).44

Resumen

En la transición a la independencia se expone uno de los puntos críticos del conflicto padre-hijo: el nivel óptimo de cuidado parental. Existe incertidumbre sobre el efecto que los padres o los hijos tienen en la duración de la transición. En este trabajo se estudió como los componentes del cuidado parental (fecha de eclosión y orden de eclosión) y el dimorfismo en talla afectaron la transición a la independencia y la adquisición de las habilidades de forrajeo en volantones del bobo de patas azules (*Sula nebouxii*). En la temporada 2006 se visitó la colonia reproductiva en la Isla El Rancho, Bahía Santa María, Sinaloa, México. Se registró la edad del primer vuelo, la duración del cuidado parental, presencia en el nido después del primer vuelo y la solicitud de alimento de los volantones durante su transición a la independencia. Además, se caracterizó el comportamiento de los volantones durante los viajes de alimentación, considerando el sexo del individuo, el cuidado parental durante su crecimiento y en la etapa pos vuelo. En general, los pollos que eclosionaron temprano perdieron menos masa corporal entre la masa máxima y el primer vuelo, comenzaron a volar a menor edad, tuvieron un período de cuidado más corto después del primer vuelo y lograron ser independientes antes que aquellos que eclosionaron más tarde. El proceso de adquisición de las habilidades de forrajeo fue gradual. Los días transcurridos desde el primer vuelo se relacionaron con las habilidades de buceo. El cuidado parental se relacionó con la duración de los viajes y número de viajes por día. Además las diferencias relacionadas al sexo afectaron la masa corporal de los pollos. Los machos que eclosionaron más temprano alcanzaron una masa corporal mayor que aquellos que nacieron después. En hembras, las hermanas menores fueron más pesadas que las mayores. En la adquisición de habilidades de forrajeo, con el mismo número de días de vuelo, los machos realizaron más series de alimentación y alcanzaron una profundidad media de buceo mayor que las hembras. En conclusión, los padres que ofrecen más cuidado previo al vuelo, producen volantones que logran la independencia más rápido y por lo tanto tienen periodos de cuidado parental pos vuelo más cortos. Es posible que esto se deba a que estos pollos tengan una mayor madurez motriz y fisiológica, con la cual al convertirse en volantones enfoquen su energía en el desarrollo de las habilidades de vuelo y forrajeo. El dimorfismo sexual inverso influyó ambos procesos, los machos, al ser más ligeros y pequeños, volaron antes y perfeccionaron las habilidades de forrajeo más pronto que las hembras. En la transición a la independencia de los bobos de patas azules, los volantones que recibieron menos cuidado parental previo al vuelo, extienden el cuidado pos vuelo sin que esto implique una ventaja para alcanzar su independencia.

Abstract

The transition to independence exposes one of the critical points of parent-offspring conflict: the optimal level of parental care. There is uncertainty about the effect that parents or offspring have in the length of this transition. In this work, I studied how components of parental care (hatching date and hatching order) and sexual dimorphism affected the transition to independence and the acquisition of foraging skills in blue-footed booby (*Sula nebouxii*) fledglings. In 2006 season, I visited the breeding colony on Isla El Rancho, Santa Maria Bay, Sinaloa, Mexico. I recorded the age of first flight, duration of parental care, time in the nest after first flight, and requests for food by fledgling during their transition to independence. Also, I characterized the behavior of fledglings during foraging trips. The sex of individual, parental care during growth and post-flight stage were considered as factors. In general, early hatched chicks lost less body mass between the time of their maximum mass and their first flight, started flying at a younger age, had a shorter period of care after their first flight, and achieved independence before those that hatched later. The process of acquiring foraging skills was gradual. The days elapsed since the first flight were correlated to diving skills. The parental care was related to travel duration and number of travels per day. Furthermore, body mass of chicks differed by sex. Males that hatched earlier were heavier than those that hatched later. In females, the younger siblings were heavier than older siblings. In the acquisition of foraging skills, with the same number of flying days, males performed more foraging sequences and achieved an average depth of diving greater than females. In conclusion, parents that offered more care before the first flight produced fledglings that achieved independence faster and therefore had periods of parental care shorter after first flight. Chicks with greater motor and physiological maturity at first flight may be able to focus more of their energy on acquiring flight and foraging skills. Reverse sexual dimorphism appeared in the transition to independence and acquisition of foraging skills. Males, being lighter and smaller, flew before and perfected foraging skills earlier than females. In blue-footed boobies transition to independence, fledglings that received less parental care prior to flight extended post flight care without an implied advantage for achieving independence.

1. INTRODUCCIÓN

Muchos estudios han examinado diferentes aspectos del conflicto padre-hijo en la etapa de crianza desde perspectivas teóricas y experimentales (Ferrer 1992, Bustamante 1994b, Verhulst and Hut 1996, Mock and Parker 1997). Sin embargo, después de que se postuló que el conflicto padres-hijo puede ocurrir en el periodo post-vuelo, se desconocen los mecanismos lo afectan durante este periodo (Vergara *et al.* 2010). El cuidado parental es considerado un rasgo adaptativo para maximizar la adecuación biológica de los padres (Gruebler y Naef-Daenzer 2008) y la mayoría de las cuantificaciones de sus beneficios en aves altriciales está restringida al periodo pre-vuelo. En la mayoría de los casos se ha ignorado el periodo post-vuelo, el cuál es parte importante de las estrategias reproductivas e historias de vida de las aves (Weatherhead y McRae 1990, Wheelwright *et al.* 2003, Gruebler y Naef-Daenzer 2010).

De acuerdo con la teoría del conflicto padre-hijo (Trivers 1974), las crías serán seleccionadas para prolongar el periodo de cuidado parental, aunque los padres serán seleccionados para detener su inversión en su descendencia actual una vez que el costo del cuidado sobrepase los beneficios obtenidos en términos del éxito reproductivo de por vida. Como parte del cuidado parental, la duración del cuidado de las crías post-vuelo puede estar influenciada por rasgos de la historia de vida, latitud de la reproducción, con las especies tropicales y templadas del hemisferio sur proveyendo un cuidado más extensivo que las especies templadas del hemisferio norte (Ricklefs 1969; Rowley y Russell,

1991), la dieta y los intereses antagónicos entre la descendencia y los padres (Langen 2000). En muchas especies, los jóvenes son independientes tan pronto como dejan el nido, en otras especies hay un periodo largo en el que dependen del cuidado parental post-vuelo (Burger 1980, Arroyo *et al.* 2002, Mularda y Danchina 2008). En especies altriciales los padres disminuyen su comportamiento de alimentación progresivamente y dejan de cuidar a sus crías cuando los volantones son capaces de alimentarse independientemente o las crías alcanzan el umbral crítico de masa y/o talla (Vergara *et al.* 2010). A la fecha, se desconocen los factores que regulan la duración del cuidado de las crías en la etapas de transición a la independencia (Yoda *et al.* 2004, Mularda y Danchina 2008).

No se sabe sí en algunos miembros de las familias Diomedidae y Pheathontidae, en todos los miembros de Stercorariidae, Anhingidae, Rynchopidae y Pelecanidae, la duración del cuidado parental post-vuelo se extiende más allá de un mes (de unos pocos días a casi un mes, Burger 1980). El cuidado parental post-vuelo por periodos extensos, de un mes a varios meses, ocurre en miembros de las familias Sulidae, Fregatidae, Laridae y Phalacrocoracidae (Snow 1960, Nelson 1970, Diamond 1973, Haycock y Threlfall 1975, Burger 1980).

En especies de aves altriciales la duración del periodo de dependencia post-volantón se define como el periodo desde el primer vuelo hasta que las aves jóvenes se independizan de sus padres (Arroyo *et al.* 2002). Las aves altriciales pueden ajustar la energía designada a la nidada en el periodo pre-

vuelo variando la talla, calidad de la puesta y modificando la intensidad del cuidado parental (Clutton-Brock 1991, Stearns 1992, Webb *et al.* 2002). En algunas especies las hembras sincronizan las demandas de energía de la producción y alimentación de las crías con el periodo de condiciones ambientales más favorables retrasando o adelantando la fenología de anidación (i.e. puesta - fecha de eclosión) cada año (Lack 1968, van Noordwijk *et al.* 1995).

Los padres tienen oportunidades limitadas para variar la duración del periodo reproductivo antes de que la nidada emplume. Generalmente, los ajustes en el tiempo dedicado a un intento reproductivo operan después del emplumado cuando los padres pueden variar la duración total del cuidado hasta la separación familiar (Gruebler y Naef-Daenzer 2008). Por lo tanto, el periodo post-vuelo juega una parte importante en la historia de vida de aves altriciales (Guo *et al.* 2010).

La diferencia entre sexos en talla está presente en varios grupos de animales. En particular, en aves marinas el dimorfismo de talla inverso (hembras más grandes que los machos) se presenta en los skúas (*Catharacta* y *Stercorarius* spp.), pájaros bobos (*Sula* spp.) y fragatas (*Fregata* spp.) (Catry *et al.* 1999). Para explicar la evolución de este atributo se han propuesto tres mecanismos: selección sexual, competencia entre sexos por alimento que conlleva a una separación de nichos y diferencias entre sexos en el papel reproductivo (Hedrick y Temeles 1989). En el grupo de las aves marinas aún se debaten las causas del dimorfismo de talla inverso (Schreiber y Schreiber 1988, Fairbairn y Shine 1993, Croxall 1995, Guerra y Drummond 1995, Serrano-

Meneses y Szekély 2006). Se espera que para los volantones de *Sula nebouxii* el dimorfismo tendrá un efecto en la adquisición de habilidades de forrajeo. Los machos adquieren en menor tiempo la coordinación motriz (Drummond *et al.* 1991) y las capacidades aerodinámicas requeridas para movilizar su masa corporal en el aire (Guillemette y Ouellet 2005), mientras que en las hembras la energía adquirida se canaliza principalmente en crecimiento (Torres y Drummond 1999a). Por lo tanto, las hembras pueden tener un proceso de transición a la independencia más lento que los machos, derivado de los costos energéticos de mover mayor cantidad de masa.

En este estudio se plantea conocer si algunos componentes del cuidado parental y el dimorfismo sexual tienen efecto en la adquisición de las habilidades de forrajeo y la transición a la independencia en volantones de una colonia de bobo de patas azules (*Sula nebouxii*), buscando determinar los factores que regulan la duración del periodo de transición a la independencia. Por lo anterior se midió el tiempo que tardaron los pollos en alcanzar la edad de vuelo, la duración del cuidado parental post-vuelo y se caracterizó el comportamiento durante los viajes de alimentación de los volantones. Se consideró el sexo del individuo y el cuidado parental durante su crecimiento y en la etapa post-vuelo como factores que afectaron el desarrollo de las habilidades de alimentación.

2. ANTECEDENTES

El bobo de patas azules (*Sula nebouxii*) es miembro de la familia *Sulidae* (Chesser *et al.* 2010). Es un ave marina iterópara de vida larga (Nelson 1978, Beamonte-Barrientos *et al.* 2010), monógama social (Nelson 1978, Osorio-Beristain y Drummond 1993), con dimorfismo sexual de talla inverso, las hembras son más pesadas (ca. 30–32%) y más grandes en tamaño (ca. 5–10%) que los machos (Nelson 1978, Guerra y Drummond 1995, Zavalaga *et al.* 2007). Esta especie anida en colonias en islas de latitudes tropicales a lo largo del margen oriental del Océano Pacífico, incluyendo el Golfo de California, Ecuador, norte de Perú y en las Galápagos (Nelson 1978, AOU 1983). Los individuos adultos del bobo de patas azules tienen un rango de forrajeo de aproximadamente 30 km durante la época reproductiva (Anderson y Ricklefs 1992, Weimerskirch *et al.* 2009). Tanto machos como hembras realizan buceos cortos después de caídas en picada para capturar sardinas anchovetas y otros peces (Nelson 1978). Los bobos de patas azules son capaces de explotar aguas someras (<4 m) cercanas a la costa (Nelson 1978, Duffy 1987) donde bucean por periodos cortos, ± 4 s (Zavalaga 2007, Weimerskirch *et al.* 2010, Castillo-Guerrero y Mellink 2011), ocasionalmente pueden perseguir peces a profundidades mayores, > 20 m (Zavalaga *et al.* 2007). La especie exhibe una alta adaptabilidad al buceo y maniobrabilidad subacuática, con un cuerpo extremadamente cilíndrico y músculos de las patas bien desarrollados para respaldar el buceo profundo (Kuroda 2007).

Generalmente los machos obtienen y defienden territorios de anidación (promedio de superficie: 7.6 m²), y las hembras se acercan para elegir una pareja (Nelson 1978, Stamps *et al.* 2002, Drummond *et al.* 2010). El tamaño de puesta promedio es de dos huevos (1-4) (Nelson 1978, Drummond *et al.* 1986). Ambos padres comparten la incubación y defienden el nido activamente (Osorio-Beristain y Drummond 1998, Tershy y Croll 2000, Castillo-Guerrero y Mellink 2011). Los huevos eclosionan con una diferencia promedio de 4 días (Drummond *et al.* 1991, Osorno y Drummond 1995, Montes-Medina *et al.* 2009). Por lo que se establece una dominancia social (orden de eclosión), donde el pollo que eclosiona primero regula el acceso al alimento y domina al pollo menor mediante agresiones (Drummond y García-Chabelas, 1989). Los pollos de ambos sexos al nacer tienen tamaño y masa similar, pero las hembras crecen más rápido que los machos (Torres y Drummond 1999a, Drummond *et al.* 1991).

Esta especie cría de 1 a 3 pollos de acuerdo con las condiciones ecológicas (Ancona *et al.* 2011). Machos y hembras comparten los 45 días de incubación y el periodo de cría de cuatro meses (Guerra y Drummond 1995, Torres y Drummond 1999a, Drummond *et al.* 2003, Velando *et al.* 2010). Ambos padres alimentan a los pollos con regurgitados de peces enteros o predigeridos (Drummond *et al.* 1986). El periodo de dependencia post-vuelo se desarrolla en dos fases: En la primera, los volantones son completamente dependientes de los padres para alimentarse, y en la segunda se alimentan por si mismos pero aun obtienen la mayor parte de su alimento de los padres (Langen 2000, Ridley y Raihani 2007). Durante este periodo los jóvenes desarrollan habilidades para

alimentarse y completan su crecimiento (Weathers y Sullivan 1989), el cual puede determinar su adecuación futura (Gruebler y Naef-Daenzer 2008). La progenie se considera independiente de sus padres cuando ha pasado por las siguientes etapas en su desarrollo individual: alcanzar la asíntota de la masa como pollo, estar completamente emplumado, realizar su primer vuelo, realizar vuelos sostenidos, abandonar el nido, encontrar comida y eventualmente obtener todo su alimento por si mismos (Burger 1980).

Se espera que los padres de alta calidad inviertan mayor energía en el cuidado parental (Clutton-Brock 1991) y que las crías serán seleccionadas para prolongar el periodo de cuidado parental, lo cual incrementa la duración del periodo de dependencia post-vuelo (PFDP por sus siglas en inglés, Vergara *et al.* 2010). La duración del PFDP puede ser influenciado por las decisiones de las crías (Trivers 1974). Los volantones se beneficiaran de ser dependientes de sus padres lo más posible, cuando el cuidado es adecuado (Arroyo *et al.* 2002), ya que deben pesar lo suficiente cuando abandone la colonia para sobrevivir el periodo crítico de adaptación al ambiente marino (Burger 1980). El cuidado parental prolongado puede incrementar la supervivencia de los jóvenes después de alcanzar la independencia y favorecer la adquisición de habilidades en el forrajeo (Gruebler y Naef-Daenzer 2010). Además, estos volantones tendrían la oportunidad de interactuar con otros individuos para intentar alimentarse y practicar otras habilidades (i. e. pelear), que puede afectar la probabilidad de dispersión exitosa (Ridley y Raihani 2007). La rapidez con que los jóvenes adquieren las habilidades de forrajeo tiene implicaciones para la evolución de las

historias de vida de las aves (Wheelwright y Templeton 2003). El tiempo y nivel de dependencia al cuidado parental por parte de las crías puede aumentar los costos reproductivos (i.e. retraso de la próxima nidada y/o la propia sobrevivencia) y disminuir las tasas de reproducción en los adultos (Weathers y Sullivan 1991, Langen 2000).

La habilidad de los volantones para competir por recursos durante el periodo de dependencia post-vuelo puede influenciar la duración del PFDP (Vergara *et al.* 2010). Una de las hipótesis prevalecientes es que los jóvenes adquieren las habilidades de locomoción y alimentación adecuadas para sobrevivir durante este periodo (Ashmole y Tovar 1968, Heinsohn 1991). Para probar estas hipótesis, es importante estudiar de manera precisa el comportamiento de los jóvenes después del primer vuelo (Yoda *et al.* 2004).

Pocos estudios han examinado el cuidado parental en aves después de que las crías alcanzan la edad de vuelo. Burger (1980) hizo una revisión del cuidado parental post-vuelo en 13 familias de aves marinas y para 11 de ellas menciona alguna forma de cuidado parental después de la edad de vuelo. Subsecuentemente se le ha dado poca atención a este tópico debido a las dificultades logísticas para su estudio. Casi 30 años después del trabajo de Burger (1980) se han realizado solo algunos estudios sobre cuidado parental post-vuelo. Recientemente se documentó un periodo de cuidado parental post-vuelo en el bobo de patas azules (*Sula nebouxii*) puede durar de entre 25 hasta casi 50 días (Torres y Drummond 1999a, Castillo-Guerrero y Mellink 2006). Yoda y colaboradores (2007) criaron dos jóvenes de bobo café (*Sula leucogaster*)

hasta los 96 y 214 días después del primer vuelo, similar a lo observado en aves silvestres (Kohn 2000). Guo y colaboradores (2010) determinaron que el cuidado se extiende 118 días después del primer vuelo en el bobo de patas rojas (*Sula sula*), similar a lo descrito en trabajos previos (Nelson 1969, Diamond 1974).

En algunas especies de aves marinas de vida larga la proporción de sexos de los volantones está relacionada con las condiciones ambientales (Genovart *et al.* 2003). La condición maternal tiene un efecto mayor en la adecuación de hijas que de los hijos (Velandó 2002). Los efectos del sexo y especialmente de la edad son fuertes en organismos de vida larga, ya que estos son vulnerables a las fluctuaciones climáticas mientras adquieren experiencia (Oro *et al.* 2010). La supervivencia de los inmaduros es más baja que la de los adultos debido a su inexperiencia, poca habilidad de forrajeo y gran vulnerabilidad a la variabilidad climática (Jones *et al.* 2007, Votier *et al.* 2008).

El estudio de aves que recién vuelan puede ayudar a elucidar el proceso de aprendizaje (Castillo-Guerrero y Mellink 2006). Sin embargo, una vez que los pollos empluman, es difícil seguirlos y observar las interacciones con sus padres (Wheelwright y Templeton 2003) y los datos actuales son aún pocos para un análisis a gran escala (Cockburn 2006). En este sentido, recientemente Castillo-Guerrero y Mellink (2006) encontraron que los volantones de bobos patas azules bucean desde el primer día de vuelo y en 15 días alcanzan profundidades similares a las de los adultos. Además no encontró diferencias entre sexos en la profundidad máxima de buceo. Los volantones de bobo café necesitan mejorar

sus habilidades de vuelo antes que las de buceo durante el periodo de cuidado post-vuelo, pues el no lograr la eficiencia de vuelo puede reducir su supervivencia de una vez independientes (Yoda *et al.* 2007). En contraste, los volantones de bobo patas rojas son capaces de capturar suficientes presas en el periodo diurno (13 horas) y así cubrir su requerimiento basal durante la última semana antes de la independencia (Guo *et al.* 2010). Las diferencias entre sexos, los efectos del cuidado parental pre-vuelo y cuantificación del éxito de forrajeo durante el periodo post-vuelo a la independencia aún siguen sin evaluarse.

3. JUSTIFICACIÓN

Se ha sugerido que en aves marinas la duración del cuidado parental depende de la adquisición de habilidades de forrajeo por parte de los volantones, propiciando un conflicto entre padres y descendencia. Si bien se conocen algunos pormenores de ello durante la etapa previa al vuelo, se dispone de poca información de la variación inter e intra-específica en el cuidado post-vuelo en este grupo de aves. Consecuentemente, las causas de esta variación y las implicaciones en el desarrollo de las crías en el corto plazo y su adecuación biológica a largo plazo siguen sin esclarecerse (Ridley y Raihani 2007). Probablemente el conflicto de intereses entre padres y progenie aumente durante el periodo de post-vuelo, aunque se ha dado relativamente poca atención a esta etapa comparada con el periodo de anidación (Arroyo *et al.* 2002).

Aunque no esta claro cual es la importancia del cuidado post-vuelo, determinar que tanto invierten los padres en su descendencia es esencial para entender la evolución de las historias de vida (Wheelwright y Templeton 2003). Esta etapa de cuidado parental puede ser importante para alcanzar la independencia y sobrevivir (Grüebler y Naef-Daenzer 2008, Guo *et al.* 2010). Dada la falta de datos del cuidado parental post-vuelo, los investigadores han tenido que estimar el cuidado parental total en los hijos contra hijas, usando aproximaciones como son la talla relativa de las crías macho y hembra al emplumar (Dijkstra *et al.* 1998, Torres y Drummond 1999a). Incluso se sabe menos de la posible diferencias intersexuales en la adquisición de habilidades de forrajeo (Wheelwright *et al.* 2003).

4. HIPOTESIS

- El cuidado parental determina la duración del periodo de transición a la independencia. Será más prolongado en volantones con más cuidado parental que en aquellos con menor cuidado parental.
- Las habilidades de forrajeo se desarrollan gradualmente durante la etapa de transición a la independencia.
- El dimorfismo sexual tendrá un efecto en la adquisición de habilidades de forrajeo. Dado que los machos son más pequeños que las hembras, se esperaría que estos adquieran coordinación motriz

primero y desarrollen sus habilidades de forrajeo primero que las hembras.

5. OBJETIVOS

5.1. General

Caracterizar la masa durante el cuidado parental pre (<90 días) y post-vuelo (>90 días) y, el desarrollo de las habilidades de forrajeo en volantones del bobo de patas azules (*Sula nebouxii*) considerando el orden de eclosión en la nidada y la fecha de eclosión.

5.2. Específicos

-Determinar el efecto del esfuerzo parental (la masa, orden de eclosión y fecha de eclosión) pre (<90 días) y post-vuelo (>90 días) afecta la duración del periodo de cuidado post-vuelo.

- Caracterizar el desarrollo de habilidades de forrajeo de los volantones.

- Comparar si hay diferencias entre sexos de los volantones en la adquisición de habilidades de forrajeo.

6. ÁREA DE ESTUDIO

El trabajo de campo se realizó en la Isla El Rancho (ER, 25°10'N, 108°23'W; Fig.1), una isla arenosa de 200 hectáreas, rodeado de aguas someras en la boca norte de Bahía Santa María - La Reforma, en la parte centro-sur del Golfo

de California, en el estado de Sinaloa, México. En la parte norte de la isla existe un área de dunas de hasta 4m de altitud que rodean un área plana, de menos de una hectárea de superficie. Este sitio alberga una la colonia de bobos patas azules de entre 500 y 1200 parejas, con una densidad máxima de 0.6 nidos/m² en su centro.

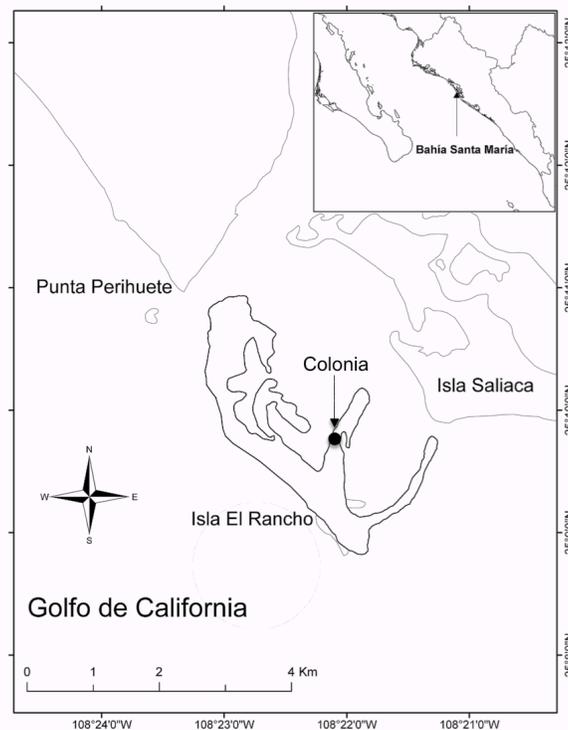


Figura 1. Localización geográfica de isla El Rancho, Bahía Santa María en el Golfo de California.

7. MÉTODOS

7.1. Seguimiento de crías

El trabajo de campo se realizó durante la temporada reproductiva (enero-junio) de 2006. Se visitó la isla 12 ocasiones por periodos de 5 días. Se marcaron 100

nidos con banderolas numeradas que permitieron su monitoreo a lo largo de la temporada. Se marcaron individualmente 177 adultos (85 parejas y 7 individuos donde no se pudo marcar a ambos) y 176 pollos con bandas temporales plásticas de colores en los tarsos, a cada individuo se le asignó una combinación única de colores, con un máximo de dos bandas en cada pata. Usamos cintillos plásticos comerciales, colocados con 3 mm de espacio entre el cintillo y la piel, permitiendo el recorrido a lo largo del tarso para minimizar el riesgo de daño a los individuos (menos del 1% de los 300 adultos marcados entre 2004 y 2006 han requerido su remoción). Se registró el número de huevos puestos en cada nido, su fecha de puesta, el número de crías que eclosionaron y el número de pollos que alcanzaron la edad de vuelo. Para determinar el orden de puesta y saber si hubo pérdida de huevos (depredación), los huevos se marcaron con un plumón de tinta indeleble. Durante cada visita medimos y pesamos todos los pollos marcados y revisamos diariamente los nidos para determinar su supervivencia y crecimiento (cúlmen, ulna, tarso y masa).

La edad del primer vuelo fue inferida cuando un ave con plumaje juvenil (muda de plumón completa) estuvo ausente del nido y regreso con las patas limpias (antes del primer viaje al océano las patas están cubiertas con guano (Castillo-Guerrero y Mellink, 2006). Para la mayoría de las aves (80%), pudimos estimar el día exacto del primer vuelo y en otros la estimación tuvo un error de ± 2 días. El seguimiento a las crías después del primer vuelo se realizó mediante recorridos diarios a los nidos para registrar la presencia – ausencia de los volantones y sus padres (cerca de las 18:00 horas, cuando la mayoría de los

individuos regresan de los viajes de forrajeo). Los volantones se consideraron independientes cuando no se observaron en su nido durante una semana consecutiva.

El sexo de los pollos se determinó con medidas corporales tomadas antes de la edad de vuelo (entre 80-100 días de edad). Por una parte el sexo se asignó con base en la longitud de la ulna (machos = 191–207 mm; hembras = 213–233 mm; Drummond *et al.* 1991). Además se generó una función discriminante con las medidas de culmen, ulna y tarso de 338 aves adultas, esta función clasificó correctamente el 98% de los individuos.

7.2. *Observaciones de conducta*

Para registrar los patrones de cuidado parental y comportamiento de los volantones (entre 90 y 125 días de edad) de nidadas de uno y dos individuos en el periodo de transición a la independencia después del primer vuelo en el sitio de anidación, realice observaciones focales a nidos marcados desde un punto fijo a una distancia de entre 5 a 10 m. Las observaciones se iniciaron 5 minutos después de que el observador se posicionara, para que las aves regresaran a su comportamiento normal. Durante las observaciones se registró: sexo del padre al cuidado, hora de salida y llegada de los padres al nido y, en dado caso, de volantones, eventos de petición de alimento por parte del volantón durante el periodo de observación, eventos de alimentación al volantón por parte de los padres y la cantidad de alimento suministrada por evento, la cual se obtuvo al

restar la diferencia de masas entre el valor previo (al llegar al sitio de observación) y el posterior a la alimentación (inmediatamente después del evento), sin considerar las pérdidas por excreción, respiración, etc. Las observaciones se realizaron de manera continua entre las 07:00-08:00 hasta las 20:00 horas, para un promedio de 10.5 horas de observación ($ES \pm 0.09$) por nido \times día⁻¹ (125 nidos \times 1 día).

7.3. *Habilidades de forrajeo*

A 19 adultos y 42 juveniles (de entre 1 y 45 días de vuelo) capturados con una red de golpeo (50 cm de diámetro) se les colocó un dispositivo de grabación de datos de profundidad y temperatura (Temperature & Depth Recorders, TDR's, PreciTD Earth & Ocean Technologies, Kiel, Alemania) para caracterizar los patrones de alimentación. El TDR's se colocó en la rectriz central por la parte superior y con el sensor hacia la parte posterior sujetado con cinta industrial resistente al agua (Duct tape[®]) en cada extremo. Las dimensiones del dispositivo son: 80 mm de longitud, 19 mm de diámetro, altura máxima de 22 mm y un peso de 21-23 gr ($\approx 2.5\%$ de la masa corporal de los volantones). El peso del dispositivo se encuentra dentro del umbral reportado del 5% que no afecta el comportamiento normal de las aves marinas voladoras (Croll *et al.* 1992). La colocación de un TDR tomó <5 min. Para cada individuo previamente marcado se registró la masa corporal y longitud del culmen para determinar su sexo, hora y fecha de colocación y remoción del dispositivo. Posteriormente se obtenía su edad y días de vuelo de las bases de datos generadas en las visitas anteriores.

Este procedimiento tomó menos de 5 minutos. Dado que durante la alimentación las aves realizan inmersiones cortas, los TDR's fueron programados para registrar datos cada segundo con una resolución de temperatura cercana a 0.005 Kelvin (rango de 15-35°C) y una resolución de presión de 1.5 a 2.5 mbar, correspondientes a 1.5-2.5 cm de la columna de agua. Con los datos obtenidos se registraron los patrones de profundidad y temperatura, con los cuales se infirieron las actividades realizadas durante el viaje. Se consideraron tres actividades: volando, posado sobre la superficie del océano y comiendo (Lewis *et al.* 2005, Castillo-Guerrero y Mellink 2010).

Se consideró que el ave se encontraba posada en el mar cuando la temperatura registrada se había mantenido estable y era igual o similar a la temperatura superficial del océano para ese día (extraída de: <http://coastwatch.pfel.noaa.gov/index.html>). Se consideró como vuelo cuando hubo variaciones ligeras y rápidas de presión y temperatura. Se consideró que se encontraba comiendo cuando se mostraban inmersiones, reflejadas en variaciones amplias en la profundidad. Las inmersiones se clasificaron como series, cuando se presentaron tres o más buceos continuos en un lapso ≤ 5 minutos, tomando en cuenta la duración desde el primer buceo hasta el último y solitarias cuando hubo una inmersión sin réplicas en los minutos previos o posteriores. Mediante el uso de los dispositivos se calculó: 1) la duración del viaje de alimentación, la cual se considera como el tiempo transcurrido desde que el volantón dejaba la colonia por la mañana hasta que este regresaba por la tarde. 2) proporción de tiempo dedicado a las diferentes actividades (posado,

volando o comiendo); y 3) tasa de buceo, profundidad de buceo, tiempo neto de buceo (segundos a partir de la inmersión hasta la salida de la columna de agua), tipos de buceos realizados (intentos en serie, donde los volantones intentaron capturar presas repetidamente en un lapso corto de tiempo o solitarios, los cuales son intentos de captura aislados) y forma de los buceos. La forma de buceo se considero tipo “V”, cuando la profundidad máxima alcanzada durante el buceo se mantuvo solo un segundo, seguido de un ascenso relativamente rápido hacia la superficie, y tipo “U”, cuando se mantuvo por más de un segundo en la profundidad de buceo máxima obtenida y el ascenso a la superficie era relativamente lento (Garthe *et al.* 2000). Además se realizaron revisiones en los nidos de las aves a las que se les colocó el dispositivo a intervalos de una hora durante 13 horas, iniciando a las 06:00 hrs y terminando a las 19:00 hrs. En cada revisión se registró la presencia o ausencia del individuo para tener certeza de la duración de los viajes.

7.4. Análisis estadísticos

Utilizamos la fecha de eclosión y orden de puesta en el nido como indicadores del cuidado parental. Estudios previos han mostrado descriptivamente la relación positiva entre la duración del cuidado pos vuelo y fecha de eclosión (Ceballos y Donazar 1990; McIntyre y Collopy 2006; Sunde 2008; Vergara *et al.* 2010) y tamaño de nidada (Arroyo *et al.* 2002). Los volantones tendrían ventaja por una fecha de eclosión que se ajusta con la disponibilidad de alimento (Haycock 1975). La sincronía entre una mayor disponibilidad de alimento y el incremento

de las demandas de crianza permite abastecer a los pollos con menor esfuerzo, esto se reflejaría en una mejor condición de los pollos al momento de volar (Arroyo *et al.* 2002). El orden de eclosión en el nido conlleva una estructura de dominancia que incide en el acceso de alimento (Drummond *et al.* 1991; Drummond y Osorno 1992). Para determinar si la inversión parental o el sexo se relacionaron con la duración del periodo post-vuelo se analizaron mediante modelos lineales generalizados MLG: la masa máxima (el registro máximo entre los 65 días de edad hasta la última vez que fue registrado ± 98 días) y entre periodos (se controló usando su duración) pre (65 a 80 días) y post-vuelo (90-125 días) con un tamaño de muestra de 29 individuos 16 hembras y 13 machos, fecha de eclosión (cuidado parental pre-vuelo, $n = 103$ individuos), presencia de los padres en el nido ($n = 22$ individuos), días de transición a la independencia [presencia de los volantones en el nido ($n = 103$ individuos)] y la tasa de solicitud de alimento en la etapa de volantón ($n = 22$ individuos). Para todos los análisis las variables categóricas fueron el sexo y el orden de eclosión, se incluyeron la fecha de eclosión, y los días desde el primer vuelo de los volantones como variables continuas. Solo en el caso de la solicitud de alimento, probamos 2 patrones de estandarización del tiempo dedicados a pedir: el primero con una tasa de petición por tiempo del volantón en el nido y el segundo una proporción de tiempo empleado a la misma actividad por duración de la observación. La caracterización del desarrollo de las habilidades de forrajeo se obtuvo del análisis mediante un MLG ($n = 21$ viajes). Formas de buceo, buceos en serie y en solitario) fueron transformados con la función arcsin y para la duración de los

viajes, viajes por día, duración de buceo, profundidad de buceo (máxima), profundidad de buceo (promedio), se procedió considerando una distribución normal. Por la naturaleza de los datos de las series de alimentación y número de viajes se analizaron asumiendo una distribución multinomial ordinal en un modelo lineal mixto MLM. En resultados se muestran las graficas con los valores reales. Para estos análisis las variables categóricas fueron el sexo y la orden de eclosión en el nido y como covariados la fecha de eclosión, la masa y los días desde el primer vuelo de los volantones, empezando contar a partir del día en que cada ave realiza su primer vuelo, independientemente de la fecha de eclosión.

En la opción MLG del programa STATISTICA (StatSoft, Inc. 2005, data analysis software system, version 7.1. www.statsoft.com) se introdujeron todas las variables indicadas y la interacción entre sexo y orden de eclosión (sexo × orden de eclosión). Después de un primer análisis se redujo el modelo eliminando aquellas variables no significativas, empezando por la interacción, considerando un nivel de significancia de 0.05 para todos los análisis. En los resultados se presentan las medias ajustadas e intervalo de confianza del 95%.

8. RESULTADOS

8.1. Efecto del esfuerzo parental en la duración del periodo post-vuelo

8.1.1. La masa como indicador de la cantidad de cuidado parental

La masa máxima alcanzada por las hembras se relacionó de manera significativa con la longitud de la ulna (indicador del tamaño, $F_{1, 26} = 17.5$, $P > 0.001$) y con el orden de eclosión ($F_{2, 26} = 3.9$, $P = 0.04$), pero no con la fecha de eclosión ($F_{1, 26} = 1.0$, $P = 0.31$). Las hermanas menores fueron más pesadas que las hermanas mayores (Figura 2).

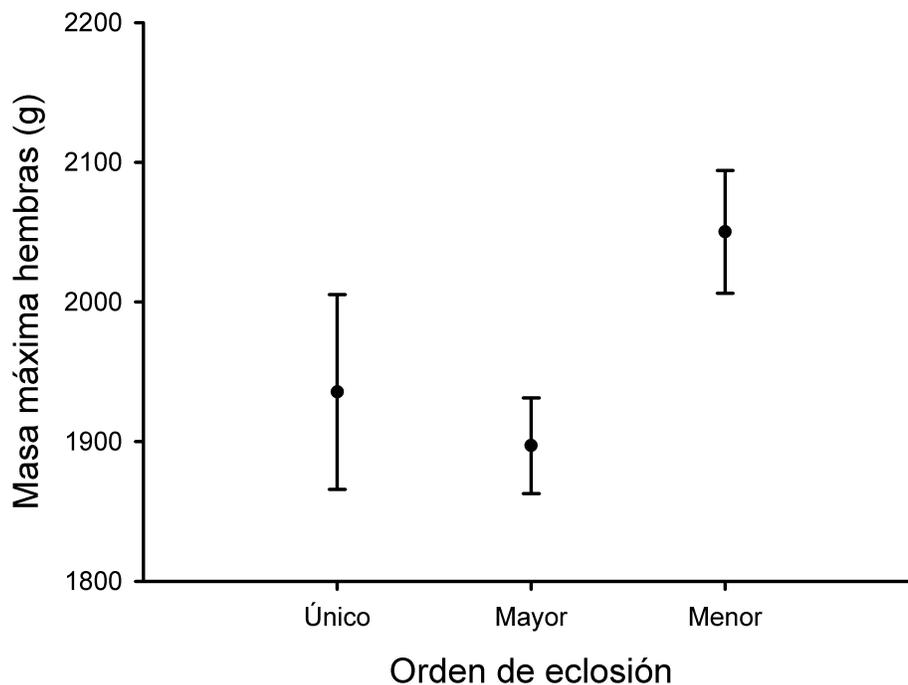


Figura 2. Masa máxima alcanzada (previo al primer vuelo: media \pm I.C. 95%) por hembras juveniles de *Sula nebouxii* en función de su orden de eclosión

(n= 4 único, 17 mayor y 10 menor) en la nidada, en la isla El Rancho, Sinaloa, temporada reproductiva 2006. Las medias están ajustadas por mínimos cuadrados en función de las medias de dos covariados: fecha de eclosión (13.59) y ulna (209.35). Las barras denotan intervalos de confianza al 95%.

En los machos, el orden de eclosión ($F_{2, 23} = 2.0$, $P = 0.14$) no tuvo un efecto significativo en la masa máxima alcanzada. En ellos la masa estuvo influenciada por la fecha de eclosión ($F_{1, 23} = 5.1$, $P = 0.03$) y la ulna ($F_{1, 23} = 13.9$, $P = 0.001$). Conforme la ulna aumento de tamaño, la masa máxima se incrementó. En el caso de la fecha de eclosión, los individuos que eclosionaron más tarde alcanzaron masas mayores.

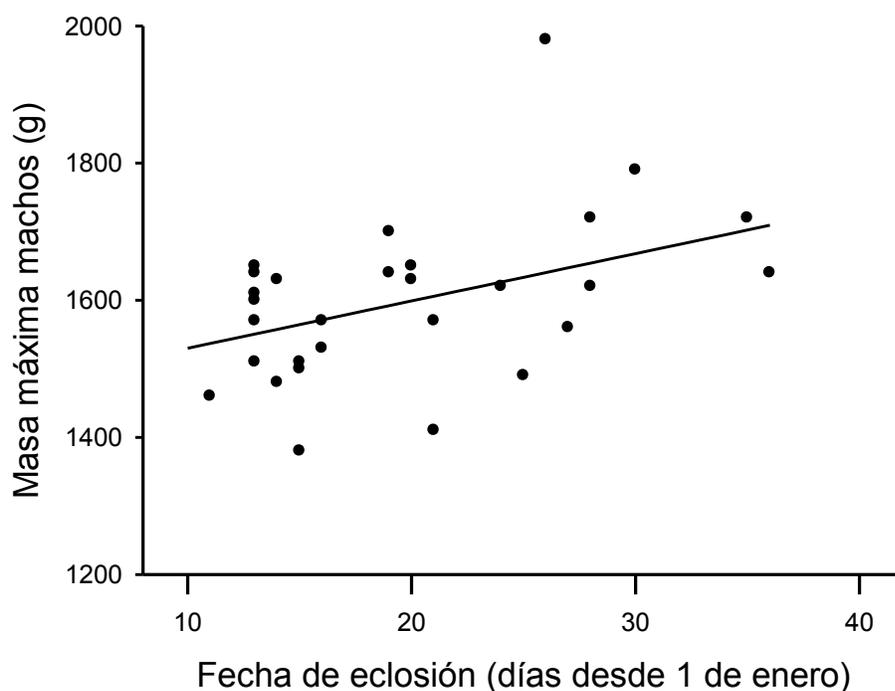


Figura 3. Masa máxima alcanzada por machos juveniles de *Sula nebouxii* en función de su fecha de eclosión, en la isla El Rancho, Sinaloa, temporada reproductiva 2006. La línea indica el ajuste: masa máxima = -1368.01+6.9*fecha de eclosión +14.71*192.32 ($r^2 = .38$).

No hubo diferencias significativas ni entre orden de eclosión ($F_{1, 24} = 0.40$, $P = 0.53$), ni en la interacción sexo - orden de eclosión ($F_{1, 23} = 2.09$, $P = 0.16$) en masa entre los periodos pre- y post-vuelo. El sexo ($F_{1, 25} = 9.21$, $P < 0.001$), la fecha de eclosión ($F_{1, 25} = 39.68$, $P < 0.001$) y el periodo entre la masa máxima y la masa al primer vuelo ($F_{1, 25} = 7.85$, $P < 0.001$) tuvieron un efecto significativo en la diferencia de masa entre los periodos. Los machos ganaron masa, mientras que las hembras perdieron masa entre los periodos antes mencionados

(media \pm I.C. 95%: 5.67 ± 3.5 vs. -1.46 ± 5.9 , respectivamente). La fecha de eclosión tuvo una relación negativa con la diferencia de masas (Fig. 3), los individuos que eclosionaron más temprano no exhibieron una disminución en la masa corporal antes de volar, mientras que los individuos que eclosionaron más tarde perdieron masa corporal.

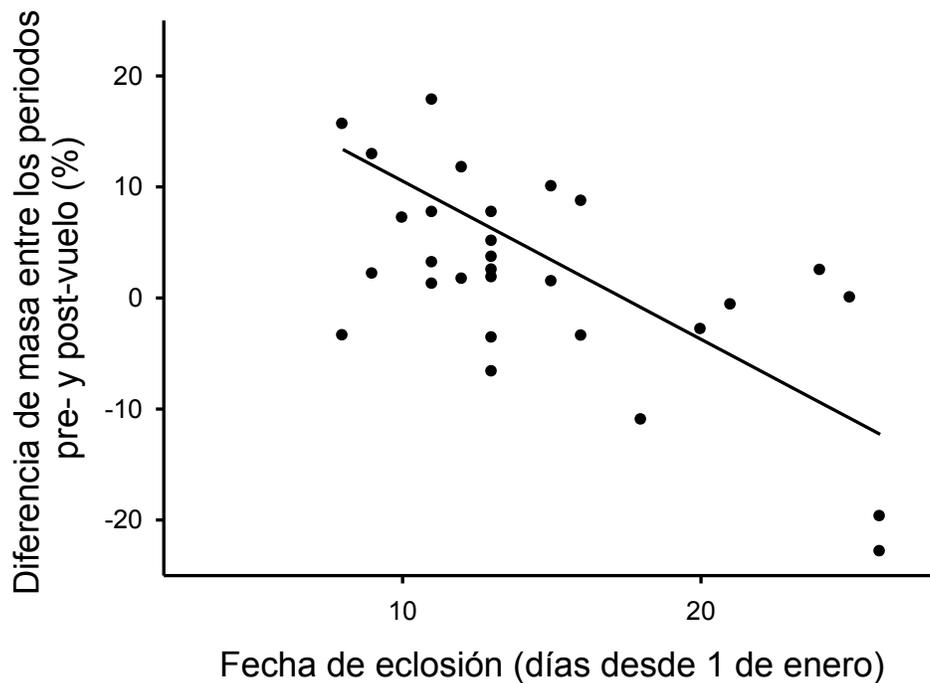


Figura 4. Diferencia de masa (%) entre los periodos pre- y post-vuelo en *Sula nebouxii* juveniles en relación a su fecha de eclosión, en la isla El Rancho, Sinaloa, temporada reproductiva 2006. La línea indica el ajuste: diferencia en masa = $15.04456 - \text{fecha de eclosión} \times 1.42523 + 0.48217 \times 16.48276 + 1.7833$ ($r^2 = .58$).

8.1.2. Fecha de eclosión como indicador del cuidado parental

La edad de primer vuelo no tuvo relación con el orden de eclosión en la nidada ($F_{2, 63} = 0.0$, $P = 0.97$), ni con la interacción orden de eclosión y sexo ($F_{2, 63} = 0.4$, $P = 0.63$). La fecha de eclosión ($F_{1, 63} = 6.8$, $P = 0.01$) y el sexo ($F_{1, 63} = 4.0$, $P = 0.04$) tuvieron un efecto significativo en la edad de primer vuelo. Las hembras volaron a una edad mayor que los machos y los individuos que eclosionaron más temprano volaron por primera vez a una edad mayor que los que eclosionaron de manera tardía (Fig. 5).

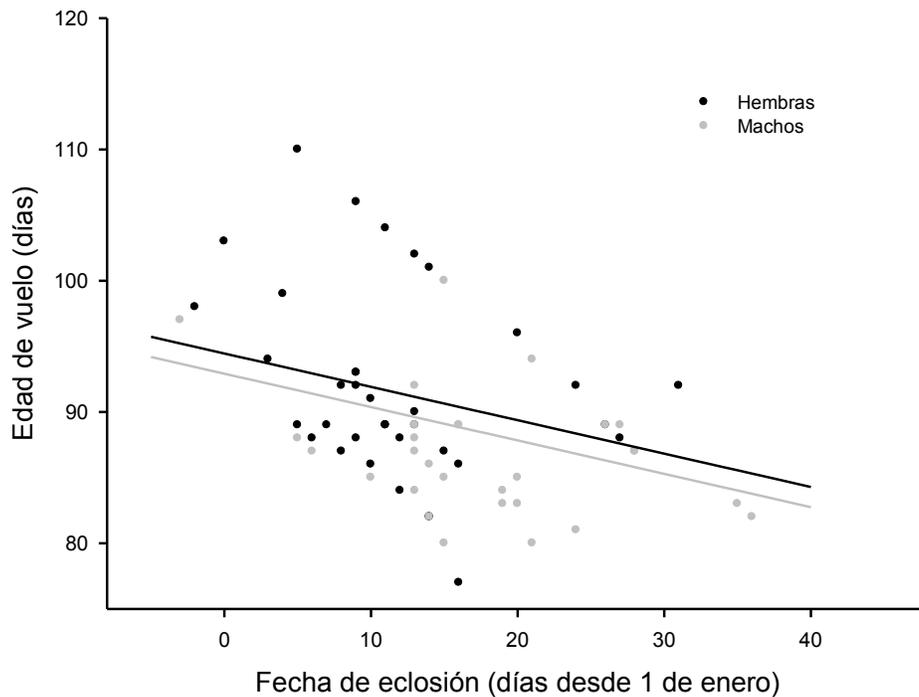


Figura 5. Edad del primer vuelo en hembras y machos de *Sula nebouxii* en función de la fecha de eclosión, en la isla El Rancho, Sinaloa, temporada reproductiva 2006. Las líneas indican el ajuste (negro hembras, gris machos):

edad de vuelo de las hembras: $= 92.93 + 1.28 \times \text{fecha de eclosión}$, edad de vuelo de los machos: $y = 92.93 - 0.25 \times \text{fecha de eclosión}$ ($r^2 = 17$).

8.1.3. Presencia de los padres en el nido

El tiempo que los padres estuvieron en el nido no estuvo influenciado por ninguna de las variables consideradas (Tabla I). Aunque las hembras dedicaron más tiempo de las observaciones al cuidado de los volantones que los machos, no existen diferencias entre sexos.

Tabla I. Resultado de las pruebas estadísticas de tiempo de atención de hembras y machos en el nido ($F_{1, 89}$ y $F_{1, 91}$, respectivamente, salvo en las pruebas de orden de eclosión, donde $F_{2, 89}$ y $F_{2, 91}$).

	Hembras		Machos	
	F	P	F	P
Sexo de la cría	0.9	0.34	0.0	0.86
Edad de la nidada	1.7	0.19	3.7	0.07
Días de vuelo del volantón	0.3	0.57	0.7	0.37
Fecha de eclosión	0.3	0.58	0.5	0.46
Orden de eclosión	2.0	0.13	1.8	0.16

8.1.4. Transición a la independencia

La duración del periodo de transición a la independencia está relacionado significativamente con la fecha de eclosión ($F_{1, 67} = 6.1$, $P = 0.01$). El periodo de transición fue más corto para aquellos volantones que eclosionaron más temprano, que aquellos que eclosionaron más tarde (Fig. 6). El sexo ($F_{1, 67} = 0.4$, $P = 0.51$). El orden de eclosión en la nidada ($F_{1, 67} = 0.4$, $P = 0.67$) y la

interacción entre ambos ($F_{1, 67} = 0.7, P = 0.48$) no tuvieron un efecto significativo en la duración del periodo de transición a la independencia.

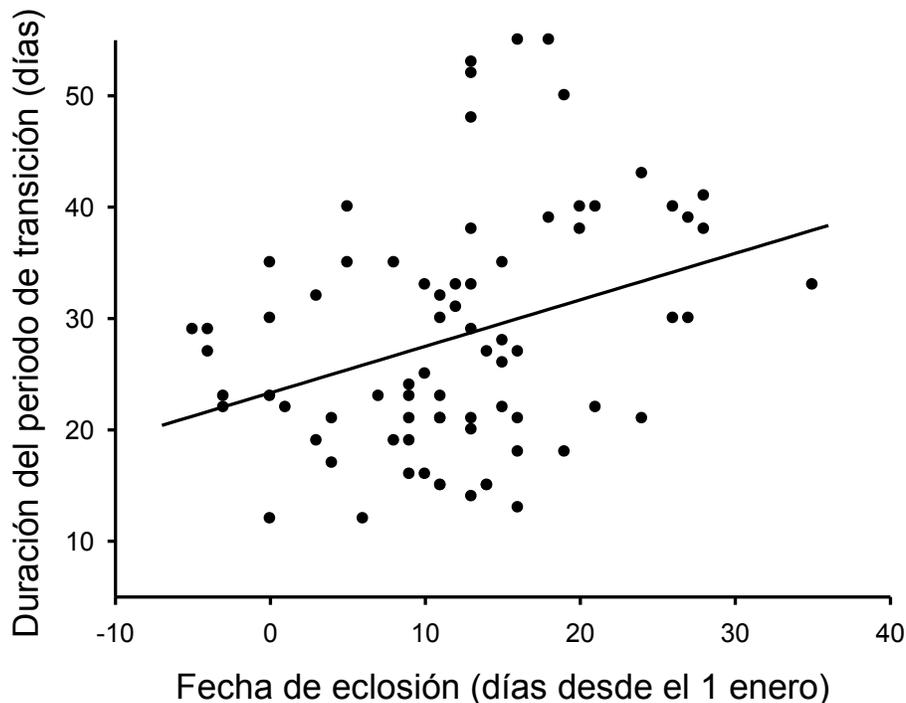


Figura 6. Duración del periodo de transición (días después del primer vuelo hasta la última observación en el nido, I.C. 95%) en volantones de *Sula nebouxii* en función de la fecha de eclosión. (Duración del periodo = $23.3 + 0.41 \cdot \text{fecha de eclosión}$) en la isla El Rancho, Sinaloa, temporada reproductiva 2006 ($r^2 = 0.09$).

La presencia de los volantones en el nido durante el periodo de transición se relacionó positivamente con la fecha de eclosión ($F_{1, 106} = 8.96, P = 0.003$) y los días desde el primer vuelo ($F_{1, 106} = 4.69, P = 0.03$). Las otras variables consideradas [sexo ($F_{1, 105} = 2.65, P = 0.10$), orden de eclosión ($F_{2, 103} = 0.45, P = 0.63$) e individuo ($F_{22, 34} = 0.74, P = 0.76$)] no tuvieron un efecto significativo en la presencia de los volantones en el nido. Las cuatro interacciones (individuo –

sexo, individuo – orden de eclosión, sexo – orden de eclosión e individuos – sexo – orden de eclosión) no pudieron probar en el modelo. Los individuos que eclosionaron más tarde en la temporada permanecieron una mayor proporción del tiempo diurno en el nido que aquellos que nacieron al inicio del periodo reproductivo (Fig. 7). Al aumentar los días desde el primer vuelo, los volantones pasaron menos tiempo en el nido (Fig. 8).

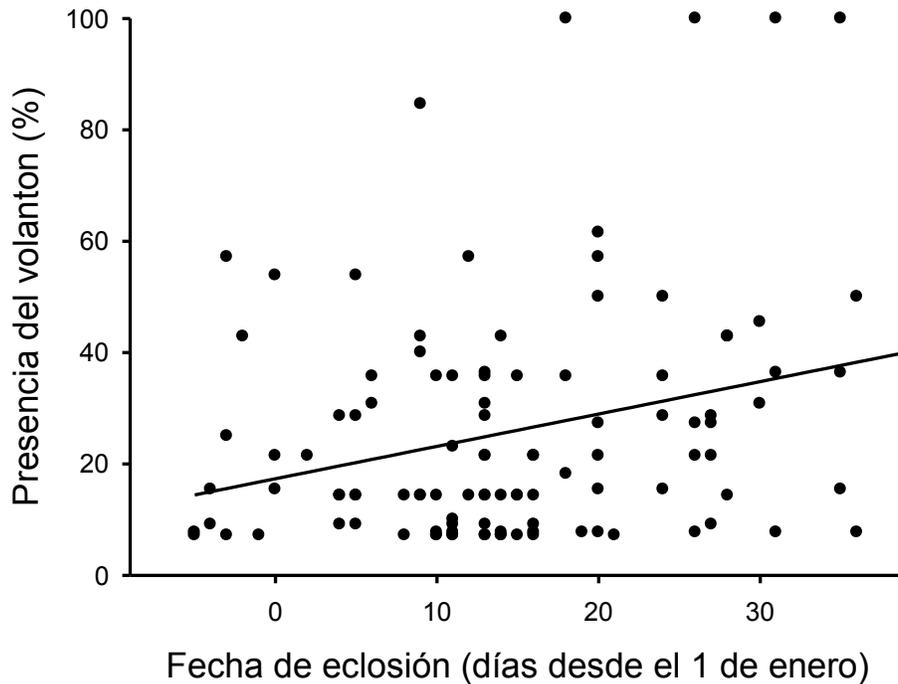


Figura 7. Tiempo de presencia en el nido en función de las fecha de eclosión de los volantones de *Sula nebouxii* durante el periodo post-vuelo (% de presencia = $23.4 + (0.58 \cdot \text{fecha de eclosión}) - (0.37 \cdot 16.08)$) en la isla El Rancho, Sinaloa, temporada reproductiva 2006 ($r^2 = 0.09$).

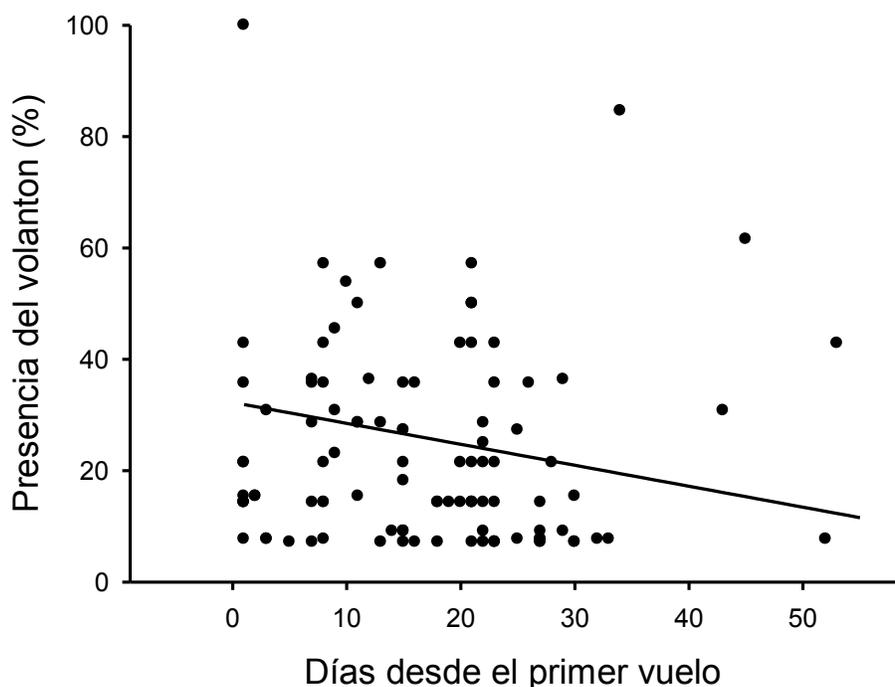


Figura 8. Tiempo de presencia en el nido en función de los días desde el primer vuelo en volantones de *Sula nebouxii* durante el periodo post-vuelo (% de presencia = $23.40 + (0.37 \cdot \text{días desde el primer vuelo}) - (0.58 \cdot 14.58)$) en la isla El Rancho, Sinaloa, temporada reproductiva 2006 ($r^2 = 0.09$).

La proporción de tiempo diurno que los volantones dedican a solicitar alimento a sus padres (tiempo de petición/duración del periodo de observación) tuvo una relación significativa con su orden de eclosión en la nidada ($F_{2, 15} = 3.8$, $P = 0.04$). El sexo ($F_{1, 15} = 1.9$, $P = 0.18$), los días de vuelo ($F_{1, 15} = 0.5$, $P = 0.48$) y la fecha de eclosión ($F_{1, 15} = 3.9$, $P = 0.06$) no tuvieron un efecto significativo en la duración del periodo en el cual los volantones solicitaron alimento. Los hermanos menores dedicaron más tiempo a solicitar alimento que los hermanos mayores y los hijos únicos (Fig. 9).

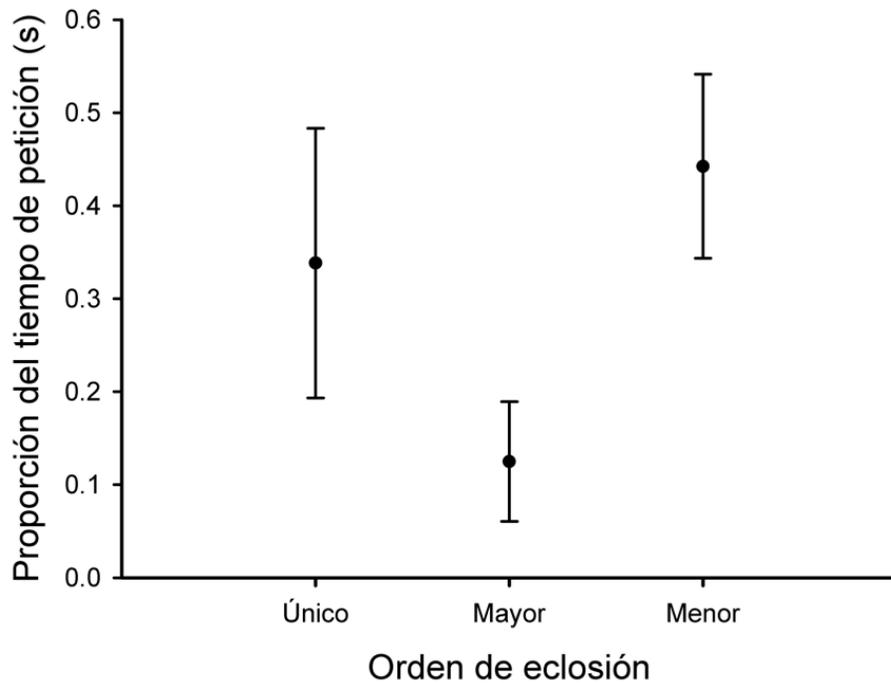


Figura 9. Proporción del tiempo (media \pm I.C. 95%) que los volantones de *Sula nebouxii* en función del orden de eclosión dedicaron a pedir alimento a sus padres por sesión de observación en el nido en la isla El Rancho, Sinaloa, temporada reproductiva 2006. Las medias están ajustadas por mínimos cuadrados en función de las medias de dos covariados: fecha de eclosión (15.95) y tiempo del volantón en el nido (233.54). Las barras denotan intervalos de confianza al 95%.

Al considerar solo el tiempo que los volantones estuvieron en el nido (tiempo de petición/tiempo de presencia del volantón), la proporción de tiempo que estos dedicaron a pedir alimento tuvo una relación significativa con el orden de eclosión ($F_{2, 15} = 3.8$, $P = 0.04$) y con la fecha de eclosión ($F_{1, 15} = 7.5$, $P = 0.01$). El sexo ($F_{1, 15} = 0.1$, $P = 0.74$), los días de vuelo ($F_{1, 15} = 0.0$, $P = 0.77$) y la frecuencia de alimentación de los padres ($F_{1, 15} = 0.0$, $P = 0.88$) no tuvieron un

efecto significativo en la presencia de los volantones en el nido. Los volantones que eclosionaron más tarde en la temporada dedicaron mayor cantidad tiempo a solicitar alimento durante el tiempo que pasaron en el nido que aquellos que eclosionaron más temprano (Fig. 10). Los hermanos menores dedicaron más tiempo a solicitar alimento que los hermanos mayores e hijos únicos (Fig. 11).

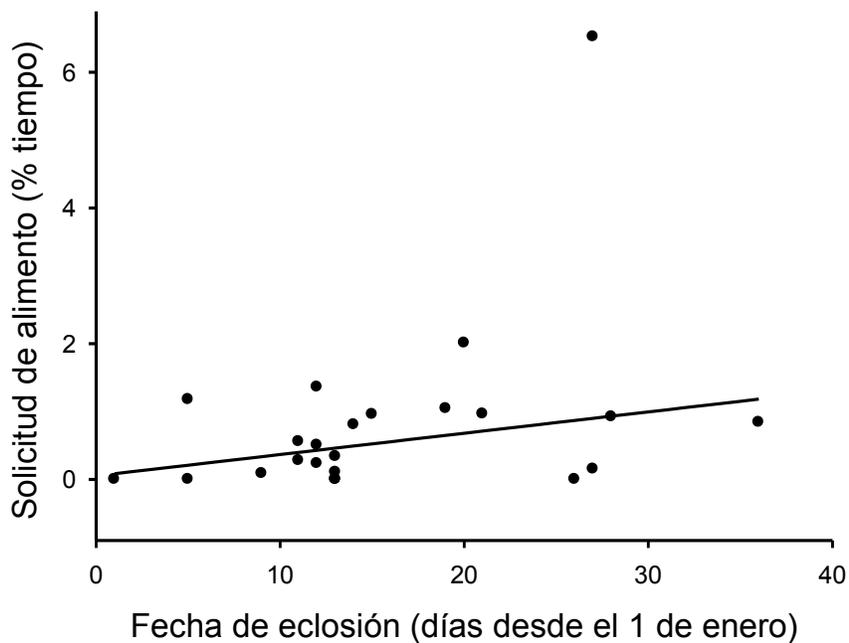


Figura 10. Porcentaje del tiempo dedicado a la petición de alimento por parte de los volantones de *Sula nebouxii* en función de la fecha de eclosión en la isla El Rancho, Sinaloa, temporada reproductiva 2006. La línea indica el ajuste lineal: porcentaje del tiempo = $0.13 + 0.03 \times$ fecha de eclosión ($r^2 = 0.33$).

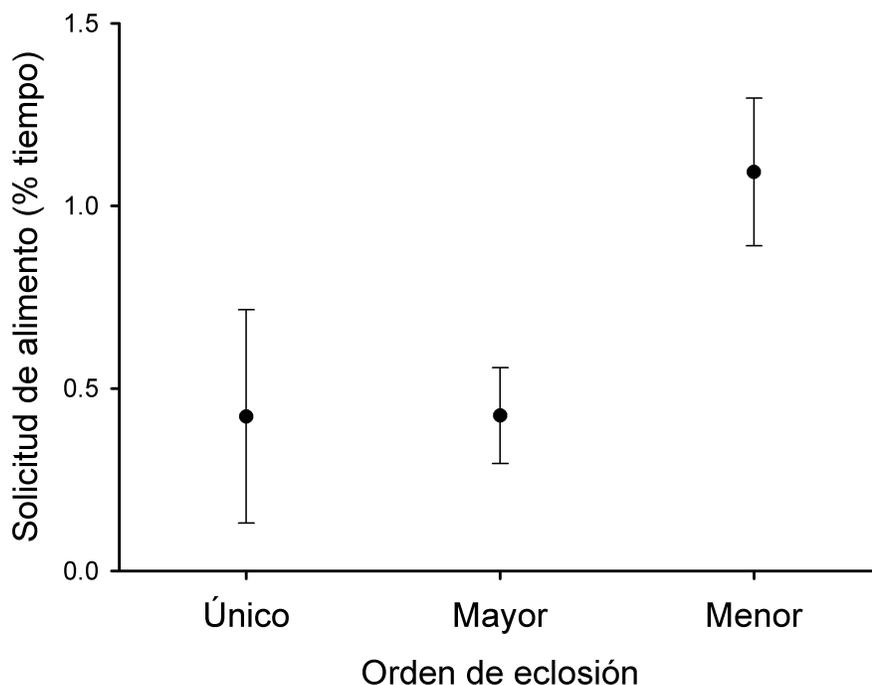


Figura 11. Porcentaje del tiempo (media \pm I.C. 95%) que los volantones de *Sula nebouxii* según su orden de eclosión, dedicaron a pedir alimento a sus padres en el nido en la isla El Rancho, Sinaloa, temporada reproductiva 2006. Las medias están ajustadas por mínimos cuadrados en función de las medias de un covariado: fecha de eclosión (15.95). Las barras denotan intervalos de confianza al 95%.

8.1.5. Alimento proporcionado por los padres en la etapa de volantón

Los padres que logramos caracterizar alimentaron a los volantones una vez por día (media = 0.54, ES = 6.11, n = 24) en el periodo de transición a la independencia, suministrándoles una cantidad promedio de 108.7 g (media = 118.0, ES = 29.40 n = 8) de alimento.

Tabla II. Síntesis de los resultados del cuidado parental durante la etapa de transición a la independencia en volantones de *Sula nebouxii* en la isla El Rancho, Sinaloa en la temporada reproductiva 2006. Se muestran los valores significativos (P), no significativo (N/S) y no incluido en el análisis (N/A).

Variables	Cuidado parental		Dimorfismo	Experiencia
	Fecha de eclosión	Orden de eclosión	(Sexo)	(Días de vuelo)
Masa máxima	0.03	0.04	>0.001	N/A
Masa a la edad del primer vuelo	0.001	N/S	N/S	N/A
Edad del primer vuelo	0.01	N/S	0.04	N/S
Presencia padres en el nido	N/S	N/S	N/S	N/S
Duración del periodo de transición a la independencia	0.01	N/S	N/S	N/S
Presencia volantones en el nido	0.008	N/S	N/S	0.03
Solicitud de alimento por día	N/S	0.04	N/S	N/S
Solicitud de alimento por tiempo en el nido	0.01	0.04	N/S	N/S
Alimento a volantones	N/S	N/S	N/A	N/S

8.2. Caracterización del desarrollo de las habilidades de forrajeo

8.2.1. Viajes de alimentación

La duración de los viajes de alimentación se relacionó significativamente con la fecha de eclosión ($F_{1, 121} = 4.01$, $P = 0.04$) y los días transcurridos desde el primer vuelo ($F_{1, 121} = 7.20$, $P = 0.008$). El orden de eclosión ($F_{2, 119} = 2.01$, $P = 0.13$), el sexo ($F_{1, 118} = 0.009$, $P = 0.92$) y la interacción sexo y orden de eclosión ($F_{2, 116} = 0.48$, $P = 0.61$) no fueron significativos. La duración de los viajes aumentó al transcurrir los días desde el primer vuelo (Fig. 12). Después de 30 días de vuelo, los volantones tienen poco apego al nido y se obtuvieron menos datos para caracterizar la duración de los viajes fueron más escasas, de manera que estos parecen sesgados a favor de individuos con un periodo de transición largo. Los volantones que eclosionaron más temprano en la temporada realizaron viajes de mayor duración que aquellos que lo hicieron después (Fig. 13).

El número de viajes que los volantones realizaron por día tuvo una relación negativa significativa con los días de vuelo (χ^2 Wald = 7.2, $P = >0.001$) y el orden de eclosión en la nidada (χ^2 Wald = 7.5, $P = 0.02$). La cantidad de viajes fluctuó entre 1.8 viajes diarios en los primeros 10 días de vuelo a solo 1 viaje después de 40 días de vuelo (Fig. 14). Los hijos únicos y los hermanos mayores realizaron menos viajes por día que los hermanos menores (Fig. 15). Las variables sexo ($F_{1, 94} = 0.1$, $P = 0.65$), fecha de eclosión ($F_{1, 94} = 0.0$, $P = 0.86$) y

la interacción sexo y orden de eclosión ($F_{2, 94} = 2.2, P = 0.54$) no tuvieron un efecto significativo en la cantidad de viajes.

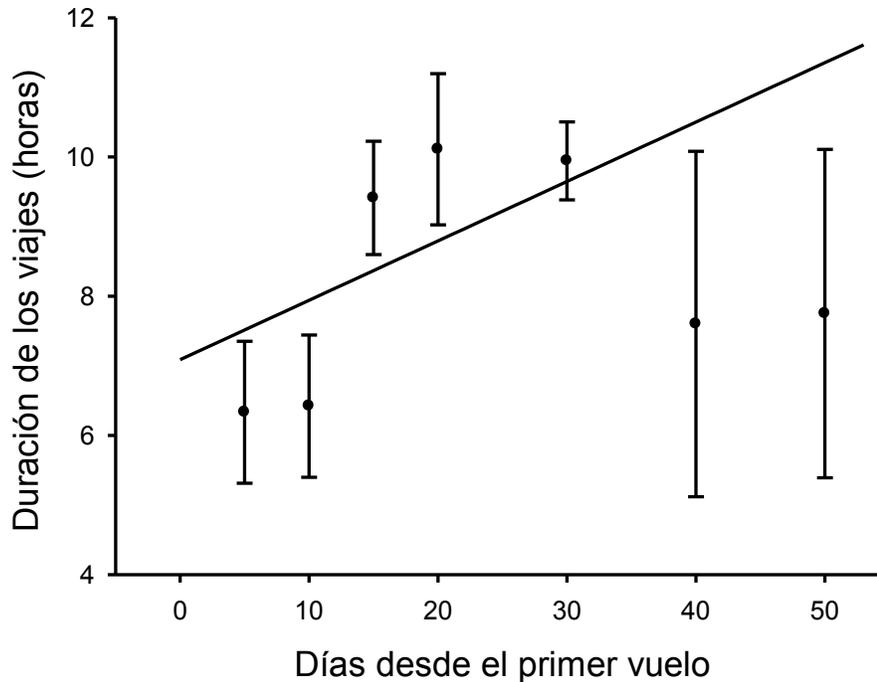


Figura 12. Duración de los viajes de alimentación (media \pm I.C. 95) de los volantes de *Sula nebouxii* en función de los días transcurridos desde el primer vuelo en la isla El Rancho, Sinaloa, temporada reproductiva 2006. Las medias están ajustadas por mínimos cuadrados en función de las medias de dos covariados: fecha de eclosión (14.27) y los días desde el primer vuelo (16.66). Las barras denotan intervalos de confianza al 95%. La línea indica el ajuste lineal: duración de los viajes = $8.14 + (0.08 * \text{días desde el primer vuelo}) - 0.07 * 16.08$ ($r^2 = 0.08$).

8.2.1. Descripción del forrajeo

Los volantes pasaron el 62.6% (ES = 0.02) del tiempo del viaje trasladándose a los sitios de alimentación (en vuelo), invirtieron el 21.2% (ES = 0.01) en

intentos de captura y por ultimo pasaron el 16.2% (ES = 0.02) posados en la superficie del océano.

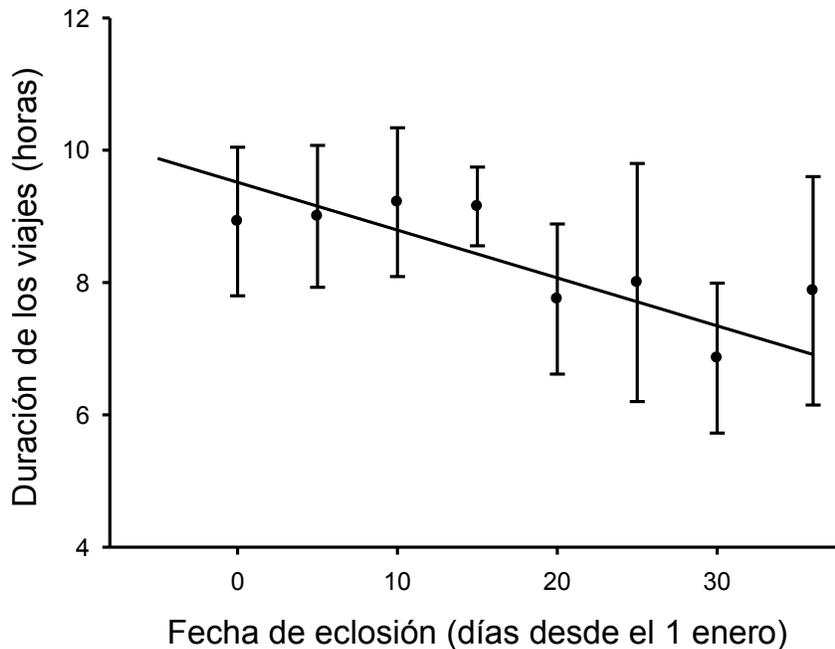


Figura 13. Duración de los viajes de alimentación (media \pm I.C. 95) de los volantes de *Sula nebouxii* en función de la fecha de eclosión, en la isla El Rancho, Sinaloa, temporada reproductiva 2006. Las medias están ajustadas por mínimos cuadrados en función de las medias de dos covariados: fecha de eclosión (14.27) y los días desde el primer vuelo (16.66). Las barras denotan intervalos de confianza al 95%. La línea indica el ajuste lineal: duración de los viajes = $8.14 + (0.08 * 16.08) - 0.07 * \text{fecha de eclosión}$ ($r^2 = 0.08$).

El sexo (χ^2 Wald = 4.9, P = 0.02) de los volantes afecta significativamente las series de alimentación por viaje. Los días desde el primer vuelo ($F_{1, 18} = 3.53$, P = 0.07), la masa ($F_{1, 17} = 0.15$, P = 0.70), fecha de eclosión ($F_{1, 16} = 0.06$, P = 0.80),

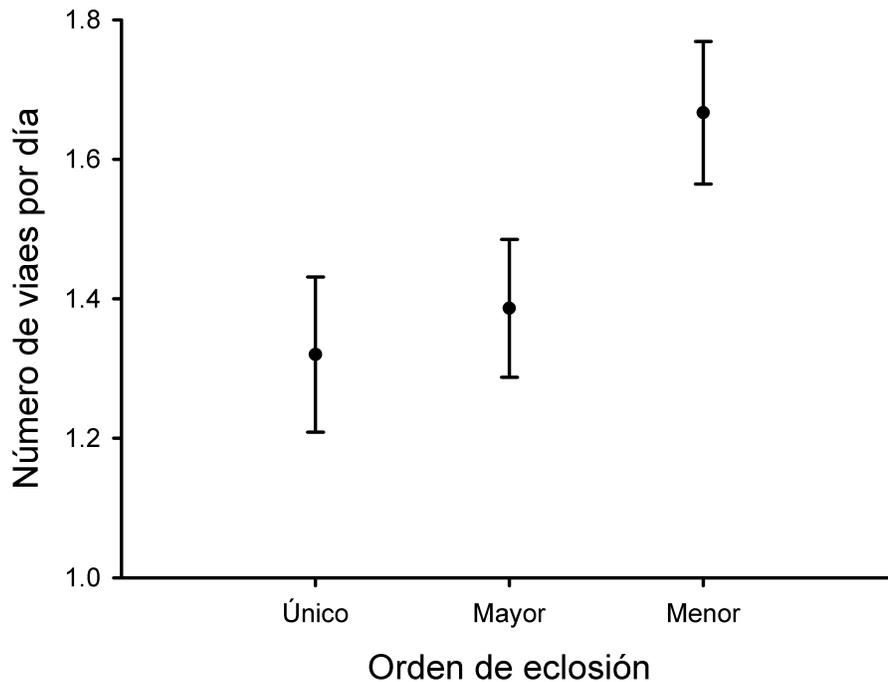


Figura 15. Número de viajes de alimentación realizados por día (media \pm I.C. 95%) de los volantones de *Sula nebouxii* con relación al orden de eclosión en el nido, en la isla El Rancho, Sinaloa, temporada reproductiva 2006. Las medias están ajustadas por mínimos cuadrados en función de un covariado: los días de vuelo (16.59). Las barras denotan intervalos de confianza al 95%.

Los días desde el primer vuelo ($F_{1, 19} = 4.45$, $P = 0.04$) afectaron significativamente la duración máxima de los buceos, pero ni el sexo ($F_{1, 10} = 0.004$, $P = 0.94$), la masa ($F_{1, 17} = 0.18$, $P = 0.67$), el orden de eclosión ($F_{2, 60} = 0.09$, $P = 0.91$) y la interacción de ambos ($F_{1, 14} = 0.41$, $P = 0.52$) tuvieron un efecto significativo sobre ella. Conforme los volantones acumularon días de vuelo, estos fueron capaces de bucear por más tiempo (Fig. 16).

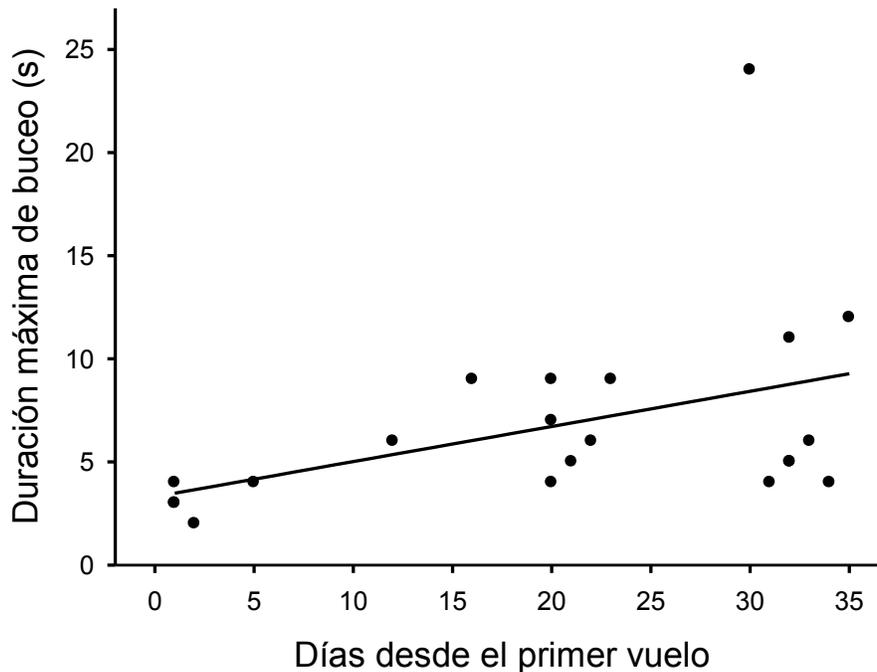


Figura 16. Duración máxima de los buceos realizados por volantones *Sula nebouxii* en relación a los días transcurridos desde el primer vuelo en la isla El Rancho, Sinaloa, temporada reproductiva 2006. La línea indica el ajuste: duración máxima = 3.31 + días desde el primer vuelo \times 0.17 ($r^2 = .18$).

La profundidad máxima de los buceos se relacionó positivamente con los días de vuelo ($F_{1, 18} = 42.45$, $P < 0.001$). Al incrementarse los días de vuelo, los volantones alcanzaron profundidades máximas mayores (Fig. 17). Ni el orden de eclosión ($F_{2, 14} = 0.19$, $P = 0.82$), el sexo ($F_{1, 18} = .36$, $P = 0.55$), la masa ($F_{1, 17} = .47$, $P = 0.49$) y la fecha de eclosión ($F_{1, 16} = 0.54$, $P = 0.47$) tuvieron un efecto significativo en la profundidad máxima de los buceos.

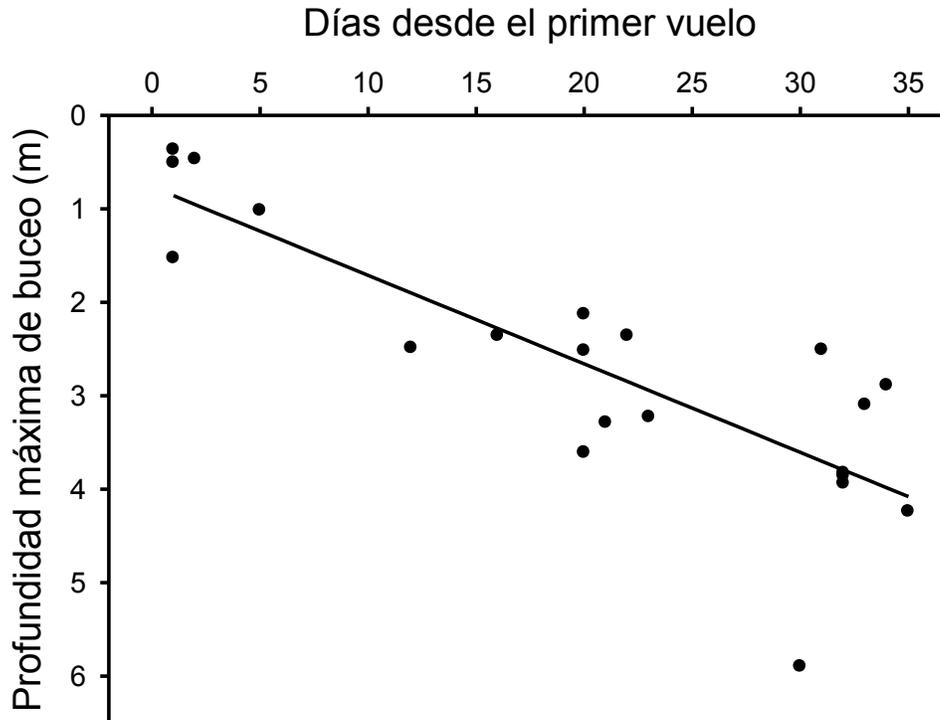


Figura 17. Profundidad máxima (metros dentro de la columna de agua) alcanzada en los buceos de los volantones de *Sula nebouxii* en relación a los días desde el primer vuelo, en la isla El Rancho, Sinaloa, temporada reproductiva 2006. La línea indica el ajuste: profundidad máxima = 0.73 + días desde el primer vuelo \times 0.09 ($r^2 = .70$).

La profundidad media de buceo no tuvo una relación significativa con el orden de eclosión ($F_{2, 14} = 0.28$, $P = 0.75$), ni con la masa ($F_{1, 16} = 2.84$, $P = 0.11$), ni con la interacción sexo y orden de eclosión ($F_{1, 13} = 0.007$, $P = 0.93$), ni con la fecha de eclosión de cada individuo ($F_{1, 16} = 1.36$, $P = 0.08$). Los días de vuelo ($F_{1, 16} = 61.43$, $P > 0.001$) y el sexo ($F_{1, 16} = 4.70$, $P = 0.04$) tuvieron un efecto significativo en la profundidad media de buceo. La profundidad promedio de los buceos exhibió una tendencia a incrementarse conforme avanzan los días de

vuelo (Fig. 18) y los machos exhibieron una profundidad promedio mayor que las hembras (media \pm I.C. 95%: 1.54 ± 0.37 vs. 0.92 ± 0.32 , respectivamente).

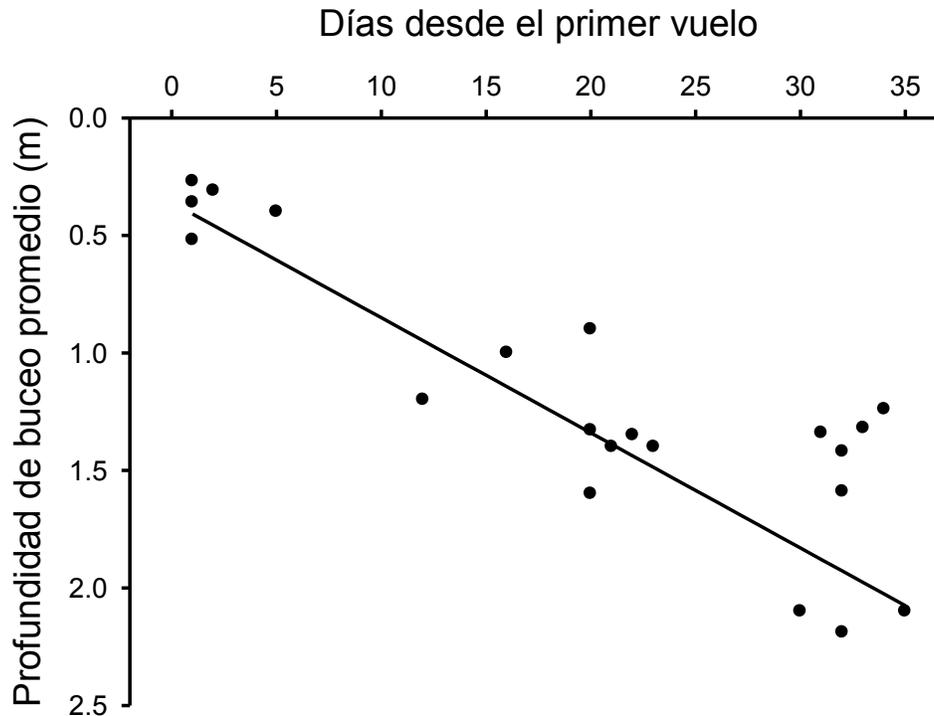


Figura 18. Profundidad promedio alcanzada en los buceos de los volantones de *S. neboxii* en relación a los días desde el primer vuelo, en la isla El Rancho, Sinaloa, temporada reproductiva 2006. La línea indica el ajuste: Profundidad promedio = $0.38 + \text{días desde el primer vuelo} \times 0.03$ ($r^2 = .74$).

Los días desde el primer vuelo ($F_{3, 17} = 6.2$, $P = >0.001$) afectaron la forma de los buceos. El orden de eclosión ($F_{6, 28} = 0.7$, $P = 0.65$), fecha de eclosión ($F_{3,13} = 0.20$, $P = 0.75$), el sexo ($F_{3,13} = 1.8$, $P = 1.8$), la masa ($F_{2,14} = 0.20$, $P = 0.81$) y la interacción sexo y orden de eclosión ($F_{3, 12} = 1.44$, $P = 0.27$) no tuvieron ningún efecto en la forma de los buceos. Al inicio los volantones realizaron buceos pasivos principalmente, conforme los días de vuelo avanzaron

los volantones realizaron paulatinamente buceos más complejos y activos (Fig. 19).

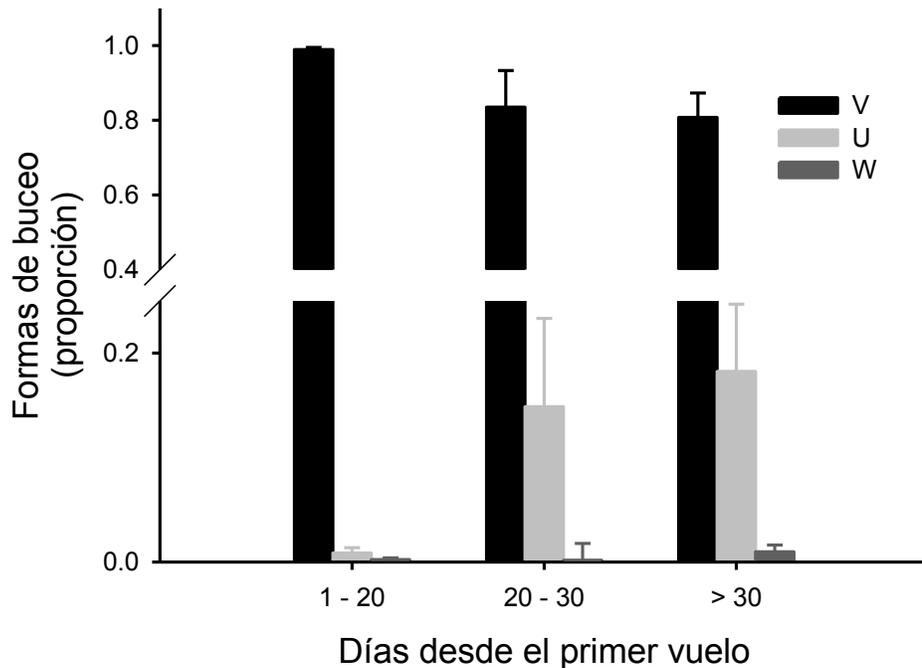


Figura 19. Forma de los buceos realizados por volantones *Sula nebouxii* con relación a los días transcurridos desde el primer vuelo en la isla El Rancho, Sinaloa, temporada reproductiva 2006. Se muestra la media y error estándar.

La proporción de buceos realizados en serie durante los viajes de alimentación fue afectada por los días desde el primer vuelo ($F_{1, 19} = 4.55$, $P = 0.04$), mientras que el orden de eclosión ($F_{2, 17} = 4.71$, $P = 2.61$), el sexo ($F_{1, 15} = 0.18$, $P = 0.67$), la fecha de eclosión ($F_{1, 16} = 0.30$, $P = 0.70$) y la interacción sexo y orden de eclosión ($F_{1, 14} = 0.10$, $P = 0.75$) no tuvieron ningún efecto sobre la misma. Aquellos buceos realizados en solitario fueron afectados por los días desde el primer vuelo ($F_{1, 17} = 4.98$, $P = 0.03$). El orden de eclosión ($F_{2, 17} = 2.53$, $P = 0.10$), el sexo ($F_{1, 16} = 0.74$, $P = 0.40$), la fecha de eclosión ($F_{1, 15} = 0.13$, $P =$

0.72) y la interacción sexo y orden de eclosión ($F_{1, 14} = 0.04$, $P = 0.83$) no tuvieron ningún efecto en la proporción de buceos realizados en solitario. Los buceos en serie predominaron en los intentos de los volantones en los primeros días de vuelo, pero conforme los días de vuelo aumentaron los buceos en solitario aumentaron su frecuencia (Fig. 20). Los hijos únicos ejecutaron más buceos en serie que los hermanos menores y que los hermanos mayores.

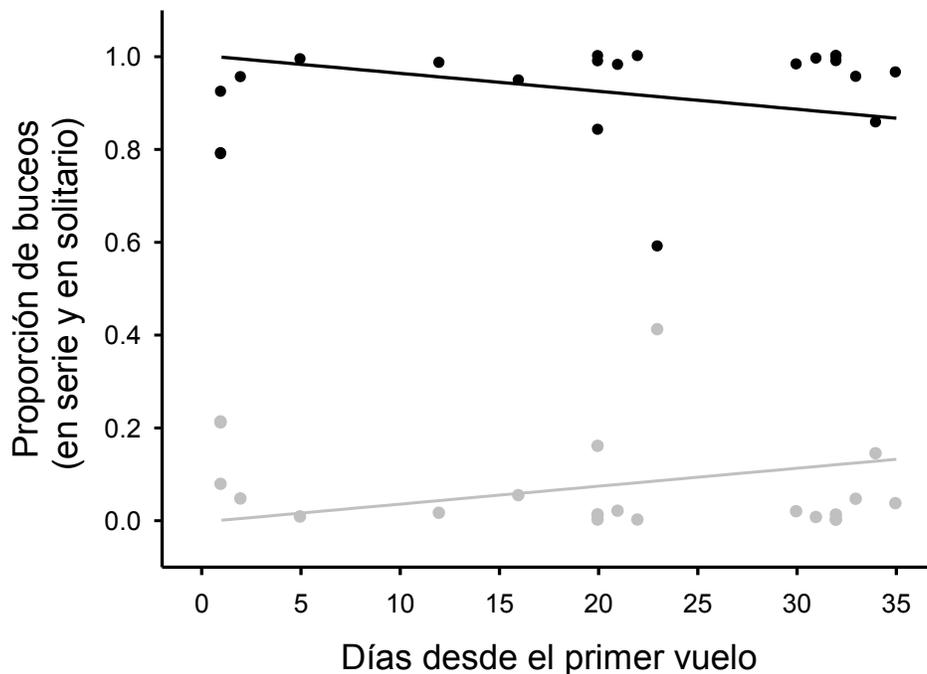


Figura 20. Proporción de los buceos realizados en serie (negro) y solitario (gris) por volantones *Sula nebouxii* con relación a los días transcurridos desde el primer vuelo en la isla El Rancho, Sinaloa, temporada reproductiva 2006. La línea indica el ajuste: Buceos en serie = $0.67 - \text{días desde el primer vuelo} \times 0.003 + 0.0001 \times 1700.47$ ($r^2 = 0.48$). Buceos en solitario = $0.3321 + \text{días desde el primer vuelo} \times 0.003 - 0.0001 \times 1700.47$ ($r^2 = 0.48$).

Tabla III. Síntesis de los resultados de la adquisición de habilidades de forrajeo durante la etapa de transición a la independencia en volantones de *Sula nebouxii* en la isla El Rancho, Sinaloa en la temporada reproductiva 2006. Se muestran los valores significativos (P), no significativo (N/S) y no incluido en el análisis (N/A).

Variables	Cuidado parental		Dimorfismo	Experiencia
	Fecha de eclosión	Orden de eclosión	(Sexo)	(Días de vuelo)
Número de series de alimentación	N/S	N/S	0.02	N/S
Duración de los viajes (h)	0.04	N/S	N/S	0.01
Número de viajes por día	N/S	0.02	N/S	>0.001
Duración máxima de buceo (s)	N/S	N/S	N/S	0.03
Profundidad máxima de buceo (m)	N/S	N/S	N/S	> 0.001
Profundidad promedio de buceo (m)	N/S	N/S	0.04	> 0.001
Proporción de las formas de buceo (V, U y W)	N/S	N/S	N/S	0.03
Proporción de tipos de buceo (serie y solitario)	N/S	N/S	N/S	0.04/0.03

9. DISCUSIÓN

9.1. *Cuidado parental*

De los parámetros analizados para determinar cómo la inversión parental afecta la duración del periodo post-vuelo se puede resumir que solo dos no son afectados por componentes del cuidado parental (fecha de eclosión y orden de eclosión). El dimorfismo afecto dos de los parámetros en los que fue probado. Por último la experiencia medida en los días desde el primer vuelo solo afectó uno de los parámetros (Tabla II).

Las diferencias en el cuidado parental (fecha de eclosión y el orden de eclosión de los pollos en la nidada) antes del primer vuelo están relacionadas entre si y parecen involucradas en la regulación de la masa corporal, el cuidado post-vuelo y la duración del periodo de transición a la independencia. Mediante la fecha de puesta los progenitores establecen bajo qué condiciones se desarrollarán sus pollos. Los pollos que eclosionan primero tienen ciertas ventajas sobre aquellos que eclosionaron más tarde, pues realizaron su primer vuelo a una edad mayor y con mayor masa corporal. En otras especies se indica que la fecha de eclosión “óptima” está asociada a padres maduros que dominan los mejores sitios de anidación y alimentación (Van Noordwijk 1995). En el caso de los bobos de patas azules los individuos que anidan tardíamente pueden ser aves inexpertas de condición inferior y tal vez pobres competidores (Drummond 2003, Velando *et al.* 2006, Kim *et al.* 2007), los cuales tendrían una probabilidad

de éxito reproductivo menor si intentarían reproducirse más temprano en la temporada (Van Noordwijk 1995).

Aunado a las características intrínsecas de los padres está el hecho de que las aves marinas viven en ambientes variables con fluctuaciones climáticas espaciales y temporales que inciden en toda la estructura trófica marina (Ancona *et al.* 2011). Los individuos que inician su reproducción tarde en la temporada es probable que enfrenten condiciones ambientales menos favorables. Por ejemplo, el máximo de eclosión de los pollos de la gaviota argétea (*Larus argentatus*) está relacionada con los cambios en la distribución y disponibilidad de arenques (*Mallotus villosus*) (Haycock 1975). También para el bobo de patas azules, conforme progresa la temporada reproductiva, las condiciones ambientales se deterioran y en consecuencia disminuye la abundancia y disponibilidad de recursos alrededor de la colonia (García Cerecedo y Saavedra Sordo 1997). Así, los pollos que nacen primero cuentan con padres de mayor calidad que realizan sus labores de crianza cuando hay mejor disponibilidad de alimento cerca de la colonia. Además, los volantones de puestas tempranas tienen mayores probabilidades de reclutamiento que aquellos de puestas más tardías (Drummond *et al.* 2003).

El otro componente del cuidado parental que tuvo un efecto significativo sobre la masa máxima de los pollos y la solicitud de alimento de los volantones fue el orden de eclosión de los pollos en la nidada. El orden de eclosión implica una desventaja para los hermanos menores, pues la cantidad de alimento que

reciben depende del alimento ofrecido por los padres y las demandas del pollo mayor. El pollo mayor controla el acceso y distribución del alimento en la nidada mediante el establecimiento de una relación dominancia-subordinación basada en interacciones agresivas entre los hermanos (Drummond 1989, Guerra y Drummond 1995). Así, los pollos que tuvieron mejor cuidado parental (eclosión temprana en la temporada y ser mayores en la nidada) parecen maximizar la duración de la etapa pre-vuelo, además que comienzan a volar en mejor condición.

Los pollos que eclosionaron tarde en la temporada exhibieron masas máximas mayores y volaron a menor edad que aquellos que eclosionaron temprano. Cuando la comida es abundante, el aumento rápido de la masa en pollos que eclosionan tarde puede mitigar los riesgos que conlleva el decremento de las condiciones de alimentación y las interacciones con sus conspecíficos (Hirose et al. 2012). Tal como se observó en pollos de alca rinoceronte (*Cerorhinca monocerata*), que bajo condiciones de alimentación controlada Takenaka y colaboradores (2005) encontró los que reciben dos veces el alimento promedio, tienen una tasa de crecimiento de masa más rápida (1.7 veces) y vuelan antes (5.3 días) que aquellos que reciben la cantidad promedio de alimento. El patrón observado puede ser una estrategia en la que los padres son capaces de suministrar mayor alimento cuando las condiciones ambientales son favorables y en la que los pollos intentan reducir la desventaja derivada de una fecha de eclosión tardía.

Estos ajustes no compensan totalmente por una eclosión tardía o un cuidado parental deficiente, ya que estos pueden tener consecuencias a largo plazo. Por ejemplo, en Álcidos aquellos que eclosionan tarde tienden a volar por primera vez con menos masa corporal (9–13%) que aquellos que lo hacen temprano y la supervivencia post-vuelo es más alta para los volantones más pesados de alca rinoceronte (Harris et al. 1992, Gaston 1997, Hipfner 1997, Morrison et al. 2009). Además, la transición a la independencia de los pollos que eclosionaron tarde es más lenta debido a un efecto dominó en el tiempo de su maduración fisiológica y motriz. El abandono temprano del nido reduce la capacidad de ejecutar funciones fisiológicas a máxima eficiencia que respalden el vuelo y la subsecuente independencia a una edad temprana (Ricklefs et al. 1998). Para desarrollar la habilidad del vuelo es necesario un balance entre la masa corporal, coordinación motriz y capacidades aerodinámicas (Guillemette y Ouellet 2005).

Por otra parte, aunque entre la masa máxima y la masa al primer vuelo todos los individuos pierden algo de masa, la pérdida menor entre periodos pre y post-vuelo fue en los pollos que eclosionaron más temprano, lo que sugiere que estos individuos llegan en mejor condición al primer vuelo. Así, los individuos con padres que ofrecen más cuidado parental (eclosionan más temprano) optimizan los recursos recibidos (Arroyo 2002) y mantienen su masa probablemente cerca del óptimo de vuelo, logrando su independencia en un periodo más corto. Mientras aquellos individuos que eclosionan tarde se alejan de este óptimo y alargan su periodo de transición.

Durante el cuidado parental pre-vuelo, la masa máxima de las hembras menores fue mayor que la de sus hermanas mayores y la de hijas únicas. Este resultado fue inesperado, pues a pesar que las hembras en esta especie crecen más y más rápido que los machos con el mismo suministro de alimento (Torres y Drummond 1999), en terminos jerarquicos, los pollos menores son desplazados o excluidos del suministro de alimento por sus hermanos mayores (Drummond et al. 1986, Drummond y García Chavelas 1989). Sin embargo, la agresividad en los pollos mayores es inhibida cuando hay un buen suministro de alimento (Drummond y García Chavelas 1989). Es posible que los individuos subordinados aprovechen estas circunstancias para aumentar sus reservas como garantía contra interrupciones o la reducción general del suministro de energía (Witter y Cuthill 1993, Hirose et al. 2012), en este caso derivados de las interacciones negativas entre hermanos (Drummond et al. 1991). Esto ocurriría en años donde las condiciones sean particularmente buenas, como lo fue el año 2006 en la colonia de isla El Rancho (sensu Castillo-Guerrero y Mellink 2007, Castillo-Guerrero 2009).

Durante el periodo de transición a la independencia, el tiempo en el nido y dedicado a solicitar alimento fue mayor en los hermanos menores que en los hermanos mayores. La solicitud de alimento está en función de dos factores: la condición corporal del pollo y el tiempo que ha transcurrido desde la última vez que fue alimentado (Villaseñor y Drummond 2007). Para el caso específico de los volantones, puede reflejar las necesidades a largo plazo ya que su condición puede influenciar su supervivencia (Midelton *et al.* 2007). Durante esta transición

los volantones vuelven al nido para ser alimentados por sus padres (Guo *et al.* 2010). Una explicación al mayor esfuerzo a solicitar alimento de los hermanos menores puede explicarse en el contexto social, donde deben competir con su hermano (Sasvári 1990), en respuesta a la estrategia (de los padres) de asignar el alimento en proporción a la frecuencia, magnitud y duración de las peticiones (Drummond y García Chavelas 1989). La disminución en la solicitud de alimento por parte de los volantones indicaría que son capaces de capturar suficiente presas por sí mismos (Castillo-Guerrero y Mellink 2006, Yoda 2007) y ya no sean totalmente dependientes.

Los resultados sobre el cuidado parental indican que los padres que inician la reproducción primero son capaces de ofrecer mejores condiciones de alimentación a los pollos, maximizando la duración de la etapa pre-vuelo. Esto permite que los volantones tengan una mayor madurez motriz y fisiológica, con lo cual sean independientes más rápido. En cambio los pollos que eclosionan más tarde tuvieron un periodo de cuidado parental pre vuelo más corto, pero un periodo post-vuelo más largo, el cual es resultado de las desventajas derivadas de la calidad del cuidado parental previo y por ello tienen un periodo de transición más prolongado. En la hipótesis propuesta se esperaba una relación positiva entre la cantidad de cuidado parental y la duración del periodo de transición a la independencia. Sin embargo, el cuidado parental y la transición se relacionaron de forma inversa. Los resultados de este trabajo indican que la maximización de la inversión parental (fecha de eclosión y orden de eclosión) se hace en la etapa pre vuelo y determinan la calidad del volantón. En ese sentido,

estos volantones podrán enfocar su energía a la adquisición de las habilidades de vuelo y forrajeo que acortan el periodo de transición.

9.2. *Desarrollo de habilidades de forrajeo*

En la caracterización del desarrollo de las habilidades de forrajeo se puede observar que ambas variables (orden de eclosión y fecha de eclosión) componentes del cuidado parental afectaron 3 de los parámetros analizados, La fecha de eclosión afectó la duración de los viajes y el orden de eclosión tuvieron efecto sobre el número de viajes por día y la proporción de los tipos de buceo (serie y solitario). El dimorfismo sexual afectó dos componentes (número de series de alimentación y profundidad máxima) y los días desde el primer vuelo no fueron significativos solo en un análisis resaltando la importancia de la experiencia en este proceso (Tabla III).

Los miembros de la familia Sulidae se alimentan de peces que capturan cayendo en picada y realizando buceos cortos y someros (Nelson 1978a). El dominio de esta técnica implica un proceso de aprendizaje que puede durar de varias semanas a varios meses (Yoda *et al.* 2004, Yoda *et al.* 2007, Castillo-Guerrero y Mellink 2006, Guo *et al.* 2010). En este periodo de transición los jóvenes se familiarizan con el ambiente marino que es dinámico. En el proceso de perfección de la técnica de vuelo mejoran sus capacidades físico-fisiológicas y adquieren las habilidades de forrajeo que les permitan ser independientes del cuidado parental y sobrevivir (Yoda *et al.* 2004, Castillo-Guerrero y Mellink 2006, Yoda *et al.* 2007, Guo *et al.* 2010).

En este estudio, el proceso de adquisición de las habilidades de forrajeo por volantones del bobo de patas azules fue gradual y, aunque el cuidado parental (fecha de eclosión y orden de eclosión) se relacionó con algunas de las variables de forrajeo, los días transcurridos desde su primer vuelo se relacionaron consistentemente con el mejoramiento de las habilidades de buceo. Los volantones incrementaron sus habilidades de forrajeo a través del tiempo ya que bucearon por más tiempo, alcanzaron profundidades de buceo mayores (promedio y máximo), realizaron buceos más complejos e incrementaron la proporción de los buceos únicos, aunque los buceos en serie predominaron en todo el proceso. La experiencia que los volantones obtuvieron parecieron el factor determinante en el desarrollo de dichas habilidades y se presume que estos tienen un forrajeo más eficiente. Al acumular días de vuelo, los volantones redujeron el número de viajes de forrajeo e incrementaron su duración. Esto puede indicar que los volantones forrajeaban en ambientes pelágicos (Guo 2010), pues existe un vínculo entre la duración de los viajes y la distancia a las áreas de alimentación (Nelson 1978a, Anderson y Ricklefs 1987). El incremento en la eficiencia de forrajeo y la lejanía de las zonas de alimentación parecen interactuar para hacer más redituable la captura de autoconsumo que depender del cuidado de los padres.

Los volantones de bobo de patas azules tuvieron parámetros de buceo similares a los de los adultos antes de cumplir un mes desde su primer vuelo. A partir de los 20 días desde el primer vuelo, los volantones fueron capaces de propulsarse dentro del agua y en consecuencia pudieron desarrollar buceos

activo (tipo U y W). La ejecución de este tipo de buceos puede estar en función de cambios temporales en la profundidad a la que se encuentran las presas en la columna de agua. Sin embargo, un estudio previo en la misma colonia no encontró ningún patrón en volantones y adultos que sugiriera ese efecto (Castillo-Guerrero y Mellink 2006). La acumulación de experiencia, el mejoramiento de las capacidades motrices y el dominio del vuelo explicarían la aparición relativamente tardía de buceos complejos. El mismo proceso parece ocurrir en el incremento de intentos de buceos en solitario (donde solo se realiza un intento aislado sin repeticiones subsecuentes). Pues aunque los buceos en serie dominan los intentos de alimentación de los juveniles en este trabajo, el aumento de buceos en solitario parece una señal de mejoras en sus habilidades de forrajeo ya que sugeriría mayor destreza de los volantones por la dificultad que representa capturar presas individuales (Garthe *et al.* 2000).

Diez días después del primer vuelo logran alcanzar la duración máxima de buceo que se reporta para los buceos de adultos en reproducción en la colonia de lobos de tierra, Perú y San Ildefonso (Golfo de California) (Zavalaga *et al.* 2007; Weimerskirch *et al.* 2009). Para realizar buceos largos, los volantones requieren de experiencia y condición muscular que les permita permanecer más tiempo sumergidos después del buceo inicial, que es producto de la inercia ganada en la caída en picada. El uso de las alas y patas para impulsarse y permanecer en la columna de agua se asocia a la persecución de presas (Nelson 1978b, Yoda *et al.* 2007), e indica que los volantones dominan el buceo en picada y son capaces de seguir peces bajo el agua como lo hacen los

adultos. En este proceso, además de las capacidades musculares y fisiológicas involucradas, se requiere del dominio del vuelo y de una buena selección del ángulo y la altura para caer en picada (Castillo-Guerrero y Mellink 2006, Yoda *et al.* 2007). Estos resultados indican individuos con capacidades suficientes para desarrollar buceos similares a los adultos más no respaldan que tengan la eficiencia de estos últimos.

La duración de los viajes de alimentación fue afectada por la fecha de eclosión. Los individuos que eclosionaron temprano en la temporada realizaron viajes de mayor duración en comparación a aquellos que eclosionaron después. La fecha de eclosión temprana se refleja en individuos que optimizan los recursos obtenidos de sus padres, son capaces de ejecutar al máximo funciones fisiológicas que respaldan el vuelo y tienen un periodo de transición a la independencia más corto (Ricklefs *et al.* 1998, Arroyo *et al.* 2002, este trabajo). En volantones del bobo café y patas rojas el aumento en la duración de los viajes es producto de un proceso lento a partir del primer vuelo, en el que se adquieren las habilidades de vuelo eficientes (Yoda *et al.* 2004, Guo *et al.* 2010).

El orden de eclosión en la nidada se relacionó con algunas actividades realizadas por los volantones. Los hermanos menores realizan más viajes por día que los mayores e hijos únicos y también vuelven al nido a pedir alimento en mayor frecuencia que los hermanos mayores. Esto puede explicarse en función de la dinámica de dominio del pollo mayor establecida desde una edad temprana (Drummond *et al.* 1986, Drummond y García Chavelas 1989), que implica una

mejor condición corporal del pollo mayor (Villaseñor y Drummond 2007). Los hermanos mayores, aunque dependen de sus padres tienen ventaja en la repartición de alimento en el nido (Drummond *et al.* 1986, Drummond y García Chavelas 1989) y su mejor condición les permite realizar un solo viaje de duración similar a la de los adultos, mientras que los hermanos menores regulan su esfuerzo en viajes cortos para volver al nido recurrentemente y aumentar las posibilidades de ser alimentados por los padres.

En suma, durante el proceso de adquisición de las habilidades de forrajeo el componente más importante es la experiencia que los volantones ganan al sumar días de vuelo. Estos resultados no establecen directamente el éxito de los volantones en la obtención de alimento, ni su equivalencia al de los adultos. Sin embargo, es probable que los individuos alcancen la independencia en un periodo más corto porque logran capturar presas, las cuales estas sean energéticamente más redituables que depender del alimento obtenido de los padres.

9.3. Dimorfismo sexual

En el bobo de patas azules el dimorfismo sexual inverso es un rasgo que se desarrolla desde etapas tempranas del crecimiento. Los pollos de ambos sexos tienen tamaño y masa similar al eclosionar, pero las hembras crecen más rápido que los machos (Drummond *et al.* 1991, Torres y Drummond 1999). Cuando los índices de crecimiento alcanzan su asíntota, a 79 días de edad, las hembras son más grandes (culmen 8.5% y ulna 10.5%) y más pesadas (27%)

(Drummond *et al.* 1991). Se sugiere que estas diferencias en tamaño corporal entre sexos tienen implicaciones en las actividades de forrajeo de los adultos (Zavalaga *et al.* 2007, Castillo-Guerrero 2010). Ambos sexos dependen de la inercia ganada durante la caída para entrar en la columna de agua y capturar a sus presas, pero las hembras al ser más pesadas pueden bucear más profundo y capturar peces que no están disponibles en la superficie (Zavalaga *et al.* 2007). Por su parte, los machos al ser más pequeños pueden alcanzar áreas de forrajeo más remotas con mayor disponibilidad de alimento o menor competencia intraespecífica (Lewis *et al.* 2005, Phillips *et al.* 2004). Para los volantones en transición a la independencia se evaluó si el dimorfismo influye en el desarrollo de las habilidades de forrajeo de manera similar a lo reportado en adultos.

En este estudio se detectaron algunas diferencias en el cuidado parental previo al vuelo, ligadas con el sexo. Los machos que eclosionaron primero alcanzaron una masa corporal mayor que aquellos que eclosionaron más tarde. En las hembras, las hermanas menores fueron más pesadas que las hermanas mayores. Además, los machos comenzaron a volar a menor edad que las hembras. En cuanto a las diferencias en la adquisición de habilidades de forrajeo, con el mismo número de días de vuelo, los machos realizaron más series de alimentación y alcanzaron una profundidad media de buceo mayor que las hembras.

La masa máxima de los machos que eclosionan temprano puede lograrse

en la combinación de su mayor economía en la crianza (Torres y Drummond 1999b) y en un periodo menor que las hembras que alcanzan la asíntota de masa (Drummond *et al.* 1991). Es decir, al eclosionar temprano reciben alimento suficiente, que optimizan en un menor tiempo convirtiéndolo en reservas. En las hembras, que las hermanas menores alcancen una masa máxima mayor se contraponen al dominio de las hermanas mayores en el patrón de crecimiento (Drummond *et al.* 1991). El que las hermanas menores sean más pesadas puede ser debido a la formación de una reserva contra interrupciones del suministro de alimento (Witter y Cuthill 1993, Hirose *et al.* 2012), que pudo potenciarse con la combinación de condiciones ambientales favorables y que los hermanos (machos o hembras) fuesen permisivos (Drummond y García Chavelas 1989). Así, en cada sexo los parámetros del cuidado parental que determinaron la masa máxima fueron diferentes, lo que sugiere estrategias específicas en función de las condiciones que cada uno enfrenta en el nido. En el caso de los machos dependen de una fecha de eclosión temprana, mientras que en las hembras lo regula el condicionamiento social.

Los machos realizaron su primer vuelo a menor edad que las hembras. La capacidad de los machos de adquirir en menor tiempo la coordinación motriz y las capacidades aerodinámicas requeridas para movilizar su masa corporal en el aire (Drummond *et al.* 1991, Guillemette y Ouellet 2005) está ligada a su menor costo de crianza, al ser el sexo de menor tamaño la energía adquirida se emplea en el desarrollo motriz mientras que en hembras se canaliza en crecimiento (Torres y Drummond 1999b). En consecuencia, los machos son capaces de

entrar y salir de la columna de agua en busca de presas en más ocasiones por que su relación tamaño-habilidad les permite una mayor capacidad de desplazamiento a menor costo (Shaffer *et al.* 2001, Lewis *et al.* 2005). Asimismo, los volantones machos alcanzaron una profundidad de buceo promedio mayor que las hembras, en contra de las posibilidades teóricas de las segundas. La diferencia en la profundidad promedio puede deberse a que los machos tienen sus capacidades motrices más desarrolladas (Ricklefs *et al.* 1998, Arroyo *et al.* 2002, Yoda *et al.* 2007, este trabajo), en función, posiblemente, de un ángulo más pronunciado y mayor altura en la caída (Castillo-Guerrero y Mellink 2006, Yoda *et al.* 2007). En suma, el menor costo de crianza y mejor desarrollo motriz de los machos son los factores que establecen las diferencias en la adquisición de las habilidades de forrajeo.

Las diferencias encontradas en este trabajo aportan evidencia de que el dimorfismo sexual afecta el proceso de adquisición de las habilidades de forrajeo. Los machos desarrollan las habilidades de forrajeo antes que las hembras por la combinación de los factores que les permiten volar a menor edad y ser más ágiles. Cabe resaltar que los volantones de ambos sexos están en un proceso de aprendizaje y aun no alcanzan su máximo potencial de forrajeo.

10. CONCLUSIONES

En este estudio se encontró que el periodo de transición a la independencia es afectado por el cuidado parental que los jóvenes reciben. Acorde con la hipótesis

propuesta en este trabajo, los individuos que recibieron más cuidado parental volaron a mayor edad, sin embargo no prolongaron el cuidado parental post-vuelo y lograron ser independientes antes que los individuos con menor cuidado.

En comparación con otras especies, los jóvenes del bobo de patas azules alcanzan su independencia más rápido debido a su capacidad para dominar simultáneamente las habilidades de vuelo y forrajeo.

Se determinó que el desarrollo de las habilidades de forrajeo fue gradual, la experiencia adquirida por los volantones al sumar días de vuelo se relacionó positivamente con la adquisición de habilidades de buceo/forrajeo.

Los machos adquirieron su coordinación motriz más rápido que las hembras y por ende perfeccionaron las habilidades de forrajeo más pronto. En función del sexo, calidad parental y condiciones sociales “usan” una estrategia de optimización.

11. RECOMENDACIONES

Derivado de este trabajo, se recomienda...

1) determinar si la cantidad de cuidado parental que reciben los volantones desde el primer día de vuelo, hasta su independencia es proporcional a la calidad de dicho cuidado.

2) cuantificar: a) la cantidad de alimento que los volantones son capaces de capturar, b) la que reciben de sus padres y c) sus variaciones durante la etapa

de desarrollo de habilidades de forrajeo, para evaluar su progreso durante este periodo.

3) hacer un seguimiento a los individuos que logran ser independientes para determinar su supervivencia y reclutamiento.

4) determinar si existen variaciones interanuales e intercoloniales en los parámetros evaluados de desarrollo de habilidades de forrajeo en el bobo de patas azules.

%) realizar, dentro del grupo de los Sulidos, una comparación filogenética para determinar qué factores influyen en el periodo de la transición a la independencia.

12. REFERENCIAS

American Ornithologists' Union (1983). Check-list of the North American birds. 7th edition. American Ornithologists' Union, Washington, D. C.

Ancona, S., Sánchez-Colón, S., Rodríguez, C. y H. Drummond (2011). El Niño in the warm tropics: local sea temperature predicts breeding parameters and growth of blue-footed boobies. *Journal of Animal Ecology* 2011, 80, 799–808.

Anderson, D. J. y R. E. Ricklefs (1992). Brood size and food provisioning in masked and blue-footed boobies (*Sula spp.*). *Ecology* 73:1363-1374.

- Arroyo, B. E., T. De Cornulier y V. Bretagnolle (2002). Parental investment and parent-offspring conflicts during the postfledging period in Montagu's harriers. *Animal Behaviour* 63 235-244.
- Ashmole, N. P. & Tovar, H (1968). Prolonged parental care in royal terns and other birds. *Auk* 85:90–100.
- Beamonte-Barrientos, R., A. Velando, H. Drummond y R. Torres (2010). Senescence of maternal effects: aging influences egg quality and rearing capacities of a long-lived bird. *American Naturalist* 175: 469-480.
- Burger, J (1980). The transition to independence and postfledging parental care in seabirds. *Behavior of Marine Animals*. J. Burger, B. L. Olla y H. E. Winn. New York, Plenum. 4:367–447.
- Bustamante, J (1994). Family break-up in Black and Red Kites *Milvus migrans* and *M. milvus*: is time of independence an offspring decision? *Ibis*. 136:176–184.
- Castillo-Guerrero, J. A., E. Mellink y A. Aguilar (2005). Bigamy in the blue-footed booby and the brown booby? *Waterbirds* 28:399-401.
- Castillo-Guerrero, J. A. y E. Mellink (2006). Maximum diving depth in fledging blue-footed boobies: skill development and transition to independence. *The Wilson Journal of Ornithology* 118:527-531.
- Castillo-Guerrero, J. A. y E. Mellink (2011). Occasional inter-sex differences in diet and foraging behavior of the Blue-footed booby: maximizing chick rearing in a variable environment? 152: 269-277. *Journal of Ornithology*
- Catry, P., R. A. Phillips y R.W. Furness (1999). Evolution of reversed sexual size

- dimorphism in Skuas and Jaegers. *Auk* 116:158-168.
- Ceballos, O. & Donazar, J. A. (1990). Parent-offspring conflict during the post-fledging period in the Egyptian vulture *Neophron percnopterus* (Aves, Accipitridae). *Ethology*, 85, 225–235.
- Chesser, R. T., R. C. Banks, K. Barker, C. Cicero, J. Dunn, L. , A. W. Kratter, I. J. Lovette, P. C. Rasmussen, J. V. Remsen, J. D. Rising, D. F. Stotz y K. Winker (2010). "Fifty-first supplement to the American Ornithologists' Union check-list of North American birds." *Auk* 127:726–744.
- Clifford L. D. y D. J. Anderson (2001). Food limitation explains most clutch size variation in the Nazca Booby. *Journal of Animal Ecology* 70:539-545.
- Clutton-Brock, T. H (1991). *The evolution of parental care*. Princeton, New Jersey: Princeton University Press.
- Croxall, J.P (1995). Sexual size dimorphism in seabirds. *Oikos* 73:399–403.
- Cockburn, A (2006). Prevalence of different modes of parental care in birds. *Proceedings of the Royal Society B* 273: 1375-1383.
- D'Alba, L. y R. Torres (2007). Seasonal egg-mass variation and laying sequence in a bird with facultative brood reduction. *Auk* 124:643-652.
- Dijkstra, C., Daan, S. y I. Pen (1998). Fledgling sex ratios in relation to brood size in size-dimorphic birds. *Behavioral Ecology* 9:287–296.
- Diamond, A. W 1974. *The red-footed booby on Aldabra Atoll, Indian Ocean*. *Ardea* 62:196–218.
- Diamond, A. W (1973). Notes on the breeding biology and behavior of Magnificent Frigate bird, *Condor* 75: 200-209.

- Dentressangle, F., L. Boeck y R. Torres (2008). Maternal investment in eggs is affected by male feet color and breeding conditions in the blue-footed booby, *Sula nebouxii*. Behavioral Ecology and Sociobiology 62:1899-1908.
- Drummond, H., E. Gonzalez y J. L. Osorno (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., and C. García Chavelas (1989). Food shortage influences sibling aggression in the blue-footed booby. Animal Behaviour 37:806-819.
- Drummond, H., J. L. Osorno, R. Torres, C. Garcia-Chavelas y L. Merchant-Larios (1991). Sexual size dimorphism and sibling competition: implications for avian sex ratios. American Naturalist 138:623-641.
- Drummond, H., R. Torres, C. Rodríguez Juárez y S. Kim (2010). Is kin cooperation going on undetected in marine bird colonies? Behavioral Ecology and Sociobiology 64:647-655.
- Duffy, D. C. (1987). Aspects of the ecology of Blue-footed and Peruvian Boobies at the limits of their ranges on Isla Lobos de Tierra, Peru. Colonial Waterbirds 10:45-49.
- Fairbairn, J. y R. Shine (1993). Patterns of sexual size dimorphism in seabirds of the southern hemisphere. Oikos 68:139-145.
- Ferrer, M. (1992). Regulation of postfledging dependence in the Spanish Imperial Eagle *Aquila adalberti*. Ibis. 134:128-133.

- Garthe, S., S. Benvenuto y W. A. Montevecchi. (2000). Pursuit plunging by Northern Gannets (*Sula bassana*) feeding on capelin (*Mallotus villosus*). Proceedings: Biological Sciences 267:1717-1722.
- Genovart, M., Oro, D., Ruiz, J., Griffiths, R., Monaghan, P y R. G. Nager (2003). Seasonal changes in brood sex composition in Audouin's gulls. The Condor. 105:783-790.
- Gruebler, M. U. y B. Naef-Daenzer (2008). Postfledging parental effort in barn swallows: evidence for a trade-off in the allocation of time between broods. Animal Behaviour 75:1877-1884.
- Gruebler, M. U. y B. Naef-Daenzer (2010). Survival benefits of post-fledging care: experimental approach to a critical part of avian reproductive strategies. Journal of Animal Ecology 79:334-341.
- Guerra, M. y H. Drummond (1995). Reversed size dimorphism and parental care: minimal division of labor in the blue footed booby. Behaviour 132:479-497.
- Guo, H., L. Cao, L. Peng, G. Zhao y S. Tang (2010). Parental care, development of foraging skills, and transition to independence in the red-footed booby. Condor 112:38-47.
- Haycock, K. A. y Threlfall, w. (1975). The breeding biology of the Herring Gull in New Foundland. Auk 92:678-697.
- Hedrick, A. V. y E. J. Temeles (1989). The evolution of sexual dimorphism in animals: hypotheses and tests. Trends in Ecology and Evolution 4:136-138.
- Heinsohn, R. G. (1991). Slow learning of foraging skills and extended parental

- care in cooperatively breeding White-winged Choughs. *American Naturalist*. 137:864–881.
- Jones, I. L., F. M. Hunter, G. J. Robertson, J. C. Williams y G. V. Byrd (2007). Covariation among demographic and climate parameters in whiskered auklets *Aethia pygmaea*. *Journal of Avian Biology* 38:450-461.
- Kim, S.Y., R. Torres y H. Drummond (2009). Simultaneous positive and negative density-dependent dispersal in a colonial bird species. *Ecology* 90:230-239.
- Kim, S.-Y., R. Torres, C. Rodríguez y H. Drummond (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.
- Kohno, H., 2000. Visits of immature blue-faced and red-footed boobies to Nakanokamishima, South Ryukyus, Japan. *Bulletin of Institute of Oceanic Research and Development* 21:111–117.
- Kuroda, N. (2007). Fragmental notes on avian morpho-anatomy: 7. Myological notes on the blue-footed booby *Sula nebouxii*. *Journal of Yamashina Institute for Ornithology* 38:110-119.
- Lack, D. (1968). *Ecological adaptations for breeding in birds*. Methuen, London.
- Langen, T. A. (2000). Prolonged offspring dependence and cooperative breeding in birds. *Behavioral Ecology* 11:367-377.
- Lewis, S., E. A. Schreiber, F. Daunt, G. A. Schenk, K. Orr, A. Adams, S. Wanless y K. C. Hamer (2005). Sex-specific foraging behavior in tropical boobies: does size matter? *Ibis* 147:408-414.

- McIntyre, C. L, Collopy, M. W (2006). Postfledging dependence period of migratory Golden Eagles (*Aquila chrysaetos*) in Denali National Park and Preserve, Alaska. *Auk*. 123:877–884.
- Mock, D. W, G. A. Parker (1997). *The evolution of sibling rivalry*. Oxford University Press.
- Montes-Medina, A. C., H. Drummond y S. Kim (2009). Distance from the forest edge matters in habitat selection of the Blue-footed Booby *Sula nebouxii*. *Journal of Ornithology* 150:845-852.
- Morales, J., R. Torres y A. Velando (2010). Parental conflict and blue egg coloration in a seabird. *Naturwissenschaften* 97:173-180.
- Mularda, H. y E. Danchina (2008). The role of parent-offspring interactions during and after fledging in the Black-legged Kittiwake. *Behavioral Processes* 79:1-6.
- Nelson J. B. (1966). Clutch size in the Sulidae. *Nature* 214:435-436
- Nelson, J. B. (1978). *The Sulidae: gannets and boobies*. Oxford: Oxford University Press.
- Nelson, J. B. (1970). The relationship between behavior and ecology in the Sulidae with reference to other sea birds, *Oceanography and Marine Biology: An Annual Review* 8:501-574.
- Oro, D., R. Torres, C. Rodríguez y H. Drummond (2010). Climatic influence on demographic parameters of a tropical seabird varies with age and sex. *Ecology* 9: 1205-1214.

- Osorio-Beristain, M. y H. Drummond (1993). Natal dispersal and deferred breeding in the blue-footed booby. *Auk* 110: 234-239.
- Osorio-Beristain, M. y H. Drummond (1998). Non-aggressive mate guarding by the blue-footed booby: a balance of female and male control. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 43:307-315.
- Osorno, J. L. y H. Drummond (1995). The function of hatching asynchrony in the blue-footed booby. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 37:265-273.
- Ridley, A. R. y N. J. Raihani (2007). Variable post fledging care in a cooperative bird: causes and consequences. *Behavioral Ecology* 18:994-1000.
- Ricklefs, R.E. (1969). The nesting cycle of songbirds in tropical and temperate regions. *Living Bird* 8:165-175.
- Rowlwy, I.C.R, y E. Rusell (1991). Demography of passerine in the temperate southern hemisphere. In: *Bird population studies* (Perrins, C.M, Lebreton, J.D, Hiron, G. L. M, eds). Oxford: Oxford University Press; 22-44.
- Schreiber, E. A. y J, Burger (2002) *Biology of marine birds*. Boca Raton, FL: CRC Press.
- Schreiber, E. A. y R. W. Schreiber (1988). Great Frigate birds size dimorphism on two Central Pacific Atolls. *Condor* 90:90–99.
- Serrano-Meneses, M. A. y T. Szekely (2006). Sexual size dimorphism in seabirds: sexual selection, fecundity selection and differential niche utilization. *Oikos* 113:385-394.
- Shaffer, S.A., Weimerskirch, H. & Costa, D.P. 2001. Functional significance of

- sexual dimorphism in wandering albatrosses, *Diomedea exulans*.
Functional Ecology. 15: 203–210.
- Simmons, K.E.L. (1967). Ecological adaptations in the life history of the Brown Booby at Ascension Island. Living Bird 6:187–212.
- Snow, B. K. (1960). The breeding biology of the Shag *Phalacrocorax aristotelis* on the island of Lundy, Bristol Channel, Ibis 102: 554-575.
- Stamps, J., M. Calderón-de Anda, C. Pérez y H. Drummond (2002). Collaborative tactics for nest site selection by pairs of blue footed boobies. Behaviour 139: 383-1412.
- Stearns, S. C (1992). The Evolution of Life Histories. Oxford: Oxford University Press.
- Sunde, P. (2008). Parent-offspring conflict over duration of parental care and its consequences in tawny owls *Strix Aluco* . J Avian Biol. 39:242–246.
- Taylor, S. A., C. B. Zavalaga y V. L. Friesen (2010). Hybridization between Blue-footed (*Sula nebouxii*) and Peruvian (*Sula variegata*) Boobies in Northern Peru. Waterbirds 33:251-257.
- Tershy, B. R. y D. A. Croll (2000). Parental investment, adult sex ratios, and sexual selection in a socially monogamous seabird. Behavioral Ecology and Sociobiology 48:52-60.
- Torres, R. y H. Drummond (1999a). Does large size make daughters of the blue-footed booby more expensive than sons? Journal of Animal Ecology 68:1133 -1141.

- Trivers, R. L. (1974). Parent-offspring conflict. *American zoologist* 14:249-264.
- Van Noordwijk, A. J., R. H. McCleery y C. M. Perrins (1995). Selection for the timing of great tit breeding in relation to caterpillar growth and temperature. *Journal of Animal Ecology* 64:451–458.
- 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 C. Alonso-Alvares (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., H. Drummond y R. Torres (2010). Senescing sexual ornaments recover after a sabbatical. *Biology Letters* 6:194-196.
- Vergara, P., J. A. Fargallo y J. Martínez-Padilla (2010). Reaching independence: food supply, parent quality, and offspring phenotypic characters in kestrels. *Behavioral Ecology* 21:507-512.
- Verhulst, S, R. A. Hut (1996). Post-fledging care, multiple breeding and the costs of reproduction in the great tit. *Animal Behaviour*. 51:957–966.
- Votier, S. C., T. R. Birkhead, D. Oro, M. Trinder, M. J. Grantham, J. A. Clark, R. H. McCleery y B. J. Hatchwell (2008). Recruitment and survival of immature seabirds in relation to oil spills and climate variability. *Journal of Animal Ecology* 77:974-983

- Weathers, W. W. y K. A. Sullivan (1989). Juvenile foraging proficiency, parental effort, and avian reproductive success. *Ecological Monographs* 59:223-246.
- Weathers, W. W., AND K. A. Sullivan (1991). Foraging efficiency of parent juncos and their young. *Condor* 93:346–353.
- Weatherhead, P. J. y S. B. McRae (1990). Brood care in American robins: Implications for mixed reproductive strategies by females. *Animal Behaviour* 39:1179–1188.
- Webb, J. N., T. Szekely, A. I. Houston, y J. M. McNamara (2002). A Theoretical analysis of the energetic costs and consequences of parental care decisions. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London B Biological Sciences* 57:331-340
- Wheelwright, N. T. y J. J. Templeton (2003a). Development of foraging skills and the transition to independence in juvenile savannah sparrows. *Condor* 105:279-287.
- Wheelwright, N. T., K. A. Tice y C. R. Freeman-Gallant (2003b). Postfledging parental care in Savannah sparrows: sex, size and survival. *Animal Behaviour* 65:435-443.
- Yoda, K., H. Kohno y Y. Naito (2004). Development of flight performance in the brown booby. *Proceedings of the Royal Society of London B Biological Sciences* 271:S240-S242.

Yoda, K., H. Kohnob y Y. Naito (2007). Ontogeny of plunge diving behavior in brown boobies: Application of a data logging technique to hand-raised seabirds. *Deep-Sea Research II* 54:321-329.

Zavalaga, C. B., S. Benvenuti, L. Dall'Antonia y S. D. Emslie (2007). Diving behavior of blue-footed boobies *Sula nebouxii* in northern Peru in relation to sex, body size and prey type. *Marine Ecology Progress Series* 336:291-303.