



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA  
DE MÉXICO

---

---

FACULTAD DE CIENCIAS

Variación en los hábitos de forrajeo y cuidado  
parental en el Bobo Café *Sula leucogaster*

T E S I S

QUE PARA OBTENER EL TÍTULO DE:

B I Ó L O G A

P R E S E N T A:

LAURA ANGÉLICA LÓPEZ MÁRQUEZ

DIRECTOR DE TESIS:  
DRA. LAURA ROXANA TORRES AVILÉS  
CIUDAD DE MÉXICO, 2019



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.

## Agradecimientos

Agradezco a la UNAM por ser un recinto en el cuál puede desarrollar mis capacidades y encontrar tantas oportunidades como este proyecto realizado.

Agradezco a la dra. Roxana Torres por haberme dado una de las mejores oportunidades al trabajar con los bobos. Le agradezco su tiempo, por ser una asesora que me apoyó aún más allá del proceso de titulación, y de quién aprendí valiosas lecciones para la vida profesional.

Agradezco a la dra. Anne Wiley por haberme dado la confianza para llevar a cabo este proyecto y por confiarme sus GPS.

Agradezco la alegría de las personas que me apoyaron en el trabajo de campo y que fueron unos compañeros y amigos geniales: Marina, Víctor, Laura, Gala y Pedro. Agradezco a Alex, quién además de amigo fue un gran mentor en el campo y siempre me ayudó a resolver mis mil dudas de R.

Agradezco mucho a Edgar Ávila Luna, quien siempre nos ayudó antes, durante y después del campo, y quién es parte fundamental del trabajo realizado en las islas y del laboratorio de conducta.

Agradezco a mi madre, por siempre apoyarme y confiar en mí. Agradezco a mi abue, a mis tías y a Joren, sin su apoyo nada de estos años hubiera sido posible.

Agradezco a mis sinodales la dra. Lynna, la dra. Valero, el dr. Sergio y el dr. Ramos por el tiempo dedicado a esta tesis.

## Índice

<b>Resumen</b> .....	1
<b>Introducción</b> .....	2
Diferencias intrapoblacionales del forrajeo .....	2
Forrajeo y dimorfismo sexual en aves marinas .....	2
Forrajeo y cuidado parental .....	4
Forrajeo y cuidado biparental .....	5
El bobo café .....	7
<b>Preguntas de investigación</b> .....	9
<b>Hipótesis y predicciones</b> .....	9
<b>Métodos</b> .....	11
Preparación y colocación de los GPS .....	12
Observaciones conductuales de cuidado parental .....	12
Crecimiento y respuesta inmune de la cría .....	13
Procesamiento de los datos del GPS .....	14
Análisis de datos .....	15
<b>Resultados</b> .....	19
Efecto del GPS en el cuidado parental y el crecimiento de las crías .....	19
¿Difieren los hábitos de forrajeo de machos y hembras? .....	19
¿Influyen los hábitos de forrajeo en el cuidado parental? .....	20
¿A nivel individual son repetibles los hábitos de forrajeo? .....	22
¿Las parejas son similares en sus hábitos de forrajeo? ¿Afecta la similitud de los padres en el forrajeo el crecimiento y respuesta inmune de la cría? .....	22
<b>Discusión</b> .....	22
¿Difieren los hábitos de forrajeo durante la crianza de machos y hembras? ...	23
¿Influyen los hábitos de forrajeo en el cuidado parental? .....	25
¿A nivel individual son repetibles los hábitos de forrajeo? .....	27
¿Las parejas son similares en sus hábitos de forrajeo? ¿Afecta la similitud de los padres en el forrajeo el crecimiento y respuesta inmune de la cría? .....	28

Comparación de los hábitos de forrajeo con otras colonias .....	31
<b>Conclusión</b> .....	32
<b>Literatura citada</b> .....	33
<b>Tablas</b>	
Tabla 1 .....	38
Tabla 2 .....	39
Tabla 3 .....	40
Tabla 4 .....	41
Tabla 5 .....	42
Tabla 6 .....	43
Tabla 7 .....	44
Tabla 8 .....	45
Tabla 9 .....	46
<b>Figuras</b>	
Figura 1 .....	47
Figura 2 .....	48
Figura 3 .....	49
Figura 4 .....	50
Figura 5 .....	51
Figura 6 .....	52
<b>Anexo 1</b> .....	53
<b>Anexo 2</b> .....	54



# Variación en los hábitos de forrajeo y cuidado parental en el Bobo Café *Sula leucogaster*

Alumna: Laura Angélica López Márquez

Directora de tesis: Dra. Laura Roxana Torres Avilés

## Resumen

Durante la temporada reproductiva los individuos tienen una mayor demanda energética, en particular durante la crianza. Un buen desempeño en el forrajeo debería relacionarse con ventajas en la adecuación individual. Por tanto, la capacidad individual para obtener alimento debería relacionarse con ser un mejor padre, mostrando un mejor cuidado parental, y teniendo crías que crecen más y en mejor condición. Sin embargo, el crecimiento de una cría depende de los hábitos de forrajeo de ambos padres y su dinámica. Los objetivos de este trabajo fueron evaluar si en el Bobo Café los hábitos de forrajeo de machos y hembras durante la crianza: (1) difieren entre machos y hembras, (2) influyen en el cuidado parental, (3) son repetibles a nivel individuo, (4) son concordantes entre los miembros de la pareja y si la concordancia influye en el crecimiento y condición de la cría. En este trabajo capturamos parejas de Bobo Café (*Sula leucogaster*) con una cría entre los 10 y 30 días de edad; a 23 parejas se les colocó un GPS a ambos padres para seguir sus movimientos durante diez días y a 9 parejas asignadas como grupo control, no se les colocó GPS para asegurar que el dispositivo no modificara su conducta. Para todas las parejas, se realizaron observaciones conductuales del cuidado parental y tomamos medidas de crecimiento y condición de su cría. En nuestros resultados, no se encontraron diferencias en los hábitos de forrajeo de machos y hembras. Los individuos incrementan su tiempo de búsqueda de alimento a medida que la cría es más grande, y los que buscan alimento por mayor tiempo cuando tienen una cría más joven son los que alimentan más frecuentemente a ésta. Los individuos que establecieron su nido más temprano en la temporada que forrajean en zonas pelágicas alimentan más veces a su cría que los que forrajean en zonas costeras, porque posiblemente en esa zona la calidad del alimento es mayor. Los hábitos de forrajeo son repetibles individualmente. Las parejas no son más similares entre sí que con el resto de la población, sin embargo, una disimilitud en los hábitos de forrajeo de una pareja influye positivamente en el estado inmune de su cría. Nuestros resultados sugieren que, durante la crianza, en las parejas de Bobo Café existe una repartición de riesgos entre los miembros de una pareja y que entre mayor sea ésta repartición la condición de la cría es mejor.

## Introducción

### Diferencias intrapoblacionales del forrajeo

El forrajeo es un conjunto de procesos en el que un organismo adquiere energía y nutrientes, esto le permite cubrir sus necesidades alimenticias, y además aprovisionar a otros individuos (Kramer 2001). El forrajeo es uno de los principales determinantes en la supervivencia, crecimiento y éxito reproductivo de los individuos (Kramer 2001, Weimerskirch 2007a). El éxito en el forrajeo de un individuo depende de diversos factores internos y externos, como la eficiencia para localizar recursos, la disponibilidad y distribución de las presas, los costos energéticos del desplazamiento y la competencia con otras actividades biológicamente importantes (Collier 1987).

Particularmente cuando los recursos se mueven rápidamente, por ejemplo, en los ambientes marinos tropicales, los individuos constantemente detectan cambios en la distribución y abundancia de estos (Weimerskirch 2007a). Un animal debe actuar como un científico, guardando información del ambiente y usando esta información para tomar decisiones sobre el forrajeo futuro (Pyke 1984). Por lo anterior, surgen diferencias intrapoblacionales en la explotación de fuentes alimenticias que principalmente dependen del estado interno, edad o fenotipo de los individuos. Por ejemplo, en el Pavito Migratorio (*Setophaga ruticilla*), los individuos más jóvenes o del sexo de menor tamaño no tienen acceso a los hábitats de mayor calidad (Marra y Homes 2001). En algunas especies de invertebrados, como el Krill Antártico (*Euphausia superba*), los individuos más grandes se alimentan en un nicho con niveles tróficos mayores (Schmidt et al. 2003). En el Albatros Errante (*Diomedea exulans*), los más jóvenes tienden a forrajear más tiempo durante la noche y ser menos competitivos que los individuos de mayor edad mientras forrajean con otros en los parches de presas (Weimerskirch et al. 2005). Finalmente, en el Skua (*Catharacta skua*), los individuos menos territoriales tienen una dieta generalista y buscan alimento durante más tiempo en sitios más lejanos a la colonia, contrario a los individuos más territoriales que tienen una dieta especialista y además se reprodujeron más temprano en la temporada (Votier et al 2004). Estas diferencias en la capacidad individual para encontrar recursos alimenticios podrían representar ventajas o desventajas en la adecuación individual (Weimerskirch 2007a).

### Forrajeo y dimorfismo sexual en aves marinas

Las diferencias sexuales del forrajeo han sido investigadas ampliamente y están principalmente asociadas a diferencias en el tamaño de los sexos. Varias especies sexualmente dimórficas en las que los machos son más grandes que las hembras han mostrado diferencias sexuales en las tácticas del forrajeo (salmones: Morita y Tsuboi 2017, tortugas: Hays et al. 2001, albatros: González-Solís et al. 2000, marsupiales: Winter 1983, ungulados: Wearmouth y Sims 2008; jirafas: Mramba et al. 2017; entre muchos otros: Shine 1989). Los parámetros de forrajeo en que se diferencian ambos sexos son variables en cada especie. Por un lado esta segregación sexual podría ser consecuencia de las diferencias en tamaño causadas principalmente por la competencia intra sexual en los machos (Shine 1989). El dimorfismo sexual inverso, cuando la hembra es más grande que el macho, es un caso particular que ocurre en varias familias de aves, y se ha relacionado principalmente con roles sexuales inversos (las hembras son más grandes, más ornamentadas, cortejan y compiten por acceso a los machos; y solamente los machos realizan el cuidado parental) . Por ejemplo, en algunos falaropos *Phalaropus* y jacanas *Jacaniidae* (familia *Jacaniidae*) (Mueller 1990). Sin embargo, en las rapaces y algunas aves marinas no hay roles sexuales inversos. La división de labores (donde la hembra, el sexo más grande, incuba y protege el nido, mientras el macho, el sexo más pequeño y ágil, captura las presas) ha sido ampliamente discutida, principalmente en aves rapaces y búhos (Lundberg 1986). En aves marinas, la división de labores es improbable (Weimerskirch et al. 2009) o mínima, porque las tareas de cuidado parental se reparten equitativamente (Guerra y Drummond 1995). Han surgido otras hipótesis que relacionan una causa-consecuencia entre el forrajeo y el dimorfismo sexual inverso en este grupo.

En dos de las principales hipótesis que se han propuesto para explicar el dimorfismo sexual inverso, las diferencias sexuales en el forrajeo podrían ser la fuerza que favoreció las diferencias de tamaño entre los sexos (Weimerskirch et al. 2009) o alternativamente las diferencias de tamaño moldearon diferencias en el forrajeo de ambos sexos. Una hipótesis es que la hembra, el sexo de mayor tamaño, podría ser más competitiva y domina los recursos de las zonas más cercanas a la colonia, alimentar más a la cría y forzar al sexo de menor tamaño a viajar a lugares más lejanos para alimentarse (Gonzalez-Solis et al. 2000). De acuerdo con la idea anterior, las hembras de Bobo Enmascarado son las que alimentan a la cría en mayor proporción, tienen una mayor frecuencia de buceos de alimentación y descansan menos tiempo en el agua que los machos, lo que sugiere un esfuerzo de forrajeo y aprovisionamiento a la cría mayor que el esfuerzo de los machos (Weimerskirch 2009). Alternativamente, una segunda hipótesis que utilizó como modelo al Bobo Café durante la incubación, propone que el sexo de menor tamaño, el macho, tendría una eficiencia de vuelo y de forrajeo mayor (Shaffer



et al. 2001), haciéndolo propicio para viajar distancias mayores utilizando las corrientes del viento y acaparar otros parches de presas distantes (Shaffer et al. 2001) o evadir la competencia por alimento cerca de la colonia (Lewis et al. 2001). De acuerdo con lo anterior, en la Fragata de Isla Navidad (*Fregata andrewsi*), durante la crianza, los machos llegan a sitios de forrajeo más lejanos y con mayor productividad (Hennicke et al. 2015). El tamaño podría actuar como un mecanismo para mediar la dominancia sobre los recursos, la competencia entre machos y hembras, y la eficiencia de vuelo y del forrajeo en las poblaciones (Weimerskirch et al. 1997, Gonzalez-Solis et al. 2000, Shaffer et al. 2001, Phillips et al. 2004, Lewis et al. 2005). Sin embargo, la evidencia no es clara sobre si un sexo es más competente para el forrajeo durante el cuidado parental. En algunas especies con dimorfismo sexual inverso, son las hembras las que tienen un rango de forrajeo mayor (Weimerskirch et al. 2006) o bucean a profundidades mayores y adquieren presas de tamaño mayor (Zavalaga et al. 2007), mientras que en otras especies son los machos los que parecen forrajear en áreas de mayor productividad (Lewis et al. 2005). Además, las diferencias sexuales en el forrajeo pueden no ser evidentes en algunos años en especies como el Bobo de Patas Azules o el Bobo Café (Castillo-Guerrero y Mellink 2011, Castillo-Guerrero et al. 2016). Más aún, algunas especies monomórficas han mostrado diferencias sexuales en el forrajeo, por lo que estas diferencias no son exclusivas de especies dimórficas (Alcatraz: Lewis et al. 2002, Arao de Pico Ancho: Elliott et al. 2010). Es posible que estos resultados mixtos se deban, al menos parcialmente, a que durante la incubación y la crianza, las aves con cuidado biparental no solo tienen que ajustar su esfuerzo en el forrajeo en función de las variables asociadas a la distribución de los recursos, sino también a las necesidades de las crías, así como a la coordinación con el esfuerzo de forrajeo de la pareja. En este estudio investigamos en el Bobo Café, una especie con dimorfismo sexual inverso, la relación entre el esfuerzo de forrajeo y el esfuerzo parental de ambos padres en una familia.

### Forrajeo y cuidado parental

En la época reproductiva los padres tienen una gran demanda energética (Ashmole 1971), y los costos energéticos de forrajear se vuelven aún mayores durante la crianza (Shaffer et al. 2003). Los padres necesitan transportar frecuentemente comida desde los sitios de forrajeo y obtener alimento suficiente para mantener su condición y proveer a sus crías (Ito et al. 2010), por lo que llegar a parches distantes de presas con bajos costos energéticos es fundamental (Weimerskirch et al. 2008).

Cuando un ave entra en etapa reproductiva, se vuelve un forrajeador de punto central, es decir, además de forrajear debe regresar a la colonia para proveer a su cría (Pennycuick et al. 1984). Esto impone límites, por ejemplo en el tiempo que los adultos utilizan para adquirir alimento, y por lo tanto en su rango de forrajeo. Los sólidos forrajean principalmente durante el día, por lo que su rango de forrajeo se ve limitado por el tiempo disponible para forrajear, y además las condiciones ambientales pueden imponer otros límites. Durante la crianza, los Bobos Enmascarados (*Sula dactylatra*) en la isla Clipperton, tienen hábitos de forrajeo oceánicos y diurnos. Estos en la noche no pueden pasar tiempo sentados en el agua debido a la depredación por tiburones, por lo que deben regresar a la colonia o moverse constantemente de lugar en caso de que no regresen a la colonia durante el día (Weimerskirch et al. 2008). También podrían imponerse costos sobre la capacidad de vuelo para transportar cargas mayores de alimento (Pennycuick et al. 1984), conforme la cría va creciendo y demanda mayor cantidad de alimento (Shaffer et al. 2003). El esfuerzo del forrajeo depende de múltiples factores y su demanda puede incrementarse dependiendo principalmente de los requerimientos energéticos de las crías y de las condiciones del ambiente (Shaffer et al. 2003).

Los individuos podrían desarrollar diferentes tácticas de forrajeo para incrementar su adecuación (Schreiber and Hensley 1976, Annett and Pierotti 1989, Shealer 1998). Las aves podrían aumentar su esfuerzo de forrajeo e incluso modificar su conducta de búsqueda de alimento. Durante el cuidado parental, los Albatros Errantes reducen su velocidad de vuelo en los viajes de forrajeo, lo que sugiere que incrementan la sinuosidad de sus movimientos y quizás la forma en que usan el viento para viajar, lo que podría incrementar su éxito en la captura de presas (Shaffer et al. 2003). Una de las formas en que los individuos pueden maximizar su adecuación es a través de la selección de diferentes hábitats de forrajeo, especialmente si los sitios cuyos recursos determinan una mayor adecuación son distantes a la colonia o implican un mayor gasto energético. Los Albatros de Laysan (*Phoebastria immutabilis*), durante la incubación, viajan mayores distancias a pesar del mayor costo energético que esto implica. De esta forma pueden forrajear en zonas de surgencia donde sus presas se concentran y acumular lípidos para preparar la etapa de crianza, cuando ya no alcanzarán dichas zonas debido a los límites impuestos en el rango de forrajeo. Así podrán proveer a sus crías de forma efectiva, mientras forrajean en zonas de baja productividad (Antolos et al. 2017). Existen disyuntivas entre pasar el tiempo en hábitats favorables, costos energéticos de forrajear y límites impuestos por el forrajeo de punto central durante la crianza (Antolos et al. 2017). Por lo tanto, si existen diferentes costos energéticos para obtener más alimento o presas de mejor calidad, los forrajeadores más eficientes podrían tener tasas más

altas de aprovisionamiento y crecimiento de sus de crías, y mayores posibilidades de criar a descendencia con mejor condición (Lewis et al. 2006, Lescroel et al. 2009, 2010).

### Forrajeo y cuidado biparental

Además del desempeño individual, la forma en que las parejas se coordinan en el forrajeo puede resultar en diferencias en el éxito reproductivo de una pareja (Elliot et al. 2010). En las especies longevas y monógamas con cuidado biparental que pueden formar lazos de pareja duraderos, se espera que una concordancia positiva entre los hábitos de forrajeo de los miembros de una pareja tenga beneficios sobre el desempeño reproductivo. Un mayor grado de similitud en el desempeño del forrajeo entre los miembros de una pareja podría incrementar la coordinación de los padres al reducir el conflicto sobre la inversión parental (Schuett et al. 2010), favorecer una mayor probabilidad de reproducción (Rangassamy et al. 2015), y un mayor crecimiento y supervivencia de las crías (Spoon et al. 2006). Las parejas de Ninfas (*Nymphicus hollandicus*), una especie de paseriforme, cuyos miembros mostraron una mayor compatibilidad en el periodo previo al reproductivo (distancias más cortas entre macho y hembra, frecuencias de acicalamiento más altas, mayor número de cópulas, menores niveles de agresión y alta sincronía en de conductas de alimentación y automantenimiento), mostraron mejor coordinación y mayor éxito de eclosión durante la temporada reproductiva (Spoon et al. 2006). De igual forma, las parejas de Pinzón Cebra (*Taeniopygia guttata*) con “personalidades” similares (e.g., exploradoras rápidas-exploradores rápidos, exploradoras lentas-exploradores lentos) tuvieron una mayor adecuación, al tener crías con mayor incremento de masa y mejor condición al momento de independizarse (Both et al. 2005). Un estudio en una especie de ave marina monógama y dimórfica, en la que se esperaría una concordancia negativa en el forrajeo de las parejas, mostró que los miembros de parejas de Cormoranes de Kerguelen (*Phalacrocorax verrucosus*) son más similares entre sí en las conductas de forrajeo y en los niveles tróficos de los que se alimentan en comparación con otros miembros de la población (Camprasse et al. 2017), debido a que existe una relación entre los parámetros de forrajeo y la calidad de un individuo (Lewis et al. 2006, Lescroël et al. 2010). Las similitudes en el forrajeo de las parejas podrían surgir si los individuos están evaluando la calidad de sus parejas potenciales o bien, las similitudes podrían desarrollarse posteriormente a la formación de la pareja a través de la comunicación (Camprasse et al. 2017).

Por otro lado, se espera que en especies dimórficas, además de existir la posibilidad de una separación sexual en el forrajeo, las diferencias en los hábitos de forrajeo de ambos padres podrían resultar en ventajas para la adecuación de su cría si los nichos de forrajeo más favorables para cada sexo son diferentes, y adquirir en conjunto una mayor diversidad de presas e incrementar la calidad promedio del alimento obtenido para la cría, mediante una estrategia segura para una padre y una arriesgada para el otro (Elliot et al. 2010, Camprasse et al. 2017). Una concordancia negativa en el forrajeo de las parejas podría beneficiar al desempeño reproductivo en el ambiente marino, donde existe una disyuntiva entre la calidad de presa y la variabilidad de éxito de forrajeo de cada viaje (Castillo-Guerrero et al. 2016). Las parejas de Arao de Pico Ancho (*Uria lomvia*) que mostraron diferencias en el forrajeo entre los consortes tuvieron crías con mayor probabilidad de supervivencia. El macho encontró presas que comparativamente eran de menor calidad que las que consiguió la hembra, pero que eran suficientes para alimentar a la cría, mientras que la hembra tomaba un riesgo mayor, al encontrar presas de mayor calidad, pero menos frecuentemente (Elliott et al. 2010). Algunas rapaces que muestran estrategias de forrajeo divergentes entre los miembros de la pareja, traducidas en diferencias en el tipo de presa adquirida, tienen mayores tasas de alimentación (Andersson y Norberg 1981).

Las similitudes del forrajeo dentro de una pareja se han encontrado solo en algunos estudios en peces (Budaev et al. 1999), cefalópodos (Sinn et al. 2006) y aves (Both et al. 2005, Schuett et al. 2011, Fayet et al. 2017, Camprasse et al. 2017). La investigación de las similitudes o diferencias entre los patrones de comportamiento de pareja es limitada, sobre todo en el forrajeo. Por lo tanto, es necesario evaluar si existen similitudes o dissimilitudes en el comportamiento de forrajeo y si afectan el cuidado parental o la condición de la descendencia, especialmente en especies sexualmente dimórficas en tamaño con cuidado biparental en las que se esperan diferencias en el comportamiento de forrajeo y aprovisionamiento (Camprasse et al. 2017). Estas comparaciones contribuirán a entender mejor la dinámica del cuidado parental de una pareja en un ambiente heterogéneo.

### El bobo café

El Bobo Café es un ave marina tropical longeva que presenta dimorfismo sexual inverso: las hembras son hasta 28% más grandes que los machos (Nelson 1978). La estrategia de forrajeo de los Bobos Café es el buceo pulmonar superficial, sumergiéndose de 1.1 a 5.7 metros de profundidad (Castillo-Guerrero et al. 2016), aunque se ha reportado una considerable

variación en dieta y forrajeo entre colonias (Mellink et al. 2001, tabla 1). Son forrajeadores diurnos y se alimentan principalmente de peces voladores (Exocoetidae) y calamares (Lolonginidae), y en menor proporción de tinicalos (Atherinidae), sardinas (Clupeidae), anchoas (Engraulidae) y caballa (Scombridae; Mellink et al. 2001). El esfuerzo o éxito de forrajeo parece ser distinto en ambos sexos para diferentes colonias. En algunas de las colonias estudiadas de Bobo Café (Isla Clipperton durante incubación y primeras semanas de crianza: Gilardi 1992, Isla San Ildefonso durante crianza: Weimerskirch et al. 2009), las hembras viajan mayor distancia y bucean más profundo (Castillo-Guerrero et al. 2016). En otra colonia en el Atolón de Johnston, durante la incubación, los machos realizaron viajes de mayor duración y un mayor número de buceos (Lewis et al. 2005). En general, las hembras viajan mayor distancia y tiempo, aunque las particularidades de cada colonia y los distintos mecanismos que causan estas diferencias podrían relacionarse principalmente con la distribución espacial de los recursos o con las condiciones locales de productividad (Weimerskirch et al. 2009). En comparación con otras especies de súlidos con menor grado de dimorfismo sexual, las diferencias sexuales del forrajeo han sido mayores en el Bobo Café (Lewis et al. 2005, Weimerskirch et al. 2009); sin embargo, las diferencias encontradas no son consistentes (Gilardi 1992, Lewis et al. 2005, Weimerskirch et al. 2009).

El sistema de apareamiento del bobo café es socialmente monógamo. Ambos padres incuban una puesta modal de 2 huevos durante aproximadamente 42 días ( $\pm 3$  días) y proveen cuidado parental prolongado por más de 3 meses alimentando a las crías con pescado que les transfieren directamente (Nelson 1978). El bobo café presenta fratricidio obligado por lo que típicamente la cría mayor elimina a la cría menor durante la primera semana de vida (Nelson 1987). En Marietas, en los nidos de crías de hasta 15 días, las hembras pasan 27% más tiempo atendiendo a la cría en el nido que los machos, y el tiempo que pasan en el nido el macho y la hembra de una pareja se relacionó negativamente; sin embargo, entre los miembros de una pareja la tasa de alimentaciones no difirió y tampoco se encontró una correlación entre cuánto alimenta el macho y la hembra (Montoya y Torres 2015).

Durante el cortejo, los machos exhiben tegumentos coloridos en el gular y las patas. El color de estos tegumentos parece funcionar como una señal sexual (Montoya y Torres 2015), y depende de carotenoides que obtienen de la dieta, tales como luteína, zeaxantina, 13-cis-betacaroteno y trans-gamma-caroteno (Montoya et al. 2018). Los machos con gulares más coloridos durante el cortejo alimentan más a las crías, y las crías tienen mayores tasas de crecimiento (Montoya y Torres 2015). Las hembras que se aparean con machos más coloridos posiblemente obtienen beneficios directos (un macho con mejor cuidado parental) y

beneficios indirectos (las crías heredan genes que incrementan su adecuación). Se ha propuesto que en el Bobo Café podría existir una repartición de riesgo en las parejas, que haría que los sexos tuvieran hábitos de forrajeo diferentes bajo condiciones de baja disponibilidad de recursos alimenticios o alta demanda por parte de las crías (Castillo-Guerrero et al. 2016).

Durante el cortejo, los machos que tienden a alimentarse en zonas más pelágicas (azimutes centroides menores, ver figura 1A) tienen gulares más coloridos que los machos que se alimentan en zonas más costeras (Michael et al. 2018). Es posible que las zonas de forrajeo oceánicas (pelágicas) representen un costo energético que solo pueden afrontar los individuos de mayor calidad y/o en mejor condición, lo que contribuiría como otra evidencia a la honestidad de esta señal sexual (Michael et al. 2018). Sin embargo, no sabemos si efectivamente la variación entre individuos en el cuidado parental (la frecuencia de alimentación, el tiempo que pasan en el nido resguardando a la cría) se relaciona con variaciones en los hábitos de forrajeo de los individuos (forrajeo en zonas pelágicas o costeras, la duración de los viajes de forrajeo, la distancia que viajan, la distancia que se alejan de la colonia, y el tiempo de búsqueda de alimento). Más aún, si en el Bobo Café hay elección de pareja mutua, esperaríamos que las hembras en mejor condición o de mayor calidad estuvieran apareadas con los machos de mejor condición o calidad; es decir, esperaríamos apareamiento concordante en términos de las señales sexuales (López-Rull et al. 2016) y en los hábitos de forrajeo, si es que estos dependen también de la condición o calidad de los individuos.

## **Preguntas de investigación**

En este estudio utilizamos en el bobo café durante la época de crianza como modelo de estudio para responder las siguientes preguntas: (1) ¿Difieren los hábitos de forrajeo de machos y hembras durante la crianza? (2) ¿Influyen los hábitos de forrajeo en el cuidado parental? (3) ¿A nivel individual son repetibles los hábitos de forrajeo? (4) ¿Son similares en sus hábitos de forrajeo los miembros de la pareja, y esta similitud influye en el crecimiento y condición de las crías?

## Hipótesis y predicciones

Hipótesis 1. En el bobo café, el dimorfismo sexual inverso en tamaño está relacionado con diferencias sexuales en los hábitos de forrajeo.

Predicción 1: Las hembras realizarán viajes de forrajeo de menor duración, de menor distancia a la colonia y de menor tiempo de búsqueda que los machos porque están dominando los recursos cercanos a la colonia.

Predicción 2: : Los machos realizarán viajes de forrajeo de mayor duración, de mayor distancia a la colonia y de menor tiempo de búsqueda que las hembras porque pueden acceder a otras zonas más productivas.

Alternativamente: No se encontrarán diferencias sexuales del forrajeo porque el dimorfismo sexual inverso no se relaciona con estas diferencias (Castillo-Guerrero et al. 2016).

Hipótesis 2. El tiempo de búsqueda de alimento en los viajes de forrajeo de un adulto se relaciona con la cantidad de presas que obtiene para su cría y con su esfuerzo en el cuidado parental.

Predicción 1: Los individuos que muestran mayor tiempo buscando alimento, alimentarán más veces a su cría porque realizan un esfuerzo de forrajeo mayor que los que buscan alimento por menor tiempo. Estos individuos además estarán más minutos presentes en el nido porque realizan un esfuerzo de cuidado parental mayor que los que buscan alimento por menor tiempo.

Predicción 2: Los individuos que muestran menor tiempo buscando alimento, alimentarán más veces a su cría y estarán más tiempo en el nido porque son más eficientes en capturar presas que los que buscan alimento por mayor tiempo. Estos individuos además estarán más minutos presentes en el nido porque ser más eficientes les permite realizar un mayor esfuerzo parental que los que buscan alimento por menor tiempo.

Hipótesis 3. Durante la crianza, los padres (machos y hembras) con hábitos de forrajeo más oceánicos obtienen más alimento o alimento de mayor calidad comparados a los de hábitos de forrajeo más costeros.

Predicción 1. El crecimiento de las crías (incremento de ulna y peso) será mayor en crías que tengan algún padre con hábitos de forrajeo más oceánicos (azimut centroide promedio menor) que las crías que tengan algún padre con hábitos más costeros (azimut centroide promedio mayor).

Predicción 2. El grosor promedio de la roncha causada por una inyección intradérmica de fitohemaglutinina en el patagio del ala derecha será mayor en las crías que tengan algún padre con hábitos de forrajeo más oceánicos (azimut centroide promedio menor) que las crías que tengan algún padre con hábitos más costeros (azimut centroide promedio mayor).

Hipótesis 4. En el Bobo Café, los hábitos de de forrajeo son concordantes entre los miembros de la pareja durante la crianza. La disimilitud o concordancia negativa en los hábitos de forrajeo entre los miembros de una pareja influye en el crecimiento y/o respuesta inmune de la cría.

Predicción 1: Las diferencias en los hábitos de forrajeo entre los miembros de una pareja serán mayores comparadas a las de otros individuos de la población .

Predicción 2. La tasa de incremento promedio de la ulna y del peso de las crías serán mayores para las parejas con hábitos de forrajeo más disimilares. .

Predicción 3. El grosor promedio de la roncha causada por una inyección intradérmica de fitohemaglutinina en el patagio del ala derecha será mayor en las parejas con hábitos de forrajeo más disimilares.

## **Materiales y métodos**

El estudio se llevó a cabo en la colonia reproductiva de Bobo Café que anida en la Isla Larga, Parque Nacional Islas Marietas, Nayarit (20° 41' N, 105° 36' O) durante los meses de julio a septiembre del 2016.

Durante el periodo de crianza, se seleccionaron 32 parejas con una cría entre los 10 y 30 días de edad. Para estimar la edad de las crías que se incluyeron en el estudio, previo al inicio del experimento, se midió el pico, la ulna ( $\pm 1\text{mm}$ ) y el peso de cada cría ( $\pm 20\text{ g}$ ) y se estimó su edad en días usando la curva de crecimiento promedio para el pico y la ulna de las crías de



edad conocida de la misma colonia y temporada ( $n = 31$  crías de edad conocida). De las parejas incluidas en el estudio, se capturaron durante la noche a ambos adultos de cada pareja por el método de lampareo (Velando et al. 2006). Durante la captura, se marcó individualmente a cada padre con un anillo numerado de polimetilmetacrilato en la pata izquierda y posteriormente se tomaron medidas de pico ( $\pm 1$  mm), ulna ( $\pm 1$  mm), tarso ( $\pm 0.1$  mm) y peso ( $\pm 20$  g). Para los machos se midió el largo de la parte blanca del plumaje en la cabeza ( $\pm 1$  mm) y utilizando un espectrofotómetro MINOLTA CR-200 se midió el color del gular de machos y hembras. El espectrofotómetro mide la reflectancia en intervalos de 10 nm desde 360 a 740 nm. De las curvas de color del gular se calculó el croma verde para los machos y el croma verde-amarillo para las hembras como la suma de los valores del espectro alrededor del pico máximo de reflectancia, dividido entre el valor de la reflectancia total (suma de todos los valores). Para calcular el pico máximo de reflectancia del gular, se sumaron los valores de reflectancia (valor de cada intervalo) de 500 a 540 nm para las hembras (debido a que el pico máximo es en 520 nm) y en los machos sumando los valores de reflectancia de 520 a 560 nm (debido a que el pico máximo es en 540 nm; Montoya et al. 2018). Los nidos se marcaron con una bandera numerada para su posterior seguimiento. Las parejas focales fueron asignadas aleatoriamente a un grupo control (al que no se le colocó un GPS, cuyo propósito fue asegurar que el dispositivo no modificara la conducta), formado por 9 parejas o a un grupo al que llamaremos grupo GPS, formado por 23 parejas.

### Preparación y colocación de los GPS

Para evaluar los hábitos de forrajeo, en machos y hembras de las 23 parejas en el grupo GPS se fijó un GPS logger (i-gotU GT-100, MobileAction Technology) a las cuatro rectrices centrales de cada individuo utilizando cinta Tesa®. Los dispositivos fueron previamente desmontados de su cubierta externa para reducir su masa, se programaron para registrar ubicaciones GPS cada tres minutos (latitud, longitud) y se sellaron dentro de un tubo de plástico termoretráctil para lograr su impermeabilización. La masa del GPS es de 20 g promedio, representa el 1.7% y 2.2% del peso promedio de machos y hembras respectivamente, y es menor al 5% del peso total del ave, el límite recomendado para no afectar su supervivencia (Ornithological Council Guidelines 2017). Los dispositivos se retiraron de las aves en promedio  $10 \pm 2.8$  días después de su colocación. La tasa de recuperación de los dispositivos GPS fue de 91.6%; en 20 parejas se recuperaron los dispositivos GPS para ambos miembros de la pareja (sin embargo, uno de éstos no grabó datos) y en tres parejas se recuperó el dispositivo sólo de uno de los miembros

de la pareja. En total se recuperaron 42 dispositivos GPS con datos funcionales de los 46 colocados, 21 de hembras y 21 de machos.

### Observaciones conductuales de cuidado parental

Durante los 10 días posteriores a la primera captura, es decir mientras los individuos del grupo GPS llevaban puesto un GPS, cada 2 días se registró la conducta de cuidado parental de cada familia de las 7:00 a 9:30 y de las 18:30 a 21:00 horas, los horarios de mayor actividad de cuidado parental en esta colonia (Montoya et al. 2015). Previamente se realizaron pruebas de confiabilidad entre los observadores y se iniciaron los registros de conducta una vez alcanzado un mínimo de 90% de confiabilidad entre observadores (correlación de Spearman, ver Anexo 1, Martin y Bateson 1993). Cinco observadores se colocaron de 3-6 m de distancia de 1 a 3 nidos focales, y registraron las siguientes conductas: tiempo de permanencia en el nido de cada padre (registros 1-0 cada tres minutos), número de solicitudes de la cría a cada padre (cuando la cría levanta su cabeza y vocaliza con el sonido “tac tac”, la solicitud termina cuando la cría dejaba de realizarla durante 10 segundos), número de alimentaciones de cada padre (cuando el padre coloca su pico sobre la cabeza de la cría, la cría coloca su cabeza dentro del pico del padre y posteriormente se observa movimiento de deglución en la garganta de la cría) (Montoya et al. 2015, descripción detallada de las conductas en Nelson 1978). En promedio cada nido se observó  $23.27 \pm 1.28$  horas (rango 21.8-25 horas) durante 5 días.

### Crecimiento y respuesta inmune de la cría

Para monitorear la tasa de crecimiento de cada cría, en los días 0, 1, 5, 10, 15 y 20 después de la primera captura de los padres, se tomaron medidas del pico ( $\pm 1$  mm), ulna ( $\pm 1$  mm), tarso ( $\pm 0.1$  mm) y peso ( $\pm 20$  g) de cada cría.

En el día 15 después de la primera captura de los padres, se realizó a las crías una prueba de inmunocompetencia ampliamente utilizada en estudios de campo en aves, la prueba de fitohemaglutinina (PHA por sus siglas en inglés; Goto et al. 1978; McCorkle, Simmons & Luginbuhl 1982; Kean & Lamont 1994, Smits et al. 1999). Ésta prueba mide la respuesta inmune mediada por células T, se ha utilizado como una medida de condición del individuo y se relaciona cercanamente con la adecuación individual. La prueba de PHA consiste en inyectar fitohemaglutinina subcutáneamente. Esto provoca una acumulación de linfocitos T perivascularmente, seguido de una infiltración de macrófagos y otras células inmunes del sistema inmune innato y adaptativo; que producen una inflamación local máxima a las 24

horas de su inyección (Smits et al. 1999). Una mayor respuesta en esta prueba se relaciona positivamente con el éxito de emplumado, la probabilidad de supervivencia de una cría y su reclutamiento a la población (Chicón y Dubiec 2005). La respuesta no es afectada por la masa de la cría, y se ha observado que bajo condiciones de crianza no favorables la respuesta es débil o incluso ausente (Chicón y Dubiec 2005). Se inyectó 0.2 mg de fitohemaglutinina, una lectina de *Phaseolus vulgaris* (Sigma-Aldrich L8754, USA) disuelta en 0.1 ml de una solución bufer salina de fosfato, usando una jeringa de 1 ml 30G x 13 mm. La inyección se aplicó subcutáneamente en la membrana interna del ala derecha de cada cría, en la piel que rodea los músculos del radio y el húmero. Previamente se marcó con un plumón el punto sobre el cual se colocaría la inyección de PHA y se midió su grosor con un micrómetro digital antes de la inyección y 24 horas después de haber aplicado ésta (Mitutoyo,  $\pm 0.001$  mm). El grosor de la hinchazón 24 horas después (estimado como la diferencia entre la medida inicial y final) se considera como un indicador de la respuesta inmune (Smits et al. 1999). Esta prueba provee una medida de la respuesta proliferativa de los linfocitos T circulantes al mitógeno PHA inyectado, sin causar mayor estrés o un efecto negativo en la supervivencia de los organismos tratados (Merino et al. 1999, Smits and Williams 1999). Para evaluar la repetibilidad de la medida del grosor del ala, en cada medición, se ajustó tres veces el micrómetro a la membrana del ala, de forma ajustada pero sin apretarla. La repetibilidad de la medida del grosor del ala fue alta (antes de la inyección  $r = 0.97$ ,  $p < 0.001$ ; 24 horas después de la inyección  $r = 0.99$ ,  $p < 0.001$ ). Para los análisis se promediaron los tres valores para obtener sólo una medida.

### Procesamiento de los datos del GPS

De los archivos de GPS se eliminaron las locaciones erróneas, posteriormente se separó cada viaje de forrajeo usando como criterio de inicio una distancia mayor a 1.5 km de la colonia. Los viajes menores a 30 minutos se excluyeron del estudio para no incluir movimientos de las aves causados por desplazarse cerca de sus nidos durante el trabajo de campo. La distancia total viajada y distancia máxima desde la colonia se calcularon usando el paquete geoSphere (Hijmans et al. 2016). El azimut se define como los grados a partir del norte, hacia la izquierda toma valores negativos (viajes de forrajeo oceánicos) y hacia la derecha positivos (viajes de forrajeo costeros o neríticos, debido a que estos sitios se encuentran sobre la plataforma continental).

Se utilizó el algoritmo de Residencia en Tiempo y Espacio (*Residence in Space and Time RST*, Torres et al. 2017) para definir las categorías conductuales: descanso, tránsito y búsqueda de

alimento. El algoritmo *RST* calcula residuales normalizados entre conductas espacialmente y temporalmente intensivas, es decir, define un área constante para cada locación y compara cuanto tiempo y distancia el ave estuvo dentro de esta área (ver figura 1 de Torres et al. 2017). Para realizarlo, se define un círculo para cada locación. El radio recomendado del círculo es la mitad del producto entre la velocidad de tránsito promedio y el intervalo de muestreo. La velocidad de tránsito promedio para nuestro estudio se calculó como la media de todas las velocidades mayores a 1 m/s y tortuosidad (relación entre la distancia recorrida y la distancia lineal entre 5 puntos de registro) menor al promedio. Luego se calculó para cada círculo, un residual normalizado con la siguiente formula= (distancia viajada/ máxima distancia viajada por viaje) - (tiempo viajado/ máxima tiempo viajado por viaje). Donde la distancia viajada (RD) es la suma total de las distancias dentro del círculo que le corresponde a cada punto y el tiempo viajado (RT) es la suma total del tiempo dentro del círculo correspondiente este punto. Por tanto, los residuales iguales a cero se interpretan como tránsito, los positivos como búsqueda de alimento o Búsqueda de Área Restringida (ARS, como definen varios autores) y los valores negativos como descanso en el agua. Manualmente se definió como conducta de descanso a las velocidades menores a 1 m/s, a fin de obtener una clasificación conductual más adecuada.

### Análisis de datos

Todos los análisis y figuras se realizaron utilizando el programa R v3.3.2 (The R Foundation for Statistical Computing). Se usaron Modelos Lineales Generalizados Mixtos (*Generalized Linear Mixed Models*) y Modelos Lineales Generalizados (*Generalized Linear Model*, GLM) utilizando los paquetes nlme, lme4, glmmADMB, MASS y RptR. Para las figuras se utilizaron los paquetes plot3D, colorRamps, ggplot2, rerddap, maps y Rgooglemaps. Para determinar cuál fue la mejor distribución de errores para cada modelo se tomó en cuenta el tipo de variable de respuesta de cada modelo. Se graficó cada variable de respuesta en un cuantil-cuantil comparando con una distribución teórica normal o de poisson. Si la respuesta fue una variable continua, se eligió una distribución Gaussiana y enlace identidad, si fueron conteos, se eligió una distribución poisson. Para evaluar si los residuales de los modelos tenían sobredispersión se usó la prueba de Bolker (Bolker et al. 2009), que compara el radio de la suma de los residuales cuadrados entre los grados de libertad residuales. Si existió sobredispersión, se utilizó una distribución quasipoisson y pruebas de F, una prueba más “estricta” que Chi cuadrada. Para elegir los paquetes adecuados para cada tipo de modelo, se utilizó una guía práctica de

modelos mixtos en ecología y evolución (Bolker et al. 2009). En el modelo de forrajeo y alimentaciones de los padres, se usó una prueba de puntuación (*score test*) para probar si existía inflación de ceros (Yang et al. 2009). Finalmente se ajustó este modelo con una distribución *zero-inflated poisson*. Para todos los modelos, se obtuvo un modelo mínimo adecuado con un criterio de significancia de  $P \leq 0.05$ , usando el método de eliminación paso a paso (*stepwise simplification* en inglés). Además, se evaluaron posibles factores que inflaran la varianza (*variance inflation factor*), el límite de inflación para cada variable fue 3. En todos los modelos se revisó que no existiera ninguna tendencia en el gráfico de residuales contra valores ajustados, además del gráfico cuantil-cuantil de la desviación estándar de los residuales y el cuantil teórico. Se reportan los valores promedio más la desviación estándar.

Para los análisis de diferencias entre los grupos GPS y controles, se calculó de las observaciones conductuales por separado para machos y para hembras (1) la presencia diaria en el nido como el tiempo total en horas que cada padre pasó en el nido, (2) la tasa de alimentaciones diarias de cada padre a su cría como el número de alimentaciones totales a la cría entre la presencia diaria de cada padre en el nido, (3) la tasa de solicitudes diarias de las crías como el número de solicitudes totales de la cría a cada padre dividido entre la presencia en el nido de cada padre. De las medidas de color de gular se calculó (4) la diferencia de croma verde entre el día de colocación y remoción del GPS dividido entre el número de días puesto.

Se usaron modelos GLM mixtos para evaluar si portar un GPS influye en la presencia y alimentaciones de cada padre, el cambio en masa de los padres (cambio en masa entre el día en que se le colocó el GPS y 10 días después), el cambio de color en el gular de ambos sexos (diferencia del croma verde para el macho y croma verde-amarillo en las hembras en 10 días), el incremento en 10 días de la ulna [mm/día] y el peso de la cría [g/día], los dos anteriores medidos como el incremento diario entre el día 1 y 10. Como variables independientes se incluyeron el grupo (GPS o control), el sexo del padre y la edad de la cría [días]. Los modelos de los adultos se modelaron con una distribución Gaussiana, enlace identidad y el número de nido como variable aleatoria, además se incluyó la interacción del grupo GPS\*sexo. Para el modelo de alimentaciones, además se incluyó como variable independiente las solicitudes de la cría a cada padre (totales en cada observación). Los modelos de crecimiento de la cría se modelaron con una distribución Gaussiana y enlace identidad. Los puntos con una distancia de Cook mayor a 4 veces el promedio (de la distancia de Cook), se excluyeron del modelo de cambio de peso de los adultos (un punto) y del modelo de cambio de color en el gular (cinco puntos).

Para analizar si existieron diferencias sexuales en el forrajeo se ajustaron modelos GLM. La variable de respuesta fue cada parámetro del forrajeo y la variable independiente fue el sexo. Para analizar las conductas de forrajeo (descanso [minutos], búsqueda de alimento [minutos] y tránsito [minutos]) se usaron modelos mixtos Quassipoisson o poisson, con distribución Poisson y un enlace logarítmico. Los modelos mixtos de la duración de los viajes, la distancia viajada [km], distancia máxima a la colonia [km], azimut centroide, azimut más lejano y número de viajes por día fueron modelados con una distribución Gaussiana y un enlace identidad. Se incluyó como variable aleatoria la identidad del individuo en todos los modelos. Además, se analizó la relación entre las variables de forrajeo y el color del gular de ambos padres. Debido a que no se encontraron correlaciones, los resultados se encuentran en el Anexo 2.

Para analizar la relación de los hábitos de forrajeo y las conductas parentales del grupo GPS, se ajustaron modelos GLM mixtos. Se analizaron las variables de cuidado parental (alimentaciones y permanencia en el nido) y de forrajeo por día para cada individuo. En el caso que hubiera dos viajes de forrajeo en un mismo día (25 de 177 observaciones, 11 de hembras y 14 de machos), las conductas de cuidado parental del mismo día se tomaron como respuesta para ambos viajes. Los modelos incluyeron como variables independientes el sexo del padre, el tiempo de búsqueda de alimento [min] (como una medida de esfuerzo de forrajeo), el azimut centroide (una medida de dirección de los viajes), la edad de la cría [días], la fecha, debido a que la temporalidad es un factor que determina la disponibilidad de recursos, así como todas las interacciones dobles que incluyeran al menos una variable de forrajeo. No se incluyeron otras variables de forrajeo debido a la correlación con las variables incluidas (correlación de búsqueda de alimento con: distancia viajada ( $r = 0.69$ ,  $p < 0.001$ ), distancia máxima a la colonia ( $r = 0.57$ ,  $p < 0.001$ ), duración de viaje ( $r = 0.60$ ,  $p < 0.001$ ), tiempo transitando ( $r = 0.60$ ,  $p < 0.001$ ); correlación de azimut centroide con azimut de punto más lejano ( $r = 0.90$ ,  $p < 0.001$ ). El modelo de presencia en el nido fue modelado con una distribución quasipoisson y enlace logarítmico. El modelo de alimentaciones fue modelado con una distribución Poisson “zero inflated” y un enlace logarítmico. En ambos modelos se incluyó como variable aleatoria la identidad de la madre o el padre anidada en el nido.

Para analizar el crecimiento y la respuesta inmune de las crías en relación al forrajeo de sus padres, se ajustaron modelos GLM con una distribución Gaussiana y función de enlace identidad. Las variables de respuesta fueron la tasa de incremento de la ulna de la cría por día (mm/día), la tasa de incremento de peso de la cría por día relativo a su peso inicial (g/día

dividido entre peso inicial en g) y el tamaño de la inflamación de la membrana como respuesta inmune de células T de la cría (mm). Para ello, se calcularon los promedios del azimut centroide y la búsqueda de alimento (min) de todos los viajes de forrajeo de cada padre. Los modelos incluyeron como efectos los promedios independientes del azimut centroide del macho y la hembra, búsqueda de alimento (min) del macho y la hembra (min).

Para analizar la repetibilidad individual en las variables de forrajeo se ajustaron modelos mixtos controlando por la fecha en la que se colocó el GPS al adulto y la edad de la cría. Se utilizaron GLM mixtos con una distribución Gaussiana y función de enlace identidad, usando el paquete Rptr. La varianza entre grupos se dividió entre la suma de la varianza entre y dentro de los grupos. Se realizó un bootstrap paramétrico de mil para obtener los intervalos de confianza y mil permutaciones para obtener un valor de P robusto. En los modelos de azimut centroide y azimut más lejano, se incluyó como covariable el sexo, debido al valor de p cercano a la significancia en los modelos de diferencias sexuales del forrajeo (tabla 3). Estos modelos miden la proporción de variación entre individuos repetible entre medidas del mismo sujeto. Si la repetibilidad es significativa, las medidas individuales son más similares entre sí que con otros individuos, mientras exista variación intraindividual (Nakagawa and Schielzeth 2010).

Para analizar similitudes o disimilitudes entre los miembros de una pareja, se utilizaron tres variables de forrajeo: La distancia viajada, el tiempo de búsqueda y el azimut centroide. No se analizó la distancia máxima a la colonia ni la duración de los viajes debido a su correlación con la distancia viajada ( $r = 0.94$ ,  $p < 0.001$ ;  $r = 0.70$ ,  $p < 0.001$ , respectivamente), ni tampoco el azimut más lejano debido a su correlación con el azimut centroide ( $r = 0.90$ ,  $p < 0.001$ ). A cada uno de los tres parámetros de forrajeo de cada viaje de cada macho se le restó cada valor posible del parámetro correspondiente de cada viaje de cada hembra (ya sea que fueran pareja real o pareja aleatoria, base de datos A), y el valor absoluto de ésta se usó como variable de respuesta. Para controlar si los viajes son similares debido a que la disponibilidad de alimento puede variar entre días, se incluyeron únicamente las combinaciones de viajes realizados en la misma fecha. Se creó otra variable dependiendo si ambos miembros eran una pareja real o no (1 si eran una pareja real y 0 si no lo eran; Camprasse et al. 2017). Esta variable y la fecha juliana del viaje se tomaron como predictores para el modelo. Se ajustó como variable aleatoria la identidad del individuo; se utilizó una distribución Gaussiana con función de enlace identidad.

Para explorar si existe una concordancia entre los miembros de parejas, se realizaron dos tipos de análisis. El primero utilizando los promedios de las variables de forrajeo de cada miembro

de una pareja sin asumir ningún tipo de arreglo temporal y el segundo asumiendo que el ajuste de conductas de forrajeo de cada miembro con su pareja se realiza en máximo un día. En los primeros modelos, separados por variable de forrajeo (azimut centroide o búsqueda de alimento), las variables de respuesta fueron la tasa de incremento de la ulna de la cría por día (mm/día), la tasa de incremento de peso de la cría por día (g/día dividido entre peso inicial en g) y el tamaño de la inflamación de la membrana como respuesta inmune de células T de la cría (mm). Como efectos principales se incluyeron: los promedios de la variable de forrajeo correspondiente (azimut centroide o búsqueda de alimento) de machos, el de las hembras y la interacción doble entre éstas dos variables. Se ajustaron con una distribución Gaussiana y función de enlace identidad.

En el segundo grupo de modelos que explora la concordancia entre parejas, se realizaron 6 modelos para comparar si existen ventajas de la similitud o disimilitud de las parejas sobre el crecimiento de la cría o respuesta inmune de ésta. De la base de datos A, se tomaron solamente los valores de diferencia entre las parejas reales con una diferencia de máximo un día entre el viaje del macho y de la hembra, y se realizó un promedio de los valores absolutos de las diferencias para cada pareja. Se realizaron tres modelos para cada parámetro de forrajeo, utilizando como variable de respuesta el incremento de peso de la cría por día (g/día dividido entre peso inicial en g), el incremento de ulna de su cría y su respuesta inmune [mm]. Los seis modelos GLM se realizaron utilizando una distribución Gaussiana y función de enlace identidad, incluyendo como covariables la fecha de captura y edad de la cría.

## **Resultados**

### ***Efecto del GPS en el cuidado parental y el crecimiento de las crías***

El portar un dispositivo GPS no influyó en el tiempo que los padres pasaron en el nido, la tasa de alimentaciones de los padres a sus crías, ni en el cambio en peso y color del gular de los padres. Tampoco afectó las tasas de crecimiento en ulna o el cambio en peso de las crías (tabla 2). Es decir, no tenemos evidencia que portar un dispositivo GPS durante 10 días afecte las conductas de cuidado parental, condición de los adultos, ni en el crecimiento de las crías. Independientemente de si los padres tenían un GPS o no, la tasa de alimentaciones se relacionó positivamente con la tasa de solicitudes de los pollos a sus padres ( $\beta = 0.02 \pm 0.008$ ), y marginalmente con la edad de las crías (tabla 2a).



### ***¿Difieren los hábitos de forrajeo de machos y hembras?***

Durante la crianza, el 94% (411 de un total 437 viajes) de los viajes de forrajeo de los bobos café tuvieron una duración menor a 24 horas y solo un 6% (26 de un total 437 viajes) fueron mayores a 24 horas y hasta 4 días máximo. Diariamente, un bobo en promedio viajó 137.6 km realizando viajes en promedio de una duración de 6.6 horas, alejándose 51.1 km de la colonia, transitando a una velocidad promedio de 10 km/h (1.15 - 29.89 km/h; incluyendo las conductas de descanso, búsqueda de alimento y tránsito). La dirección de los viajes de forrajeo tuvo un azimut centroide promedio (grados de desplazamiento con respecto al norte) de -67.5; es decir, en promedio los viajes de forrajeo fueron en dirección noroeste. Durante los viajes de forrajeo la proporción del tiempo dedicada a descanso (i.e. velocidad promedio= 1.1 km/h), búsqueda de alimento (i.e. velocidad promedio= 3.1 km/h) y tránsito (i.e. velocidad promedio= 10.3 km/h) representaron respectivamente el 30%, 26% y 44% del tiempo total del viaje (tabla 3, figura 1).

Machos y hembras no difirieron en las variables de forrajeo analizadas (tabla 3). Los resultados únicamente indican una tendencia no significativa en la diferencia de los azimutes (centroide y más lejano); los machos tendieron a realizar viajes de forrajeo en dirección más oceánica (hacia el este) y las hembras con una tendencia hacia el norte (más cercano a la costa) (tabla 3, figura 1).

### ***¿Influyen los hábitos de forrajeo en el cuidado parental?***

#### *Presencia de los padres en el nido*

El tiempo que los padres pasan en el nido se relacionó con el tiempo de búsqueda de alimento de los padres durante los viajes de forrajeo, considerándolo en interacción con la fecha juliana. En fechas tempranas del estudio, los machos y hembras que buscaron alimento por más tiempo pasaron también más tiempo en el nido, mientras que en fechas tardías los padres que pasan más tiempo buscando alimento pasan menos tiempo en el nido (figura 2). También, el tiempo en el nido se relacionó marginalmente con el azimut centroide ( $\beta = 0.15 \pm 0.08$ ; tabla 4), lo que sugiere que los padres que realizan viajes de forrajeo con dirección más al norte pasan más tiempo en el nido. El tiempo en el nido se relacionó positivamente con el tiempo de búsqueda de alimento (efecto principal  $\beta = 2.37 \pm 0.92$ ) y negativamente con la edad de la cría

( $\beta = -2.75 \pm 1.17$ ; tabla 4). No se encontraron diferencias entre machos y hembras en el tiempo que pasan en el nido (tabla 4).

#### *Alimentaciones de los padres a las crías*

Cada una de las variables de forrajeo analizadas (azimut centroide y tiempo de búsqueda de alimento) influyeron en la frecuencia de alimentaciones de los padres, cuando se probaron en interacción con la fecha y en interacción con la edad de la cría (tabla 4). La interacción entre la fecha y el tiempo de búsqueda de alimento, muestra que los padres que buscaron alimento durante más tiempo tuvieron una tasa de alimentaciones 132% mayor que los padres que buscaron por menos tiempo durante el forrajeo, pero esta relación entre la tasa de alimentaciones y el tiempo de búsqueda solamente tuvo lugar en aquellos nidos con crías jóvenes. En nidos con crías de mayor edad la tasa de alimentaciones no parece estar relacionada con el tiempo de búsqueda durante el forrajeo (tabla 4, figura 3a). La interacción entre fecha y azimut centroide, muestra que en fechas tempranas, los padres que realizaron viajes de forrajeo más oceánicos alimentaron más veces a su cría que los padres que realizaron viajes más costeros, mientras que en fechas tardías, los padres que realizaron viajes de forrajeo más costeros, alimentaron más veces a su cría que aquellos padres que realizaron viajes más oceánicos (tabla 4, figura 3b). Globalmente, las hembras alimentaron con una frecuencia diaria mayor que los machos (estimados del modelo: machos=  $1.31 \pm 2.24$ , hembras=  $2.18 \pm 2.20$ ); pero ninguna de las interacciones de las variables de forrajeo con el sexo de los padres fue significativa (tabla 4).

#### *Crecimiento de las crías y respuesta inmune*

El modelo de incremento de ulna de la cría [g/día] no se relacionó con ninguna de las variables de forrajeo analizadas.

Los modelos de incremento en peso de la cría [g/día] e incremento de ulna de la cría [mm/día] no se relacionaron con ninguna de las variables de forrajeo analizadas (tabla 5).

La respuesta inmune de células T de la cría [mm] se relacionó negativamente con el azimut centroide promedio del macho ( $\beta = -0.070 \pm 0.017$ ) y negativamente con la búsqueda de alimento promedio de la hembra ( $\beta = -0.030 \pm 0.007$ ; tabla 5); no se encontró una relación significativa con el azimut centroide de la hembra ni con la búsqueda de alimento promedio del macho.

### ***¿A nivel individual son repetibles los hábitos de forrajeo?***

La mayoría de los parámetros del forrajeo de cada individuo mostraron una repetibilidad significativa de entre el 15% y 23%. El número de viajes por día no resultó significativo (tabla 6).

### ***¿Las parejas son similares en sus hábitos de forrajeo? ¿Afecta la similitud de los padres en el forrajeo el crecimiento y respuesta inmune de la cría?***

No se encontraron diferencias significativas entre la similitud de las parejas reales con otros miembros de la población (tabla 7). Las parejas reales no son más similares ni más diferentes entre sí que con otros miembros de la población.

En los modelos de concordancia del forrajeo de las parejas, no se encontró una relación significativa entre el incremento en peso o ulna de las crías y la similitud/dissimilitud intra pareja en ninguno de los tres parámetros de forrajeo analizados (distancia viajada, búsqueda de alimento ni azimut centroide). Tampoco se encontró una relación significativa entre la respuesta inmune y la similitud intra pareja de las distancias viajadas ni del azimut centroide. Sin embargo, se encontró una relación entre la respuesta inmune de la cría y la dissimilitud intra pareja la búsqueda de alimento (tabla 8, figura 5).

En los modelos en que se asumió un arreglo temporal en la concordancia del forrajeo de la pareja, no se encontró una relación significativa entre el incremento en peso o ulna de las crías y la similitud/dissimilitud intra pareja en ninguno de los tres parámetros de forrajeo analizados (distancia viajada, búsqueda de alimento ni azimut centroide). Tampoco se encontró una relación significativa entre la respuesta inmune y la similitud intra pareja de las distancias viajadas ni la búsqueda de alimento. Sin embargo, se encontró una relación entre la respuesta inmune de la cría y la disimilitud intra pareja del azimut centroide ( $\beta = 0.05 \pm 0.02$ , tabla 8, figura 6a). Es decir, las parejas que, en promedio, en días cercanos realizaron viajes de forrajeo hacia direcciones opuestas, tuvieron una cría con una mejor respuesta inmune.

## **Discusión**

No se encontraron diferencias sexuales en los hábitos de forrajeo. Los hábitos de forrajeo influyeron en la presencia en el nido y las alimentaciones a la cría por parte de los adultos cuando se tomó en cuenta la fecha y la edad de la cría; también influyen en la respuesta inmune de la cría y no en el crecimiento. Encontramos que los hábitos de forrajeo son repetibles individualmente en una proporción baja. Las parejas no son más similares ni dissimilares entre sí, si se comparan otros adultos de la población. Las parejas con mayor diferencia en el tiempo que el macho y la hembra buscan alimento y mayor diferencia en las direcciones de sus viajes en días cercanos tienen una cría con una mayor respuesta inmune.

### ***¿Difieren los hábitos de forrajeo de machos y hembras durante la crianza?***

Contrario a nuestra predicción y a pesar de ser la especie de súlido más sexualmente dimórfica, no se encontraron diferencias sexuales en ninguna de las variables de forrajeo. Sólo existe una tendencia no significativa de diferencias sexuales en la dirección de los viajes de forrajeo (azimut centroide y azimut más lejano) y en el número de viajes por día. En estudios previos en el Bobo Café, se han encontrado algunas diferencias sexuales en el forrajeo (tabla 1, Gilardi 1992, Lewis et al. 2005, Weimerskirch 2009, Castillo-Guerrero et al. 2016). Sin embargo, los parámetros de forrajeo en que se diferencian machos y hembras no son los mismos entre colonias y años (Castillo-Guerrero y Mellink 2010, Castillo-Guerrero et al. 2016). Tampoco se ha encontrado que las diferencias sean consistentes en estudios longitudinales (Castillo-Guerrero et al. 2016).

Es posible que las diferencias sexuales del forrajeo surjan bajo ciertas condiciones ambientales (Castillo-Guerrero et al. 2016), o dependiendo del momento reproductivo en que se encuentran las aves. Por ejemplo, las diferencias sexuales en el forrajeo podrían emerger temporalmente cuando la disponibilidad de alimento es baja (Cormorán Japonés: Ishikawa y Watanuki 2002, Zavalaga et al. 2010) o cuando la demanda de alimento por parte de las crías es mayor (e.g. Bobo de Patas Azules: Castillo-Guerrero y Mellink 2010). En el Arao de Brunnich, *Uria lomvia*, se ha encontrado que en los años cuyas condiciones son favorables (krill abundante), no hubo diferencias en el forrajeo entre machos y hembras. Cuando las condiciones del año no fueron favorables (krill escaso), uno de los sexos mostró una conducta de alto riesgo (viajes de forrajeo largos y alimentaciones mayores) y el otro de bajo riesgo (viajes de forrajeo cortos y alimentaciones pequeñas; Elliott et al. 2010). En otro estudio, las hembras del Bobo de Patas Azules bucearon a una profundidad mayor que los machos cuando hubo escasez de alimento en año de El Niño (2003), pero esto no ocurrió en la misma colonia

ni en otra colonia en el año siguiente en el mismo estudio (2004; Castillo-Guerrero y Mellink 2010). De igual forma, en un estudio longitudinal del forrajeo en el Bobo Café en el que se estudiaron dos islas durante tres temporadas reproductivas, las pocas diferencias sexuales que surgen ocasionalmente durante condiciones desfavorables muestran que generalmente no surgen diferencias sexuales del forrajeo (Castillo-Guerrero et al. 2016).

Si estas diferencias surgen principalmente cuando las condiciones son desfavorables, el aprovechamiento de recursos cercanos o distantes a la colonia por uno u otro sexo podría depender de qué tan explotables (i. e., disponibilidad de presas y la calidad de éstas) son otros sitios potencialmente alcanzables con respecto a los sitios cercanos de la colonia y de las restricciones energéticas de cada sexo para alcanzarlos. Si surgieran diferencias bajo escasez de alimento, la ubicación y disponibilidad de alimento en los sitios de mayor productividad son los factores que posiblemente determinan si es favorable para alguno de los sexos explotar otras fuentes más lejanas. El sitio más productivo al que tienen acceso los individuos depende de la distancia a la que se encuentre la colonia del mar abierto, de la plataforma continental, de áreas de surgencia o estuarinas e incluso de arrecifes (zonas con diferente productividad). Si el sitio más productivo está alrededor de la colonia, como ocurriría en una colonia tropical en mar abierto, es más probable que se encuentren tendencias similares a las que documentaron González-Solís et al. 2000, es decir, que el sexo más grande, la hembra en este caso, domina los recursos más cercanos a la colonia porque para los machos otros sitios, en comparación más productivos, no serían alcanzables. En cambio, si los sitios más productivos que se encuentran lejanos pero son alcanzables sólo por el sexo cuyo vuelo es menos costoso, es más probable que surjan tendencias similares a las que proponen Lewis et al. 2005, donde los machos, de menor tamaño, muestran una conducta de forrajeo exploratoria y alcanzan parches de alta productividad o presas con mayor contenido calórico en sitios lejanos a la colonia, , si esto les permite evadir la competencia con las hembras, el sexo más grande.

Además de las condiciones locales, otros factores como el estado reproductivo de los individuos también pueden influir en las diferencias sexuales en el forrajeo. Los machos de la Fragata de Isla de Navidad alcanzan sitios más lejanos y productivos al inicio de la crianza, mientras que hacia el final son las hembras las que alcanzan estos sitios, esto debido a que el macho hacia el final de la crianza deja de verse involucrado en el cuidado parental y es únicamente la hembra la que cuida a la cría, mientras que en la incubación no resultó ninguna diferencia en las variables de forrajeo de ambos sexos (Hennicke et al. 2015). Durante la incubación, las variables de forrajeo no difieren entre sexos en esta especie de fragata (Hennicke et al. 2015).

En el Bobo Café, es improbable que el dimorfismo sexual inverso sea el mecanismo causal de las diferencias sexuales ocasionales en el forrajeo. Las diferencias sexuales en el forrajeo son inconsistentes y parecen depender del estado reproductivo de los adultos, y de la forma en que cada sexo responde a la demanda nutricional de la cría (Montoya y Torres 2015, Hennicke et al. 2015) y a la variación en la disponibilidad y abundancia de presas en un lugar y tiempo determinados (Castillo-Guerrero et al. 2016).

### ***¿Influyen los hábitos de forrajeo en el cuidado parental?***

Los hábitos de forrajeo de ambos padres influyeron en las conductas de cuidado parental, pero la forma en que afectaron la tasa de alimentaciones o el tiempo que los padres pasan en el nido dependió de la edad de las crías y la fecha. Los padres más tempranos en la temporada y que buscan alimento mayor tiempo, pasan más tiempo en el nido resguardando a su cría. Sin embargo, los padres más tardíos que también pasan mayor tiempo buscando alimento, son los que pasan menor tiempo en el nido. El número de alimentaciones de un padre a una cría también está afectado por sus hábitos de forrajeo. Los padres que buscan alimento durante más tiempo también alimentan más veces a las crías, pero esta relación solamente ocurrió cuando las crías eran jóvenes (15 – 25 días de edad). Por otro lado, la dirección de los viajes de forrajeo también afecta el número de alimentaciones a la cría, particularmente cuando los viajes son oceánicos, y este efecto varió en función de la fecha: los padres que realizaron viajes oceánicos en fechas más tempranas alimentaron más veces a su cría, en contraste con los padres que realizaron viajes oceánicos en fechas más tardías.

El crecimiento no se relacionó con los hábitos de forrajeo de sus padres. Por otro lado, el estado inmune como medida de condición, se relacionó negativamente con el azimut centroide del macho y con el tiempo de búsqueda de la hembra.

Contrario a nuestras predicciones, no se encontró que el incremento en peso relativo de la cría se relacionara con los hábitos de forrajeo, quizás debido a la variación del tamaño de los bocados que la cría consume y el tiempo desde la última comida de la cría. Es posible que los horarios de alimentación de los padres cambien a medida que la cría tiene mayor edad y es más independiente, esto influye en la variación en el peso de la cría. Una sola presa puede causar gran variación en el peso de ésta, más aún cuando son crías de mayor edad y los bocados con los que son alimentados son más grandes en comparación a su propia masa.

Como se esperaba, el tiempo de búsqueda de alimento influyó positivamente en la cantidad de veces que un macho o hembra alimenta a su cría, porque se relaciona con la capacidad de los individuos para forrajear activamente (Torres et al. 2017) y con el esfuerzo en la captura de presas (Weimerskirch et al. 2007b). La búsqueda de alimento está relacionada con el esfuerzo de forrajeo pero la relación con la eficiencia o éxito de forrajeo no es tan clara. Además del tiempo que ocupan buscando alimento, también es importante la escala espacial en la que entran en este proceso. En el Albatros Errante *Diomedea exulans*, se ha observado que los individuos más jóvenes buscan alimento en un proceso llamado Búsqueda de Área Restringida (ARS por sus siglas en inglés) en escalas espaciales mayores que los individuos más viejos. La ARS es comparable con el tiempo de búsqueda de alimento de nuestro estudio (Torres et al. 2017). Es posible que ocurriera lo mismo en el Bobo Café y que los individuos con menos experiencia, debido a su falta de conocimiento y experiencia en un ambiente de baja predictibilidad (Weimerskirch et al. 2007a), buscaran alimento (usando ARS) en escalas espaciales mayores que los más experimentados, lo que implicaría que buscan alimento más tiempo y quizás se esfuerzan más, pero su éxito de forrajeo no es mayor. Por lo tanto, debido a los altos costos energéticos del vuelo del Bobo Café (Ballance et al. 1997), el tiempo de búsqueda de alimento de nuestro estudio no necesariamente es un buen indicador para medir el éxito (presas capturadas por unidad de tiempo) o la eficiencia del forrajeo (presas capturadas por intento en una unidad de tiempo), pero sí un buen indicador para medir el esfuerzo de forrajeo (energía utilizada para buscar alimento).

La dirección de los viajes de forrajeo influyó en el número de alimentaciones y la respuesta inmune de la cría. En ambos sexos, los individuos que forrajearon en azimutes menores, es decir, que presentaron una tendencia más pelágica en la dirección de sus viajes de forrajeo, alimentaron más veces a su cría y los machos que mostraron un azimut promedio menor tuvieron una cría con una respuesta inmune mayor. Es posible que en estos sitios oceánicos implique ventajas, podría haber presas de mayor calidad, con mayor contenido energético por gramo de presa, ya que tienen más lípidos que las presas asociadas a zonas más cercanas a la costa (González-Medina et al 2018). Se ha reportado que la calidad de un individuo se relaciona con la obtención de presas en sitios oceánicos (González-Medina et al 2018). Por otro lado, en un estudio previo se ha encontrado la relación entre el forrajeo oceánico y la intensidad del color de la membrana dependiente de carotenoides, que actúa como señal sexual en el cortejo (Michael et al. 2018). En los sitios oceánicos los bobos podrían obtener presas con una mayor cantidad de carotenoides, que generalmente se producen en mayor concentración en el fitoplancton (más oceánico) que en las algas bénticas (más cercanas a la

costa) (Bonilla et al. 2005). La ingesta de carotenoides (luteína y betacaroteno), cuyo papel antioxidante es fundamental para ayudar a reducir el estrés oxidativo causado por las altas tasas metabólicas de las primeras etapas de la vida, está relacionada con una mayor respuesta inmune inflamatoria a la fitohemaglutinina (PHA) por parte de la cría (Bendich 1989, Krinsky 1993, Monaghan et al. 2009). Se ha encontrado además que las crías cuya dieta es suplementada con mayor cantidad de betacarotenos, tienen una tasa de crecimiento mayor, porque mejora la absorción intestinal de los nutrientes (Cucco et al 2006). Probablemente los adultos capaces de forrajear en sitios oceánicos provean a su cría con mayor cantidad de alimento y de mejor calidad.

Nuestro estudio incluyó parejas cuyos parámetros de forrajeo se observaron con una diferencia de hasta 20 días. Sin embargo, a pesar de que las diferencias temporales en el muestreo de los nidos en campo fueron relativamente cortas, la fecha influyó de forma importante en el efecto de la dirección de los viajes de forrajeo. Realizar viajes de forrajeo en dirección oceánica es una conducta que implica un riesgo mayor cuando la pareja se ha establecido más tardíamente, comparado con las parejas que se establecen más temprano. El número de alimentaciones que realiza un padre a su cría es mínima cuando estos son padres tardíos que realizan viajes de forrajeo en dirección pelágica (azimut centroide menor). La temporalidad influye en la disponibilidad de recursos e incluso sólo los padres que establecen su nido tempranamente y que pueden pagar los costos energéticos de buscar alimento en sitios oceánicos son los que podrían proveer a su cría con una dieta de mayor calidad (González-Medina et al. 2018).

### ***¿A nivel individual son repetibles los hábitos de forrajeo?***

La mayoría de los parámetros del forrajeo de los bobos de nuestro estudio fueron repetibles, de 12% a 23%, lo que podría significar que existe cierto grado de consistencia temporal en las conductas de forrajeo a corto plazo. El número de viajes por día no resultó con un valor repetible significativo debido a que la mayoría de los individuos realizan un solo viaje por día.

El grado de repetibilidad significativo indica que los individuos dentro de la población son diferentes y podría ser un indicador de especialización individual en la dieta, conducta o hábitat (Beverly et al. 2008). Las aves podrían dirigirse a un sitio en el que ya han buscado alimento si tuvo éxito en el viaje de forrajeo anterior, este tipo de estrategia es llamada “gano-permanezco, pierdo-cambio” (*win-stay, lose-shift*) y es asociada a otras especies tropicales como el Bobo Peruano (*Sula variegata*; Weimerskirch 2007b, Weimerskirch et al. 2010). La



repetibilidad también podría reflejar que existe consistencia temporal en las condiciones ambientales. Es posible que las aves puedan anticipar la localización de las presas durante días o semanas a escalas de décimos a cientos de kilómetros (Pettex et al. 2010). Sin embargo, la disponibilidad de recursos varía entre años y dentro de un año, por lo que se espera que las aves marinas sean forrajeadores plásticos y respondan a cambios en el ambiente, lo que es consistente con los relativamente bajos a medianos niveles de repetibilidad encontrados para el bobo café en este estudio.

Alternativamente, la repetibilidad de los hábitos de forrajeo en las poblaciones se ha propuesto como un mecanismo para evitar la competencia intraespecífica (Bolnick et al. 2002). Los individuos podrían usar diferentes zonas (Patrick et al. 2014), alimentarse a diferentes profundidades de buceo (Patrick et al. 2013) o incluso alimentarse consistentemente de diferentes presas (Votier et al. 2010). Sin embargo, en el Bobo Café es poco probable que esto ocurra a escalas temporales mayores, debido a los cambios constantes en su forrajeo. El muestreo de nuestro estudio fue de 10 días por pareja. Se espera que el grado de repetibilidad individual en periodos mayores a 10 días sea menor debido a la variación ambiental a la que los bobos se encuentran sujetos a lo largo del año. Además, otra posible fuente de variación que reduce la repetibilidad podría ser la tendencia a ajustar los hábitos de forrajeo en función del éxito de forrajeo de su pareja, por ejemplo, reduciendo su esfuerzo si la pareja obtuvo un éxito de forrajeo alto o compensando si la pareja no ha capturado alimento. La variación poblacional del forrajeo del Bobo Café es altamente flexible (Castillo-Guerrero et al. 2016), y para conocer más acerca de la dinámica individual es necesario llevar a cabo un estudio longitudinal que abarque un periodo más largo.

### ***¿Son concordantes en sus hábitos de forrajeo los miembros de la pareja?***

No encontramos evidencia de similitudes ni disimilitudes (Camprasse et al 2017) en los hábitos de forrajeo (búsqueda de alimento, distancia viajada o azimut centroide) durante el primer mes de crianza en el Bobo Café. Contrario a nuestra predicción, las parejas no fueron más similares ni más distintos entre sí que con otros individuos de la población, lo que se esperaría si uno de los miembros de la pareja constantemente ajustan su forrajeo en función de lo que su pareja hace.

La fecha de los viajes de forrajeo no afecta la similitud del forrajeo de la población. Conforme la fecha avanza hay cada vez menor disponibilidad de recursos para la reproducción (Ashmole 1971), pero esto no influye en la posible segregación de los nichos individuales. Parece que esta

disminución en los recursos tampoco provoca que los bobos usen la información de otros individuos como ocurre con los Cormoranes de Guanay (*Leucocarbo bougainvillii*), que observan la dirección en que sus conespecíficos regresan de sus viajes de forrajeo para saber en qué dirección hay alimento. La variación ambiental representada a través de la temporalidad no afecta el grado de similitud de la población.

En los modelos que relacionan la similitud con el crecimiento de la cría y su estado inmune, no encontramos que la similitud en el tiempo de búsqueda de alimento o en la distancia viajada afectara el incremento de la ulna o el peso de la cría, ni el estado inmune de ésta. Un mayor grado de similitud en la dirección de los viajes no influyó positivamente en el crecimiento de la cría. Para la respuesta inmune, ocurre lo contrario a nuestra predicción: una disimilitud (Camprasse et al. 2017) de la dirección de los viajes del forrajeo y una disimilitud en la búsqueda de alimento de ambos padres afectó positivamente en la respuesta inmune de la cría.

La repartición de nicho implica que las parejas más disimilares son las que tienen un mejor desempeño reproductivo (Elliott et al. 2010). En la figura 5, la superficie del gráfico nos indica la existencia de concordancia negativa entre la búsqueda de alimento de ambos padres. La búsqueda de alimento es una conducta que depende de la escala espacial, la edad del individuo, la disponibilidad de alimento para las presas y el movimiento de éstas, e incluso de la presencia de otros depredadores secundarios para llevar a las presas a la superficie por lo que no se relaciona con el éxito de forrajeo (Weimerskirch 2007b). Sin embargo, es un parámetro estrechamente relacionado con el esfuerzo. Esto contribuye como evidencia a que una repartición de nicho de forrajeo puede beneficiar a la condición de la cría, el macho busca alimento durante más tiempo porque los costos del vuelo para él son menores y la hembra que lo realiza por menor tiempo porque es más riesgoso para ella iniciar el buceo, los costos de alzar el vuelo después de bucear son mayores.

Si ambos padres pagaran los costos energéticos de forrajear en un hábitat donde los parches de presa son poco predecibles y alcanzarlos implica un mayor costo, podría afectar negativamente el crecimiento de la cría o el éxito reproductivo de ésta (Kato et al. 2001). En los ambientes marinos poco predecibles donde existe una disyuntiva entre la calidad de presa y la variación en el éxito de forrajeo, la repartición de riesgos entre los miembros de la pareja podría incrementar su adecuación en condiciones desfavorables (Litzow et al. 2004, Elliot et al. 2010). En los meses previos a nuestro estudio, ocurrió uno de los eventos de “El Niño” más fuertes de los últimos 50 años (Santoso et al. 2017). Este fenómeno causa que la productividad

y la disponibilidad de presas disminuya (Barber y Chavez 1983). Durante nuestro estudio, las temperaturas superficiales aún eran ligeramente mayores al promedio mensual (Santoso et al. 2017), lo que quizás disminuyó la probabilidad de obtener una presa para los bobos. Uno de los sexos podría tomar menor riesgo y adquirir presas de menor calidad en cantidad suficiente para alimentar a la cría, mientras que el otro sexo tomaría un riesgo mayor y podría capturar presas de mayor calidad que se encuentran disponibles en menor cantidad; como resultado podrían tener un mayor éxito reproductivo en conjunto (Elliott et al. 2010, Castillo et al. 2016). La hembra podría ser el sexo que toma un riesgo menor y forrajea en zonas más cercanas a la costa, donde la productividad y por tanto la probabilidad de encontrar parches de presas es mayor, por lo que no necesita buscar presas por demasiado tiempo. Para las hembras el costo de bucear es mayor, particularmente para alzar el vuelo después de ello, por lo que requieren una mayor densidad de presas para iniciar el buceo (Lewis et al. 2005). Mientras que el macho, cuyos costos fisiológicos para llevar a cabo el vuelo podrían ser menores, podría usar una conducta de riesgo mayor al forrajear en dirección pelágica, donde los parches de presa son más distantes entre sí, lo que le llevaría a buscar alimento por mayor tiempo, sin embargo, en esos sitios la disponibilidad de obtener presas con una mayor concentración de carotenoides (Michael et al. 2018), o con mayor contenido calórico y de lípidos, como la anchoveta del Pacífico (*Cetengraulis mysticetus*) y el arenque de hilos del Pacífico (*Opisthonema libertate*) es mayor (González-Medina et al. 2018).

En la figura 6b observamos que este patrón de hembra nerítica-macho oceánico no se cumple para todas las parejas. Pero las parejas en que la hembra que fue evidentemente una forrajeadora oceánica (3 hembras bajo la línea roja, el límite está marcado en el valor de azimut -80, a partir del cual el forrajeo se lleva a cabo fuera de la plataforma continental), son las que tuvieron crías con la menor respuesta inmune, esto apoya que las hembras podrían ser menos eficientes forrajeando en sitios oceánicos.

Existen otros argumentos que apoyan la idea de una repartición de nicho en el Bobo Café. No recopilamos datos de la calidad de las presas capturadas en este estudio, sin embargo, la variabilidad de búsqueda de alimento de los machos es mayor que la de las hembras, lo que indica que podrían tender a explorar nuevos ambientes o en ambientes donde el riesgo de no encontrar presas sea mayor. Además, en nuestra colonia de estudio, en el año 2011 no hubo diferencias en las tasas de alimentación de ambos sexos (Montoya y Torres 2015), pero sí en otros años (Martínez-Flores et al. 2016, no publicado, y el presente estudio), lo que sugiere que en ciertos años las hembras podrían capturar un mayor número de presas. Además, podría explicar porque cuando la demanda de alimento se incrementa, las hembras alimentan hasta

cuatro veces más a las crías (Tershy y Croll 2000), si ellas obtienen un número de presas mayor en años desfavorables. Previamente ya se ha sugerido que el Bobo Café podría mostrar una repartición de nicho entre los miembros de las parejas cuando las condiciones son desfavorables (Castillo-Guerrero et al. 2016). En nuestro estudio, la tendencia en las diferencias sexuales en la dirección de los viajes de forrajeo, las relaciones negativas entre el azimut centroide (dirección de viaje) del macho y el tiempo de búsqueda de la hembra con el estado inmune de la cría, una cría con mayor respuesta inmune cuando las parejas maximizan la diferencia en las direcciones de sus viajes en días cercanos, apoyan la idea de que podrían existir una repartición de nicho y concordancia negativa en el forrajeo del Bobo Café. La repartición temporal de nichos podría desarrollarse como parte de la plasticidad fenotípica que permite a los individuos reproducirse en ambientes donde las condiciones son heterogéneas y sobrellevar nuevas condiciones que puedan surgir en el ambiente (Hansson y Akesson, 2014). El dinamismo de esta repartición de nichos podría además reducir la repetibilidad de los patrones de forrajeo de machos y hembras en nuestro estudio.

### ***Comparación de los hábitos de forrajeo con otras colonias***

Los parámetros de forrajeo de nuestra colonia, que son comparables con estudios de otras poblaciones en México, resultaron mayores. Los bobos de nuestra colonia en promedio viajan mayores distancias y durante más tiempo que otras colonias estudiadas. Si comparamos el forrajeo de los bobos de Marietas con el de los bobos de las colonias del Golfo de California (Isla San Jorge y San Ildefonso), los bobos de Marietas viajan mayor distancia (mayor tiempo), más lejos de su colonia, pasan en proporción menos tiempo descansando y más tiempo buscando alimento. Si comparamos con la colonia del atolón de Johnston, localizada en medio del Pacífico, veremos que los bobos de Marietas forrajean en sitios más cercanos a la colonia y pasan mayor tiempo descansando (en este estudio el tiempo de búsqueda de alimento está incluido en el tiempo de tránsito). Finalmente, la duración de los viajes promedio es similar a la de la colonia de Morros El Potosí, que al igual que Islas Marietas se localiza dentro del área de transición del Pacífico mexicano (NAMPAN, 2019).

El Golfo de California es un sistema donde las condiciones ambientales (surgencias frecuentes de aguas frías y ricas en nutrientes hacia la superficie del mar) hacen que la productividad biológica sea muy alta. Por otro lado, el atolón de Johnston se encuentra en medio del Pacífico, en un área tropical donde la productividad de los recursos biológicos es menor y la distribución de estos menos predecible (Weimerskirch 2007a). El área de transición del Pacífico mexicano

se encuentra en parte sobre la plataforma continental (ambiente nerítico) donde la productividad biológica no es tan alta como en el Golfo de California y se concentra principalmente en la parte cercana a la costa; los ambientes neríticos son más estructurados que los ambientes oceánicos debido a factores predecibles como la marea y la batimetría (Wakefield et al. 2015). Los bobos de Marietas realizan un esfuerzo de forrajeo mediano comparado con las otras colonias alrededor del mundo. La diferencia de condiciones entre colonias podría causar diferencias en el esfuerzo del forrajeo. Además, también es posible que dichas diferencias sean respuestas a la etapa durante la cual el forrajeo fue estudiado. Conforme la crianza avanza, la permanencia de los padres en el nido está cada vez menos comprometida (Nelson 1978), dependiendo de si contiene un huevo o una cría (Guerra y Drummond 1995) y de la edad de ésta (Nelson 1978). Las diferencias de los parámetros de forrajeo entre las colonias podrían ser explicadas tanto por las diferencias en las condiciones oceanográficas y la disponibilidad de presas a escalas locales (Castillo-Guerrero et al. 2016), como por las diferentes etapas del ciclo reproductivo (Soanes et al. 2015) e incluso por diferencias en el tamaño de la colonia (Castillo-Guerrero et al. 2016).

## **Conclusión**

Los Bobos Cafés son sensibles a las variaciones ambientales que los rodean porque viven en ambientes tropicales donde evalúan y ajustan su forrajeo a las condiciones. Durante el cuidado parental, los hábitos de forrajeo de los padres afectan sus conductas de cuidado parental y la edad de las crías además de la temporalidad tienen un efecto importante sobre ello. Los individuos pueden usar sitios de forrajeo oceánicos o costeros, sin embargo, sólo las parejas que establecen un nido más temprano podrán obtener mayor alimento y de mejor calidad para su cría al alcanzar un sitio oceánico, mientras que los más tardíos deberán obtener alimento en las zonas costeras, porque ya no obtendrán beneficios al forrajear en sitios oceánicos, por el contrario, alimentarían menos veces a su cría. Esto contribuye a la evidencia a que la plasticidad del forrajeo en las aves marinas tropicales está favorecida y a la importancia de los cambios temporales de la disponibilidad de alimento y los beneficios de establecer el nido más temprano en la temporada reproductiva.

La dinámica de una pareja es fundamental para el éxito reproductivo de su cría. Nuestros resultados indican que los miembros de una pareja con una concordancia negativa en el forrajeo, es decir, hábitos de forrajeo diferentes entre los miembros de la pareja, criaron un bobo con una mejor respuesta inmune. Un ajuste continuo en las conductas de forrajeo de los

padres en un ambiente como el tropical, donde la predictibilidad en la distribución de los recursos es baja y se involucran diferentes disyuntivas en su obtención, una repartición de riesgos otorga beneficios a la condición de su cría.

## Literatura citada

Annett, C., & Pierotti, R. (1989). Chick hatching as a trigger for dietary switching in the Western Gull. *Colonial Waterbirds*, 4-11.

Antolos, M., Shaffer, S. A., Weimerskirch, H., Tremblay, Y., & Costa, D. P. (2017). Foraging Behavior and Energetics of Albatrosses in Contrasting Breeding Environments. *Frontiers in Marine Science*, 4, 414.

Ashmole, N. P. (1971). Seabird ecology and the marine environment. *Avian biology*, 1, 223-286.

Ashmole, N.P. & Ashmole, M.J. (1967). Peabody Museum of Natural History, Yale University, Bulletin 24. Peabody Museum of Natural history, New Haven, Connecticut, U.S.A.

Au, D.W.K. & Pitman, R.L. (1986). Seabird interactions with dolphins and tuna in the eastern tropical pacific. *Condor* 88:304-317.

Ballance, L. T., Pitman, R. L., & Reilly, S. B. (1997). Seabird community structure along a productivity gradient: importance of competition and energetic constraint. *Ecology*, 78(5), 1502-1518.

Barber, R. T., & Chavez, F. P. (1983). Biological consequences of el nino. *Science*, 222(4629), 1203-1210.

Bearhop, S., Phillips, R. A., McGill, R., Cherel, Y., Dawson, D. A., & Croxall, J. P. (2006). Stable isotopes indicate sex-specific and long-term individual foraging specialisation in diving seabirds. *Marine Ecology Progress Series*, 311, 157-164.

Bendich, A. (1989). Carotenoids and the immune response. *The Journal of nutrition*, 119(1), 112-115.

BIRDNET. (2017). Ornithological Council Guidelines. Disponible en: <http://www.nmnh.si.edu/BIRDNET/GuideToUse>.

Bolker, B. M., Brooks, M. E., Clark, C. J., Geange, S. W., Poulsen, J. R., Stevens, M. H. H., & White, J. S. S. (2009). Generalized linear mixed models: a practical guide for ecology and evolution. *Trends in ecology & evolution*, 24(3), 127-135.

Bolnick, D. I., Svanbäck, R., Fordyce, J. A., Yang, L. H., Davis, J. M., Hulsey, C. D., & Forister, M. L. (2002). The ecology of individuals: incidence and implications of individual specialization. *The American Naturalist*, 161(1), 1-28.

Bonilla, S., Villeneuve, V., & Vincent, W. F. (2005). Benthic and planktonic algal communities in a high arctic lake: pigment structure and contrasting responses to nutrient enrichment. *Journal of Phycology*, 41(6), 1120-1130.

Both, C., Dingemanse, N. J., Drent, P. J., & Tinbergen, J. M. (2005). Pairs of extreme avian personalities have highest reproductive success. *Journal of Animal Ecology*, 74(4), 667-674.

Camprasse, E. C., Cherel, Y., Arnould, J. P., Hoskins, A. J., Bustamante, P., & Bost, C. A. (2017). Mate similarity in foraging Kerguelen shags: a combined bio-logging and stable isotope investigation. *Marine Ecology Progress Series*, 578, 183-196.

- Castillo-Guerrero, J. A., Lerma, M., Mellink, E., Suazo-Guillén, E., & Peñaloza-Padilla, E. A. (2016). Environmentally-mediated flexible foraging strategies in Brown Boobies in the Gulf of California. *Ardea*, 104(1), 33-47.
- Castillo-Guerrero, J. A., & Mellink, E. (2010). Occasional inter-sex differences in diet and foraging behavior of the Blue-footed Booby: maximizing chick rearing in a variable environment? *Journal of Ornithology*, 152(2), 269-277.
- Collier, G. (1987). Operant methodologies for studying feeding and drinking. In F. M. Toates & N. E. Rowland (Eds.), *Feeding and drinking* (pp. 57-70). Amsterdam: Elsevier.
- Comisión Nacional de Áreas Naturales Protegidas (CONANP). (2007). Programa de Manejo y Conservación del Parque Nacional Islas Marietas. Disponible en: [http://www.conanp.gob.mx/que\\_hacemos/pdf/programas\\_manejo/Final\\_IslasMarietas.pdf](http://www.conanp.gob.mx/que_hacemos/pdf/programas_manejo/Final_IslasMarietas.pdf)
- Cucco, M., Guasco, B., Malacarne, G., & Ottonelli, R. (2006). Effects of  $\beta$ -carotene supplementation on chick growth, immune status and behaviour in the grey partridge, *Perdix perdix*. *Behavioural processes*, 73(3), 325-332.
- Gilardi, J. D. (1992). Sex-specific foraging distributions of brown boobies in the eastern tropical Pacific. *Colonial Waterbirds*, 148-151.
- González-Medina, E., Castillo-Guerrero, J. A., Herzka, S. Z., & Fernández, G. (2018). High quality diet improves lipid metabolic profile and breeding performance in the blue-footed booby, a long-lived seabird. *PLoS one*, 13(2), e0193136.
- González-Solís, J., Croxall, J. P., & Wood, A. G. (2000). Sexual dimorphism and sexual segregation in foraging strategies of northern giant petrels, *Macronectes halli*, during incubation. *Oikos*, 90(2), 390-398.
- Gosler, A. G. (1987). Pattern and process in the bill morphology of the Great Tit *Parus major*. *Ibis*, 129, 451-476.
- Goto, N., Kodama, H., Okada, K. & Fujimoto, Y. (1978) Suppression of phytohemagglutinin skin response in thymectomised chickens. *Poultry Science* 57, 246–250.
- Guerra, M., & Drummond, H. (1995). Reversed sexual size dimorphism and parental care: minimal division of labour in the blue-footed booby. *Behaviour*, 132(7), 479-496.
- Hansson, L. A., & Åkesson, S. (2014). *Animal movement across scales*. Oxford University Press.
- Hays, G., Broderick, A., Glen, F., Godley, B., & Nichols, W. (2001). The movements and submergence behaviour of male green turtles at Ascension Island. *Marine Biology*, 139(2), 395-400.
- Hennicke, J. C., James, D. J., & Weimerskirch, H. (2015). Sex-specific habitat utilization and differential breeding investments in Christmas Island frigatebirds throughout the breeding cycle. *PLoS one*, 10(6), e0129437.
- Ishikawa, K., & Watanuki, Y. (2002). Sex and individual differences in foraging behavior of Japanese cormorants in years of different prey availability. *Journal of Ethology*, 20(1), 49-54.
- Kean, R.P. & Lamont, S.J. (1994) Effect of injection site on cutaneous basophil hypersensitivity response to phytohemagglutinin. *Poultry Science* 73, 1763–1765.
- Kramer, D. (2001). *Foraging Behavior, Evolutionary Ecology. Concepts and case studies*. Oxford University Press.
- Krinsky, N. I. (1993). Actions of carotenoids in biological systems. *Annual review of nutrition*, 13(1), 561-587.

- Lewis, S., Benvenuti, S., Dall–Antonia, L., Griffiths, R., Money, L., Sherratt, T. N., Wanless S. & Hamer, K. C. (2002). Sex-specific foraging behaviour in a monomorphic seabird. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences*, 269(1501), 1687-1693.
- Lewis, S., Schreiber, E. A., Daunt, F., Schenk, G. A., Wanless, S., & Hamer, K. C. (2004). Flexible foraging patterns under different time constraints in tropical boobies. *Animal behaviour*, 68(6), 1331-1337.
- Lewis, S., Schreiber, E. A., Daunt, F., Schenk, G. A., Orr, K., Adams, A., Wanless S., Hamer, K. C. (2005). Sex-specific foraging behaviour in tropical boobies: does size matter? *Ibis*, 147(2), 408-414.
- Lewis, S., Wanless, S., Elston D. A., Schultz M. D., Mackley E., Du Toit M., Underhill J.G. & Harris, M. P. (2006). Determinants of quality in a long-lived colonial species. *Journal of Animal Ecology*, 75(6), 1304-1312.
- Lescroël, A., Dugger, K. M., Ballard, G., & Ainley, D. G. (2009). Effects of individual quality, reproductive success and environmental variability on survival of a long-lived seabird. *Journal of Animal Ecology*, 78(4), 798-806.
- Litzow, M. A., Piatt, J. F., Abookire, A. A., & Robards, M. D. (2004). Energy density and variability in abundance of pigeon guillemot prey: support for the quality–variability trade-off hypothesis. *Journal of Animal Ecology*, 73(6), 1149-1156.
- López-Rull, I., Lifshitz, N., Garcia, C. M., Graves, J. A., & Torres, R. (2016). Females of a polymorphic seabird dislike foreign-looking males. *Animal behaviour*, 113, 31-38.
- Lundberg, A. (1986). Adaptive advantages of reversed sexual size dimorphism in European owls. *Ornis Scandinavica*, 17(2), 133-140.
- Marra, P. P., & Holmes, R. T. (2001). Consequences of dominance-mediated habitat segregation in American Redstarts during the nonbreeding season. *The Auk*, 118(1), 92-104.
- Martin, P., & Bateson, P. (1993). Measures of behaviour. *Measuring behaviour: An introductory guide*, 62-83.
- McCorkle, F.M., Simmons, D.G. & Luginbuhl, G.H. (1982) Delayed hypersensitivity response in *Alcaligenes faecalis* infected turkey poults. *Avian Diseases* 26, 782–786.
- Mellink, E., Dominguez, J., & Luévano, J. (2001). Diet of eastern Pacific Brown Boobies *Sula leucogaster brewsteri* on Isla San Jorge, north-eastern Gulf of California, and an April comparison with diets in the Middle Gulf of California. *Marine Ornithology*, 29(1), 23-28.
- Merino, S., Martínez, J., Møller, A. P., Sanabria, L., de Lope, F., Pérez, J., & Rodríguez-Caabeiro, F. (1999). Phytohaemagglutinin injection assay and physiological stress in nestling house martins. *Animal behaviour*, 58(1), 219.
- Monaghan, P., Metcalfe, N. B., & Torres, R. (2009). Oxidative stress as a mediator of life history trade-offs: mechanisms, measurements and interpretation. *Ecology letters*, 12(1), 75-92.
- Montoya, B., & Torres, R. (2015). Male skin color signals direct and indirect benefits in a species with biparental care. *Behavioral Ecology*, 26(2), 425-434.
- Montoya, B., Flores, C., & Torres, R. (2018). Repeatability of a dynamic sexual trait: Skin color variation in the Brown Booby (*Sula leucogaster*). *The Auk: Ornithological Advances*, 135(3), 622-636.
- Morita, K., & Tsuboi, J. I. (2017). Sexual size dimorphism in a landlocked Pacific salmon in relation to breeding habitat features. *Evolutionary ecology*, 31(5), 653-661.
- Mramba, R. P., Mahenya, O., Siyaya, A., Mathisen, K. M., Andreassen, H. P., & Skarpe, C. (2017). Sexual segregation in foraging giraffe. *Acta Oecologica*, 79, 26-35.



- Mueller, H. C. (1990). The evolution of reversed sexual dimorphism in size in monogamous species of birds. *Biological Reviews*, 65(4), 553-585.
- Nakagawa, S., & Schielzeth, H. (2010). Repeatability for Gaussian and non-Gaussian data: a practical guide for biologists. *Biological Reviews*, 85(4), 935-956.
- National Oceanic and Atmospheric Administration of the United States. (NOAA) 2018. Monthly ENSO Updates: July, August and September 2016.
- Nelson B. (1978). *The Sulidae: gannets and boobies*. Oxford: Oxford University Press.
- Patrick, S. C., Bearhop, S., Grémillet, D., Lescroël, A., Grecian, W. J., Bodey, T. W., Kamer H.C., Wakefield E., Le-Nuz M. & Votier, S. C. (2014). Individual differences in searching behaviour and spatial foraging consistency in a central place marine predator. *Oikos*, 123(1), 33-40.
- Pinet, P. R. (2009). *Invitation to Oceanography*. Fifth edition. Jones and Barlett Publishers. Inc., Sudbury, Massachusetts, USA.
- Pyke, G. H. (1984). Optimal foraging theory: a critical review. *Annual review of ecology and systematics*, 15(1), 523-575.
- Rangassamy, M., Dalmás, M., Féron, C., Gouat, P., & Rödel, H. G. (2015). Similarity of personalities speeds up reproduction in pairs of a monogamous rodent. *Animal behaviour*, 103, 7-15.
- Santoso, A., Mcphaden, M. J., & Cai, W. (2017). The Defining Characteristics of ENSO Extremes and the Strong 2015/2016 El Niño. *Reviews of Geophysics*.
- Schuett, W., Tregenza, T., & Dall, S. R. (2010). Sexual selection and animal personality. *Biological Reviews*, 85(2), 217-246.
- Schuett, W., Dall, S. R., & Royle, N. J. (2011). Pairs of zebra finches with similar 'personalities' make better parents. *Animal Behaviour*, 81(3), 609-618.
- Schreiber, R. W., & Hensley, D. A. (1976). The diets of *Sula dactylatra*, *Sula sula*, and *Fregata minor* on Christmas Island, Pacific Ocean.
- Shaffer, S. A., Costa, D. P., & Weimerskirch, H. (2003). Foraging effort in relation to the constraints of reproduction in free-ranging albatrosses. *Functional Ecology*, 17(1), 66-74.
- Shaffer, S. A., Weimerskirch, H., & Costa, D. P. (2001). Functional significance of sexual dimorphism in wandering albatrosses, *Diomedea exulans*. *Functional Ecology*, 15(2), 203-210.
- Shealer, D. A. (1998). Size-selective predation by a specialist forager, the Roseate Tern. *The Auk*, 115(2), 519-525.
- Shine, R. (1989). Ecological causes for the evolution of sexual dimorphism: a review of the evidence. *The Quarterly Review of Biology*, 64(4), 419-461.
- Smits JE, Bortolotti GR, Tella JL (1999). Simplifying the phytohaemagglutinin skin-testing technique in studies of avian immunocompetence. *Funct Ecol* 13:567-572.
- Soanes, L. M., Bright, J. A., Bolton, M., Millett, J., Mukhida, F., & Green, J. A. (2015). Foraging behaviour of Brown Boobies *Sula leucogaster* in Anguilla, Lesser Antilles: preliminary identification of at-sea distribution using a time-in-area approach. *Bird Conservation International*, 25(1), 87-96.
- Spoon, T. R., Millam, J. R., & Owings, D. H. (2006). The importance of mate behavioural compatibility in parenting and reproductive success by cockatiels, *Nymphicus hollandicus*. *Animal Behaviour*, 71(2), 315-326.
- Tershy, B. R. (1999). Sexual dimorphism in the Brown Booby.

- Tershy BR, Croll DA (2000) Parental investment, adult sex ratios, and sexual selection in a socially monogamous seabird. *Behav Ecol Sociobiol* 48:52–60
- Torres, L.G., Orben, R.A., Tolkova, I., & Thompson, D.R. 2017. Classification of Animal Movement Behavior through Residence in Space and Time. *PloS one*, 12(1), e0168513.
- Velando A, Beamonte-Barrientos R, Torres R. (2006). Pigment-based skin color in the blue-footed booby: an honest signal of current condition used by females to adjust reproductive investment. *Oecologia*. 149:535–542
- Votier, S. C., Bearhop, S., Ratcliffe, N., & Furness, R. W. (2004). Reproductive consequences for great skuas specializing as seabird predators. *The Condor*, 106(2), 275-287.
- Votier, S. C., Bearhop, S., Witt, M. J., Inger, R., Thompson, D., & Newton, J. (2010). Individual responses of seabirds to commercial fisheries revealed using GPS tracking, stable isotopes and vessel monitoring systems. *Journal of Applied Ecology*, 47(2), 487-497.
- Wakefield ED, Cleasby IR, Bearhop S, Bodey TW, Davies RD, Miller PI, Newton J, Votier SC, Hamer KC (2015). Long-term individual foraging site fidelity—why some gannets don't change their spots. *Ecology*. 10.1890/14-1300.1
- Weimerskirch, H., Gault, A., & Cherel, Y. (2005). Prey distribution and patchiness: factors in foraging success and efficiency of wandering albatrosses. *Ecology*, 86(10), 2611-2622.
- Weimerskirch, H. (2007a). Are seabirds foraging for unpredictable resources? *Deep Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography*, 54(3-4), 211-223.
- Weimerskirch, H., Pinaud, D., Pawlowski, F., & Bost, C. A. (2007b). Does prey capture induce area-restricted search? A fine-scale study using GPS in a marine predator, the wandering albatross. *The American Naturalist*, 170(5), 734-743.
- Weimerskirch, H., Le Corre, M., & Bost, C. A. (2008). Foraging strategy of masked boobies from the largest colony in the world: relationship to environmental conditions and fisheries. *Marine Ecology Progress Series*, 362, 291-302.
- Weimerskirch, H., Shaffer, S. A., Tremblay, Y., Costa, D. P., Gadenne, H., Kato, A., Ropert-Coudert Y., Katsufumi S. & Auriolles, D. (2009). Species- and sex-specific differences in foraging behaviour and foraging zones in blue-footed and brown boobies in the Gulf of California. *Marine Ecology Progress Series*, 391, 267-278.
- Weimerskirch, H., Bertrand, S., Silva, J., Marques, J. C., & Goya, E. (2010). Use of social information in seabirds: compass rafts indicate the heading of food patches. *PloS one*, 5(3), e9928.
- Weimerskirch, H., Cherel, Y., Delord, K., Jaeger, A., Patrick, S. C., & Riotte-Lambert, L. (2014). Lifetime foraging patterns of the wandering albatross: life on the move! *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 450, 68-78.
- Winter, J. W. (1983). Grey cuscus *Phalanger orientalis*. *The Australian museum complete book of Australian mammals*.
- Yang, Z., Hardin, J. W., & Addy, C. L. (2010). Score tests for zero-inflation in overdispersed count data. *Communications in Statistics—Theory and Methods*, 39(11), 2008-2030.
- Zavalaga, C. B., Benvenuti, S., Dall'Antonia, L., & Emslie, S. D. (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.

Zavalaga, C. B., Halls, J. N., Mori, G. P., Taylor, S. A., & Dell’Omo, G. (2010). At-sea movement patterns and diving behavior of Peruvian boobies *Sula variegata* in northern Peru. *Marine Ecology Progress Series*, 404, 259-274.

Tabla 1. Tabla comparativa de parámetros del forrajeo del Bobo Café en otras colonias. Media y desviación estándar (d.e.) poblacional o separada por sexos (<sup>h</sup>=hembras, <sup>m</sup>=machos). En negritas las diferencias significativas.

	Ref.	Localidad	Media ( $\pm 1$ d.e.) poblacional o por sexos
Duración viaje (horas)	7	Islas Marietas, México (crianza)	6.79 $\pm$ 0.49 <sup>h</sup> , 8.25 $\pm$ 0.86 <sup>m</sup>
	5	Isla San Jorge, México (temporada reproductiva)	4.8 $\pm$ 0.5 <sup>h</sup> , 7.0 $\pm$ 1.3 <sup>m</sup>
	3	San Ildefonso, México (crianza)	3.0 $\pm$ 1.3 <sup>h</sup> , 2.0 $\pm$ 1.0 <sup>m</sup>
	1	Atolón Johnston (incubación)	6.7 $\pm$ 3.8
	4	Morros El Potosí (temporada reproductiva)	5.98 $\pm$ 0.3 <sup>h</sup> , 5.61 $\pm$ 0.3 <sup>m</sup>
Distancia viajada (km)	7	Islas Marietas, México (crianza)	134.22 $\pm$ 7.49 <sup>h</sup> , 140.26 $\pm$ 11.18 <sup>m</sup>
	6	Islas Marietas, México (cortejo)	261.1 $\pm$ 39.8 <sup>m</sup>
	3	San Ildefonso, México	<b>105.6<math>\pm</math>45.9<sup>h</sup>, 50.9<math>\pm</math>31.5<sup>m</sup></b>
Distancia máxima a la colonia (km)	7	Islas Marietas, México (crianza)	51.59 $\pm$ 2.69 <sup>h</sup> , 49.30 $\pm$ 3.33 <sup>m</sup>
	3	San Ildefonso, México	39.2 $\pm$ 16.6 <sup>h</sup> , 16.6 $\pm$ 14.3 <sup>m</sup>
Descanso (proporción de tiempo)	7	Islas Marietas, México (crianza)	29 $\pm$ 2 <sup>h</sup> , 31 $\pm$ 3 <sup>m</sup>
	5	Isla San Jorge, México	32 <sup>h</sup> , 41 <sup>m</sup>
	2	Atolón Johnston	26 <sup>h</sup> , 28 <sup>m</sup>
Búsqueda de alimento (proporción de tiempo)	7	Islas Marietas, México (crianza)	26 $\pm$ 2 <sup>h</sup> , 26 $\pm$ 2 <sup>m</sup>
	3	San Ildefonso, México	11.9 $\pm$ 11.3 <sup>h</sup> , 12.7 $\pm$ 12.3 <sup>m</sup>
Tránsito (proporción de tiempo volando)	7	Islas Marietas, México (crianza)	44 $\pm$ 3 <sup>h</sup> , 43 $\pm$ 4 <sup>m</sup>
	5	Isla San Jorge, México	62 <sup>h</sup> , 53 <sup>m</sup>
	2	Atolón Johnston	75 <sup>h</sup> , 70 <sup>m</sup>
Azimut centroide	7	Islas Marietas, México (crianza)	<b>-58.36<math>\pm</math>5.12<sup>h</sup>, -77.79<math>\pm</math>4.16<sup>m</sup></b>
	6	Islas Marietas, México (cortejo)	-33.1 $\pm$ 21.8 <sup>m</sup>
Azimut más lejano	7	Islas Marietas, México (crianza)	<b>-57.33<math>\pm</math>5.14<sup>h</sup>, -77.00<math>\pm</math>4.20<sup>m</sup></b>

Referencias: (1) Lewis et al. 2004, (2) Lewis et al. 2005, (3) Weimerskirch et al. 2009, (4) Ceyca & Mellink 2009 (5) Castillo-Guerrero et al. 2016, (6) Michael et al. 2018, (7) este estudio.

Tabla 2. Efectos de portar durante 10 días un dispositivo GPS en (A) la conducta parental, cambio en peso de los padres (diferencia en peso [g] entre día 1 y 10), y cambio en el color del gular y (B) crecimiento de las crías durante el periodo de 10 días en que los padres portaron el GPS. Las conductas parentales analizadas son la presencia de los padres en el nido (horas totales que cada padre estuvo presente en el nido) y la tasa de alimentaciones (total de alimentaciones de cada padre a la cría/ tiempo total presente en el nido [h]). Los análisis de los adultos se hicieron usando modelos mixtos con distribución normal y función de enlace identidad, en los que el nido se incluyó como variable aleatoria. El crecimiento de la cría se analizó utilizando la tasa de incremento de peso [g/día] y la ulna [mm/día]. Se muestran las F y P de las variables al momento de su exclusión, y en negritas las F y P del modelo final. En todos los casos N = 9 nidos controles y 23 nidos GPS. \* $P \leq 0.05$ .

				<b>MODELOS</b>			
		<b>GPS</b>	<b>Control</b>	<b>Sexo</b>	<b>Grupo (GPS/control)</b>	<b>Edad de cría</b>	<b>Grupo* sexo</b>
<b>A. EFECTOS EN LOS PADRES</b>							
<b>Presencia</b>	<b>M</b>	26.41 ± 21.41	30.91 ± 21.77	1.31	0.02	0.26	3.50
	<b>H</b>	31.79 ± 20.98	27.12 ± 21.98	(0.25)	(0.86)	(0.60)	(0.07)
<b>Alimentaciones<sup>1</sup></b>	<b>M</b>	0.14 ± 0.20	0.11 ± 0.18	0.94	0.05	4.06	0.14
	<b>H</b>	0.21 ± 0.27	0.22 ± 0.15	(0.33)	(0.81)	(0.052)	(0.70)
<b>Cambio de peso</b>	<b>M</b>	-24.94 ± 128.48	-45.62 ± 98.85	4.66	0.16	0.15	1.42
	<b>H</b>	-101.93 ± 120.14	12.94 ± 240.76	(0.03)*	(0.68)	(0.69)	(0.24)
<b>Cambio de color en gular</b>	<b>M</b>	-0.0002 ± 0.0006	0.0001 ± 0.0008	2.06	1.76	3.05	1.52
	<b>H</b>	-0.00003 ± 0.0006	-0.0006 ± 0.0009	(0.15)	(0.18)	(0.08)	(0.21)
<b>B. EFECTOS EN LAS CRIAS</b>							
<b>Incremento peso</b>		18.33 ± 13.67	16.90 ± 9.99	-	0.07 (0.80)	1.68 (0.21)	-
<b>Incremento ulna</b>		3.47 ± 0.11	3.33 ± 0.20	-	0.38 (0.54)	0.65 (0.43)	-

<sup>1</sup> El análisis de las alimentaciones incluyó como covariable la tasa de solicitudes de alimento de las crías a los padres ( $F = 8.39$ ,  $P = 0.006$ ,  $gI = 33$ ).

Tabla 3. Hábitos de forrajeo de machos y hembras del bobo café. Las comparaciones de las variables de forrajeo se hicieron usando modelos mixtos y los modelos incluyeron como efectos principales el sexo, el largo del tarso (mm) como indicador de tamaño y el cambio en masa entre los días 1 y 10 del estudio [g/día], y como factor aleatorio la identidad del nido. Se analizaron 190 viajes de forrajeo de 21 machos y 206 viajes de forrajeo de 21 hembras. La tabla muestra las  $\chi^2$  y  $P$  de las variables al momento de su exclusión, y en negritas las  $\chi^2$  y  $P$  del modelo final. \* $P \leq 0.05$ .

	Promedios		Sexo	
	hembras	machos	$\chi^2/F$	$P$
Número de viajes/ día	1.22 ± 0.22	1.04 ± 0.36	3.65	0.06
Duración de los viajes [hrs]	8.19 ± 11.26	6.67 ± 6.62	1.94	0.17
Distancia viajada [km]	134.12±105.18	137.59±141.32	0.42	0.51
Distancia máxima a la colonia [km]	51.44±38.31	50.04±45.35	<0.01	0.97
Descanso [min]	107.78±107.17	128.77±163.87	2.14	0.14
Búsqueda de alimento [min]	95.33 ± 96.10	110.73 ± 127.55	1.63	0.20
Tránsito [min]	165.80 ± 133.75	184.18 ± 205.08	0.98	0.33
Azimut centroide	-57.61±75.14	-78.93±56.66	<b>3.80</b>	<b>0.058*</b>
Azimut más lejano	-58.27±74.91	-78.66±57.04	<b>3.78</b>	<b>0.058*</b>

Tabla 4. Efectos de los hábitos de forrajeo en el cuidado parental. Las variables de cuidado parental analizadas son la presencia de los padres en el nido [min/día] y la frecuencia diaria de alimentaciones de los padres a la cría. Para los análisis se usaron modelos mixtos que incluyeron las variables de forrajeo del mismo día que las variables de cuidado parental. Los modelos incluyeron como variable aleatoria la identidad del padre (número de anillo) anidado en el nido, como covariables la fecha y la edad de la cría [días]. Se utilizó un modelo con distribución de errores Gaussian para la presencia en el nido y un modelo con distribución de errores *Poisson (Zero inflated)* para las alimentaciones. Se analizaron 76 viajes de forrajeo pertenecientes a 21 machos y 88 viajes de forrajeo pertenecientes a 21 hembras. La tabla muestra las  $\chi^2$  o F y las P de las variables al momento de su exclusión, en negritas los estadísticos del modelo final. \* $P < 0.05$ .

	Presencia de los padres en el nido		Alimentaciones diarias de los padres a cría	
	F	P	$\chi^2$	P
Sexo M	<b>2.79</b>	<b>0.10</b>	<b>5.20</b>	<b>0.02*</b>
Azimut centroide	<b>3.38</b>	<b>0.06</b>	<b>4.63</b>	<b>0.03*</b>
Búsqueda de alimento [min]	<b>6.55</b>	<b>0.01*</b>	<b>9.27</b>	<b>0.002*</b>
Edad de cría	<b>5.46</b>	<b>0.02*</b>	<b>0.28</b>	<b>0.59</b>
Fecha	<b>0.65</b>	<b>0.41</b>	<b>1.89</b>	<b>0.16</b>
Edad de cría * búsqueda de alimento	0.13	0.71	<b>7.58</b>	<b>0.005*</b>
Azimut centroide*Fecha	2.02	0.15	<b>4.64</b>	<b>0.03*</b>
Búsqueda de alimento *Fecha	<b>7.07</b>	<b>0.008*</b>	2.50	0.11
Azimut centroide*Edad de cría	0.72	0.39	0.48	0.48
SexoM*Búsqueda de alimento	0.54	0.46	0.66	0.41
Azimut centroide*Búsqueda de alimento	0.88	0.34	0.12	0.72
SexoM*Azimut centroide	1.35	0.24	0.05	0.81

Tabla 5. Forrajeo, crecimiento de las crías y su respuesta inmune. El crecimiento se estimó como el incremento de la ulna [mm/día] y el incremento del peso [g/día] del día 1 a 10 de colocación del GPS en sus padres. Para evaluar la respuesta inmune se usó la prueba de fitohemaglutinina (PHA), en la que se mide la inflamación [mm] ante un mitógeno. Para los análisis se estimó el promedio de cada una de las variables de forrajeo durante los días de seguimiento con GPSs. Se usaron GLMs con una distribución de errores Gaussianas y función de enlace identidad. El tamaño de muestra es 21 crías para los modelos de crecimiento y 15 para el modelo de respuesta a PHA. La tabla muestra las F y las P de las variables al momento de su exclusión, en negritas los estadísticos del modelo final. \* $P \leq 0.05$ .

	Incremento en ulna		Incremento en peso relativo a peso inicial		Respuesta a PHA	
	F	P	F	P	F	P
mut centroide promedio hembra	0.24	0.62	1.18	0.29	0.43	0.53
mut centroide promedio macho	0.02	0.88	1.41	0.25	<b>16.02</b>	<b>0.003*</b>
squeda de alimento [min] promedio hembra	2.07	0.16	0.26	0.61	<b>16.77</b>	<b>0.003*</b>
squeda de alimento [min] promedio macho	0.23	0.63	0.70	0.41	0.01	0.91

Tabla 6. Repetibilidad intraindividual (R), intervalos de confianza (CI) y valores de P de las permutaciones (P). Los modelos se ajustaron controlando por la edad de la cría (días) y la fecha de captura. Se analizaron 190 viajes de forrajeo de 21 machos y 206 viajes de forrajeo de 21 hembras. Se utilizó la identidad del individuo como variable aleatoria, una distribución Gaussiana y función de enlace identidad. \* $P \leq 0.05$ .

	R	CI	P
Número de viajes/ día	0.01	0-0.07	0.305
Duración de los viajes [hrs]	0.20	0.09-0.31	<0.0001*
Distancia viajada [km]	0.13	0.05-0.23	<0.0001*
Distancia máxima a la colonia [km]	0.15	0.06-0.24	<0.0001*
Búsqueda de alimento [min]	0.17	0.08-0.27	<0.0001*
Azimut centroide	0.21	0.11-0.31	<0.0001*
Azimut más lejano	0.18	0.08-0.28	<0.0001*



Tabla 7. Similitudes en el forrajeo entre miembros de la pareja. Se analizaron 190 viajes de forrajeo de 21 machos y 206 viajes de forrajeo de 21 hembras. Se utilizó modelos mixtos con distribución Gaussiana y función de enlace identidad, se incluyeron únicamente combinaciones de viajes en la misma fecha. Se utilizó la identidad del individuo como variable aleatoria. La tabla muestra las F y P del modelo final, además de los promedios de las diferencias entre parejas reales y parejas aleatorias. \* $P \leq 0.05$ .

<i>Diferencias en variables de forrajeo</i>	Promedio		<b>Pareja real o aleatoria</b>		<b>Fecha juliana</b>	
	Parejas reales	Parejas aleatorias	<i>F</i>	<i>P</i>	<i>F</i>	<i>P</i>
Distancia viajada [km]	98 ± 131	107 ± 122	0.96	0.32	0.01	0.90
Búsqueda de alimento [min]	81 ± 99	94 ± 99	1.22	0.26	1.90	0.20
Azimut centroide	66 ± 52	67 ± 54	2.05	0.15	1.40	0.24

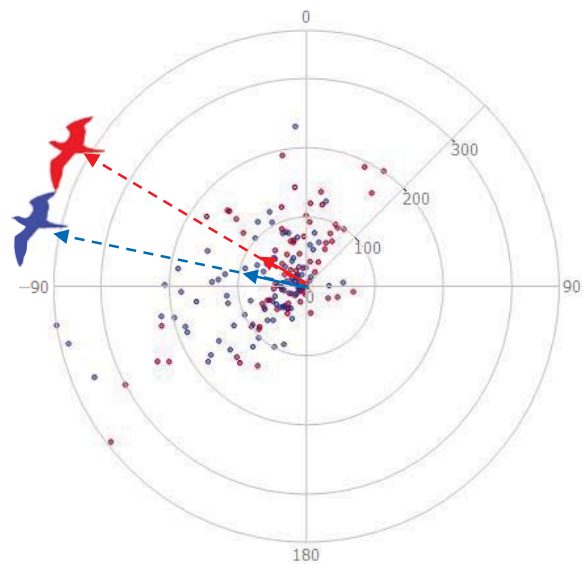
Tabla 8. Coordinación del forrajeo, crecimiento de las crías y su respuesta inmune. El crecimiento se estimó como el incremento de la ulna [mm/día] y el incremento del peso relativo a masa inicial [g/día] del día 1 a 10 de colocación del GPS en sus padres. Para evaluar la respuesta inmune se usó la prueba de fitohemaglutinina (PHA), en la que se mide la inflamación [mm] ante un mitógeno. Para los análisis se estimó el promedio de cada una de las variables de forrajeo durante los días de seguimiento con GPSs. Se usaron GLMs con una distribución de errores Gaussiana y función de enlace identidad. El tamaño de muestra es 18 parejas para los modelos de crecimiento y 11 para el modelo de respuesta a PHA. Se muestran las F y P de las variables al momento de su exclusión. \* $P \leq 0.05$ .

	MODELOS		
	Incremento en ulna relativo a medida inicial de ulna	Incremento en peso relativo a peso inicial	Respuesta a PHA
Azimut centroide promedio hembra	0.17 (0.68)	1.18 (0.29)	2.93 (0.11)
Azimut centroide promedio macho	1.49 (0.23)	1.41 (0.25)	2.78 (0.13)
Azimut centroide promedio hembra*azimut centroide promedio macho	1.51 (0.23)	2.08 (0.16)	1.17 (0.31)
Búsqueda de alimento [min] promedio hembra	4.93 (0.03)*	0.50 (0.48)	2.38 (0.16)
Búsqueda de alimento [min] promedio macho	0.27 (0.60)	0.70 (0.41)	7.03 (0.03)*
Búsqueda de alimento [min] promedio hembra	0.65 (0.43)	1.98 (0.17)	8.54 (0.02)*
*búsqueda de alimento [min] promedio macho			

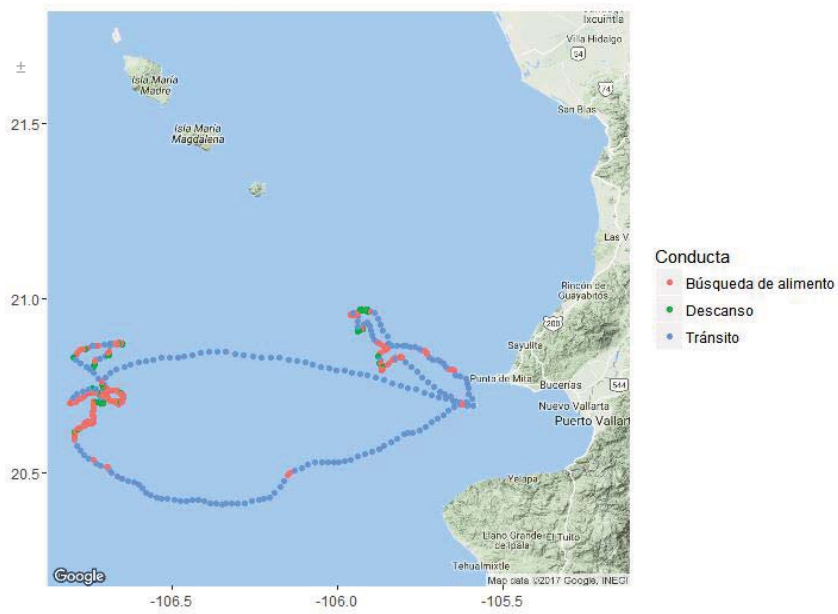
Tabla 9. Similitudes en el forrajeo entre miembros de la pareja y el crecimiento de la cría (incremento en ulna [mm/día] e incremento en peso [g/día]). Se analizaron 18 parejas para el incremento de ulna y peso de la cría, 11 parejas para la respuesta inmune. Para todos los modelos se incluyeron en el modelo como covariables la edad de la cría (días) y la fecha. Se utilizaron modelos con una distribución Gaussiana y función de enlace identidad. \* $P \leq 0.05$ . La tabla muestra las F y (P) al momento de su exclusión.

MODELOS	Variable del forrajeo analizada	Variables incluidas en el modelo		
		Diferencia intra pareja de variable de forrajeo	Fecha	Edad de cría [días]
<b>Incremento de peso relativo a peso inicial</b>	Distancia viajada [km]	1.24 (0.28)	0.25 (0.62)	4.37 (0.05)
	Búsqueda de alimento [min]	0.29 (0.59)	0.31 (0.58)	4.37 (0.05)
	Azimut centroide	0.07 (0.79)	0.38 (0.54)	4.37 (0.05)
<b>Incremento de ulna</b>	Distancia viajada [km]	0.08 (0.77)	3.36 (0.08)	3.90 (0.06)
	Búsqueda de alimento [min]	0.19 (0.66)	3.36 (0.08)	3.90 (0.06)
	Azimut centroide	0.01 (0.99)	3.36 (0.08)	3.90 (0.06)
<b>Respuesta inmune</b>	Distancia viajada [km]	2.13 (0.18)	6.99 (0.02)*	0.02 (0.89)
	Búsqueda de alimento [min]	0.62 (0.45)	6.99 (0.02)*	0.01 (0.90)
	Azimut centroide	<b>6.57 (0.03)*</b>	1.01 (0.34)	0.40 (0.54)

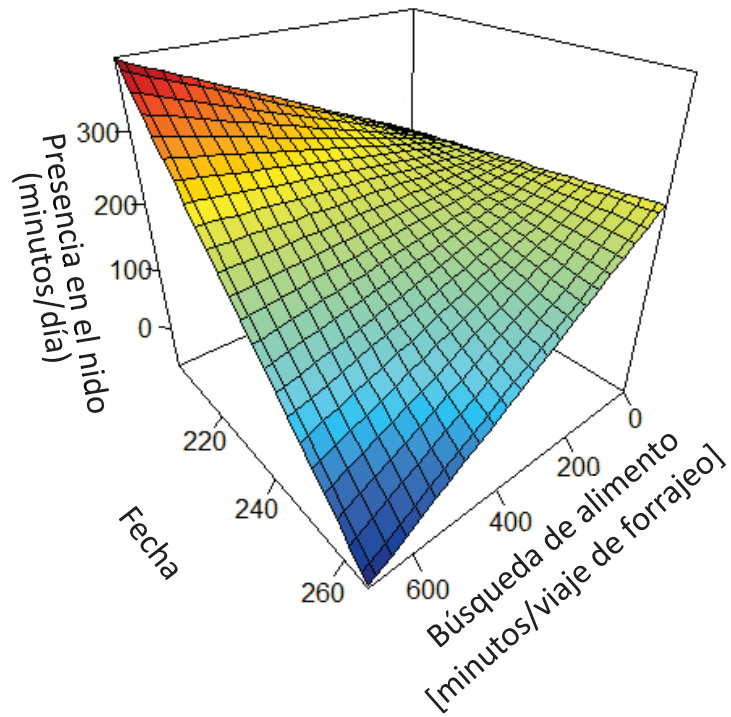
A)



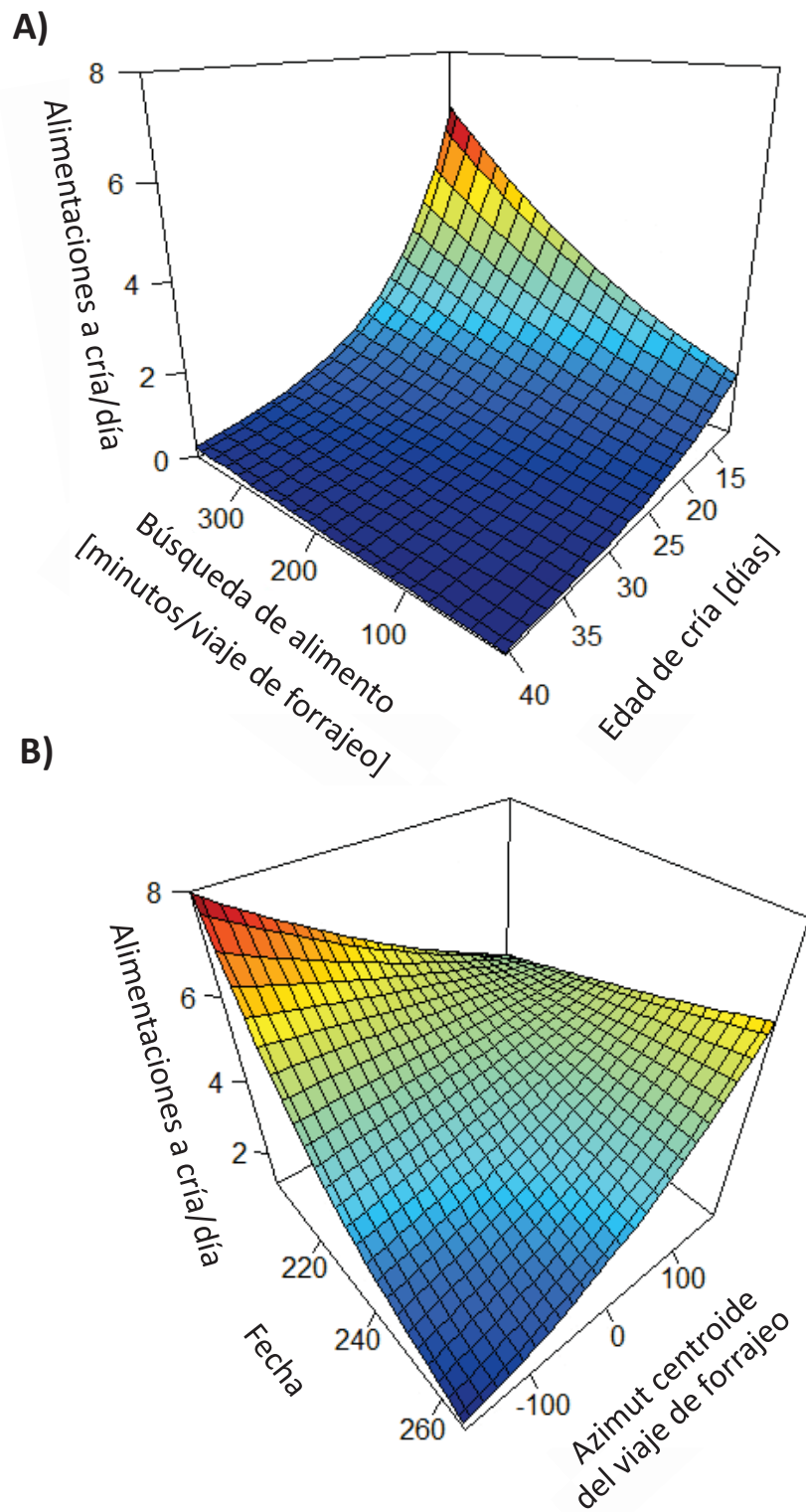
B)



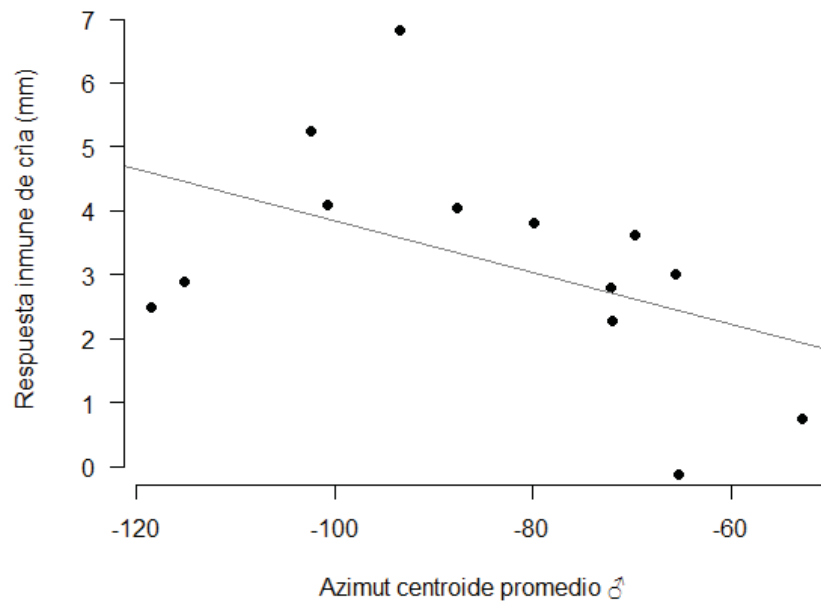
**Figura 1.** A. Representación de las direcciones y tiempos de búsqueda de machos (azul) y hembras (rojo) ( $\theta$ =direcciones [azimut centroide],  $r$ =búsqueda de alimento [minutos]). Las flechas indican los valores promedio de la dirección de los viajes de forrajeo [azimut centroide; línea punteada] y búsqueda de alimento [minutos; línea sólida]. B. Ejemplo de las conductas registradas de los GPS durante los viajes de forrajeo de machos y hembras.



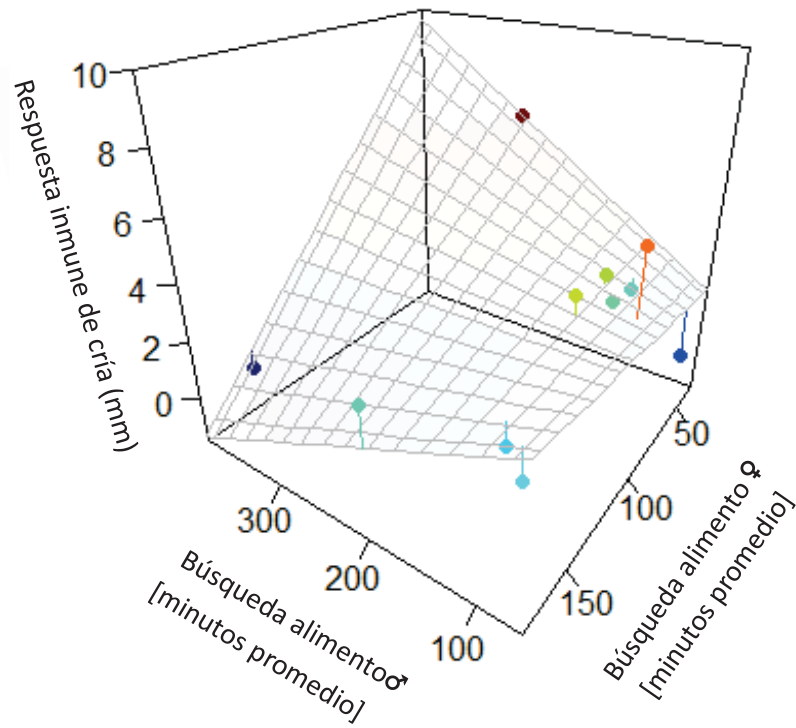
**Figura 2.** Efectos del forrajeo sobre la presencia de los padres en el nido [minutos/día]: Interacción entre búsqueda de alimento [min] y fecha [días]. La fecha está expresada en días julianos donde 200 = 18 de julio.



**Figura 3.** Efecto del forrajeo en las alimentaciones a la cría. (A) Interacción entre búsqueda de alimento durante el forrajeo (min) y edad de la cría, y (B) interacción entre la dirección del viaje de forrajeo [azimut centroide] y fecha en días julianos (200 = 18 de julio).

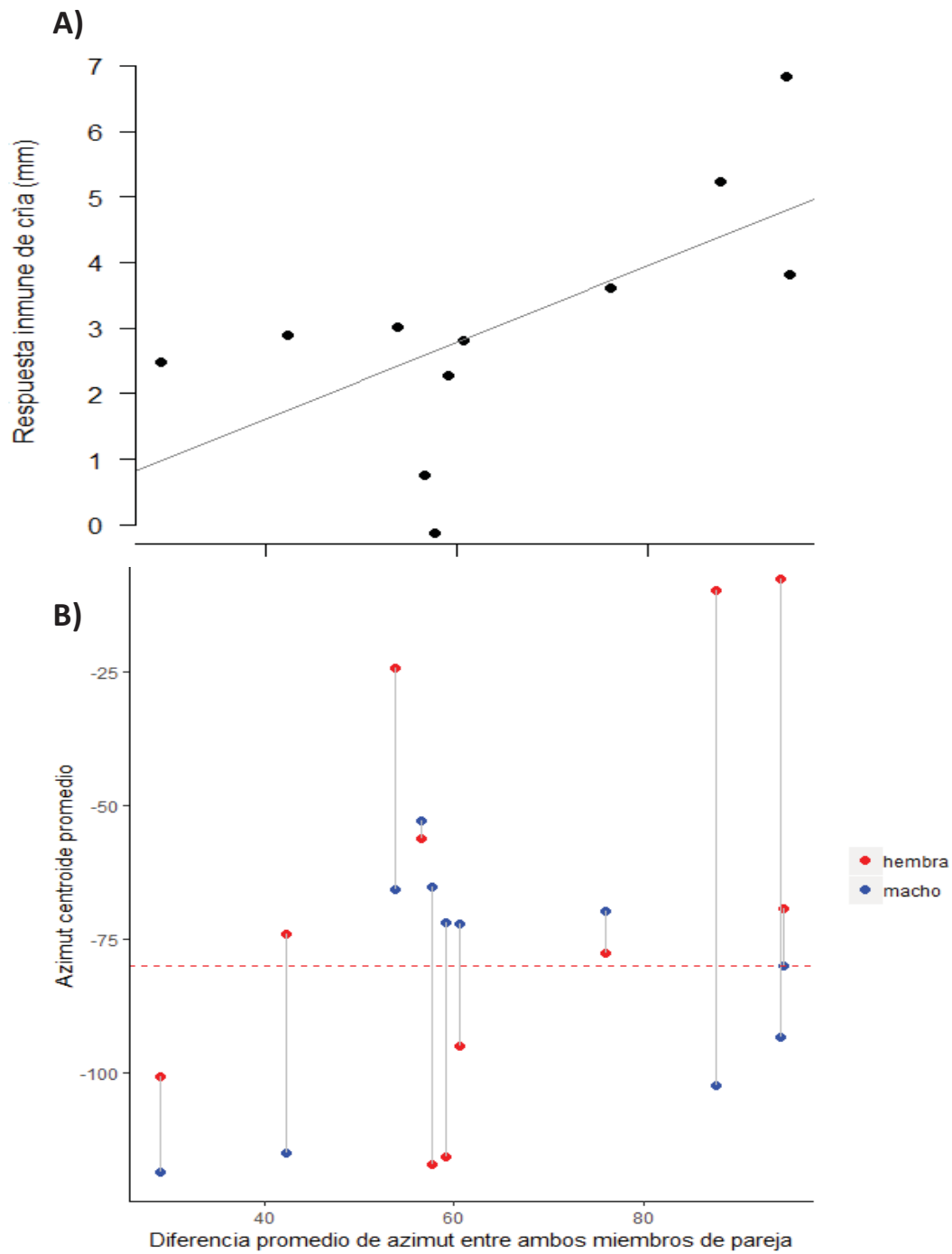


**Figura 4.** Efecto de la dirección de viajes de forrajeo del padre (azimut centroide promedio del macho) sobre la respuesta inmune de la cría.



**Figura 5.** Concordancia de forrajeo de los padres sobre la respuesta inmune de la cría: Respuesta inmune de las crías dependiente de la búsqueda de alimento promedio del macho [min/viaje] en interacción con la búsqueda de alimento promedio de la hembra [min/viaje].





**Figura 6.** Efecto de la disimilitud del forrajeo de los padres en la respuesta inmune de la cría. A) Respuesta inmune de las crías dependiente de la diferencia entre las direcciones de los viajes (azimut centroide) de los miembros de la pareja (diferencia de 0 a 1 día). B) Comparación de las diferencias entre las direcciones de los viajes de los miembros de cada pareja (azimut centroide), los valores por debajo de la línea roja representan los promedios de los individuos que son más oceánicos.

### Anexo 1. Confiabilidad entre observadores

Se realizaron correlaciones de Pearson para evaluar la confiabilidad entre observadores, el valor de confiabilidad menor fue 0.91 (observador 1 y 4), todos los valores reportados son mayores a 0.90. La diagonal de arriba muestra los valores de significancia y la diagonal de abajo los valores de r.

	Observador 1	Observador 2	Observador 3	Observador 4	Observador 5
Observador 1		0.02	0.01	0.08	0.02
Observador 2	0.97		0.03	0.03	0.002
Observador 3	0.98	0.96		0.04	0.01
Observador 4	0.91	0.96	0.95		0.01
Observador 5	0.97	0.99	0.98	0.98	

## Anexo 2. Señales de selección sexual en los machos (capucha y gular) y hábitos de forrajeo

Se analizaron las relaciones entre las variables de forrajeo más importantes y: el largo de la capucha de los machos, que se han propuesto como señal sexual en los machos (Montoya y Torres, 2015; Tershy 1999); el color del gular en ambos sexos, que se ha propuesto como una señal de condición (Montoya et al. 2018) y además en los machos como una señal sexual (Montoya y Torres 2015). Si el forrajeo determina la condición de un individuo, esperamos que las señales sexuales se relacionen con los hábitos de forrajeo.

Método. Se ajustaron tres modelos lineales generalizados, con distribución Gaussian y función de enlace identidad, la variable de respuesta de cada modelo fueron: para las hembras, el croma verde-amarillo del día 1 y 10 del gular y para los machos, el promedio del croma verde del día 1 y 10 del gular, y el largo de la capucha en mm. Usamos como variables independientes la búsqueda promedio del alimento [min/viaje de forrajeo] individual como una variable de esfuerzo y el azimut centroide promedio como una variable del sitio donde éstos forrajearon.

Resultados.

	Croma verde-amarillo del gular de hembra		Croma verde del gular del macho		Largo capucha blanca	
	F	P	F	P	F	P
Azimut centroide promedio	<b>0.29</b>	<b>0.59</b>	<b>0.17</b>	<b>0.68</b>	<b>0.57</b>	<b>0.46</b>
Búsqueda de alimento promedio	0.01	0.96	0.02	0.88	0.44	0.51

Tabla A1. Color del gular (croma verde promedio del día 1 y día 10 del grupo GPS) en relación con las medidas promedio del forrajeo. Modelo con distribución Gaussian y función de enlace identidad. Modelo final en negritas, n= 18 machos y 18 hembras.

Ninguna de las características se relacionó con los hábitos de forrajeo (tabla A1).

Discusión. A pesar de que se ha encontrado durante el cortejo, los machos de Bobo Café con gulares más verdes tienden a realizar viajes en dirección oceánica (azimutes centroides promedio menores), y de que la repetibilidad del color del gular a lo largo de la temporada es significativa para ambos sexos (Montoya et al. 2018), no encontramos que durante la etapa de crianza el color del gular se relacione con el forrajeo en machos ni en hembras. A pesar de que el gular es una característica repetible en un individuo y de que la deposición de carotenoides a nivel individual parece consistente a lo largo de la temporada reproductiva, la deposición de estas moléculas es mayor durante el cortejo y disminuye significativamente durante las etapas más avanzadas de la reproducción. Posiblemente, ya que parte importante del alimento se destina a la cría, con ello los carotenoides podrían asignarse a reducir el estrés oxidativo de esta causado por el acelerado crecimiento en el primer mes de vida (Monaghan et al. 2009). Los bobos son socialmente monógamos, por lo que, durante la crianza, la deposición de carotenoides en el gular como señal sexual es secundaria, y únicamente podría actuar como una señal de condición que la pareja ya no evalúa de manera tan importante como en la etapa de cortejo.

En el Bobo Café, se ha reportado que el largo de la capucha se ha correlacionado con el éxito de emplumado de los pollos y que actúa como una señal de selección sexual (Tershy 1999), por

lo que, si como se propone, los machos de mejor calidad tienen a realizar viajes oceánicos, esperábamos que los machos con capuchas más largas realizaran viajes con tendencia oceánica. No se encontró esta relación en nuestra colonia y tampoco se ha estudiado en otras colonias el largo de la capucha como una señal sexual. Esta característica parece estar más relacionada con el grado de dimorfismo sexual de cada colonia y actúa como una barrera reproductiva (Tershy y Croll 2000, López-Rull et al. 2016).