



**UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA
DE MÉXICO**

FACULTAD DE CIENCIAS

• • •

Desarrollo y senescencia del cuidado parental en el
bobo de patas azules

T E S I S

QUE PARA OBTENER EL TÍTULO DE:

BIÓLOGO

PRESENTA :

JOSÉ SANTIAGO ORTEGA RAMÍREZ



DIRECTOR DE TESIS:

Dr. Hugh Drummond

2016



Universidad Nacional
Autónoma de México



UNAM – Dirección General de Bibliotecas
Tesis Digitales
Restricciones de uso

DERECHOS RESERVADOS ©
PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

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

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

1. Datos del alumno

Ortega
Ramírez
José Santiago
56530675
Universidad Nacional Autónoma de México
Facultad de Ciencias
Biología
309137630

2. Datos del tutor

Dr.
Hugh
Drummond

3. Datos del sinodal 1

Dr.
Alejandro
Gonzalez
Voyer

4. Datos del sinodal 2

Dr.
Carlos
Ochoa
Olmos

5. Datos del sinodal 3

Dr.
Fausto René
Beamonte
Barrientos

6. Datos del sinodal 4

Biól.
Oscar
Sánchez
Macouzet

7. Datos del trabajo escrito

Desarrollo y senescencia del cuidado parental en el bobo de patas
azules
32 pp
2015

AGRADECIMIENTOS

“Sic parvis magna”

- Sir Francis Drake

Quiero agradecerle a mis padres, Angélica y Santiago, por todo el apoyo que me han brindado a lo largo de mi vida, por enseñarme a superar mis metas y a continuar adelante.

A mi hermana, Angélica, por hacerme reír y tener con quien pelearme, y por ser un ejemplo a seguir. A mis abuelos, tíos y primos, por preguntar por mis avances en la carrera y en el tema que desarrollé para este trabajo.

Agradezco especialmente a mi tutor, Hugh Drummond, por la oportunidad de unirme a un excelente grupo de trabajo y guiarme en la realización de este proyecto. Por su gran dedicación a la ciencia, su paciencia y por impulsarme a pensar de manera más crítica y encontrar soluciones por mi cuenta.

De igual manera agradezco a mi amigo y asesor, Oscar Sánchez, por la inmensurable ayuda que me ha brindado desde el momento que ingresé al laboratorio. Por su paciencia al explicarme más de una vez el funcionamiento de la base de datos y por inculcar los valores necesarios para hacer buena ciencia.

Gracias a todos en el laboratorio de Conducta Animal. Ale, Lynna, Cris e Ilse por su amistad, sus opiniones y retroalimentación sobre mi trabajo. En especial agradezco a Cris y a Lynna por sus consejos sobre estadística. Y a Ilse por siempre ser una excelente amiga y estar ahí cuando necesito platicar sobre algún punto del proyecto.

Quiero mencionar que la obtención de datos para este proyecto fue posible gracias a Andrea Urrutia, con quien empecé este proyecto cuando cursábamos el taller de Biología de la Conducta. Nunca olvidaré los buenos momentos que pasamos en la Isla junto a César y de una u otra manera con Paty.

A mis grandes amigos, Gerardo, Gustavo, Shagy alias Javier, Andrea, Ilse, Poncho, Gloria, Pepe Mike, Marcos y Beto, por hacerme reír, enojar y por compartir de los mejores momentos de mi vida con ellos.

Agradezco a mis sinodales, Oscar, Alejandro, René y Carlos por sus comentarios y su interés en ayudarme a mejorar mi formación como científico.

ÍNDICE

RESUMEN	1
INTRODUCCIÓN	2
MÉTODO	9
Hábitat	9
El bobo de patas azules como modelo de estudio	10
Monitoreo de la colonia	13
Elección de muestra	14
Protocolo de prueba	14
Análisis estadísticos	16
RESULTADOS	17
Efecto de la edad sobre la defensa del nido	17
Efecto de la experiencia reproductiva sobre la defensa del nido	20

DISCUSIÓN	22
Variación del índice de defensa con respecto a la edad del progenitor	22
Sobrevivencia diferencial de fenotipos	22
Efectos de cohorte	23
Inversión terminal y moderación reproductiva	24
REFERENCIAS	26
APÉNDICE 1	31

RESUMEN

El desempeño reproductivo suele aumentar con la edad en la vida temprana y disminuir con la edad en la vida tardía; el aumento suele atribuirse a la maduración y la experiencia, y la disminución a la senescencia. Pocos estudios se han enfocado en cómo el cuidado parental cambia con la edad. Mediante una intrusión humana, se puso a prueba si la intensidad de la defensa del nido por bobos de patas azules (*Sula nebouxii*) de edades conocidas depende de la edad del progenitor. Además, en bobos de 6, 7 y 8 años de edad, se analizó si la intensidad varía con la experiencia reproductiva. La intensidad de la defensa aumentó progresivamente hasta los 9 años de edad, seguido posiblemente por estabilidad en la intensidad en aves mayores. Sin embargo, no se encontró un efecto de la experiencia reproductiva sobre la defensa a ninguna de las tres edades. El incremento en la defensa con la edad durante la vida temprana puede deberse a procesos generales de maduración y experiencia más que a la experiencia reproductiva. Sin embargo, el incremento también puede deberse a la sobrevivencia diferencial de bobos con una defensa intensa o a un aumento en la inversión parental con la edad, y no puede descartarse la posibilidad de que se deba a efectos de cohorte.

INTRODUCCIÓN

Los animales cambian constantemente a lo largo de su existencia y muestran variaciones relacionadas con la edad en diversos rasgos fisiológicos y conductuales. Estos cambios generalmente se atribuyen a dos procesos (Rivera-Gutierrez et al., 2012; Saino et al., 2002): maduración y aprendizaje, y deterioro o senescencia (Kirkwood, 2001). En etapas tempranas de la vida el proceso de maduración y aprendizaje puede acrecentar el éxito reproductivo (Le Vaillant et al., 2013; Robertson & Rendell, 2001; Sydeman et al., 1991) conforme aumenta la experiencia de los individuos (hipótesis de constricción; Forslund & Pärt, 1995; Curio 1983 en McCleery et al., 2008) (por ej. aumento en la eficiencia de forrajeo; Le Vaillant et al., 2013). Además, la experiencia con una pareja en particular puede aumentar el éxito reproductivo a través de una mejor coordinación de cuidados parentales (Black, 1996; por ejemplo: Fox & Millam, 2014; Sánchez-Macouzet et al., 2014). Por otro lado, la senescencia se caracteriza por un declive progresivo en funciones fisiológicas y rasgos morfológicos y conductuales, provocando una disminución en componentes de la adecuación (Robertson & Rendell, 2001; Velando et al., 2006) o un incremento en la probabilidad de mortalidad (McNamara et al., 2009; Monaghan et al., 2008; Vaupel et al., 2004).

En poblaciones silvestres, un mayor éxito reproductivo en individuos de mayor edad a veces puede ser explicado por otros dos mecanismos. Primero, la desaparición de fenotipos con bajo desempeño reproductivo ocurrirá si estos

conjuntamente poseen una probabilidad menor de supervivencia (hipótesis de selección, Curio 1983, en McCleery et al., 2008; Forslund & Pärt, 1995). Por esta supervivencia diferencial, la proporción de reproductores con un buen desempeño aumentará con la edad de la cohorte, y el desempeño reproductivo promedio será mayor en las clases de edad mayores que en las menores. Segundo, la hipótesis de la optimización del esfuerzo reproductivo o de restricción predice que la inversión reproductiva aumentará con la edad conforme disminuye el valor reproductivo residual del individuo (i.e. conforme la mortalidad incrementa y la fecundidad decrece) (Curio 1983 en Angelier et al., 2007; Williams, 1966).

A primera vista, la ocurrencia de la senescencia es difícil de explicar desde una perspectiva adaptativa, debido a que este proceso conlleva a una pérdida de adecuación en los organismos. Las teorías sobre la evolución de la senescencia están basadas en la premisa de que la fuerza de la selección natural disminuye con la edad (Williams, 1966). La teoría del soma desechable de Kirkwood (1997) se basa en la distribución de recursos finitos entre crecimiento corporal, mantenimiento y reproducción, de acuerdo al contexto ecológico de cada individuo. Por otro lado, la teoría de la pleiotropía antagonista se enfoca en las disyuntivas entre los beneficios de la expresión de ciertos genes en la vida temprana contra los efectos negativos de los mismos en el futuro (Nussey et al., 2013). Ambas teorías comparten predicciones en términos de disyuntivas entre la reproducción y el envejecimiento (Lemaître et al., 2015), en donde un incremento en la inversión reproductiva en la vida temprana provoca reducciones en desempeño y/o supervivencia en la vida tardía (Reed et al., 2008); en otras palabras, senescencia. A pesar de la semejanza de sus predicciones, hay que tener en cuenta que la primera teoría deriva de la teoría de la optimización y la segunda de la genética de poblaciones, por lo que la evidencia que apoya a una, no necesariamente apoya a la otra (Lemaître et al., 2015).

La teoría de historias de vida se basa en la noción de que los individuos poseen una cantidad limitada de recursos disponibles para repartir entre diversas funciones o estructuras, generando disyuntivas (Santos & Nakagawa, 2012). Estas disyuntivas ocurren a través de toda la vida de los organismos, afectando su adecuación. Consecuentemente, se esperarían ajustes estratégicos en la inversión y la conducta en relación con la edad de cada individuo. Debido a que la crianza implica costos para la reproducción futura de ambos progenitores (Andersson et al., 1980; Hogstad, 1993), se espera una distribución estratégica de la inversión parental entre los diferentes eventos reproductivos a lo largo de la existencia de cada individuo a fin de maximizar su adecuación de por vida. Por ejemplo, cuando la tasa de mortalidad extrínseca es baja, se proveería más cuidado a las crías con un valor reproductivo alto que a la progenie con un valor bajo, esto con el fin de ahorrar energía para eventos reproductivos futuros (Thünken et al., 2010).

Según la hipótesis de inversión terminal, conforme un organismo se acerca al final de su vida, y al no esperar una producción futura de crías, se esperaría que el individuo aumente su esfuerzo reproductivo (Isaac & Johnson, 2005), invirtiendo todo su capital en la progenie actual (Clutton-Brock, 1984; Velando et al., 2006) a costa de su supervivencia. Sin embargo, McNamara et al. (2009) discuten que quizá las condiciones que favorecen tal inversión terminal son restringidas, y que la restricción reproductiva en edades avanzadas podría ser a menudo lo óptimo (hipótesis de optimización o de restricción, McNamara et al., 2009). Desde esta perspectiva, un organismo se vería beneficiado de reproducirse lentamente cuando padece el deterioro de la edad avanzada, a fin de posponer su muerte y así asignar más tiempo para reproducirse (McNamara et al., 2009). La hipótesis de optimización concuerda con la teoría de soma desechable y con la observación de que la mayoría de las especies iteróparas presentan, luego de un incremento inicial en la adecuación con la edad (Forslund & Pärt, 1995; Rebke et al., 2010;

Vaupel et al., 2004), un declive al pasar por un umbral de edad (Beamonte-Barrientos et al., 2010; Drummond & Rodríguez, 2013; Ericsson et al., 2001; Oro et al., 2014; Velando et al., 2006).

Las investigaciones sobre senescencia han hecho énfasis en los mecanismos responsables del declive en el desempeño en edades avanzadas, normalmente estudiando organismos modelo en condiciones de laboratorio o en cautiverio (Monaghan et al., 2008). Sin embargo, la relevancia ecológica y evolutiva de este declive se desconoce debido al reto que representa medir acertadamente la tasa de envejecimiento de individuos específicos, o la tasa promedio de envejecimiento dentro de una población (Nussey et al., 2008). Los primeros estudios sobre senescencia en la naturaleza estuvieron enfocados principalmente en documentar el efecto de la edad sobre la mortalidad, más que la reproducción y otros rasgos de historia de vida (Lecomte et al., 2010; Saino et al., 2002). No obstante, la recolección de información a largo plazo en poblaciones marcadas ha facilitado análisis recientes de los cambios en patrones de historias de vida y estrategias reproductivas a lo largo de la vida de los organismos.

Por ejemplo, numerosos estudios de aves y mamíferos silvestres han provisto evidencia longitudinal de incrementos y decrementos asociados a la edad en supervivencia, reproducción y función fisiológica (Altmann et al., 2010; Beamonte-Barrientos et al., 2010; Ericsson et al., 2001; Isaac & Johnson, 2005; Kim et al., 2011; Rebke et al., 2010). Los efectos combinados del mejoramiento temprano y de la senescencia suelen generar una curva característica con forma de *U* invertida (Forslund & Pärt, 1995). Aquí, el punto de inflexión marca la edad cuando los efectos negativos de la senescencia sobrepasan a los efectos positivos del aprendizaje y la experiencia (Saino et al., 2002).

Existe evidencia indirecta de un incremento en el cuidado parental con la experiencia (Byholm et al., 2011; Pugesek, 1987) pero pocos estudios han

cuantificado directamente la conducta. Se ha observado que en el pingüino rey (*Aptenodytes patagonicus*) la eficiencia de forrajeo aumenta con la edad: aves viejas consiguen cantidades semejantes de alimento que aves jóvenes, pero las primeras lo hacen en un menor tiempo (Le Vaillant et al., 2013). Además, los patrones de forrajeo de este pingüino también cambian con la edad: los individuos viejos se alejan menos de la colonia que los individuos jóvenes (Le Vaillant et al., 2013). En contraste, el albatros errante (*Diomedea exulans*) muestra un decremento en la eficiencia de forrajeo con la edad, aves viejas viajan a mayores distancias pero con menor actividad en la superficie en comparación con las aves jóvenes (Lecomte et al., 2010).

Para muchas aves, la depredación de nidos afecta cuantiosamente a la adecuación (Ricklefs, 1969; Blancher & Robertson, 1982; Greig-Smith, 1980), por lo que la defensa de la progenie es una de las formas de inversión parental más importantes. La conducta de defensa reduce la probabilidad de que el contenido del nido sea dañado por un depredador y simultáneamente incrementa el gasto energético y la probabilidad de heridas o de muerte para el padre (Montgomerie & Weatherhead, 1988), afectando su valor reproductivo residual.

En las aves la intensidad en la defensa parental del nido es variable (Burtka & Grindstaff, 2013; Montgomerie & Weatherhead, 1988). Puede aumentar con la edad de la nidada (por ej. después de la eclosión, Greig-Smith, 1980) y con el tamaño de la puesta (Greig-Smith, 1980); aunque Westmoreland (1989) no encontró dicha relación. Puede ser mayor en los machos que en las hembras (Brunton, 1990; Knight & Temple, 1988) y puede variar con el tipo de depredador (Brunton, 1990; Kleindorfer et al., 2005; Wiklund, 1990). Además, se esperaría que la intensidad de la defensa aumente con la edad de los progenitores, en la medida en que su probabilidad de supervivencia decrezca (Montgomerie & Weatherhead, 1988).

Es importante considerar que la relación entre edad y mortalidad varía entre las especies de aves (Montgomerie & Weatherhead, 1988; Ricklefs, 1969) y que la magnitud de senescencia está determinada en gran medida a la velocidad de historia de vida, sin relación al tamaño del organismo (Jones et al., 2008). Cuando la supervivencia es dependiente de la edad, se espera un incremento en el esfuerzo parental conforme disminuye el valor reproductivo residual del individuo (Williams, 1966). Este patrón de incremento en el esfuerzo parental conforme la supervivencia disminuye se ha observado en la defensa del nido de aves como la gaviota californiana (*Larus californicus*; Pugesek, 1983, 1987) y el ganso blanco (*Anser caerulencens*; Ratcliffe, 1974 en Montgomerie & Weatherhead, 1988).

A pesar de la evidencia indirecta (por ej. Le Vaillant et al., 2013; Lecomte et al., 2010) y directa de cambios relacionados con la edad en conductas de cuidado parental (por ej. Pugesek, 1983) existen dificultades metodológicas para evaluar estos cambios. Debido a la dificultad para seguir individuos a largo a plazo en poblaciones silvestres, muchas veces se trabaja con muestras de tamaño reducido, o se utilizan edades estimadas para aves que fueron anilladas como adultos. Aprovechando la existencia de una población de bobos de patas azules (*Sula nebouxii*) de edades conocidas, se puso a prueba la hipótesis de si la defensa de la progenie está relacionada con la edad de los organismos. Además, al contar con registros de la historia de vida de cada individuo, se evaluó si la experiencia reproductiva de individuos de una misma edad influencia en la intensidad de la defensa de la progenie.

OBJETIVO

Evaluar cómo en el bobo de patas azules la edad de los progenitores se relaciona con el cuidado parental. Específicamente, preguntamos si la defensa del nido aumenta al incrementar la edad del progenitor y posteriormente disminuye al presentarse los efectos de la senescencia. Además, para intentar separar efectos de edad y experiencia, evaluamos para cada una de tres categorías de edad (6, 7 y 8 años), si la experiencia reproductiva del individuo influye la defensa de la prole.

MÉTODO

SITIO DE ESTUDIO

El estudio se llevó a cabo del 6 al 16 de marzo del año 2014 en la colonia reproductiva del bobo de patas azules del Parque Nacional Isla Isabel, Nayarit (21°54'N, 105°54'W). La Isla Isabel es una isla de origen volcánico, localizada aproximadamente a 28 km de la costa de Nayarit. Su superficie de 82.16 ha incluye rocas expuestas con pendientes abruptas, acantilados, pequeñas bahías, caletas y playas arenosas semi-protegidas al igual que playas rocosas con pendiente moderada y pozas de marea (Galván-Villa et al., 2010). Aproximadamente el 73% de la superficie de la Isla Isabel está cubierta de bosque tropical caducifolio y pastizales (CONANP, 2005). Las especies arbóreas son el roache (*Crateva tapia*) y el papelillo (*Euphorbia schlectendalii*), mientras que las principales especies de pastizales son *Cyperus linguararis*, *Jouvea pilosa* y *Cenchrus viridis*. El área marina adyacente de Isla Isabel cuenta con una gran riqueza de ictiofauna (118 especies, 84 géneros y 51 familias) a pesar del tamaño de la isla (menos de 2 km en longitud) (Galván-Villa et al., 2010).



Foto aérea de Isla Isabel, Nayarit.

BOBO DE PATAS AZULES

El bobo de patas azules es un ave marina colonial que anida en islas del Pacífico, puede vivir más de 20 años y tiene un índice de sobrevivencia anual $> 90\%$ (Croxall & Rothery 1991 en Velando & Alonso-Alvarez, 2003). Anida en el suelo sobre sustratos como tierra, arena o piedra; en zonas abiertas u ocupadas por vegetación arbórea, xerófila o arbustiva (Nelson, 1978). La edad de reclutamiento de machos y hembras es 4.32 ± 0.09 años y 3.85 ± 0.08 años, respectivamente (Ancona & Drummond, 2013; Drummond et al., 2003). Presenta un sistema de apareamiento socialmente monógamo y cuidado biparental durante la incubación (~ 41 días; Drummond et al., 1986; Nelson,

1978) y crianza (~ 4 meses; Guerra & Drummond, 1995; Nelson, 1978). Establece puestas de uno a tres huevos y cría de uno a tres polluelos, siendo la puesta modal de dos huevos (Drummond et al., 1986). Durante el periodo de incubación el nido siempre es cubierto por al menos uno de los padres y a veces por los dos. Los huevos pueden ser expuestos brevemente durante los cambios de guardia o cuando el individuo focal se levanta para amenazar o agredir a un conespecífico que invade su territorio o a un depredador.



Bobo de patas azules en su nido. Foto por Oscar Sánchez Macouzet.

En la Isla Isabel, las principales causas de pérdida de huevos, además de depredación por gaviotas (*Larus heermanni*), son el abandono del nido por parte de los progenitores, la destrucción de huevos por vecinos, la expulsión o

destrucción de los huevos por uno de los padres cuando su paternidad está en duda (Osorio-Beristain & Drummond, 2001; Osorio-Beristain & Drummond, 1998) y por la perturbación humana. Las principales depredadoras de crías son las serpientes falsa coralillo (*Lampropeltis triangulum*), que suelen entrar en los nidos durante el atardecer, la noche o la madrugada para ingerir crías en su primera semana de vida (Drummond et al., 1986). Dependiendo del tipo de depredador los bobos de patas azules despliegan diferentes conductas agresivas. Por ejemplo, para ahuyentar a las gaviotas recurren al *menacing* o amenaza con el pico abierto y *wing flailing* o aleteo; a las serpientes falsa coralillo las picotean o las toman con el pico y las arrojan fuera del nido (Drummond, observaciones personales). Ante la presencia de humanos pueden responder con conductas defensivas de diferentes intensidades. Las respuestas de menor intensidad son huir del nido, retirarse parcialmente del mismo (exponiendo el contenido pero sin huir) o mantenerse en el nido sin emitir vocalizaciones. Las respuestas de mayor intensidad son las de vocalizar desde el nido, *yes head-shaking* o movimiento de cabeza de “sí”, amenazar con el pico abierto y dar picotazos a los intrusos que se acercan al nido (observaciones personales).

En el bobo de patas azules se han documentado cambios con la edad en algunos componentes de la adecuación. El éxito reproductivo tanto de machos como de hembras aumenta hasta los 9-11 años de edad (Drummond & Rodríguez, 2013; Velando et al., 2006) y 10-12 años de edad, respectivamente (Drummond & Rodríguez, 2013), y después ocurre un decremento progresivo. En las hembras, un experimento de inter-adopción o *cross-fostering* demostró que con la edad los huevos son de menor tamaño y menor probabilidad de eclosión (Beamonte-Barrientos et al., 2010). Además, los individuos de ambos sexos pueden ajustar su asignación de recursos durante la reproducción dependiendo de su condición, su edad, y la condición de la progenie. Al detectar una disminución en su expectativa de vida tras la activación experimental de su sistema inmune, los

machos mayores a 10 años de edad redoblaron su esfuerzo reproductivo mientras que los machos más jóvenes no lo hicieron (Velandó et al., 2006). Por su parte, las hembras aumentan su cuidado parental y éxito de emplumado en respuesta a la calidad de la puesta, independientemente de su edad (Beamonte-Barrientos et al., 2010).

MONITOREO DE LA COLONIA

Cada año desde 1981, el laboratorio de Conducta Animal del Instituto de Ecología ha monitoreado la reproducción de los bobos de patas azules de Isla Isabel, en dos áreas de la colonia llamadas Zona de Trabajo y Costa Fragatas. Desde 1988 se han colocado anillos permanentes con un número individual a las crías emplumadas (Drummond et al., 2003), por lo que en la actualidad la mayoría de las aves reproductoras en las zonas estudiadas son de edad conocida. Durante cada temporada reproductiva se marcan con estacas todos los nidos con huevos y/o crías, se anotan las identidades de ambos padres, y se mapean los nidos. Cada nido se monitorean a lo largo de aproximadamente 5 meses (~febrero a julio), hasta el final del periodo de emplumado, registrando cada 3 días su contenido, lo cual permite inferir la fecha de puesta.

ELECCIÓN DE MUESTRA

El estudio se llevó a cabo del 6 al 16 de marzo del año 2014 en las dos áreas de estudio, después de la estacada de nidos y la identificación de los padres en cada nido. Se realizó la prueba conductual a 151 machos y 175 hembras pertenecientes a 270 nidos con huevos o crías. Se intentó realizar la prueba a cada miembro de la pareja en cada nido, obteniendo un total de 56 parejas completas. Dos observadores seleccionaron a los sujetos de manera oportunista (haphazard) caminando lentamente por el área de estudio en búsqueda de individuos que estuvieran solos en su nido, evitando aquellos que estuviesen rodeados por parejas en cortejo y aquellos que estuviesen a menos de 10 m de algún nido previamente muestreado el mismo día. Se registró el sexo del individuo focal (las hembras graznan, los machos silban), la fecha de la prueba (expresada en días julianos), la hora del día y la densidad local de nidos en un radio de aproximadamente 10 m, estimativamente en tres categorías (0 a 5, 6 a 10, >10 nidos). La muestra de sujetos anillados incluyó 112 machos de 3-20 años ($\bar{x} = 9.08$ años) y 144 hembras de 3-25 años ($\bar{x} = 8.65$ años).

PROTOCOLO DE LA PRUEBA

Registramos la intensidad de la defensa del nido de los bobos ante un evento estandarizado de intrusión humana, adaptando métodos de Osorio-Beristain y Drummond (2001). Luego de identificar el sexo del individuo focal, los dos observadores se acercaban al nido lentamente desde una distancia de 10 m,

caminando 50 cm uno detrás del otro. El segundo observador se detenía aproximadamente a 6 m del nido y tomaba nota de las conductas del ave focal, mientras el primero continuaba acercándose, manteniendo la mirada en el ave, y deteniéndose a 50 cm del nido. Después de 5 segundos el primer observador se retiraba lentamente del nido y regresaba a la ubicación del segundo observador. Si en algún momento el ave focal huía dejando expuesta su puesta, el primer observador cubría la puesta con hojarasca para evitar depredación, y ambos observadores esperaban a una distancia de ~ 10 m hasta confirmar el regreso del bobo. Cuando el ave focal dejaba expuesta su nidada, se seguía el mismo procedimiento menos la colocación de hojarasca. Al final de cada prueba, los dos observadores comparaban sus observaciones sobre las conductas del ave para consensar el registro final. Al realizar cada prueba los observadores desconocían las identidades y por tanto las edades y la experiencia reproductiva de las aves focales.

La intensidad de la defensa fue calificada en 7 categorías en orden ascendente:

- 1) Huir cuando el intruso está a más de 5 m del nido
- 2) Huir cuando el intruso está a menos de 5 m del mismo
- 3) Destapar el nido (retroceder, exponiendo el contenido)
- 4) Mantenerse en el nido (sin exponer el contenido ni vocalizar)
- 5) Mantenerse en el nido y vocalizar a los 0.75 a 3.4 m del intruso
- 6) Mantenerse en el nido y vocalizar a los 3.5 a 6 m del intruso
- 7) Mantenerse en el nido y amenazar (tirar picotazos al aire)

El puntaje de cada ave focal correspondió a la categoría de mayor intensidad que presentó desde cero puntos para (1) a seis puntos para (7).

ANÁLISIS ESTADÍSTICOS

Construí modelos lineales generalizados mixtos (GLMM) con una distribución de errores Poisson para examinar si la edad del adulto influye sobre su intensidad de defensa del nido. La identidad del nido se incluyó como efecto aleatorio (porque en 56 de los 270 nidos se realizó la prueba al macho y la hembra del mismo nido). El modelo más completo contenía las expresiones lineal y cuadrática de las edades del ave focal y de su pareja, el sexo del individuo focal, el contenido del nido (categorizado como puesta o nidada), el número de huevos o crías, la fecha de la prueba, la densidad local de nidos y dos interacciones de interés (edad lineal \times sexo y edad cuadrática \times sexo). La edad de la pareja se incluyó en el modelo para explorar la posibilidad de que ésta influyera en la intensidad de la defensa del ave focal. Las edades de los individuos focales y sus parejas fueron estandarizadas previo a elevarlas al cuadrado para minimizar la colinealidad entre términos lineales y cuadráticos (Schielzeth, 2010). Se utilizó un enfoque de selección de modelos (Burnham & Anderson, 2002) basado en el Criterio de Información de Akaike ajustado para muestras pequeñas (AICc; Burnham & Anderson, 2002). El modelo con el menor AICc fue considerado como el más apoyado, excepto cuando $\Delta \text{AICc} < 2$ (Burnham & Anderson, 2002). En estos casos se favoreció el modelo con menor número de parámetros (Apéndice 1). Se calculó el error estándar de cada término. Se determinaron los valores de p de factores no significativos mediante comparaciones con el modelo final. El umbral de significancia establecido fue ≤ 0.05 .

RESULTADOS

El modelo más parsimonioso retuvo solamente la edad lineal y la edad cuadrática del ave focal (Apéndice 1; $AIC_c = 967.5$, $\Delta AIC_c = 1.26$, $w_i = 0.085$), explicando una parte importante de la variación en la intensidad de la defensa del nido (Tabla 1; Figura 1). Estos parámetros (edad lineal y edad cuadrática del individuo focal) fueron los más importantes (Apéndice 1) y estuvieron presentes en los modelos más apoyados ($\Delta AIC_c < 2$), mientras que sexo del progenitor (ANOVA: devianza = 0.496; $p = 0.48$), contenido del nido (ANOVA: devianza = 0.522; $p = 0.47$) y número de huevos o crías (ANOVA: devianza = 0.118; $p = 0.73$), aunque presentes en alguno de los 5 modelos, no tuvieron efectos significativos. Las edades lineal (ANOVA: devianza = 0.526; $p = 0.76$) y cuadrática (ANOVA: devianza = 0.574; $p = 0.90$) de la pareja no tuvieron un efecto significativo sobre la defensa del nido. De igual manera, la fecha de la prueba (ANOVA: devianza = 0.842; $p = 0.35$) y la densidad local de nidos (ANOVA: devianza = 2.15; $p = 0.34$) fueron no significativas. Ambas interacciones fueron no significativas (ANOVA: devianza = 1.61; $p = 0.44$ (Edad x sexo) y devianza = 1.78; $p = 0.61$ (Edad² x sexo)).

Para confirmar el aumento en el índice de defensa en edades tempranas y su declive en edades avanzadas, separamos la muestra en aves jóvenes y viejas con base en el umbral de 9 años calculado mediante una regresión segmentada (Toms & Lesperance, 2003) y utilizamos la edad lineal de los individuos focales como variable independiente. En las aves jóvenes (3 a 9 años de edad) la edad tuvo un

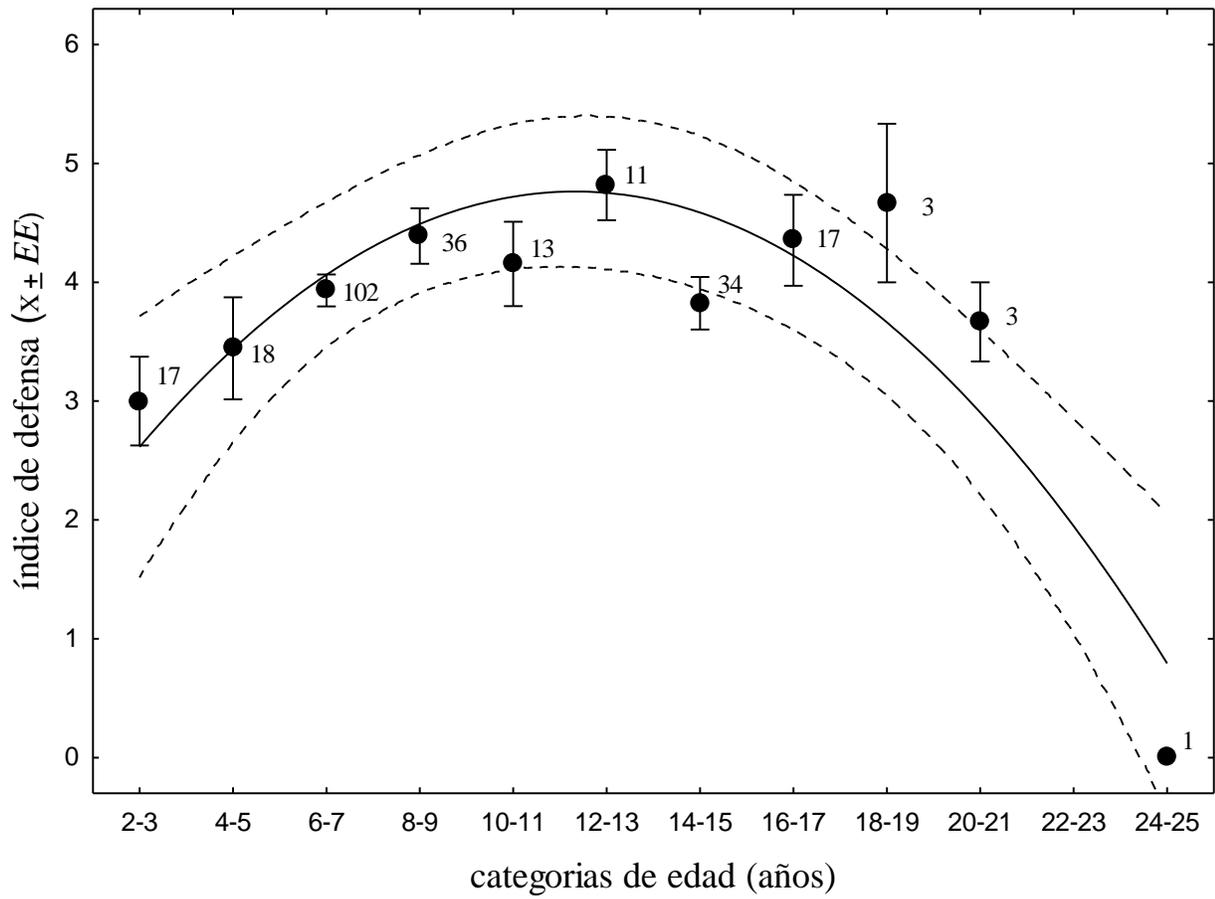
efecto positivo y significativo sobre el índice de defensa (n = 173; GLMM: $\beta = 0.07 \pm 0.02$, p = 0.007); en las aves viejas (>9 años) el efecto de la edad sobre la defensa fue negativa y no significativa (n = 82; GLMM: $\beta = -0.02 \pm 0.01$, p = 0.27).

Tabla 1. Modelo lineal generalizado mixto más parsimonioso para explicar la variación del índice de defensa con la edad.

Factores	Estimado	Error estándar	Valor de p
Intercepto	0.300	0.3490	0.3890
Edad	0.120	0.0388	0.001**
Edad ²	-0.504	0.171	0.003**

Efecto aleatorio: $\sigma^2_{\text{número de nido}} = 1.693^{e-08} \pm 0.0001$

Figura 1. Índice de defensa del nido en relación con la edad del ave focal.



Índice de defensa promedio agrupado por categoría de edad.

Los números junto a las medias representan los tamaños de muestra ($n = 255$). IC del 95%.

Para evaluar si la experiencia reproductiva total de los individuos influencia la intensidad de la defensa de la progenie, se analizaron las tres categorías de edades para las cuales la muestra fue adecuada ($n \geq 20$); para 6 años hubo 60 individuos con 1 a 8 eventos reproductivos ($\bar{x} = 3.12$, $DS = 1.37$), para 7 años hubo 38 individuos con 2 a 8 eventos ($\bar{x} = 4.65$ eventos, $DS = 1.14$) y para 8 años hubo 30 individuos con 1 a 12 eventos ($\bar{x} = 5.1$ eventos, $DS = 2.2$). Para cada categoría de edad se construyó un modelo lineal generalizado con distribución de errores Poisson. El predictor de interés fue el número total de eventos reproductivos (exitosos y fallidos) de cada individuo, independientemente de si las aves presentaron años sabáticos o se reprodujeron más de una vez durante una misma temporada reproductiva. También se incluyeron como predictores el sexo del ave focal, el contenido del nido y el número de huevos o crías. En ninguna de las tres categorías de edades el efecto de la experiencia reproductiva sobre el índice de defensa fue significativo, y la tendencia fue positiva en aves de 6 y 8 años, y negativa en aves de 7 años (Tabla 2). De igual manera, el sexo del ave focal, el contenido del nido y el número de huevos o crías fue no significativo para las tres edades.

Tabla 2. Modelos lineales generalizados de la relación entre la experiencia reproductiva y el índice de defensa.

Categorías de edad	Estimado	Error estándar	Valor de p
a) 6 años			
Intercepto	1.20	0.16	$3.2e^{-13}$
Experiencia reproductiva	0.07	0.04	0.37
Sexo	0.02	0.12	0.87
Contenido del nido	0.009	0.20	0.96
Número de huevos o crías	0.129	0.12	0.28
b) 7 años			
Intercepto	1.52	0.32	$2e^{-6}$
Experiencia reproductiva	-0.002	0.06	0.98
Sexo	0.07	0.15	0.63
Contenido del nido	-0.12	0.50	0.80
Número de huevos o crías	0.23	0.14	0.11
c) 8 años			
Intercepto	1.50	0.21	$1.5e^{-12}$
Experiencia reproductiva	0.01	0.03	0.74
Sexo	-0.02	0.16	0.88
Contenido del nido	-0.18	0.50	0.71
Número de huevos o crías	0.21	0.15	0.18

^an = 60

^bn = 38

^cn = 30

DISCUSIÓN

Este estudio mostró que la conducta de defensa del nido del bobo de patas azules varía con la edad del progenitor. Se observó un aumento progresivo en la intensidad de la defensa en aves maduras (3 a 9 años de edad), seguido por estabilidad o un posible decremento de la defensa en aves viejas (> 9 años de edad). El aumento en la defensa de la progeie es parecido a lo encontrado por Hamer & Furness (1991) y Pugsek (1983) en la skúa (*Catharacta skua*) y la gaviota californiana (*Larus californicus*), respectivamente, dos aves marinas de vida larga. En ambos estudios la defensa aumentó con la edad del progenitor, pero el muestreo no fue adecuado para describir el efecto en aves senescentes.

El aumento en el índice de defensa con la edad en aves jóvenes se observó en ambos sexos, independientemente del contenido del nido (huevos o crías hasta 22 días de edad), el tamaño de la puesta, la edad de la pareja, la densidad local de nidos y la fecha de la prueba. Este incremento podría deberse al desarrollo progresivo de las habilidades o tendencias conductuales con la experiencia reproductiva después de la maduración (Pradel et al., 2012; Pugsek, 1983). No obstante, no hubo evidencia de que la defensa en aves de 6 años, 7 años u 8 años de edad aumentara con el número de eventos reproductivos previos.

El patrón de incremento en la defensa también podría ser resultado de la sobrevivencia diferencial de individuos con mayor desempeño en la defensa (y posiblemente en otros aspectos reproductivos) (Curio 1983, en McCleery et al., 2008; Forslund & Pärt, 1995). Así, al ir desapareciendo las aves con índices de

defensa bajos, la proporción de reproductores con índices de defensa altos podría aumentar con la edad de la cohorte, resultando en el patrón de aumento progresivo del índice de defensa observado de los 3 a 9 años de edad. Algunas observaciones de los bobos indican que la sobrevivencia diferencial de individuos con mayor desempeño reproductivo es probable. En un estudio longitudinal, los emplumados de bobos longevos presentaron una mayor probabilidad de reclutamiento que los emplumados de padres de vida corta (Torres et al., 2011). Además, los emplumados de padres jóvenes (< 10 años) en reproducción terminal mostraron una menor probabilidad de reclutamiento a comparación con no terminales, e interesantemente este efecto no se encontró en los padres longevos (Torres et al., 2011).

En teoría, el incremento en el índice de defensa en la vida temprana podría ser un efecto de cohortes. Posiblemente en su año natal u otro año crítico, las cohortes que presentaron mayor defensa experimentaron condiciones ambientales que favorecieron el desarrollo de la agresividad, y estas condiciones disminuyeron progresivamente entre 2005 y 2011 (periodo en que nacieron los adultos de 3-9 años de edad). La historia de vida de los bobos es afectada por la temperatura del agua en el año natal y en el año consecuente (Ancona & Drummond, 2013), por lo que El Niño (ENSO) podría potencialmente generar variación progresiva en el comportamiento adulto de generaciones sucesivas. Sin embargo, las oscilaciones entre condiciones oceánicas cálidas (las de El Niño) y condiciones neutrales o frías presentan una periodicidad aproximada de 3-4 años (NOAA, 2015), por lo que resultaría difícil explicar la variación en el índice de defensa durante 7 años por los efectos de ENSO. En cambio, la periodicidad de las Oscilaciones Decadales del Pacífico (PDO) y las anomalías que trae consigo (variaciones similares a ENSO pero menos extremas)(revisión en Mantua & Hare, 2002) podrían en principio explicar el aumento progresivo en la defensa de las aves

nacidas entre 2005 y 2011, aunque no existe ninguna propuesta específica al respecto.

El aumento progresivo en la defensa del nido con la edad podría ser una respuesta ante la disminución del valor reproductivo residual (hipótesis de optimización del esfuerzo reproductivo; Curio 1983 en Angelier et al., 2007; Williams, 1966). En machos del bobo de patas azules hay evidencia de inversión terminal después de los 10 años de edad. Cuando se activó de manera experimental su sistema inmune (indicando una posible disminución en la expectativa de vida), los machos mayores de 10 años aumentaron su esfuerzo reproductivo (aumentó su éxito de eclosión y de emplumado) mientras que los de menor edad no lo hicieron (Velando et al., 2006). Además, en otro estudio machos y hembras viejos terminales (en su último año de reproducción) mostraron un mayor esfuerzo reproductivo (reflejado en su éxito de emplumado) en comparación con las aves viejas no terminales, aunque la diferencia entre éstos no fue significativa (Torres et al., 2011). Sin embargo, cabe notar que el aumento en la defensa del nido en machos y hembras en nuestro estudio ocurrió a edades menores (de 3 a 9 años) cuando un escenario de inversión terminal podría ser menos probable.

En nuestro estudio, la posible inversión terminal durante el último año de reproducción podría explicar dos patrones intrigantes en la defensa del nido de los bobos viejos (> 10 años de edad): la alta varianza y la falta de un decremento progresivo. Posiblemente los bobos viejos que mostraron índices de defensa altos se encontraban cercanos a la muerte, mientras que los bobos viejos que mostraron índices de defensa bajos estaban invirtiendo de manera más moderada. La alta variabilidad en el índice de defensa en aves viejas puede deberse a que las estrategias de defensa dependen de la condición individual (por ej. Hogstad, 1993) y/o de la historia de vida (por ej. Limmer & Becker, 2010). Para evaluar

esta posibilidad en nuestra muestra sería necesario analizar la relación entre la defensa de los individuos y la fecha de su último evento reproductivo.

Nuestros datos experimentales revelaron efectos de la edad parental sobre la intensidad de la defensa del nido. Los datos documentan el incremento progresivo de la defensa con la edad en adultos jóvenes, seguido por estabilidad en aves viejas, aunque se requiere información longitudinal de los individuos para confirmar que dicho incremento en adultos jóvenes se debe a un proceso de desarrollo. Además, se requieren experimentos en campo para esclarecer los mecanismos detrás del incremento.

REFERENCIAS

- Altmann, J., Gesquiere, L., Galbany, J., Onyango, P. O., & Alberts, S. C. (2010). Life history context of reproductive aging in a wild primate model. *Annals of the New York Academy of Sciences*, 1204, 127–38. doi:10.1111/j.1749-6632.2010.05531.x
- Ancona, S., & Drummond, H. (2013). Life history plasticity of a tropical seabird in response to El Niño anomalies during early life. *PLoS One*, 8(9), e72665. doi:10.1371/journal.pone.0072665
- Andersson, B. Y. M., Wiklund, C. G., & Rundgren, H. (1980). Defence of offspring: a model and an example. *Animal Behaviour*, 28, 536–542.
- Angelier, F., Weimerskirch, H., Dano, S., & Chastel, O. (2007). Age, experience and reproductive performance in a long-lived bird: A hormonal perspective. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 61(4), 611–621. doi:10.1007/s00265-006-0290-1
- Beamonte-Barrientos, R., Velando, A., Drummond, H., & Torres, R. (2010). Senescence of maternal effects: aging influences egg quality and rearing capacities of a long-lived bird. *The American Naturalist*, 175(4), 469–80. doi:10.1086/650726
- Brunton, D. (1990). The effects of nesting stage, sex, and type of predator on parental defense by killdeer (*Charadrius vociferous*): testing models of avian parental defense. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 26(3), 181–190. doi:10.1007/BF00172085
- Burnham, K., & Anderson, D. (2002). Model Selection and Multi-Model Inference, 3rd(0), 6221. Retrieved from <http://www.amazon.ca/exec/obidos/redirect?tag=citeulike09-20&path=ASIN/0387953647>
- Burtka, J. L., & Grindstaff, J. L. (2013). Repeatable nest defense behavior in a wild population of Eastern bluebirds (*Sialia sialis*) as evidence of personality. *Acta Ethologica*, 16(3), 135–146. doi:10.1007/s10211-013-0143-7
- Byholm, P., Rousi, H., & Sole, I. (2011). Parental care in nesting hawks: breeding experience and food availability influence the outcome. *Behavioral Ecology*, 22(3), 609–615. doi:10.1093/beheco/arr019
- Clutton-Brock, T. H. (1984). Reproductive Effort and Terminal Investment in Iteroparous Animals. *The American Naturalist*, 123(2), 212–229.
- CONANP. (2005). *Programa de Conservación y Manejo del Parque Nacional Isla Isabel, México* (1° ed.).

- Drummond, H., González, E., & Osorno, J. L. (1986). Parent-offspring cooperation in the blue-footed booby (*Sula nebouxii*): social roles in infanticidal brood reduction. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, *19*(5), 365–372. doi:10.1007/BF00295710
- Drummond, H., Torres, R., & Krishnan, V. V. (2003). Buffered development: resilience after aggressive subordination in infancy. *The American Naturalist*, *161*(5), 794–807. doi:10.1086/375170
- Drummond, & Rodríguez, C. (2013). Costs of growing up as a subordinate sibling are passed to the next generation in blue-footed boobies. *Journal of Evolutionary Biology*, *26*(3), 625–634. doi:10.1111/jeb.12087
- Ericsson, G., Wallin, K., Ball, J., & Broberg, M. (2001). Age-Related Reproductive Effort and Senescence in Free-Ranging Moose, *Alces alces*. *America*, *82*(6), 1613–1620.
- Forslund, P., & Pärt, T. (1995). Age and reproduction in birds - Hypotheses and tests. *Trends in Ecology and Evolution*, *10*(9), 374–378. doi:10.1016/S0169-5347(00)89141-7
- Galván-Villa, C. M., Arreola-Robles, J. L., Ríos-Jara, E., & Rodríguez-Zaragoza, F. a. (2010). Ensamblajes de peces arrecifales y su relación con el hábitat bentónico de la Isla Isabel, Nayarit, México. *Revista de Biología Marina Y Oceanografía*, *45*, 311–324. doi:10.4067/S0718-19572010000200013
- Greig-Smith, P. W. (1980). Parental investment in nest defence by stonechats (*Saxicola torquata*). *Animal Behaviour*, *28*, 604–619.
- Guerra, M., & Drummond, H. (1995). Reversed sexual size dimorphism and parental care: minimal division of labour in the blue-footed booby. *Behaviour*, *132*(7-8).
- Hamer, K. C. & Furness, R. W. (1991). Age-Specific Breeding Performance and Reproductive Effort in Great Skuas *Catharacta skua*. *Journal of Animal Ecology*, *60*(2), 693–704.
- Hogstad, O. (1993). Nest defence and Physical Condition in Fieldfare *Turdus pilaris*. *Journal of Ornithology*, *25*–33.
- Isaac, J. L., & Johnson, C. N. (2005). Terminal reproductive effort in a marsupial. *Biology Letters*, *1*(March), 271–275. doi:10.1098/rsbl.2005.0326
- Kim, S.-Y., Velando, A., Torres, R., & Drummond, H. (2011). Effects of recruiting age on senescence, lifespan and lifetime reproductive success in a long-lived seabird. *Oecologia*, *166*(3), 615–26. doi:10.1007/s00442-011-1914-3
- Kirkwood, T. B. L. (2001). Sex and ageing. *Experimental Gerontology*, *36*(3), 413–418. doi:10.1016/S0531-5565(00)00255-2
- Kleindorfer, S., Fessl, B., & Hoi, H. (2005). Avian nest defence behaviour: assessment in relation to predator distance and type, and nest height. *Animal Behaviour*, *69*(2), 307–313. doi:10.1016/j.anbehav.2004.06.003

- Knight, R. L., & Temple, S. A. (1988). Nest-defense behaviour in the Red-winged Blackbird. *The Condor*, 90(1), 193–200.
- Le Vaillant, M., Le Bohec, C., Prud'Homme, O., Wienecke, B., Le Maho, Y., Kato, A., & Ropert-Coudert, Y. (2013). How age and sex drive the foraging behaviour in the king penguin. *Marine Biology*, 160(5), 1147–1156. doi:10.1007/s00227-013-2167-y
- Lecomte, V. J., Sorci, G., Cornet, S., Jaeger, A., Faivre, B., Arnoux, E., ... Weimerskirch, H. (2010). Patterns of aging in the long-lived wandering albatross. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 107(14), 6370–5. doi:10.1073/pnas.0911181107
- Lemaître, J.-F., Berger, V., Bonenfant, C., Douhard, M., Marlene, G., Plard, F., & Gaillard, J.-M. (2015). Early-late life trade-offs and the evolution of ageing in the wild. *Proc. R. Soc. B*, 282.
- Limmer, B., & Becker, P. H. (2010). Improvement of reproductive performance with age and breeding experience depends on recruitment age in a long-lived seabird. *Oikos*, 119(3), 500–507. doi:10.1111/j.1600-0706.2009.16673.x
- Mantua, N. J., & Hare, S. R. (2002). The Pacific Decadal Oscillation. *Journal of Oceanography*. doi:10.1023/A:1015820616384
- McCleery, R. H., Perrins, C. M., Sheldon, B. C., & Charmantier, a. (2008). Age-specific reproduction in a long-lived species: the combined effects of senescence and individual quality. *Proceedings. Biological Sciences / The Royal Society*, 275(January), 963–970. doi:10.1098/rspb.2007.1418
- McNamara, J. M., Houston, A. I., Barta, Z., Scheuerlein, A., & Fromhage, L. (2009). Deterioration, death and the evolution of reproductive restraint in late life. *Proc. R. Soc. B*, 276(1675), 4061–6. doi:10.1098/rspb.2009.0959
- Monaghan, P., Charmantier, a., Nussey, D. H., & Ricklefs, R. E. (2008). The evolutionary ecology of senescence. *Functional Ecology*, 22(3), 371–378. doi:10.1111/j.1365-2435.2008.01418.x
- Montgomerie, R. D., & Weatherhead, P. J. (1988). Risks and Rewards of Nest Defence by Parent Birds. *The Quarterly Review of Biology*, 63(2), 167–187.
- Nelson, J. B. (1978). *The Sulidae gannets and boobies*.
- NOAA. (2015). NOAA/PMEL/TAO Frequently asked Questions about El Nino and La Nina. Retrieved September 1, 2015, from http://www.pmel.noaa.gov/tao/el_nino/faq.html
- Nussey, D. H., Coulson, T., Festa-Bianchet, M., & Gaillard, J.-M. (2008). Measuring senescence in wild animal populations: towards a longitudinal approach. *Functional Ecology*, 22(3), 393–406. doi:10.1111/j.1365-2435.2008.01408.x

- Nussey, Froy, H., Lemaitre, J. F., Gaillard, J. M., & Austad, S. N. (2013). Senescence in natural populations of animals: Widespread evidence and its implications for bio-gerontology. *Ageing Research Reviews*, 12, 214–225. doi:10.1016/j.arr.2012.07.004
- Oro, D., Hernández, N., Jover, L., & Genovart, M. (2014). From recruitment to senescence: food shapes the age-dependent pattern of breeding performance in a long-lived bird. *Ecology*, 95(2), 446–57. Retrieved from <http://www.ncbi.nlm.nih.gov/pubmed/24669737>
- Osorio-Beristain, M., & Drummond, H. (1998). Non-aggressive mate guarding by the blue-footed booby: a balance of female and male control. *Behav Ecol Sociobiol*, (43), 307–315.
- Osorio-Beristain, M., & Drummond, H. (2001). Male boobies expel eggs when paternity is in doubt. *Behavioral Ecology*, 12(1), 16–21. doi:10.1093/oxfordjournals.beheco.a000373
- Pradel, R., Choquet, R., & Béchet, A. (2012). Breeding Experience Might Be a Major Determinant of Breeding Probability in Long-Lived Species: The Case of the Greater Flamingo. *PLoS ONE*, 7(12), 1–8. doi:10.1371/journal.pone.0051016
- Pugesek, B. H. (1983). The relationship between parental age and reproductive effort in the California Gull (*Larus californicus*). *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 161–171. doi:10.1007/BF00299919
- Pugesek, B. H. (1987). Age-specific survivorship in relation to clutch size and fledging success in California gulls. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 21(4), 217–221. doi:10.1007/BF00292502
- Rebke, M., Coulson, T., Becker, P. H., & Vaupel, J. W. (2010). Reproductive improvement and senescence in a long-lived bird. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 107(17), 7841–7846. doi:10.1073/pnas.1002645107
- Reed, T. E., Kruuk, L. E. B., Wanless, S., Frederiksen, M., Cunningham, E. J. a, & Harris, M. P. (2008). Reproductive senescence in a long-lived seabird: rates of decline in late-life performance are associated with varying costs of early reproduction. *The American Naturalist*, 171(2), E89–E101. doi:10.1086/524957
- Ricklefs, R. E. (1969). An analysis of nesting mortality in birds. *Smithsonian Contributions to Zoology*, (9), 1–48. doi:10.5479/si.00810282.9
- Rivera-Gutierrez, H. F., Pinxten, R., & Eens, M. (2012). Tuning and fading voices in songbirds: age-dependent changes in two acoustic traits across the life span. *Animal Behaviour*, 83(5), 1279–1283. doi:10.1016/j.anbehav.2012.03.001
- Robertson, R. J., & Rendell, W. B. (2001). A long-term study of reproductive performance in tree swallows: the influence of age and senescence on output. *Journal of Animal Ecology*, 70(6), 1014–1031. doi:10.1046/j.0021-8790.2001.00555.x
- Saino, N., Ambrosini, R., Martinelli, R., & Moller, A. P. (2002). Mate fidelity, senescence in breeding performance and reproductive trade-offs in the barn swallow. *Journal of Animal Ecology*, 71(2), 309–319. doi:10.1046/j.1365-2656.2002.00600.x

- Sánchez-Macouzet, O., Rodríguez, C., & Drummond, H. (2014). Better stay together: pair bond duration increases individual fitness independent of age-related variation. *Proc. R. Soc. B.*, *281*.
- Santos, E. S. a, & Nakagawa, S. (2012). The costs of parental care: A meta-analysis of the trade-off between parental effort and survival in birds. *Journal of Evolutionary Biology*, *25*(9), 1911–1917. doi:10.1111/j.1420-9101.2012.02569.x
- Schielzeth, H. (2010). Simple means to improve the interpretability of regression coefficients. *Methods in Ecology and Evolution*, *1*(2), 103–113. doi:10.1111/j.2041-210X.2010.00012.x
- Sydeman, W. J., Penniman, J. F., Penniman, T. M., Pyle, P., & Ainley, G. (1991). Breeding Performance in the Western Gull: Effects of Parental Age, Timing of Breeding and Year in Relation to Food Availability. *Journal of Animal Ecology*, *60*(1), 135–149.
- Thünken, T., Meuthen, D., Bakker, T. C. M., & Kullmann, H. (2010). Parental investment in relation to offspring quality in the biparental cichlid fish *Pelvicachromis taeniatus*. *Animal Behaviour*, *80*(1), 69–74. doi:10.1016/j.anbehav.2010.04.001
- Toms, J. D., & Lesperance, M. L. (2003). Piecewise regression: a tool for identifying ecological thresholds. *Ecology*, *84*(8), 2034–2041. doi:10.1890/02-0472
- Torres, R., Drummond, H., & Velando, A. (2011). Parental age and lifespan influence offspring recruitment: a long-term study in a seabird. *PloS One*, *6*(11), e27245. doi:10.1371/journal.pone.0027245
- Vaupel, J. W., Baudisch, A., Dölling, M., Roach, D. A., & Gampe, J. (2004). The case for negative senescence. *Theoretical Population Biology*, *65*(4), 339–51. doi:10.1016/j.tpb.2003.12.003
- Velando, A., & Alonso-Alvarez, C. (2003). Differential body condition regulation by males and females in response to experimental manipulations of brood size and parental effort in the blue-footed booby. *Journal of Animal Ecology*, *72*(5), 846–856. doi:10.1046/j.1365-2656.2003.00756.x
- Velando, A., Drummond, H., & Torres, R. (2006). Senescent birds redouble reproductive effort when ill: confirmation of the terminal investment hypothesis. *Proceedings. Biological Sciences / The Royal Society*, *273*(1593), 1443–8. doi:10.1098/rspb.2006.3480
- Westmoreland, D. (1989). Offspring age and nest defence in mourning doves: a test of two hypotheses. *Animal Behaviour*, *38*(6), 1062–1066. doi:10.1016/S0003-3472(89)80145-9
- Wiklund, C. G. (1990). The adaptive significance of nest defence by merlin, *Falco columbarius*, males. *Animal Behaviour*, *40*(2), 244–253. doi:10.1016/S0003-3472(05)80919-4
- Williams, G. C. (1966). Natural Selection, the Costs of Reproduction, and a Refinement of Lack's Principle. *The American Naturalist*, *100*(916), 687–690.

APÉNDICE 1.

*Resumen de los modelos alternativos para explicar el índice de defensa
del bobo de patas azules.*

Modelos	LogL	AICc	Δ AICc	w_i
Edad + edad ²	-478.646	967.5	0	0.085
Edad + edad ² + fecha	-478.225	968.8	1.26	0.045
Edad + edad ² + contenido del nido	-478.385	969.1	1.58	0.039
Edad + edad ² + sexo	-478.398	969.1	1.6	0.038
Edad + edad ² + número de huevos o crías	-478.587	969.5	1.98	0.032
Edad + edad ² + edad de la pareja	-478.621	969.6	2.05	0.031
Edad + edad ² + densidad de nidos	-477.568	969.6	2.06	0.03
Edad + edad ² + sexo + edad x sexo	-478.626	969.6	2.06	0.03
Edad + edad ² + sexo + edad ² x sexo	-477.778	970	2.48	0.025
Edad + edad ² + contenido del nido + fecha	-477.808	970.1	2.54	0.024
Edad + edad ² + sexo + fecha	-477.999	970.5	2.92	0.02
Edad + edad ² + fecha + densidad de nidos	-476.953	970.5	2.96	0.019
Edad + edad ² + sexo + contenido del nido	-478.147	970.7	3.21	0.017
Edad + edad ² + número de huevo o crías + fecha	-478.211	970.9	3.34	0.016
Edad + edad ² + edad de la pareja + fecha	-478.221	970.9	3.36	0.016
Edad + edad ² + contenido del nido + número de huevos o crías	-478.313	971.1	3.55	0.014
Edad + edad ² + sexo + número	-478.344	971.1	3.61	0.014
Edad + edad ² + edad de la pareja + número de huevos o crías	-478.348	971.1	3.62	0.014
Edad + edad ² + sexo + densidad de nidos	-477.305	971.2	3.66	0.014
Edad + edad ² + sexo + edad de la pareja	-478.383	971.2	3.69	0.013
Edad + edad ² + contenido del nido + densidad de nidos	-477.439	971.5	3.93	0.012
Edad + edad ² + número de huevos o crías + densidad de nidos	-477.489	971.6	4.03	0.011
Edad + edad ² + edad de la pareja + número de huevos o crías	-478.566	971.6	4.05	0.011
Edad + edad ² + edad de la pareja + densidad de nidos	-477.505	971.6	4.06	0.011
Edad + edad ² + sexo + edad x sexo + fecha	-477.505	971.6	4.06	0.011
Edad + edad ² + edad de la pareja + edad ² de la pareja	-478.594	971.6	4.11	0.011
Edad + edad ² + sexo + edad x sexo + contenido del nido	-477.566	971.7	4.18	0.01
Edad + edad ² + sexo + contenido del nido + fecha	-477.598	971.8	4.25	0.01
Edad + edad ² + sexo + edad x sexo + densidad	-476.637	972	4.48	0.009

Edad + edad ² + sexo + edad x sexo + edad ² x sexo	-477.754	972.1	4.56	0.009
Edad + edad ² + sexo + fecha + densidad	-476.709	972.2	4.62	0.008
Edad + edad ² + contenido del nido + número de huevos o crías + fecha	-477.792	972.2	4.64	0.008
Edad + edad ² + edad de la pareja + contenido del nido + fecha	-477.801	972.2	4.65	0.008
Edad + edad ² + sexo + edad x sexo + número de huevos o crías	-477.802	972.2	4.66	0.008
Edad + edad ² + sexo + edad x sexo + edad de la pareja	-477.83	972.2	4.71	0.008
Edad + edad ² + sexo + número de huevos o crías + fecha	-477.986	972.6	5.02	0.007
Edad + edad ² + sexo + edad de la pareja + fecha	-477.998	972.6	5.05	0.007
Edad + edad ² + número de huevos o crías + fecha + densidad de nidos	-476.936	972.6	5.07	0.007
Edad + edad ² + sexo + contenido del nido + número de huevos o crías	-478.081	972.7	5.21	0.006
Edad + edad ² + sexo + edad de la pareja + contenido del nido	-478.123	972.8	5.3	0.006
Edad + edad ² + sexo + edad x sexo + contenido del nido + fecha	-477.092	972.9	5.39	0.006
Edad + edad ² + edad de la pareja + edad ² de la pareja + fecha	-478.207	973	5.47	0.006
Edad + edad ² + sexo + contenido del nido + densidad	-477.184	973.1	5.57	0.005
Edad + edad ² + edad de la pareja + contenido del nido + número de huevos o crías	-478.281	973.1	5.61	0.005
Edad + edad ² + sexo + edad x sexo + fecha + densidad de nidos	-476.13	973.2	5.63	0.005
Edad + edad ² + sexo + número de huevos o crías + densidad	-477.23	973.2	5.66	0.005
Edad + edad ² + edad de la pareja + edad ² de la pareja + contenido del nido	-478.315	973.2	5.68	0.005
Edad + edad ² + sexo + edad de la pareja + número de huevos o crías	-478.332	973.2	5.72	0.005
Edad + edad ² + sexo + edad de la pareja + densidad de nidos	-477.262	973.3	5.73	0.005
Edad + edad ² + sexo + edad de la pareja + edad ² de la pareja	-478.359	973.3	5.77	0.005
Edad + edad ² + contenido del nido + número huevos o crías + densidad de nidos	-477.351	973.4	5.9	0.004
Edad + edad ² + edad de la pareja + contenido del nido + densidad de nidos	-477.368	973.5	5.94	0.004
Edad + edad ² + edad de la pareja + edad ² de la pareja + edad x edad de la pareja	-478.489	973.6	6.03	0.004
Edad + edad ² + edad de la pareja + edad ² de la pareja + densidad de nidos	-477.445	973.6	6.09	0.004
Edad + edad ² + sexo + edad x sexo + edad ² x sexo + fecha	-477.449	973.6	6.1	0.004
Edad + edad ² + edad de la pareja + edad ² de la pareja + edad ² x edad ² de la pareja	-478.534	973.7	6.12	0.004
Edad + edad ² + edad de la pareja + edad ² de la pareja + número de huevos o crías	-478.541	973.7	6.13	0.004
Edad + edad ² + sexo + edad x sexo + edad ² x sexo + contenido del nido	-477.495	973.7	6.19	0.004
Edad + edad ² + sexo + edad x sexo + número de huevos o crías + fecha	-477.499	973.7	6.2	0.004
Edad + edad ² + sexo + edad x sexo + edad de la pareja + fecha	-477.505	973.7	6.21	0.004
Edad + edad ² + sexo + edad x sexo + contenido del nido + número de huevos o crías	-477.521	973.8	6.24	0.004
Edad + edad ² + sexo + contenido del nido + número de huevos o crías + fecha	-477.583	973.9	6.37	0.004
Edad + edad ² + sexo + edad x sexo + contenido del nido + densidad de nidos	-476.502	973.9	6.37	0.004
Edad + edad ² + sexo + edad de la pareja + contenido del nido + fecha	-477.595	973.9	6.39	0.003
Edad + edad ² + sexo + edad x sexo + edad ² x sexo + densidad de nidos	-476.539	974	6.45	0.003
Edad + edad ² + sexo + edad x sexo + número de huevos o crías + densidad de nidos	-476.588	974.1	6.54	0.003
1	-483.996	974.1	6.55	0.003
Edad + edad ² + sexo + edad x sexo + edad de la pareja + densidad de nidos	-476.609	974.1	6.59	0.003
Edad + edad ² + sexo + edad x sexo + edad ² x sexo + número de huevos o crías	-477.72	974.2	6.64	0.003

Edad + edad ² + sexo + edad x sexo + edad ² x sexo + edad de la pareja	-477.743	974.2	6.69	0.003
Edad + edad ² + contenido del nido + número de huevos o crías + fecha + densidad de nidos	-476.679	974.3	6.73	0.003
Edad + edad ² + sexo + número de huevos o crías + fecha + densidad de nidos	-476.693	974.3	6.75	0.003
Edad + edad ² + sexo + edad x sexo + edad de la pareja + edad ² de la pareja	-477.783	974.3	6.77	0.003
Edad + edad ² + edad de la pareja + edad ² de la pareja + contenido del nido + fecha	-477.783	974.3	6.77	0.003
Edad + edad ² + edad de la pareja + edad ² de la pareja + fecha + densidad	-476.895	974.7	7.16	0.002
Edad + edad ² + sexo + edad de la pareja + edad ² de la pareja + fecha	-477.986	974.7	7.17	0.002
Edad + edad ² + sexo + edad de la pareja + número de huevos o crías + fecha	-477.986	974.7	7.17	0.002
Edad + edad ² + sexo + edad de la pareja + contenido del nido + número de huevos o crías	-478.061	974.9	7.32	0.002
Edad + edad ² + sexo + edad de la pareja + edad ² de la pareja + contenido del nido	-478.093	974.9	7.39	0.002
Edad	-483.412	975	7.45	0.002
Edad + edad ² + sexo + edad x sexo + edad ² x sexo + contenido del nido + fecha	-477.053	975	7.47	0.002
Edad + edad ² + sexo + edad x sexo + contenido del nido + número de huevos o crías + fecha	-477.084	975.1	7.54	0.002
Edad + edad ² + sexo + edad x sexo + edad de la pareja + contenido del nido + fecha	-477.092	975.1	7.55	0.002
Edad + edad ² + sexo + contenido del nido + número de huevos o crías + densidad	-477.1	975.1	7.57	0.002
Edad + edad ² + edad de la pareja + edad ² de la pareja + número de huevos o crías + fecha	-478.193	975.1	7.59	0.002
Fecha	-483.492	975.1	7.61	0.002
Edad + edad ² + sexo + edad de la pareja + contenido del nido + densidad de nidos	-477.133	975.2	7.63	0.002

AICc (AIC corregido para muestras pequeñas) fue utilizado para comparar cada lote de modelos. $\Delta AICc$ es la diferencia en unidades de AICc entre un modelo dado y el modelo con menor AICc, o el modelo más simple (en negrita). w_i es el peso de Akaike, el cual provee una medida de la verosimilitud (likelihood) relativa de un modelo dado para ser el mejor modelo entre los demás modelos ajustados. Los modelos están ordenados de manera ascendente con base en su AICc.