



**UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA
DE MÉXICO**

FACULTAD DE CIENCIAS

**Influencia de los niveles de corticosterona basal en el
forrajeo y el cuidado parental en el bobo café (*Sula
leucogaster*) en Isla San Jorge, Sonora, México**

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:

ROCIO BARCENAS FLORES



**DIRECTOR DE TESIS:
DRA. LAURA ROXANA TORRES AVILÉS
2023**



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.

Índice

Resumen	3
Agradecimientos	5
Introducción	6
Relación de la corticosterona con el cuidado parental y el esfuerzo de forrajeo.....	7
Hipótesis de la corticosterona adaptativa.....	7
Similitud intrapareja en los niveles de corticosterona.....	8
El bobo café.....	9
Objetivos	11
Hipótesis y Predicciones	11
Método	12
Registro de forrajeo mediante GPS.....	12
Observaciones conductuales.....	13
Estimación de corticosterona	14
Análisis estadísticos.....	15
Resultados	17
Efectos de portar un dispositivo GPS.....	17
Diferencias en los hábitos de forrajeo de machos y hembras.....	19
Diferencias en la conducta parental de machos y hembras.....	21
Corticosterona de machos y hembras.....	22
Corticosterona y forrajeo.....	22
Corticosterona, cuidado parental y tasa de crecimiento de las crías.....	24
Cuidado parental.....	24
Crecimiento de crías.....	25
Similitud en los niveles de corticosterona de las parejas, forrajeo, cuidado parental y tasa de crecimiento.....	27
Discusión	29
Diferencias sexuales en forrajeo, cuidado parental y corticosterona.....	29
Forrajeo.....	29
Cuidado parental.....	30
La corticosterona adaptativa.....	31
Similitud en niveles hormonales y su relación con el forrajeo, cuidado parental y crecimiento de las crías	
Conclusiones	34
Referencias	35

Influencia de los niveles de corticosterona en el forrajeo y el cuidado parental en el bobo café (*Sula leucogaster*) en Isla San Jorge, Sonora, México

Alumna: Rocio Barcenas Flores

Directora de tesis: Dra. Laura Roxana Torres Avilés

Resumen

Las hormonas son reguladoras clave de los mecanismos fisiológicos y conductuales de los individuos. En aves, la corticosterona, una hormona esteroide, está implicada en la movilización energética ante eventos estresantes, ya sean asociados a la condición del individuo, ambientales o sociales, ayudando a mantener el balance homeostático. En este estudio se pusieron a prueba predicciones de dos hipótesis: la Hipótesis de la Corticosterona Adaptativa, que sugiere que el aumento en la demanda energética durante la reproducción está asociado a un aumento en los niveles de corticosterona que permite lidiar con los requerimientos energéticos del esfuerzo reproductivo (cuidado parental, forrajeo); y la Hipótesis de la Similitud Hormonal intrapareja, que sugiere que el nivel de similitud hormonal entre los miembros de la pareja tiene efectos positivos en el éxito reproductivo. El estudio se realizó en el bobo café (*Sula leucogaster*), un ave marina socialmente monógama con dimorfismo sexual inverso y cuidado biparental prolongado. Los objetivos del estudio fueron (1) evaluar las posibles diferencias entre machos y hembras en los parámetros de forrajeo durante la crianza y el cuidado parental, (2) evaluar si durante el periodo de crianza los niveles de corticosterona de los padres se relacionan con el esfuerzo de forrajeo y el esfuerzo parental (tasa de alimentaciones a las crías, tiempo en el nido) y la tasa de crecimiento de las crías y (3) evaluar si la similitud en los niveles de corticosterona de las parejas se relaciona con el cuidado parental y crecimiento de las crías. El muestreo se realizó en Isla San Jorge, Sonora. En 31 nidos con una cría, a los adultos se les colocó un dispositivo de localización global GPS para estudiar el forrajeo, se realizaron observaciones conductuales para evaluar el cuidado parental y se tomaron medidas morfométricas de las crías para evaluar su crecimiento, y muestras de sangre de los adultos para estimar los niveles de corticosterona mediante inmunoensayos (ELISAs). Adicionalmente, para evaluar el posible efecto de portar un dispositivo GPS, se marcaron 10 nidos adicionales en los que se realizaron las mismas mediciones y tomas de muestras de adultos y crías, a excepción de la colocación de GPSs en los adultos. Los resultados indican que el esfuerzo de forrajeo no difirió entre sexos, sin embargo, hay segregación sexual en los sitios de forrajeo. Se encontró una marcada diferencia sexual en el cuidado parental: las hembras alimentan 50% más que los machos y no se encontraron diferencias en el tiempo que hembras y machos permanecen en el nido. Los niveles altos de corticosterona se asociaron con un mayor esfuerzo de forrajeo únicamente en los machos. Los padres con niveles elevados de corticosterona tendieron a alimentar más a sus crías y las crías crecieron a una mayor tasa (incremento en masa y pico). Por último, la similitud intrapareja en los niveles de corticosterona se relacionó positivamente con el crecimiento de las crías (incremento en masa). Los

resultados sugieren que los niveles elevados de corticosterona pueden traer beneficios, debido a que los individuos con niveles de corticosterona más altos tuvieron un esfuerzo de forrajeo mayor (solo los machos), alimentaron más a sus crías, y las crías tuvieron tasas de crecimiento mayor. Estos resultados en general apoyan las hipótesis evaluadas, y sugieren que la corticosterona podría ser un mediador importante en la inversión reproductiva en el bobo café.

Agradecimientos

Esta tesis se realizó gracias a un gran esfuerzo de trabajo en equipo. El proyecto contó con el apoyo financiero de la UNAM (para financiar el trabajo de campo proyecto PAPIIT, IN211017 y para financiar los análisis de laboratorio, PAPIIT IN214920; responsable técnico de los proyectos Roxana Torres) y de National Geographic, de donde se obtuvieron los recursos para adquirir los GPS (proyecto otorgado a las Dras. Anne Wiley, Andreanna Welch y Roxana Torres). Agradezco el apoyo técnico y logístico del Biólogo Edgar Ávila Luna, Ytza Peñuñuri, el Biólogo Víctor Argaez, Gala y Sam, su apoyo durante el trabajo de campo. En particular agradezco el apoyo técnico para estimar los parámetros de forrajeo a partir de los datos que se obtienen de los GPSs de los Drs. Anne Wiley y Natan Michaels, y la asesoría y apoyo de la Dra. Lety Nicolás para llevar a cabo los análisis de corticosterona en su laboratorio. El proyecto se llevó a cabo en la Reserva Federal Isla San Jorge con la autorización y visto bueno de la Comisión Nacional de Áreas Naturales Protegidas y de la Dirección General de Vida Silvestre de la Secretaría de Medio Ambiente y Recursos Naturales (permiso SGPA/DGVS 011542-17). El proyecto se apega a las recomendaciones éticas para el uso de animales en estudios de conducta de la Animal Behaviour Society, y fue revisado y aprobado por el Comité de ética de la Facultad de Ciencias de la UNAM (Con folio T_2019_12_001, Oficio: CEARC/bioética/23032020).

También agradezco a mis sinodales: Dra. Bibiana Montoya, Dra. Guillermina Alcaraz, Dr. Issac Santoyo y Dra. Leticia Nicolás, por dedicar tiempo a revisar mi tesis, con todos sus valiosos comentarios ayudaron a mejorar este proyecto.

Agradecimientos personales

A la Dra. Roxana Torres. Rox, gracias por aceptarme como estudiante en la ecofisiología de la conducta, es un tema que me interesa y me emociona muchísimo. Valoro infinitamente todos conocimientos que me compartiste, desde cómo escribir un párrafo hasta cómo analizar datos. La paciencia que tuviste para explicarme. Y todo el tiempo que me otorgaste para ayudarme a realizar y terminar este proyecto.

A Laura López, por ayudarme con las cosas que se me complicaron a lo largo de la tesis y también por escucharme, gracias Lau.

A mi mamá Ana Flores, por siempre apoyarme.

Introducción

Las hormonas son mensajeros químicos secretados por glándulas del sistema endocrino (Adkins-Regan 2005). Están involucradas en la regulación de un gran número de características o rasgos fisiológicos, morfológicos y conductuales de los individuos, por lo que a nivel de mecanismos próximos son esenciales para el desarrollo, la reproducción y supervivencia de los organismos (Adkins-Regan 2005; Ouyang et al. 2011). Las hormonas juegan un papel clave en la regulación de los procesos internos para mantener la homeostasis, es decir el equilibrio de los procesos fisiológicos (McEwen y Wingfield 2003; Romero et al. 2009). En particular, los glucocorticoides son hormonas esteroides que tienen un papel importante como reguladores del metabolismo de la glucosa y el balance energético del organismo, en la respuesta a estresores, y en el desempeño en la reproducción, por lo que influyen en la sobrevivencia y el éxito reproductivo (Grant et al. 2020).

La corticosterona, es la principal hormona glucocorticoide en aves y reptiles, jugando un papel importante en la adquisición y regulación de energía (Bonier et al. 2009b; 1993; Sapolsky, et al. 2000; Chávez 2011). En condiciones naturales, la corticosterona línea base (i.e. los niveles de corticosterona de un organismo necesarios para mantener las actividades diarias) regula la variación cotidiana del balance energético, para cubrir las necesidades de los organismos (Bonier et al. 2009). Ante un estímulo, ya sea interno o externo, el organismo activa el eje Hipotálamo-Glándula Pituitaria – Glándula Adrenal, una parte esencial del sistema neuroendocrino, que regula la secreción de hormonas que afectan la condición interna y genera respuestas conductuales dirigidas a disminuir el impacto de dicho estímulo (Wingfield et al. 1998). En el hipotálamo se libera la hormona liberadora de corticotropina, la cual es detectada en la glándula pituitaria que estimula la secreción de adenocorticotropina (ACTH) que induce la secreción de corticosterona en la corteza adrenal (Sapolsky et al. 2000; Wingfield et al. 1998). Esta hormona se encarga de regular la conversión de proteínas y lípidos en carbohidratos que el cuerpo utiliza para las actividades cotidianas y a corto plazo para restablecer las reservas de energía después de un periodo de gran actividad como lo puede ser la huida ante un depredador (Leibowitz y Hoebel 1997; McEwen y Wingfield 2003). La secreción de corticosterona actúa en el cerebro, aumentando el apetito, incrementando la actividad motriz y la actividad de búsqueda de comida además de otras implicaciones fisiológicas y conductuales (Leibowitz y Hoebel 1997; McEwen y Wingfield 2003). Aunque la corticosterona es una hormona clave en la respuesta al estrés, a lo largo de este trabajo nos referiremos únicamente a la corticosterona línea base (para simplificar, de aquí en adelante, nos referiremos a ella como corticosterona), es decir, los niveles de esta hormona relacionados con una función fisiológica que permite mantener las actividades cotidianas de los organismos (Quirici et al. 2021).

Relación de la corticosterona con el cuidado parental y el esfuerzo de forrajeo

Durante la reproducción, la corticosterona juega un papel importante por su efecto regulador de energía, además de que se ha encontrado una relación entre los niveles de corticosterona con el cuidado parental y el forrajeo (Bonier et al. 2009b). En un estudio experimental en la codorniz japonesa (*Coturnix japonica*) criada en cautiverio, se encontró que la corticosterona basal se relaciona con el cuidado parental (De Bruijn et al. 2020). En comparación a estudios en condiciones de cautiverio, en poblaciones silvestres de aves sabemos menos sobre los posibles efectos moduladores de la corticosterona, los estudios donde se ha evaluado si el nivel de corticosterona influye en la adecuación de los individuos han revelado resultados tanto positivos como negativos. Por ejemplo, en el papamoscas cerrojillo (*Ficedula hypoleuca*) se encontró una correlación positiva entre los niveles de corticosterona y el número de crías emplumadas (Silverin y Wingfield 1998). En cambio, en otro estudio realizado con en la gaviota tridactila *Rissa tridactyla* se encontró una relación negativa entre los niveles de corticosterona y el éxito de la crianza (Buck et al. 2007; revisión en Bonier et al. 2009b). En general, altos niveles de corticosterona se relacionan con un menor número de crías y un menor peso de la nidada (Bonier et al. 2009a). Sin embargo, en algunos estudios se ha encontrado que los niveles de corticosterona no interfieren en el esfuerzo reproductivo e incluso mayores niveles de corticosterona, sin superar un umbral, pueden mejorar la condición física de los individuos, debido a sus efectos en el incremento de gluconeogénesis, en la conducta de forrajeo, la reasignación de recursos (Wingfield et al. 1998; Sapolsky et al. 2000; Bonier et al. 2009b), así como una disminución en el estrés oxidante y un aumento en la respuesta inmune (Vágási et al. 2019).

Hipótesis de la corticosterona adaptativa

En condiciones naturales, la corticosterona regula la variación cotidiana del balance energético, para cubrir las necesidades de los organismos (Bonier et al. 2009a) Durante el periodo de cuidado parental, los organismos incrementan la actividad de forrajeo y se espera teóricamente un incremento en los niveles en plasma de corticosterona que les permita cubrir las necesidades de recursos propios, además de cubrir los requerimientos de las crías. Esta idea se ha llamado la **hipótesis de la corticosterona adaptativa**, bajo esta hipótesis se esperaría que los padres en mejor condición deberían tener niveles más altos de corticosterona en plasma, lo que les permitiría incrementar su esfuerzo en el forrajeo y resultaría en un mayor éxito reproductivo (Bonier et al. 2009a, 2009b). En contraste con la hipótesis de la corticosterona adaptativa, **la hipótesis de la corticosterona y la adecuación** sugiere que los individuos en baja condición son los que tienen altos niveles de corticosterona y en consecuencia un menor desempeño reproductivo (Bonier et al. 2009a, 2009b). Sin embargo, lo anterior no explica cómo es que hay niveles altos de corticosterona al momento de

satisfacer la demanda de las crías. En un estudio realizado en el estornino pinto (*Sturnus vulgaris*) se encontró que las aves con altos niveles de corticosterona exhibieron las tasas más bajas de abandono de nidos, por lo que los autores sugirieron que el incremento en los niveles de corticosterona durante la reproducción podría ser adaptativo (Love et al. 2004). Además, en el mismo estudio encontraron que los niveles de corticosterona se mantuvieron bajos durante la incubación, aumentaron en el periodo de crianza, y se relacionaron positivamente con el tamaño de las crías, apoyando la predicción de la corticosterona adaptativa (Love et al. 2004). Estudios posteriores sobre la relación de esta hormona con la conducta de forrajeo y el cuidado parental han revelado resultados contrastantes. En las palomas (*Zenaid macrour*), los niveles de corticosterona de los padres se relacionaron positivamente con el peso de las crías durante la primera semana de vida (Miller et al. 2009). En los albatros (*Diomedea exulans*) los niveles de corticosterona se relacionaron positivamente con el tiempo de incubación (Angelier et al. 2008), en el pingüino Adeliae (*Pygoscelis adeliae*) las aves con niveles más altos de corticosterona antes de un viaje de forrajeo, realizaron viajes más cortos con un mayor esfuerzo de forrajeo (tiempo que pasaron buceando), lo que se interpretó como una mayor transferencia de recursos a las crías (Angelier et al. 2008). En el pingüino macaroni (*Eudyptes chrysolophus*) se encontró que los niveles elevados de corticosterona se relacionaron con un incremento en la conducta de forrajeo y el esfuerzo parental (Crossin et al. 2012). Sin embargo, en el gorrión común (*Passer domesticus*), se encontró una relación negativa entre los niveles de corticosterona y el número de volantones (Ouyang et al. 2011). Igualmente, en la lechuza común (*Tyto alba*) un incremento experimental de los niveles de corticosterona de los padres resultó en una disminución en la provisión de alimento a la nidada, lo que trajo como consecuencia una reducción temporal en el crecimiento de los polluelos (Almasi et al. 2008). Incluso se ha encontrado que los niveles elevados de corticosterona pueden reducir o interrumpir el cuidado parental lo que puede terminar en el abandono del nido (Angelier et al. 2009). Posiblemente, los resultados contradictorios podrían deberse a que los niveles de corticosterona pueden variar durante el periodo de reproducción con relación a diferencias en la calidad y condición de los individuos que podrían influir en las relaciones de los niveles hormonales, el forrajeo y el cuidado parental (Angelier et al. 2007).

Similitud intrapareja en los niveles de corticosterona

En las aves, alrededor del 90% de las especies presentan cuidado biparental; es decir, ambos miembros de la pareja participan en el cuidado y alimentación a la descendencia (Lack 1968; Smiseth et al. 2012). Sin embargo, en aves con monogamia social, la inversión de los padres en el cuidado parental implica costos que pueden reducir su propia adecuación, lo cual puede resultar en conflicto sexual por el cuidado parental, que ocurre cuando la estrategia de inversión parental que maximiza el éxito reproductivo de machos y hembras difiere; usualmente el sexo que invierte menos en las crías competirá por parejas, mientras que el sexo que más invierte será más selectivo al elegir pareja (Trivers 1972). La inversión parental de machos y hembras puede variar debido a que los costos son distintos para ambos sexos como resultado de las diferencias en los roles conductuales durante el cuidado parental (Trives 1972;

Griffith 2019), pero también los costos diferenciales de la inversión parental pueden estar ligados a diferencias sexuales en el metabolismo, la fisiología y la adquisición de recursos de los individuos (Alonso-Álvarez y Velando 2012). Por lo que la similitud endócrina intrapareja podría ser un mecanismo fisiológico asociado a la coordinación o compatibilidad del comportamiento parental entre los miembros de la pareja, que podría disminuir el conflicto sexual y aumentar el éxito reproductivo (Ouyang et al. 2014; Schuett et al 2011; Marriette et al. 2014; Bebbinton et al. 2016; Griffith 2019). Más aún, la coordinación entre los miembros de la pareja durante la crianza podría interpretarse como una disminución del conflicto sexual, que resulta en estrategias de cooperación entre los miembros de la pareja (Griffith 2019).

Debido a que la corticosterona está muy ligada a la regulación de los balances energéticos, se ha propuesto que la similitud en los niveles de corticosterona entre los miembros de una pareja podría estar asociada a un esfuerzo parental similar entre la madre y el padre o mayor coordinación en las actividades parentales, resultando en un mayor éxito reproductivo. De acuerdo con lo anterior, en el carbonero común (*Parus major*), las parejas que tuvieron niveles más similares de corticosterona tuvieron crías que tuvieron mayores aumentos en masa (Ouyang et al. 2014). Sin embargo, en el azulejo garganta canela (*Sialia sialis*) no se encontró similitud en los niveles de corticosterona de las parejas, a pesar de que la similitud de andrógenos entre machos y hembras pareja se relacionó con la similitud en la conducta de defensa del nido (Burtka et al. 2016). Actualmente no hay suficiente información sobre la hipótesis de que la similitud hormonal en la corticosterona intrapareja puede estar asociada a mayor coordinación en el cuidado parental. Por lo que en el presente trabajo evaluaremos esta idea en el bobo café (*Sula leucogaster*).

El bobo café

El bobo café es un ave marina de larga vida, llegando a vivir hasta 30 años (Nelson 1978). Los adultos presentan dimorfismo sexual inverso en tamaño: las hembras son de 21 a 38% más pesadas que los machos. Este dimorfismo sexual en tamaño podría influir en la fisiología, en particular en aspectos relacionados a sus requerimientos energéticos, así como la conducta de forrajeo y el esfuerzo parental de machos y hembras (e.g. Guerra y Drummond 1995; Weimerskirch et al. 2006; González-Solís et al. 2000; Copello et al. 2006). El bobo café presenta dimorfismo sexual en plumaje y el color tegumentario. Ambos sexos presentan un plumaje café en la parte dorsal y blanco en la parte ventral, los machos presentan una capucha de plumaje blanco en la cabeza y coloración en los tegumentos (gular y patas) que varía de un verde-azul a tonos más oscuros entre el cortejo, la incubación y la crianza (Nelson 1978; Montoya et al. 2018). El color del gular de los machos durante el cortejo es un indicador honesto de su calidad genética y habilidades parentales (Montoya y Torres 2015). Más recientemente se ha reportado que las diferencias entre machos durante el cortejo en sus hábitos de forrajeo se relacionan con el color tegumentario que despliegan, los individuos que forrajean en zonas más pelágicas mantienen colores tegumentarios más verdes que los individuos con hábitos de forrajeo más costeros (Michael et al. 2018).

Esta especie empieza su reproducción a partir de los tres años de edad y son socialmente monógamos (Nelson 1978). Anidan principalmente en riscos y laderas (Nelson 1978). Presentan fratricidio obligado (Nelson 1978). Su puesta es de 1 a 2 huevos generalmente, sin embargo, solo una cría, casi siempre la que nace primero es la que sobrevive después de la primera semana de vida (Osorno y Drummond 2003). Presentan cuidado biparental, es decir ambos padres participan en la incubación que dura aproximadamente 42 a 45 días y la crianza de las crías que dura aproximadamente 3 meses (Nelson 1978; Schreiber et al. 2002; Osorno y Drummond 2003). A pesar de que machos y hembras participan en la incubación y el cuidado parental, se ha encontrado que las hembras en la temporada de crianza pasan más tiempo atendiendo el nido, proveen una mayor cantidad de comida a las crías y también alimentan con mayor frecuencia en comparación a los machos, lo que puede sugerir que las hembras tienden a tener una mayor inversión en el cuidado parental (Schreiber y Norton 2002; Tershy y Croll 2000), aunque un estudio más reciente no encontró diferencias sexuales en la tasa de alimentaciones a las crías (Montoya y Torres 2015).

El bobo café está presente en aguas tropicales de todo el mundo, en particular se distribuye en el pacífico mexicano, se alimenta en solitario buceando superficialmente, tanto en mar abierto como en aguas costeras (Schreiber y Norton 2002). En los viajes de forrajeo pueden alcanzar una velocidad de 40 km/h aproximadamente, al sumergirse alcanzan una profundidad promedio de 2 metros y las inmersiones duran desde 3 a 40 segundos (Schreiber y Norton 2002; Castillo-Guerrero et al. 2016). Las principales presas pelágicas y costeras son: calamares (*Lolliguncula panamensis*) y peces como las sardinas (Clupeidae), las anchoas (Engraulidae), peces voladores (Exocoetidae) y las principales presas bentónicas son: El pez sapo (*Porichthys analis*), mojarras (*Eucinostomus argenteus*), salmonete rosado (*Pseudupeneus grandisquamis*) (Nelson 1978; Mellink et al. 2001; Schreiber et al. 2002; Michael et al. 2018). En general se ha encontrado que en esta especie las hembras tienden a realizar viajes de forrajeo de mayor duración y más lejanos (en la Isla Clipperton, Weimerskirch et al. 2009; isla australiana de Raine, Miller et al. 2017; Isla El Rancho, González-Medina 2017). Sin embargo, en otros estudios se ha encontrado que son los machos los que realizan viajes más largos (Johnston Atoll, Lewis et al. 2005), o que no hay diferencias en el esfuerzo de forrajeo de machos y hembras (islas Isla San Jorge y Farallón de San Ignacio en el Golfo de California, Castillo-Guerrero et al. 2016; Isla Marietas en el Golfo de California, López 2019). Por lo que se ha sugerido que las diferencias sexuales en el forrajeo dependen de la zona en la que se encuentren, los recursos disponibles y la productividad primaria (Weimerskirch et al. 2009).

Hasta la fecha ningún estudio en el bobo café ha evaluado el papel de la corticosterona en la regulación del desempeño de machos y hembras en el forrajeo y el cuidado parental. En este estudio primero evaluaremos posibles diferencias sexuales en el forrajeo, el cuidado parental y los niveles de corticosterona y luego pondremos a prueba predicciones de la hipótesis de la corticosterona adaptativa y la similitud endócrina intrapareja.

Objetivos

1. Evaluar las posibles diferencias entre machos y hembras en (a) los parámetros de forrajeo durante la crianza, (b) conductas de cuidado parental y (c) niveles de corticosterona.
2. Evaluar si durante el periodo de crianza los niveles de corticosterona de los padres se relacionan con el esfuerzo de forrajeo y el esfuerzo parental (tasa de alimentaciones a las crías, tiempo en el nido) y la tasa de crecimiento de las crías.
3. Evaluar si la similitud en los niveles de corticosterona de las parejas se relaciona con una división del cuidado parental mas equitativa entre padres, menor pérdida en peso para los padres y mejor crecimiento de las crías.

Hipótesis y Predicciones

Hipótesis 1 Corticosterona Adaptativa. Durante el periodo de cuidado parental los individuos con niveles de corticosterona más alta pueden incrementar la actividad del forrajeo y las alimentaciones a sus crías. Por lo tanto, esperamos que, comparados a los individuos con niveles bajos de corticosterona, los individuos con altos niveles de corticosterona:

- Realicen viajes de forrajeo (1) más pelágicos (i.e. viajes más alejados de la costa, con azimut más negativos), (2) más largos y (3) pasen más tiempo forrajeando.
- Tengan una mayor tasa de alimentación y pasen más tiempo en el nido cuidando a las crías.
- Tengan crías con una mayor tasa de crecimiento.

Hipótesis 2 Similitud intrapareja en los niveles de corticosterona. La similitud en los niveles de corticosterona entre los miembros de la pareja está relacionada con un efecto positivo en el cuidado parental y el crecimiento de las crías. Por lo anterior esperamos que, en comparación a las parejas con niveles de corticosterona menos similares, las parejas que presenten niveles de corticosterona más similares entre ellos:

- Tendrán una división del esfuerzo en alimentaciones a las crías y permanencia en el nido más equitativa (i.e. similar entre los miembros de la pareja).
- Los padres perderán menos peso durante el periodo de crianza.
- Tendrán crías con mayores tasas de crecimiento cuando los niveles de corticosterona son similares entre los padres y ambos padres tienen niveles altos de corticosterona.

Método

El estudio se realizó del 18 de diciembre del 2017 al 16 de enero del 2018 en la colonia reproductiva del bobo café en la Reserva Federal Isla San Jorge, Sonora (31° 20' 36.87" N, 113° 38' 12.27"O; CONANP 1978, DIGAOHM-SEMAR 2010). Durante este periodo la mayoría de los nidos en la zona de trabajo se encontraban en la etapa de crianza.

Se capturaron 41 parejas con crías de 2 a 5 semanas de edad. Para disminuir la variación en los niveles de corticosterona asociada a la variación diurna natural, todas las capturas se llevaron a cabo entre las 6 y las 11 de la mañana, que es cuando se presenta el mayor pico de corticosterona en aves silvestres (Fanjul y Hiriati 1998). Una vez capturado el individuo lo primero que se hizo fue coleccionar una muestra de sangre desde la vena branquial, que para adultos fue de 1-1.5 ml con una jeringa desechable heparinizada de 3 ml (aguja 23Gx25 mm) y para crías 1 ml con una jeringa desechable heparinizada de 1 ml (insulina; aguja 31G X 6mm). Debido a que los niveles de corticosterona pueden variar en respuesta a condiciones de estrés en periodos de tiempo muy cortos (Newman et al. 2017), se registró el tiempo (seg) de colecta de la muestra, considerando desde el momento de la captura hasta que se colectó la muestra de sangre. En un periodo no mayor a 2 horas desde su obtención, las muestras de sangre se colocaron en viales heparinizados y fueron centrifugadas a 6000 rpm durante 10 minutos para separar el plasma de las células rojas. El plasma se colocó en un nuevo vial eppendorf, se le agregó etanol en una proporción 1:10 y se almacenó en un lugar fresco hasta su análisis en el laboratorio para la estimación de corticosterona. De los adultos se midió el peso con una pesola (± 20 g), el largo del pico con un vernier (± 0.01 mm), y el largo de la ulna izquierda con una cinta métrica (± 1 mm).

De las crías, se midió la masa (± 5 g) con una pesola, y el largo del pico y la ulna con un vernier (± 0.01 mm), durante la primera captura y diez días después, al terminar el periodo de observaciones de conducta. Como en todos los casos al inicio del estudio las crías focales ya habían eclosionado y por lo tanto se desconocía su edad, se estimó la edad de las crías a partir de las medidas iniciales y usando curvas de crecimiento de pico, ulna y peso de crías de bobo café de edad conocida previamente registradas para otro estudio (R Torres datos no publicados). La edad estimada promedio basada en las curvas de crecimiento de pico, ulna y peso para las de las crías del presente estudio fue de 24.34 (± 5.43 , rango 12.5 - 32.5) días. El rango de edades de las crías incluye el periodo de crecimiento más acelerado que es de los 5 a los 30 días de edad (Drummond et al. 1991; Torres y Drummond 1999).

Registro de forrajeo mediante GPS

La conducta de forrajeo se registró colocando a ambos miembros de 31 parejas dispositivos de localización satelital GPS (i-gotU GT-100, MobileAction Technology). A los dispositivos se les retiró previamente su empaque original para reducir su tamaño y peso, posteriormente se colocaron dentro de un tubo de plástico termoretráctil para protegerlos del agua. El peso del dispositivo GPS es de 20 g en promedio, lo que

representa 1.7% del peso promedio de las hembras y 2.2% del peso promedio de los machos. Ambos porcentajes son menores al 5% recomendado como límite máximo para evitar efectos negativos por el peso extra en el desempeño de los animales (López 2019; Ornithological Council Guidelines 2017). El GPS fue sujetado a la parte posterior de cuatro plumas de la cola con tres tiras de cinta adhesiva Tesa®. Diez días después (\pm 1.19 rango 7-14), se recapturó a las aves, se tomó una segunda muestra de sangre, se midió el peso siguiendo el mismo procedimiento antes descrito, y se retiró el dispositivo de localización satelital GPS. Para evaluar en nuestro estudio el posible efecto de portar un GPS, las 10 parejas restantes de la muestra de parejas focales se usaron como grupo de referencia. Machos y hembras de los nidos en el grupo de referencia fueron capturados y manipulados de la misma forma y con la misma frecuencia que el grupo con GPS, pero no se les colocó el dispositivo.

Los datos de los GPS se descargaron a un formato .csv en un archivo Excel, y usando el software @tripPC se obtuvieron las variables de los viajes de forrajeo. Los GPSs usados se programaron para registrar la ubicación (latitud y longitud), hora y fecha de los individuos cada tres minutos, lo que permite calcular la orientación del viaje, la distancia recorrida, velocidad y tiempo transcurrido, así como distancia a la colonia y a la costa. Se consideró como inicio de un viaje de forrajeo cuando el individuo presentaba movimiento por un tiempo mayor a 30 min y una distancia mayor a 1.5 km de la costa /colonia y el viaje se consideró concluido cuando el individuo regresó a la colonia (Shoji et al. 2015; López 2019). De estos datos y basándose en la velocidad de desplazamiento, además se clasificó como tiempo de forrajeo durante un viaje cuando la velocidad del ave era mayor a 1 m/s. Para los análisis solo se usaron los registros de forrajeo de un individuo cuando se tenían por lo menos 3 viajes completos en el periodo de 10 días en el que se realizó el seguimiento. De todos los viajes realizados por un individuo se calcularon las siguientes variables para los análisis: duración (h) promedio de los viajes; distancia promedio recorrida de los viajes (km); distancia (km) promedio a la costa y el azimut promedio de los viajes.

De las 31 parejas a las que se les colocó el dispositivo GPS no se pudieron obtener datos de 13 machos y 4 hembras. En todos los casos se recapturaron a los individuos y se recuperaron los GPS, sin embargo, no se pudo obtener la información de estos 17 GPS debido a que en un caso un GPS solo registró un viaje (GPS 48 del macho del nido 116), en un caso el empaque que contenía el dispositivo dejó entrar agua por lo que el GPS dejó de funcionar (GPS 25 de la hembra del nido 103) y en 15 casos los datos del GPS no se pudieron descargar por fallas en el dispositivo. Por lo anterior la información que se obtuvo y la muestra final para los análisis de forrajeo es de 18 machos y 27 hembras.

Observaciones conductuales

En los 41 nidos focales, se realizaron observaciones de conducta de 15:00 a 17:00 horas que es uno de los periodos con mayor actividad de cuidado parental antes del atardecer (Montoya y Torres 2015). Las observaciones se iniciaron un día después de la captura de los padres, y a partir de ese día, todos los nidos se observaron en los días 2,

4, 6, 8 y 10. Los registros de conducta fueron realizados por cinco observadores, cada observador veía como máximo cuatro nidos simultáneamente a una distancia de 3 a 6 metros. Al inicio del estudio se realizó un pilotaje para definir los criterios de registro de cada conducta, así como los métodos de registro en campo. Se realizaron observaciones previas para hacer confiabilidades entre observadores hasta obtener un porcentaje mínimo de 94% de confiabilidad (Anexo 1). Las conductas observadas fueron: número de solicitudes de alimentación (cuando una cría levanta la cabeza realizando movimientos rápidos descendentes y ascendentes, así como vocalizaciones dirigiéndose a uno de los padres), alimentaciones (número de alimentaciones, que ocurren cuando la cría introduce su cabeza en el pico del padre/madre tomando el alimento que el adulto regurgita), tiempo de permanencia de cada padre en el nido (hora de entrada y salida [min] del padre/madre del nido) (descripción detallada de las conductas en Nelson 1978). En promedio, cada nido se registró 9.63 hrs (± 0.79 , rango 6 - 10 hrs).

Estimación de corticosterona

Para determinar los niveles de corticosterona se realizaron pruebas de inmunoensayo enzimático (ELISAs por sus siglas en inglés) utilizando kits para determinación de corticosterona (ENZO ADI-901-097). Estas pruebas de inmunoensayo enzimático utilizan anticuerpos ligados a enzimas que, al detectar la presencia de un antígeno, en este caso la corticosterona, emite un determinado color el cual indica en primera instancia la presencia de la hormona, posteriormente el color se puede cuantificar por colorimetría a través de un lector con lo cual se obtiene un valor estimado del nivel de corticosterona de los individuos (Gan y Patel 2013). Los análisis se realizaron en el laboratorio de endocrinología bajo la asesoría de la Dra. Leticia Nicolás del Centro Tlaxcala de Biología de la Conducta de la Universidad Autónoma de Tlaxcala.

Las muestras de plasma colectadas en campo fueron destapadas y colocadas en una campana de extracción durante tres días para la evaporación del etanol. Una vez secas, se realizó la fijación de la hormona mediante una doble extracción, colocando 1 ml de acetato de etilo en cada extracción. Mediante pruebas piloto se determinó la dilución a la cual la mayoría de los valores de reflectancia se encontraban dentro de las curvas patrón, la cual fue una dilución de 40 ml de muestra más 260 ml del buffer de ensayo (40:260). Todos los reactivos se utilizaron a temperatura ambiente y las muestras se analizaron por duplicado. En las placas del kit se colocó: 100 μ L de diluyente estándar en los pozos de enlace no- específico (NSB por sus siglas en inglés) y blanco (Bo), 100 μ L de solución estándar en los pozos 1 al 5, 100 μ L de muestra en el resto de los pozos, otros 50 μ L del diluyente estándar en los pozos de NSB, 50 μ L de conjugado azul en todos los pozos excepto en los de Actividad Total (TA por sus siglas en inglés) y en Bo, por último se agregaron 50 μ L de anticuerpo amarillo en todos los pozos exceptuando Bo, TA y NSB. Al terminar, la placa se cubrió con el sellador del kit y se incubó durante 2 horas a temperatura ambiente, con agitación constante a 500 rpm en una incubadora Stat Fax® 2200. Posterior a las 2 horas de incubación el contenido de la placa se descartó y se realizaron tres lavados, con 400 μ L de la solución de lavado, finalizados los lavados se verificó que no quedaran residuos, se colocó la placa boca abajo y se le golpeó levemente sobre una toalla de papel absorbente. A continuación, se agregaron: 5 μ L del conjugado azul en los pozos TA y 200 μ L del sustrato pNpp (p-

nitrofenil fosfato) en toda la placa. Nuevamente se incubó la placa a temperatura ambiente por una hora, esta vez sin agitación. Terminada la hora se agregó: 50 μ L de solución de detención (Stop) en la placa completa. Finalizado el paso anterior, las placas se colocaron en el lector de ELISA Stat Fax® 321 Plus, el cual fue programado con las longitudes correspondiente a la curva patrón (densidad óptica a 405 nm con una corrección entre 570 y 590 nm). Los valores de absorbancia obtenidos fueron transcritos al programa GraphPad Prisma que proporciona valores de los ejes de la curva, los picogramos (pg) de corticosterona (obtenidos del producto de los valores del eje X y la dilución a la que se realizaron los análisis) se transformaron a nanogramos (ng) para los análisis estadísticos. Se utilizaron 3 kits del mismo modelo para analizar los niveles de corticosterona. La variación intra-placa y la inter-placa fue de <1%.

Análisis estadísticos

En total las muestras usadas para los análisis de corticosterona fueron 59 en la primera captura ($n = 28$ hembras, 31 machos) y 59 en la segunda captura, diez días después ($n = 34$ hembras, 25 machos). Debido a que la captura y la manipulación pueden ser eventos estresores que incrementen los niveles de corticosterona, previo a los análisis se evaluó el posible efecto del tiempo de colecta de las muestras de sangre en campo sobre la estimación de los niveles de corticosterona (Romero et al. 2005, Newman et al. 2017). El tiempo de colecta de muestra, desde la captura hasta la obtención de la muestra de sangre en campo fue en promedio de 6.64 minutos (± 2.39 , $n = 59$ rango 2-12) en la captura inicial y de 6.59 minutos (± 2.67 , $n = 59$ rango= 2-12 min) en la segunda captura. Los estimados de corticosterona no se correlacionaron con el tiempo de colecta en la primera captura (Modelo Lineal General (GLM por sus siglas en inglés): tiempo de colecta $F_{1,55} = 0.01$, $p = 0.91$; sexo $F_{1,55} = 1.23$ $p = 0.27$, tiempo*sexo $F_{1,55} = 0.28$, $p = 0.59$), ni en la segunda captura (GLM: tiempo de captura $F_{1,55} = 0.04$, $p = 0.84$, sexo $F_{1,55} = 1.58$, $p = 0.21$, tiempo*sexo $F_{1,55} = 1.47$ $p = 0.22$). Por lo anterior, a pesar de que los tiempos de colecta de muestras en nuestro estudio fueron mayores al tiempo ideal sugerido de 3 minutos (Romero et al. 2005), debido a que no se detectó ninguna tendencia que sugiera que el tiempo de colecta influyó en los niveles de corticosterona estimados, consideramos que los estimados indican los niveles de corticosterona línea base de los individuos (e.g. Romero 2002). Sin embargo, los resultados deberán interpretarse de forma conservadora debido a que no podemos descartar que algunos individuos en nuestra muestra aumentaron los niveles de corticosterona línea base como respuesta a la captura. Para los análisis, los niveles de corticosterona fueron centrados (se restó a cada estimación individual la media de la muestra total; Ouyang et al. 2014).

Para evaluar si portar un GPS durante 10 días afectó a los individuos focales se compararon las aves en el grupo GPS y las aves en el grupo de referencia usando Modelos Generales Mixtos que incluyeron el grupo (referencia o GPS) y el sexo como factores, la edad de las crías como covariable y la identidad del nido como variable aleatoria. Las variables de respuesta analizadas fueron la conducta parental (tasa de alimentaciones y tiempo de permanencia en el nido), la pérdida en masa de los padres (diferencia entre peso final – peso inicial) y los niveles de corticosterona inicial y final

de los padres. Se usaron Modelos Generales Lineales para analizar la tasa de crecimiento de las crías (calculada como $(\text{el valor final} - \text{el valor inicial}) / \text{el valor inicial} * 100$). La tasa de alimentación (se calculó al dividir el total de las alimentaciones de cada padre entre el tiempo total que estuvo en el nido durante el tiempo de observación). Los modelos incluyeron como variables independientes: el grupo (GPS o referencia), el sexo del adulto, la edad de la cría y la interacción grupo * sexo. Además, para el análisis de la tasa de alimentación se incluyó como covariable la tasa de solicitudes de las crías (solicitudes totales dividido por el tiempo total que cada padre estuvo en el nido). Los modelos de las tasas de crecimiento de las crías incluyeron como variable independiente la edad de las crías.

Se utilizaron Modelos Lineales Generales Mixtos, para evaluar si los machos y las hembras difieren en sus hábitos de forrajeo. Las variables dependientes analizadas en diferentes modelos fueron los promedios de la duración (hr), la distancia (km), el rango (km), la velocidad (m/s), la profundidad (m), la distancia a la costa (km) y el azimut (i.e. la dirección del viaje del forrajeo) de los viajes de forrajeo. Los modelos incluyeron como variable independiente el sexo del padre y como variable aleatoria el nido.

Para los análisis donde se investigó el efecto de la corticosterona sobre el forrajeo las variables de los viajes de forrajeo se resumieron usando un Análisis de Componentes Principales. El análisis incluyó las variables promedio de los viajes de forrajeo durante los 10 días en que se registró el forrajeo de cada individuo (duración promedio de los viajes; distancia promedio recorrida por viaje; rango promedio; distancia promedio a la costa). Este análisis resultó en un solo componente principal, CP1 (78.51% de varianza explicada y eigenvalue = 3.14), con valores de carga de 0.878 para la duración, 0.962 para la distancia, 0.963 para el rango, y 0.719 para la distancia a la costa. De aquí en adelante, para simplificar, llamaremos a este CP1: CP Forrajeo, que será considerado como una estimación del esfuerzo de forrajeo. Para analizar la relación entre los niveles de corticosterona y el forrajeo se utilizaron Modelos Generales Mixtos, que incluyeron como variables dependientes: el CP Forrajeo y el Azimut promedio de cada individuo. Los modelos incluyeron como variable aleatoria la identidad de cada nido, y como efectos principales el sexo, la corticosterona centrada al inicio y al final del muestreo (Cort1 y Cort2, respectivamente), la fecha en que se iniciaron las observaciones para cada nido y las interacciones Sexo*Cort1 y Sexo*Cort2.

Para analizar la relación de la corticosterona con el cuidado parental y la tasa de crecimiento de las crías se realizaron Modelos Generales Mixtos. Las conductas parentales analizadas fueron: la tasa de alimentaciones de machos y hembras ponderada por la tasa de solicitudes a cada padre (residuales de la correlación entre tasa de alimentación y tasa de solicitudes a cada padre) y el tiempo total de estancia en el nido del macho y la hembra durante el periodo de observación. Para el crecimiento de las crías se analizó el incremento porcentual de masa, ulna y pico (ver cálculo de crecimiento arriba). Los modelos incluyeron como efectos principales el sexo de los padres, Cort 1 y Cort 2, la edad estimada de las crías y las interacciones Sexo*Cort1 y Sexo*Cort2 y como variable aleatoria la identidad del nido.

Para poner a prueba las predicciones de la hipótesis 2 se calculó un índice de similitud de corticosterona intrapareja, para lo cual primero se calcularon los valores de corticosterona centrados al promedio de todos los individuos en nuestro estudio,

posteriormente se sumaron los valores centrados de corticosterona de los miembros de la pareja siguiendo la metodología propuesta por Ouyang et al. (2014). El índice se calculó solo para el tiempo 2 debido a que los estimados de Cort de machos y hembras solo se relacionaron estadísticamente en ese tiempo (correlación de Pearson muestra inicial $r = 0.05$, $p = 0.83$; muestra final $r = 0.47$, $p = 0.04$). Así, valores altos del índice indican parejas con valores similares entre ellos y concentraciones de corticosterona relativamente más altos que parejas con valores más bajos. Para evaluar si la similitud en los niveles de corticosterona entre los miembros de la pareja se relaciona con cómo se dividen los padres el cuidado parental (calculado como la tasa de alimentaciones de la hembra entre la suma de la tasa de alimentaciones total de la pareja), la pérdida en peso de los padres (peso final - peso inicial; como un indicador del costo del cuidado parental) y con el crecimiento de las crías se usaron Modelos Lineales Generales. Las variables dependientes fueron: el porcentaje de alimentación de las hembras el porcentaje de tiempo en nido de las hembras (calculada como: el tiempo de estancia en el nido de la hembra entre la suma del tiempo de estancia de la pareja), y como variables independientes la edad de las crías y la similitud de corticosterona por pareja.

Para todos los modelos se evaluaron si las variables cumplían con los requisitos de los modelos para lo que se usaron pruebas de normalidad Kolmogorov-Smornov y gráficas cuantil-cuantil. Para la simplificación de modelos se usó un procedimiento de eliminación gradual de términos no significativos usando como criterio una $p < 0.05$ (Montreuil-Spencer et al. 2019). En todos los modelos se evaluó la presencia de valores influyentes utilizando la prueba de distancia de Cook, así como en cada uno de los análisis se realizó la prueba de heterocedasticidad. Los análisis se realizaron en el programa IBM SPSS Statistics Version 19 (IBM Corp. Released 2012).

Resultados

Efectos de portar un dispositivo GPS

Portar un GPS no tuvo efectos en el tiempo de permanencia en el nido o la tasa de alimentaciones de los padres (Tabla 1A). Sin embargo, independientemente de que portaran un GPS o no, las hembras alimentaron a una tasa mayor que la tasa de alimentación de los machos (tasa de alimentaciones 1.27 para hembras y 0.41 para machos, considerando a todos los individuos). Los adultos en el grupo de referencia y el grupo GPS no difirieron en la pérdida de peso durante los 10 días que se les dio seguimiento, y tampoco difirieron en los niveles de corticosterona inicial y final (Tabla 1A). Los incrementos en masa, ulna y pico de las crías de padres a los que se les colocó un GPS y las crías de padres sin GPS no difirieron; la tasa a la que crecieron las crías se relacionó con su edad (Tabla 1B). En resumen, los análisis sugieren que portar un GPS durante 10 días no tuvo efectos en las variables analizadas.

Tabla 1. Efecto de portar el dispositivo GPS durante 10 días en (A) la conducta parental (tiempo [h] en el nido y tasa de alimentaciones [alimentaciones/tiempo en el nido]), el cambio en masa y los niveles de corticosterona de machos y hembras al inicio y final del periodo de 10 días, y (B) el incremento en masa, pico y ulna de las crías. Se reportan los valores de *F* y entre paréntesis el valor de *p*. En negritas se muestran los resultados significativos del modelo simplificado ($p < 0.05$). Para fines informativos en la tabla se reportan los niveles de corticosterona en nanogramos, pero para el análisis se usaron los valores de corticosterona centralizados. Las diferencias en los tamaños de muestra para las diferentes variables se deben a datos que no se pudieron obtenerse en el campo o en el laboratorio (detalles en métodos).

		Modelos							
		Sin GPS		Con GPS		Sexo	Grupo	Edad cría	Grupo *Sexo
A)		Media ± d.e.	n	Media ± d.e.	n	<i>F</i>	<i>F</i>	<i>F</i>	<i>F</i>
Padres						(<i>p</i>)	(<i>p</i>)	(<i>p</i>)	(<i>p</i>)
Tiempo nido	M	5.65 ± 2.27	10	5.33 ± 1.64	31	1.82	0.74	0.64	0.00
	H	6.33 ± 2.08	10	6.00 ± 2.05	31	(0.18)	(0.39)	(0.42)	(0.98)
Tasa Alimentaciones ¹	M	0.14 ± 0.24	10	0.50 ± 0.60	31	16.21	0.12	0.00	0.66
	H	1.24 ± +0.90	10	1.08 ± 1.39	31	(<0.01)	(0.72)	(0.95)	(0.41)
Cambio en masa	M	-106.66 ± 116.61	9	-76.33 ± 90.76	30	1.52	0.31	0.55	0.44
	H	-50.00 ± 67.82	9	-57.93 ± 138.80	29	(0.22)	(0.57)	(0.46)	(0.50)
Cort inicial ²	M	1.66 ± 0.24	9	1.56 ± 0.33	25	0.67	0.13	0.04	0.55
	H	1.67 ± 0.29	8	1.71 ± 0.41	23	(0.41)	(0.71)	(0.83)	(0.46)
Cort final ²	M	2.17 ± 0.37	6	1.75 ± 0.33	22	1.34	2.41	0.01	2.71
	H	1.84 ± 0.37	10	1.81 ± 0.52	27	(0.25)	(0.17)	(0.89)	(0.10)
B) Crías									
Incremento ³ masa		41.77 ± 14.12	10	40.41 ± 18.21	32	-	0.16	6.51	0.07
							(0.68)	(0.01)	(0.78)
Incremento ³ de ulna		56.10 ± 30.21	10	44.06 ± 33.67	32	-	0.08	18.03	0.06
							(0.77)	(<0.01)	(0.79)
Incremento ³ pico		35.70 ± 17.87	10	26.35 ± 12.43	32	-	3.30	34.31	2.75
							(0.07)	(<0.01)	(0.10)

¹ El modelo para analizar la tasa de alimentaciones incluyó como covariable la tasa de solicitudes que se relacionó positivamente con la tasa de solicitudes ($F_{1,78} = 112.54, p < 0.001$).

² Los niveles de corticosterona (ng) se transformaron a escala log antes de analizarse para obtener una distribución normal.

³ Los nidos focales incluyeron un nido con dos crías por lo que el número de crías en el estudio es 32.

Diferencias en los hábitos de forrajeo de machos y hembras

Se analizaron un total de 736 viajes de forrajeo, de los cuales 264 fueron de 18 machos y 472 de 27 hembras. No detectamos diferencias en los parámetros de forrajeo que podrían indicar el esfuerzo de forrajeo, tales como distancia y tiempo viajado o profundidad del mar en los sitios de forrajeo de machos y hembras (Tabla 2). Sin embargo, se encontró una marcada segregación por sexos en la dirección de los viajes de forrajeo. En promedio, el azimut de las hembras fue de $-47.43 (\pm 19.94)$ grados, mientras que el azimut de los machos fue de $-31.01 (\pm 28.58)$ grados, lo que indica que las hembras realizaron viajes de forrajeo con dirección más oceánicos en comparación a los machos durante el periodo de crianza (Tabla 2). En promedio, los viajes de forrajeo del bobo café de la Isla San Jorge tuvieron una duración de $2.31 (\pm 0.46)$ horas, recorrieron una distancia de $66.85 (\pm 12.46)$ km, forrajearon a una distancia de su nido de $17.30 (\pm 3.41)$ km, y de la costa de $9.24 (\pm 1.28)$ km, moviéndose a una velocidad de $8.27 (\pm 0.80)$ m/s y forrajeando en aguas con una profundidad $-29.00 (\pm 4.40)$ m.

La conducta de forrajeo de los machos y las hembras varió a través de la temporada de crianza. La duración de los viajes y la distancia viajada en machos y hembras aumentaron conforme la temporada avanzó (análisis del CP de forrajeo: fecha $F_{1,41} = 4.11$, $P = 0.04$, sexo $F_{1,41} = 0.88$, $P = 0.35$, fecha*sexo $F_{1,41} = 0.26$, $P = 0.60$; figura 1A). En cuanto a la dirección de los viajes de forrajeo (azimut), los machos cambiaron la dirección de sus viajes de forrajeo de sitios más cercanos a la costa a sitios más lejanos a la costa al avanzar la temporada, mientras que para las hembras no se encontró relación entre la variación del azimut y la fecha (fecha $F_{1,42} = 8.18$, $P = 0.007$, sexo $F_{1,42} = 13.32$, $P = 0.001$, fecha*sexo $F_{1,42} = 7.26$, $P = 0.01$; figure 1B).

Tabla 2. Análisis de las diferencias en el forrajeo de machos (n = 18) y hembras (n = 27) durante la crianza en Isla San Jorge, Sonora. Se reportan la media \pm desviación estándar por sexo, los valores de *F* y *p*. En negritas se muestran los resultados significativos ($p < 0.05$).

	Macho	Hembra	<i>F</i>	<i>p</i>
Duración (h)	2.30 \pm 0.48	2.31 \pm 0.46	0.01	0.90
Distancia recorrida (km)	65.23 \pm 11.03	67.93 \pm 13.42	0.50	0.48
Distancia al nido (km)	16.62 \pm 2.98	17.75 \pm 3.66	1.17	0.28
Velocidad (m/s)	8.13 \pm 0.52	8.36 \pm 0.95	0.87	0.35
Profundidad (m)	-28.16 \pm 4.80	-29.56 \pm 4.12	1.09	0.30
Distancia a la costa (km)	8.92 \pm 1.15	9.46 \pm 1.34	1.99	0.16
Azimut	-31.01 \pm 28.58	-47.43 \pm 19.94	5.16	0.02

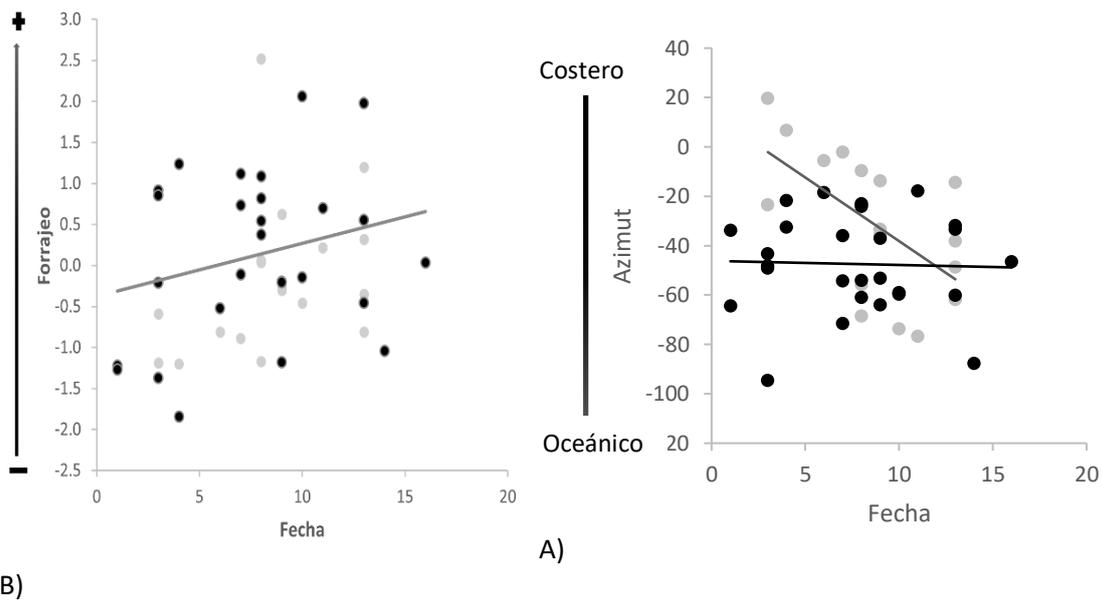


Figura 1. A) Variación del esfuerzo de forrajeo (CP forrajeo) con los días de muestreo a fecha de muestreo. **B)** Variación en la dirección de los viajes de forrajeo (Azimut: valores más negativos indican viajes más oceánicos) por sexos a través del tiempo. Fecha 0 = 18 de diciembre de 2018. Hembras círculos y línea negros, machos círculos y línea grises machos.

Diferencias en la conducta parental de machos y hembras

En promedio, las hembras alimentaron a las crías a una tasa por hora 53% mayor que los machos (GLM mixto: sexo del padre $F_{1,62} = 4.62$, $P = 0.03$). Las diferencias en la tasa de alimentaciones de machos y hembras se mantuvieron aun cuando se consideró en el análisis la tasa de solicitudes de las crías a cada padre (GLM mixto: sexo del padre $F_{1,60} = 1.25$, $P = 0.26$, tasa de solicitudes $F_{1,60} = 103.96$, $P < 0.001$, sexo*tasa de solicitudes $F_{1,60} = 19.87$, $P < 0.001$; figura 2); la edad de las crías no afectó la tasa de alimentaciones de los padres (GLM mixto: sexo $F_{1,60} = 0.18$ $P = 0.66$, edad crías $F_{1,60} = 0.22$, $P = 0.63$, edad crías*sexo del padre $F_{1,61} = 0.00$, $P = 0.99$). Las crías solicitaron alimento a una frecuencia por hora en promedio de 7.05 (± 6.40) a la madre y 6.76 (± 5.11) al padre, pero las diferencias no fueron significativas ($F_{1,62} = 0.04$, $P = 0.83$).

El tiempo que las hembras y los machos pasaron en el nido no difirió ni se relacionó con la edad de las crías (GLM mixto: sexo de los padres $F_{1,60} = 0.48$, $P = 0.48$, edad de las crías $F_{1,60} = 2.83$, $P = 0.09$, sexo de los padres*edad $F_{1,60} = 0.16$, $P = 0.68$).

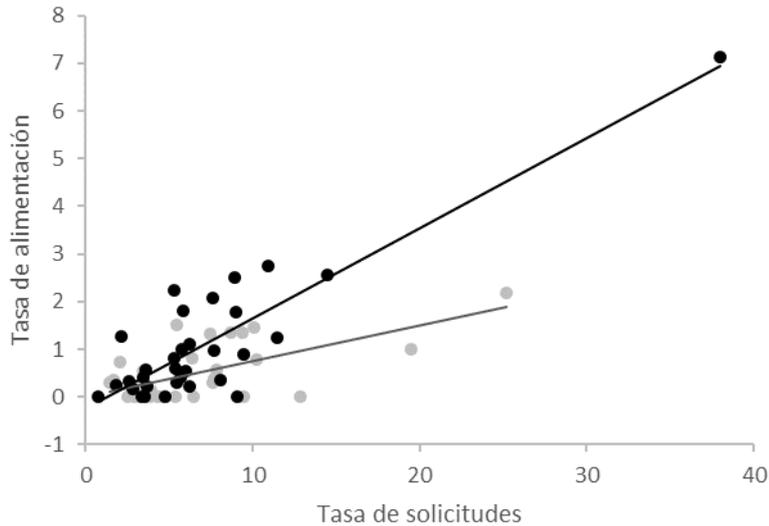


Figura 2. Tasa de alimentación de machos y hembras en función de la tasa de solicitud de las crías a cada uno de los padres. Machos círculos grises, hembras círculos negros. La interacción sigue siendo significativa aún sin el punto extremo (sexo*tasa de solicitudes $F_{1,59}=5.75$, $P=0.02$).

Corticosterona de machos y hembras

Los niveles de corticosterona de machos y hembras al inicio (corticosterona centrada: hembras 17.42 ± 52.71 , machos -4.86 ± 66.29 ; $F_{1,46} = 1.29$, $P = 0.21$) y al final del periodo de observación no difirieron (hembras 57.74 ± 108.07 , machos 19.27 ± 67.70 , $F_{1,47} = 2.10$, $P = 0.15$).

El cambio de corticosterona durante los diez días que los individuos portaron GPS no se vio afectado por la condición del individuo (GML Mixto: sexo $F_{1,31} = 2.37$ $P = 0.58$, pérdida de masa $F_{1,31} = 0.43$, $P = 0.51$, Sexo*Cambio de masa $F_{1,31} = 0.44$, $P = 0.50$). Tampoco se encontró relación entre el cambio en corticosterona del macho y la hembra de la misma pareja (GML Mixto $F_{1,12} = 0.25$, $P = 0.62$).

Corticosterona y forrajeo

El esfuerzo de forrajeo (CP forrajeo) se relacionó con los niveles de corticosterona final, pero de forma diferente para machos y hembras (Tabla 3). Los machos con niveles más altos de corticosterona con respecto a los otros machos en la muestra realizaron un mayor esfuerzo de forrajeo, en cambio las hembras con niveles relativamente altos de corticosterona tendieron a tener un menor esfuerzo de forrajeo (figura 3). Los niveles de corticosterona inicial no se relacionaron con los parámetros de forrajeo analizados (Tabla 3).

La dirección de los viajes de forrajeo (azimut) difirió entre machos y hembras (Tabla 3). Sin embargo, la dirección de los viajes de forrajeo no se relacionó con la corticosterona inicial ni con la corticosterona final (Tabla 3).

Tabla 3. Corticosterona (cort) y forrajeo. Se analizaron como variables de respuesta el Componente Principal de forrajeo (CP1 de un análisis de Componentes Principales que incluye la duración, la distancia, el rango, la distancia a la costa de los viajes de forrajeo) y el Azimut (n = 18 machos y 27 hembras). Para el análisis se usaron modelos mixtos que incluyeron el sexo del adulto, los niveles de corticosterona inicial (cort 1) y final (cort 2), la fecha y como variable aleatoria el número de nido. Se muestra en negritas el modelo final después de simplificar el modelo. Para los análisis los niveles de corticosterona se centralizaron (ver métodos).

	CP Forrajeo		Azimut	
	<i>F</i>	<i>P</i>	<i>F</i>	<i>P</i>
Sexo	1.03	0.31	6.34	0.01
Cort 1	0.49	0.48	0.04	0.83
Cort 2	4.91	0.03	0.68	0.41
Fecha	3.14	0.08	3.04	0.08
Cort 1*sexo	0.17	0.67	0.06	0.80
Cort 2*sexo	8.40	0.007	2.21	0.15

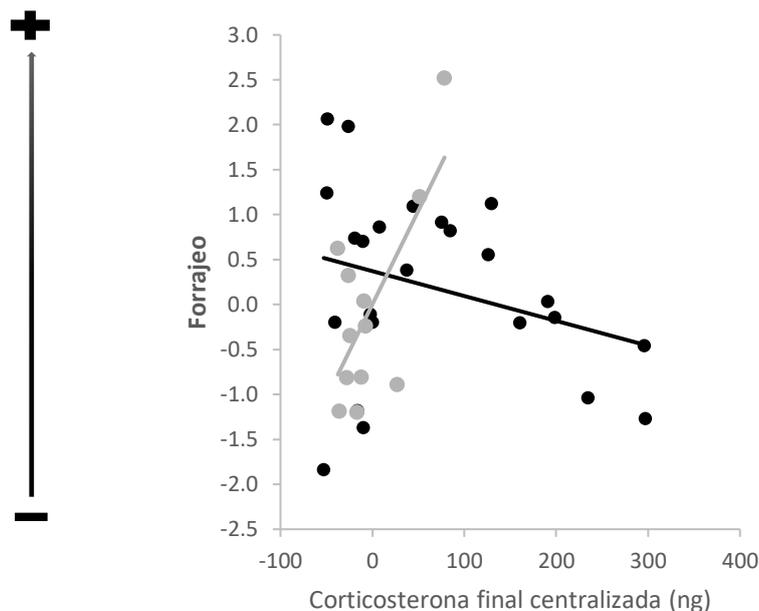


Figura 3. Corticosterona final (centralizada) y su relación con el esfuerzo de forrajeo por sexos. Machos círculos grises, hembras círculos negros.

Corticosterona, cuidado parental y tasa de crecimiento de las crías

Cuidado parental

Los niveles iniciales de corticosterona de los padres se relacionaron positivamente con la tasa de alimentación (Tabla 4, figura 4), lo cual sugiere que los individuos que tuvieron mayor nivel de corticosterona al inicio del muestreo fueron los que alimentaron más a sus crías. A pesar de que el punto extremo no es un dato influyente (Cook = 0.10), al eliminarlo del modelo el efecto de la corticosterona sobre la tasa de alimentaciones no alcanza la significancia ($F_{1,44} = 2.92$ $P = 0.09$).

El tiempo que los padres pasaron en el nido no se relacionó con los niveles de corticosterona inicial y final, incluso considerando la edad de las crías (Tabla 4).

Tabla 4. Corticosterona y cuidado parental. Se analizaron como variables de respuesta la tasa de alimentaciones (residuales de la tasa de alimentaciones y la tasa de solicitudes) y el tiempo que los padres pasan en el nido. Para el análisis se usaron modelos mixtos que incluyeron: el sexo de los padres, los niveles de corticosterona inicial (cort 1) y final (cort 2), la edad de las crías y como variable aleatoria el número de nido. En negritas se muestran los términos del modelo final. Para los análisis los niveles de cort se centralizaron (ver métodos). Tamaño de muestra de los modelos finales 25 machos y 23 hembras.

	Alimentaciones		Tiempo en nido	
	<i>F</i>	<i>P</i>	<i>F</i>	<i>P</i>
Sexo	4.48	0.04	0.25	0.61
Cort 1	4.73	0.01	0.79	0.37
Cort 2	0.73	0.39	0.28	0.59
Edad de crías	0.44	0.50	0.12	0.72
Cort 1*sexo	0.51	0.48	0.86	0.35
Cort 2*sexo	0.96	0.33	0.00	0.98

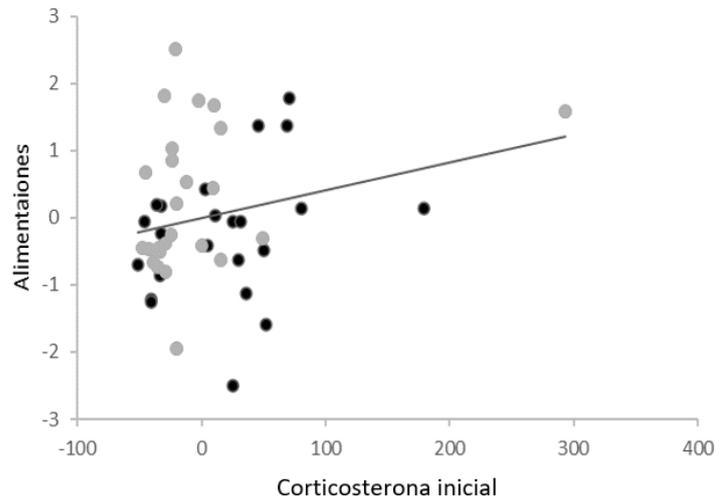


Figura 4. Alimentaciones (residuales de la tasa de alimentaciones y tasa de solicitudes) y la corticosterona de los padres al inicio del estudio. Machos en círculos grises y hembras en círculos negros. Si el análisis se realiza sin el punto más externo, el efecto deja de ser significativo ($F_{1,44} = 2.92$, $P = 0.09$, $\beta = 0.00 \pm 0.00$).

Crecimiento de crías

El incremento en masa de las crías se relacionó positivamente con la corticosterona final de los padres (Tabla 5, figura 5). Además, el incremento del pico de las crías se relacionó positivamente con la corticosterona final de los machos, pero la variación en los niveles de corticosterona de las hembras no se relacionó con el crecimiento en pico de las crías (Tabla 5, figura 6). No se encontró ninguna relación entre los niveles de corticosterona de los padres y el incremento en ulna de las crías (Tabla 5).

Tabla 5. Corticosterona y crecimiento de crías. Los análisis se realizaron usando Modelos Generales Mixtos que incluyeron los niveles iniciales y finales de corticosterona centralizada (cort 1 y cort 2 respectivamente) el sexo de los padres, la edad de las crías y el nido como factor aleatorio. En la tabla se muestran los estadísticos de cada término en el modelo antes de ser eliminado y en negritas los términos del modelo final después de eliminar las interacciones no significativas. El tamaño de muestra para el análisis de incremento en masa son 22 machos y 25 hembras, para el incremento en ulna son 25 machos y 23 hembras, para el incremento en pico son 22 machos y 27 hembras.

	Incremento en masa		Incremento en ulna		Incremento en pico	
	<i>F</i>	<i>P</i>	<i>F</i>	<i>P</i>	<i>F</i>	<i>P</i>
Sexo	0.09	0.75	0.00	0.94	0.00	0.99
Cort 1	3.33	0.07	1.08	0.30	2.70	0.11
Cort 2	7.03	0.01	1.67	0.20	3.75	0.06
Edad de la cría	12.77	0.001	25.64	< 0.001	24.74	0.001
Sexo* Cort 1	0.63	0.43	0.54	0.46	1.72	0.19
Sexo *Cort 2	0.61	0.43	0.93	0.34	4.52	0.04

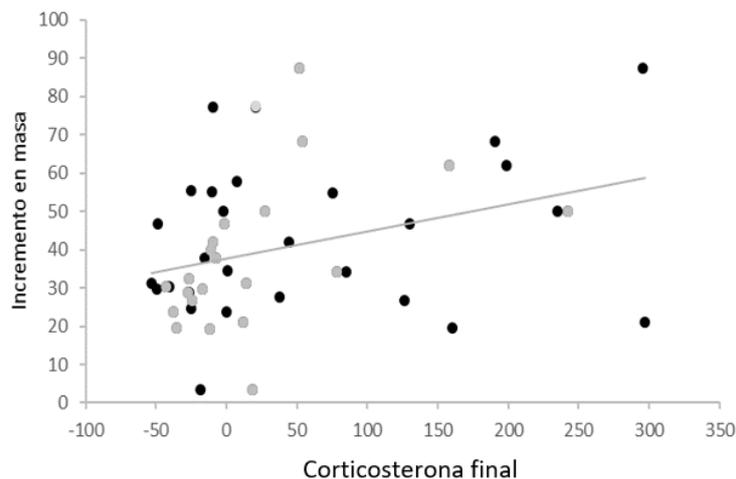


Figura 5. Efecto de los niveles de corticosterona final de los padres sobre el incremento en masa de las crías. Machos en círculos grises y hembras en círculos negros.

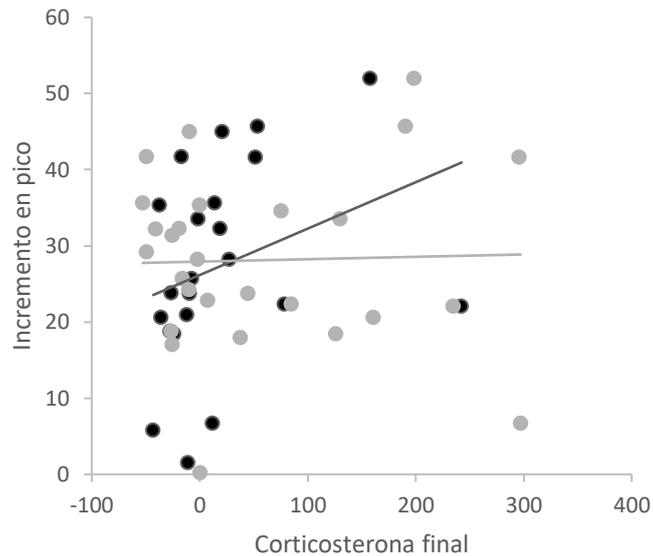


Figura 6. Efecto de los niveles de corticosterona de los padres al final del estudio sobre el incremento en la longitud del pico (mm). Machos en círculos grises y hembras en círculos negros.

Similitud en los niveles de corticosterona de las parejas, forrajeo, cuidado parental y tasa de crecimiento

La similitud en los niveles de corticosterona de las parejas al final del muestreo no se relacionó con su esfuerzo de forrajeo, la proporción de eventos de alimentación que proveen las hembras ni con la proporción de tiempo que pasa la hembra en el nido, aunque en el caso de las alimentaciones de las hembras parece haber una tendencia positiva no significativa con la similitud en los niveles de corticosterona de la pareja (Tabla 6).

No se encontró relación entre la similitud en los niveles de corticosterona de las parejas y la pérdida de peso de machos o hembras durante el periodo de diez días en que se realizaron los registros de forrajeo y conducta parental (Tabla 6).

La similitud intrapareja en los niveles de corticosterona final se relacionó con el incremento en masa de las crías (Tabla 6). Las crías que tuvieron un mayor incremento en masa durante el periodo de muestreo fueron aquellas en que ambos padres tuvieron niveles altos de corticosterona, y las crías que tuvieron un menor incremento en masa, fueron aquellas cuyos padres tuvieron niveles bajos de corticosterona (figura 7). No hubo una relación significativa entre la similitud intra-pareja en corticosterona y el incremento en ulna y pico de las crías (Tabla 6).

Tabla 6. Índice de similitud en los niveles de corticosterona de los padres y la relación con la proporción de cuidado parental (alimentaciones y tiempo en el nido) que provee la hembra, la pérdida de peso de machos y hembras y el crecimiento de las crías. Se realizaron Modelos Generales Lineales donde las variables independientes fueron la similitud intrapareja en corticosterona y la edad de las crías. En negritas se muestran los términos del modelo final después de eliminar los términos no significativos.

Variable de respuesta	n	Similitud de corticosterona en pareja		Edad de crías	
		F	p	F	p
PC forrajeo machos	12	4.42	0.06	0.08	0.77
PC forrajeo hembras	20	1.85	0.19	0.10	0.75
Prop. de alimentación de hembras	16	3.45	0.08	0.85	0.37
Prop. de tiempo en nido de hembras	18	0.51	0.48	1.02	0.32
Cambio en peso de machos	17	0.00	0.98	0.12	0.72
Cambio en peso de hembras	14	1.33	0.27	0.65	0.43
Incremento de masa en crías	18	7.13	0.01	8.52	0.01
Incremento de ulna en crías	18	0.14	0.70	9.52	0.00
Incremento de pico en crías	18	0.23	0.63	20.74	0.00

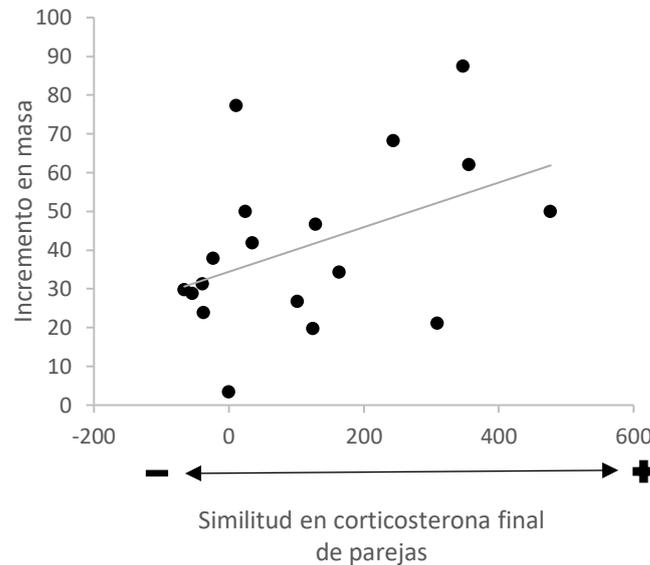


Figura 7. Efecto de la similitud intrapareja en los niveles de corticosterona final en el incremento en masa de las crías.

Discusión

El bobo café presenta un marcado dimorfismo sexual en tamaño y un prolongado cuidado biparental. Debido a que la corticosterona es una hormona clave en la regulación de los balances energéticos, en este estudio investigamos el papel que podría tener para explicar las diferencias entre individuos en su desempeño en el forrajeo y el cuidado parental. Los objetivos generales de este estudio fueron (1) evaluar las diferencias sexuales en el forrajeo durante la crianza y el cuidado parental, (2) evaluar si los niveles de corticosterona de los padres se relacionan con el esfuerzo de forrajeo y el esfuerzo parental poniendo a prueba predicciones de la hipótesis de la corticosterona adaptativa y (3) evaluar si la similitud en los niveles de corticosterona de las parejas se relaciona con el forrajeo, cuidado parental y el crecimiento de las crías. Los resultados se discutirán alrededor de estos 3 objetivos generales.

Diferencias sexuales en forrajeo, cuidado parental y corticosterona

Forrajeo

En los Sulidos, las hembras son en promedio más grandes y pesadas que los machos por lo que se ha sugerido que este dimorfismo sexual en tamaño podría resultar en segregación sexual y diferencias en el esfuerzo de forrajeo (Nelson 1978, Weimerskirch et al. 2009, Miller et al. 2017). En el presente estudio encontramos segregación sexual espacial durante el forrajeo, donde las hembras tendieron a realizar viajes de forrajeo a zonas más oceánicas, mientras que los machos realizaron viajes de forrajeo más

costeros. Sin embargo, contrario a lo esperado con base en el dimorfismo sexual en tamaño, no encontramos diferencias entre machos y hembras en los parámetros que consideramos como esfuerzo de forrajeo (duración, distancia, rango, y distancia a la costa de los viajes de forrajeo). Estudios previos en el bobo café y tres especies hermanas, el bobo de patas azules, el bobo de patas rojas y el bobo enmascarado, han reportado resultados mixtos con relación a las diferencias en el forrajeo entre machos y hembras; reportándose no diferencias sexuales en el esfuerzo de forrajeo (Castillo-Guerrero et al. 2016, Lerma et al. 2020, Lewis et al. 2005, López-Márquez 2019), que las hembras realizan viajes más largos y lejos de la colonia que los machos (Lewis et al. 2005, Weimerskirch et al. 2009), o que los machos realizaron viajes más largos en comparación a las hembras (Weimerskirch et al. 2009). Nuestros resultados en conjunto con resultados publicados sugieren que el bobo café es capaz de ajustar su esfuerzo de forrajeo en función de su propia condición y las variaciones entre colonias en la distribución espaciotemporal de los recursos alimenticios (Castillo-Guerrero et al. 2016; Miller et al. 2017).

Por otro lado, al avanzar la temporada machos y hembras aumentaron el esfuerzo de forrajeo y solo los machos tendieron a cambiar la dirección de sus viajes, de más costeros a más oceánicos. En aves marinas, la segregación sexual se ha reportado en varias especies y se ha sugerido que podría ser una forma de disminuir la competencia por recursos entre machos y hembras (Phillips et al. 2011). En especies con dimorfismo sexual, como es el caso del bobo café, se ha sugerido que los individuos del sexo de mayor tamaño forrajean en áreas más cercanas a la colonia forzando por exclusión competitiva a los individuos de menor tamaño a realizar viajes más lejanos, o alternativamente, que por su menor tamaño los individuos del sexo más pequeño podrían ser más eficientes en el vuelo y forrajear en zonas más lejanas y más productivas (Lewis et al. 2005; Lluch et al. 2007; Escalante et al. 2013). Adicionalmente se ha propuesto que la segregación sexual podría estar relacionada a diferencias en los requerimientos nutricionales o diferencias fisiológicas entre machos y hembras que los llevan a forrajear en áreas diferentes (Weimerskirch et al. 2009). Por ejemplo, en el bobo de patas azules, las hembras, que son el sexo de mayor tamaño, bucean más profundo y obtienen más presas, sobre todo en parejas con nidadas de dos crías (Castillo-Guerrero & Mellink 2011, Castillo-Guerrero 2016). Si en el bobo café las hembras también pueden forrajear a mayores profundidades que los machos, es posible que la mejor estrategia de forrajeo para las hembras sea mantenerse en zonas de forrajeo más ricas en recursos aunque más alejadas de la costa, mientras que la estrategia de forrajeo de los machos sea forrajear en zonas más costeras y al avanzar la temporada reproductiva, y presumiblemente disminuir la abundancia de recursos en estas zonas, cambiar de sitio de forrajeo (Smiley et al. 2016).

Cuidado parental

Encontramos diferencias sexuales en la tasa de alimentación, siendo las hembras las que alimentan a las crías a una mayor tasa que los machos. Estas diferencias sexuales en la inversión parental parecen también ser sensibles a variaciones en la disponibilidad de alimento ya que la tasa de alimentaciones a las crías en Islas Marietas no difirió entre machos y hembras en el año 2011, pero en la misma colonia se

encontró que las hembras alimentaron con mayor frecuencia que los machos en el año 2016 (Montoya y Torres 2015; López-Márquez 2019). En nuestro estudio estas diferencias podrían ser resultado de que las hembras por viaje de forrajeo podrían guardar una mayor cantidad de pescado en sus gulares para alimentar a las crías, y/o fisiológicamente tener un mayor margen para ajustar su inversión en la crianza que los machos (Guerra y Drummond 1995; Alonso-Álvarez y Velando 2003). Adicionalmente, el hecho de que las hembras forrajearon en zonas más oceánicas a lo largo de nuestro estudio, mientras que los machos tendieron a forrajear en zonas más costeras y solo al avanzar la temporada reproductiva cambiaron sus sitios de forrajeo a zonas más oceánicas, podría implicar que las hembras son más propensas a forrajear en zonas más productivas y así proveer a las crías de más alimento.

La corticosterona adaptativa

La hipótesis de la corticosterona adaptativa, la cual propone que debido a que la corticosterona tiene una función central en la regulación metabólica, se espera una relación positiva entre los niveles de corticosterona en plasma y el forrajeo y cuidado parental (Bonnier et al. 2009a, 2009b, Crossin et al. 2012). Los resultados encontrados apoyan parcialmente dicha hipótesis ya que los niveles de corticosterona al inicio del estudio mostraron una tendencia positiva (pero no significativa al eliminar un punto extremo) con la tasa de alimentación de los padres, mientras que la corticosterona al final del muestreo se relacionó positivamente con el esfuerzo de forrajeo de los machos (pero no con el de las hembras) y el crecimiento de las crías (masa y pico).

Durante el periodo de crianza, los niveles de corticosterona iniciales y finales no se relacionaron con el azimut (es decir con la dirección de los viajes del forrajeo), pero los niveles de corticosterona al final del muestreo se relacionaron con el esfuerzo de forrajeo de los machos y no con el esfuerzo de las hembras. Los machos que realizaron un mayor esfuerzo de forrajeo tuvieron también niveles de corticosterona más altos al final del periodo de estudio, mientras que el esfuerzo de forrajeo de las hembras no se relacionó con sus niveles de corticosterona. La corticosterona está implicada en diversos mecanismos endocrinos que median los balances energéticos de los individuos. En especies de aves marinas se ha registrado que niveles altos de corticosterona se relacionan positivamente con viajes de forrajeo de mayor rango y mayor distancia (McEwen & Wingfield 2003; Angelier et al. 2007), y consecuentemente un mayor crecimiento de las crías (Crossin et al. 2012). El hecho de que en el bobo café encontramos esta relación positiva entre corticosterona y esfuerzo de forrajeo en los machos y no en las hembras es interesante porque en nuestro estudio, machos y hembras mostraron una segregación espacial durante el forrajeo, solo los machos tendieron a cambiar los sitios de forrajeo al avanzar la temporada, pero machos y hembras no difirieron en el esfuerzo de forrajeo. Debido a lo anterior las diferencias sexuales en la relación entre corticosterona y esfuerzo de forrajeo no resultan de diferencias absolutas por ejemplo en distancia recorrida o duración de los viajes de forrajeo, pero si podrían resultar de diferencias en las consecuencias fisiológicas de un mismo esfuerzo de forrajeo para machos y hembras o de diferencias asociadas a la segregación espacial.

En el bobo café los machos son 38% más chicos que las hembras, lo que podría implicar que el costo fisiológico de forrajeo sea mayor para ellos que para las hembras. El mayor tamaño de las hembras podría permitirles tener mayores reservas energéticas que ayudan a tener una mejor regulación de los cambios fisiológicos en comparación a los machos (Angelier et al. 2008; Miller et al. 2017). Además, las variaciones fisiológicas se pueden dar debido a los requerimientos nutrimentales de cada sexo; por ejemplo, se ha registrado que las hembras de bobo de patas azules tienen un mayor consumo de presas con alto contenido energético y de lípidos (González-Medina et al. 2018). Por lo que podría ser, que las diferencias sexuales en talla y en los patrones de forrajeo a lo largo de la temporada podrían estar asociados al incremento en los niveles de corticosterona al aumentar el esfuerzo de forrajeo de los machos (Lewis et al. 2005; Castillo-Guerrero et al. 2016). Estos resultados son interesantes porque si el costo del forrajeo difiere para machos y hembras los óptimos de inversión parental para cada sexo podrían diferir, influyendo posiblemente en la aportación de alimento que machos y hembras hacen a sus crías.

Encontramos que la corticosterona inicial mostró una tendencia positiva con la tasa de alimentación de los padres, mientras que la corticosterona final se relacionó positivamente con el incremento en masa y pico de las crías. El incremento en la ulna de las crías y el tiempo que los padres pasaron en el nido no se relacionó con los niveles de corticosterona de los padres. Las relaciones positivas entre la tasa de alimentaciones (en este caso solo marginal) y algunas variables de crecimiento de las crías con la corticosterona apoyan una de las premisas centrales de la hipótesis de la corticosterona adaptativa, es decir, que los retos reproductivos a los que se enfrentan los individuos promueven la reasignación de recursos para la reproducción (Bonier et al. 2009a). En apoyo a lo anterior, nuestros resultados sugieren una relación positiva entre los niveles de corticosterona y una mayor inversión parental, es decir una reasignación de más recursos para la reproducción mediada por la corticosterona. La relación positiva entre corticosterona y esfuerzo parental podría resultar del amplio papel que tiene la corticosterona en la regulación de la energía, particularmente durante la crianza (Romero 2002; Bókony et al. 2009; Bonier et al. 2011). La capacidad para incrementar los niveles de corticosterona durante la crianza parece estar asociada a la condición de los individuos (Bonier et al. 2011), y tiene efectos positivos en el éxito reproductivo (Akçay et al. 2016). Sin embargo, en el presente estudio los cambios en masa de los padres durante el periodo de observación no se relacionaron con los niveles de corticosterona de los padres.

Similitud en niveles hormonales y su relación con el forrajeo, cuidado parental y crecimiento de las crías

Se encontró una relación positiva entre la similitud en los niveles de corticosterona de la pareja y el incremento de masa de las crías, pero no se encontró relación con el incremento en ulna y pico. La similitud en los niveles de corticosterona no se relacionó con el esfuerzo de forrajeo de machos y hembras, ni con una división más equitativa del esfuerzo parental entre los miembros de la pareja. Adicionalmente, se ha propuesto que los individuos en mejor condición son los que pueden incrementar sus niveles de corticosterona y así movilizar más recursos a la reproducción (Bonier 2011), por lo cual evaluamos si las parejas que perdieron menos peso, y que posiblemente

sean las de mejor condición, son también aquellas que tuvieron niveles de corticosterona más altos y parecidos. Sin embargo, no encontramos evidencia en apoyo a esta última predicción: no se encontró una relación entre la similitud en los niveles de corticosterona y la pérdida de peso de los miembros de la pareja.

La asociación positiva entre la similitud en los niveles de corticosterona intrapareja y el aumento en masa de las crías, además de apoyar la hipótesis de la corticosterona adaptativa, sugiere que diferencias entre las parejas en los patrones de inversión parental, asociadas a estas diferencias en aspectos fisiológicos como los niveles de corticosterona, podrían influir en el crecimiento, fenotipo y supervivencia de las crías. Una mayor similitud en los niveles de corticosterona intrapareja podría resultar del efecto combinado de diferentes factores como el hecho de que los miembros de una pareja cuidan al mismo número de crías durante las mismas condiciones de disponibilidad de recursos, que provoca que las parejas tengan una sincronía en sus niveles hormonales (Ouyang et al. 2014). Por otro lado, niveles similares de corticosterona podrían resultar de apareamiento concordante en base a la condición de los individuos y una división del cuidado parental más simétrica, con posibles efectos positivos para la adecuación de los individuos (Ouyang et al. 2014; González-Medina et al. 2020; Guillén-Parra et al. en rev). La similitud a nivel endocrino se ha visto que aumenta a través de los años, en parejas que permanecen juntas, lo cual es posible en especies con un sistema monógamo social, un cuidado parental prolongado, y monogamia serial, como es el caso del bobo café (Nelson 1978; Ouyang et al. 2014; Guillén-Parra et al. en rev). Sería interesante en estudios futuros evaluar los efectos de la similitud intrapareja en los niveles de corticosterona en parejas que mantienen los lazos de pareja entre años y los que cambian de pareja y comparar los efectos en éxito reproductivo de estos dos patrones de apareamiento.

Contrario a lo esperado, la similitud intrapareja en los niveles de corticosterona no se relacionó con una división más equitativa del esfuerzo parental entre los miembros de la pareja. En promedio machos y hembras no difieren en los niveles de corticosterona, el índice de esfuerzo de forrajeo, o la relación entre la corticosterona centrada y la tasa de alimentaciones. Sin embargo, las hembras alimentaron a las crías a una tasa 50% mayor que los machos, lo que sugiere que independientemente de la similitud en los niveles de corticosterona de la pareja, la conducta parental resulta de estrategias de inversión que podrían incluir interacciones más complejas entre la fisiología y la historia de vida de machos y hembras (Velando & Alonso-Álvarez 2003).

En este estudio pusimos a prueba predicciones de la hipótesis de la Corticosterona Adaptativa (Bonier et al. 2009), y la Similitud Hormonal intrapareja (Ouyang et al. 2014), una idea que agrega un componente más que podría ser importante para el éxito reproductivo de las parejas, debido a que esta hipótesis sugiere que además de tener niveles altos de corticosterona, podría haber un beneficio en la coordinación en el cuidado parental, que podría estar asociada a niveles similares de corticosterona intrapareja. Sin embargo, en la actualidad hay una amplia discusión que considera la variedad de respuestas e interacciones que podría tener la corticosterona con el cuidado parental y/o forrajeo. En los últimos años se han propuesto nuevas hipótesis para tratar de incorporar otras variables asociadas a la función de la corticosterona (Hipótesis de la Cort-Fitness, Bonier et al. 2009a; Hipótesis Dependiente de contexto,

Bonier et al. 2011; Hipótesis del valor de la nidada, Bókony et al. 2009; Hipótesis Cort-Tadre-off, Béziers et al. 2020; Hipótesis de Selección en marcha, Bonier et al. 2020, Hipótesis del Fenotipo endocrino óptimo, Bonier et al. 2020). En especies de larga vida, como el bobo café, existe una gran plasticidad en el cuidado parental y la conducta de forrajeo (Castillo-Guerrero et al. 2016; Miller et al. 2017). Por lo que es de esperarse que la función de la corticosterona mediando procesos fisiológicos que influyan en el metabolismo, el forrajeo y el cuidado parental varíe en función del valor reproductivo del evento y las condiciones ecológicas (Hipótesis Dependiente de Contexto, Bonier et al. 2011). Estudios futuros en el bobo café podrían evaluar predicciones de esta hipótesis.

Conclusiones

1. Los dispositivos GPS no generaron ningún efecto en los individuos (adultos y polluelos), ni en ninguna de las conductas medidas en este estudio.
2. Los machos y las hembras no difirieron en el esfuerzo de forrajeo, sin embargo, encontramos que machos y hembras forrajean en sitios diferentes es decir hay una marcada segregación sexual durante el forrajeo. En las hembras se observó un azimut más negativo que el de los machos, lo que indica que los viajes de las hembras fueron más oceánicos que los viajes realizados por los machos.
3. Los machos y las hembras aumentaron la duración y la distancia de sus viajes conforme avanzó la temporada reproductiva. En los machos se encontró que cambiaron la dirección de sus viajes al avanzar la temporada, lo cual no se observó en las hembras.
4. Los machos y las hembras mostraron diferencias en la alimentación a las crías: las hembras alimentaron a una tasa más alta que los machos. Los machos y las hembras no mostraron diferencias en el tiempo que permanecieron en el nido.
5. Los niveles de corticosterona de machos y hembras no difirieron en la primera ni en la segunda muestra.
6. El esfuerzo de forrajeo y los niveles de corticosterona se relacionaron positivamente en los machos y negativamente en las hembras. No se encontró relación entre la dirección de los viajes de forrajeo (azimut) y los niveles hormonales.
7. Los niveles de corticosterona se relacionaron positivamente con la tasa de alimentación y con el incremento en masa. Solo la corticosterona de los machos (y no la de las hembras) se relacionó con el incremento del pico de las crías. Los niveles de corticosterona de ambos padres no se relacionaron con el tiempo que pasan en el nido, ni con el crecimiento de la ulna de las crías.
8. La similitud en los niveles de corticosterona de la pareja no se relacionó con el cuidado parental; aunque se observó una tendencia positiva no significativa entre la similitud intra-pareja en corticosterona y la tasa de alimentación de la hembra. Notablemente, las crías con padres con

valores de similitud en corticosterona más altos (i.e. valores de corticosterona más similares y también más altos) tuvieron un mayor aumento en masa.

9. Los resultados de este estudio son consistentes con la idea de que, por estar implicada en la reasignación de recursos energéticos, niveles altos de corticosterona son una respuesta adaptativa ante situaciones de alta demanda energética, como es la crianza, que permite a los individuos cubrir los requerimientos de las crías.

Referencias

Adkins-Regan Elizabeth. (2005). *Hormones and Animal Social Behavior*. United Kingdom: Princenton University Press.

Akçay Ç, Lendvai ÁZ, Stanback M, Hausmann M, Moore IT, Bonier F. (2016). Strategic adjustment of parental care in tree swallows: life-history trade-offs and the role of glucocorticoids. *R. Soc. open sci.* 3, 160740.

Almasi, B., Roulin, A., Jenni-Eiermann, S., & Jenni, L. (2008). Parental investment and its sensitivity to corticosterone is linked to melanin-based coloration in barn owls. *Hormones and Behavior*, 54, 217-223.

Alonso-Alvarez, C., Velando, A. (2012). Benefits and costs of parental care. *The Evolution of Parental Care*. Oxford University: Oxford University Press. 40-61.

Angelier, F., Bost, C.-A., Giraudeau, M., Bouteloup, G., Dano, S., & Chastel, O. (2008). Corticosterone and foraging behavior in a diving seabird: The Adélie penguin, *Pygoscelis adeliae*. *General and Comparative Endocrinology* 156, 134–144.

Angelier, F., Clément-Chastel, C., Welcker, J., Garbrielsen, G., & Chastel, O. (2009). How does corticosterone affect parental behavior and reproductive success? A study of prolactin in black-legged kittiwakes. *Functional Ecology*, 23, 784-793.

Angelier, F., Shaffer, S. A., Weimerskirch, H., Trouvé, C., & Chastel, O. (2007). *Corticosterone and Foraging Behavior in a Pelagic Seabird*. *Physiological and Biochemical Zoology*, 80(3), 283–292.

Auld, J. R., Perrins, C. M., and Charmantier, A. (2013). Who wears the pants in a mute swan pair? Deciphering the effects of male and female age and identity on breeding success. *J. Anim. Ecol.* 82, 826–835.

Bebbington, K., and Hatchwell, B. J. (2016). Coordinated parental provisioning is related to feeding rate and reproductive success in a songbird. *Behav. Ecol.* 27, 652–659.

Bézier, P., Korner-Nievergelt, F., Jenni, L., Roulin, A., Almasi, B. (2020). Glucocorticoid levels are linked to lifetime reproductive success and survival of adult barn owls. *Journal of Evolutionary Biology*, 33, 1689–1703.

- BIRDNET. (2017). Ornithological Council Guidelines. Disponible en: <http://www.nmnh.si.edu/BIRDNET/GuideToUse>.
- Bókony, V., Lendvai, Á. Z., Liker, A., Angelier, F., Wingfield, J. C., & Chastel, O. (2009). Stress Response and the Value of Reproduction: Are Birds Prudent Parents? *The American Naturalist*, 173(5), 589–598.
- Bonier, F., & Cox, R. M. (2020). Do hormone manipulations reduce fitness? A meta-analytic test of the Optimal Endocrine Phenotype Hypothesis. *Molecular and Cellular Endocrinology*, 500, 1-7.
- Bonier, F., Martin, P., Moore, I., & Wingfield J. (2009b). Do baseline glucocorticoids predict fitness? *Cell Press*, 24, 634-642.
- Bonier, F., Moore, I. T. and Robertson, R. J. (2011). The stress of parenthood? Increased glucocorticoids in birds with experimentally enlarged broods. *Biol. Lett.* 7, 944–946.
- Bonier, F., Moore, I., Martin, P., Robertson, R. (2009a). The relationship between fitness and baseline glucocorticoids in a passerine bird. *General and Comparative Endocrinology*, 163, 208-213.
- Both, C., Dingemanse, N. J., Drent, P. J., and Tinbergen, J. M. (2005). Pairs of extreme avian personalities have highest reproductive success. *J. Anim. Ecol.* 74, 667–674.
- Buck, L., O`Reilly, K., Kildaw, D. (2007) Interannual variability of black-legged kittiwake productivity is reflected in baseline plasma corticosterone. *Gen. Comp. Endocrinol.* 150, 430–436
- Burtka, L., Lovern, M. B., & Grindstaff, J. L. (2016). Baseline hormone levels are linked to reproductive success but not parental care behaviors. *General and Comparative Endocrinology*, 229, 92–99.
- Castillo-Guerrero J, Mellink E. (2011). Occasional inter-sex differences in diet and foraging behavior of the blue-footed booby: maximizing chick rearing in a variable environment? *J Ornithol* 152, 269–277.
- Castillo-Guerrero, J., 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
- Chávez, C. (2011). Respuestas fisiológicas de las aves a perturbaciones antropogénicas de su hábitat. Universidad Nacional Autónoma de México Morelia, Michoacán.
- Comisión Nacional de Áreas Naturales Protegidas (CONANP), (2016). *Fichas de evaluación ecológica de áreas naturales protegidas del noroeste de México*. 240 pp. Disponible en línea: <https://simec.conanp.gob.mx/evaluacion.php?menu=4>
- Comisión Nacional de Áreas Naturales Protegidas (CONANP). (2007). Programa de conservación y manejo, Parque Nacional Islas Marietas, México.

CONANP. (1978). 2 de agosto de 1978 DECRETO por el que se establece una zona de reserva y refugio de aves migratorias y de la fauna silvestre, en las islas que se relacionan, situadas en el Golfo de California. Febrero 5, 2018, de CONANP Sitio web: <http://www.conanp.gob.mx/sig/decretos/apff/Islasgolfo.pdf>

Copello, S., F., Q., and Somoza, G. 2006. Sex determination and sexual size-dimorphism in Southern giant petrels (*Macronectes giganteus*) from Patagonia, Argentina. *Emu* 106: 141-146.

Crossin, G.T., Trathan, P. N., Phillips, R. A., Dorman, K. B., Dawson, A., Sakamoto, K. Q., Williams T. D. (2012). Corticosterone Predicts Foraging Behavior and Parental Care in Macaroni Penguins. *The American Naturalist*, 180, 31-41.

de Bruijn, R., Wright-Lichter, J. X., Khoshaba, E., Holloway, F., & Lopes, P. C. (2020). Baseline corticosterone is associated with parental care in virgin Japanese quail (*Coturnix japonica*). *Hormones and Behavior*, 124, 104781.

Dickens, M., and Bentley, G. (2014). Stress, captivity, and reproduction in a wild bird species. *Hormones and Behavior*, 66, 685-693.

Dingemanse, N. J., Both, C., Drent, P. J., and Tinbergen, J. M. (2004). Fitness consequences of avian personalities in a fluctuating environment. *Proc. R. Soc. London. Ser. B Biol. Sci.* 271, 847–852.

Drummond, H. Osorno, J. Torres, R. Garcia, C. Merchant, H. (1991). Sexual Size Dimorphism and Sibling Competition: Implications for Avian Sex Ratios. *The American Naturalist*, 138, 623-641.

Escalante, F., Valdez-Holguín, J.E., Álvarez-Borrego, S. & Lara-Lara, J.R. (2013). Temporal and spatial variation of sea surface temperature, chlorophyll a, and primary productivity in the Gulf of California. *Ciencias Marinas*, 39(2): 203-215.

Fanjul, M., & Hiriart, M. (1998). *Biología funcional de los animales México. Siglo XXI*.

Gan, S., & Patel, K. (2013). Enzyme Immunoassay and Enzyme-Linked Immunosorbent Assay. *Journal of Investigative Dermatology*, 133, 1-3.

González-Medina E, Castillo-Guerrero JA, Herzka SZ, 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-Medina, E., Castillo-Guerrero, J. A., Herzka, S. Z., & Fernández, G. (2017). Flexibility in food resource allocation in parents and selectivity for offspring: variations in $\delta^{15}\text{N}$ and $\delta^{13}\text{C}$ values during breeding of the blue-footed booby. *Marine Biology*, 164(3), 38.

González-Medina, E., Castillo-Guerrero, J. A., Masero, J. A., & Fernández, G. (2020). Mate selection based on labile traits affects short-term fitness in a long-lived seabird. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 287(1922), 1-8.

- González-Solís, J., Croxall, J. P. and Wood, A. G. 2000. Sexual dimorphism and sexual segregation in foraging strategies of northern giant petrels, *Macronectes halli*, during incubation. – *Oikos* 90: 390–398.
- Grant, A. R., Baldan, D., Kimball, M. G., Malisch, J. L., & Ouyang, J. Q. (2020). Across time and space: Hormonal variation across temporal and spatial scales in relation to nesting success. *General and Comparative Endocrinology*, 292, 113462.
- Griffith SC (2019) Cooperation and Coordination in Socially Monogamous Birds: Moving Away From a Focus on Sexual Conflict *Front. Ecol. Evol.* 7, 455.
- 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.
- Lack, D. (1968). *Ecological adaptations for breeding in birds*. London UK: Chapman and Hall.
- Leibowitz, S.F. and Hoebel, B.G. (1997). Behavioral neuroscience of obesity, in: Bray, G.A., Bouchard, C., James, W.P.T. (Eds.), *Handbook of Obesity*, Marcel Dekker, New York, pp. 313–358.
- Lerma, M., Dehnhard, N., Luna-Jorquera, G., Voigt, C., Garthe, S. (2020). Breeding stage, not sex, affects foraging characteristics in masked boobies at Rapa Nui. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 74(149), 1-16.
- Lewis S, Schreiber EA, Daunt F, Schenk GA, (2005). Sex-specific foraging behaviour in tropical boobies: Does size matter? *Ibis* 147, 408–414.
- Lluch-Cota, S.E., Aragón-Noriega, E.A., Arreguín-Sánchez, F., Auriolos-Gamboa, D. Jesús Bautista-Romero, J. Brusca, R.C., Cervantes-Duarte, R., Cortés-Altamirano, R., Del-Monte-Luna, P., Esquivel-Herrera, A., et al. (2007). The Gulf of California: Review of ecosystem status and sustainability challenges. *Progress Oceanography*. 73, 1–26.
- López Laura. (2019). Variación en los hábitos de forrajeo y cuidado parental en el Bobo Café (*Sula leucogaster*). México: Universidad Nacional Autónoma de México.
- Love, O.P., Breuner, C.W., Vézina, F. & Williams, T.D. (2004). Mediation of a corticosterone-induced reproductive conflict. *Hormones and Behavior*, 46, 59–65.
- Marriette M, Griffith S. (2014). The Adaptive Significance of Provisioning and Foraging Coordination between Breeding Partners. *the american naturalist*, Vol.185, No. 2, pp. 270-280.
- McEwen, B.S. and Wingfield, J.C. (2003). The concept of allostasis in biology and biomedicine. *Horm. Behav.* 43, 2–15.
- Mellink, E., J. Domínguez y J. Luévano. (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* 29:23-28.

- Michael NP, Torres R, Welch AJ, Adams J, Bonillas-Monge ME, Felis J, Lopez-Marquez L, Martínez-Flores A, Wiley AE. 2018 Carotenoid-based skin ornaments reflect foraging propensity in a seabird, *Sula leucogaster*. *Biol. Lett.* 14: 20180398.
- Miller, D. A., C. M. Vleck, and D. L. Otis. (2009). Individual variation in baseline and stress-induced corticosterone and prolactin levels predicts parental effort by nesting mourning doves. *Hormones and Behaviour* 56, 457–464.
- Miller, M. G. R., Silva, F. R. O., Machovsky-Capuska, G. E., & Congdon, B. C. (2017). Sexual segregation in tropical seabirds: drivers of sex-specific foraging in the Brown Booby *Sula leucogaster*. *Journal of Ornithology*, 159(2), 425–437.
- 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*). *American Ornithological Society*, 135, 1-15.
- Montreuil-Spencer, C., Schoenemann, K., Lendvai, Á., Bonier, F. (2019). Winter corticosterone and body condition predict breeding investment in a nonmigratory bird. *Behavioral Ecology*, 20, 1-11.
- Nelson, B. (1978). *The sulidae: gannets and boobies*. Oxford University Press, Oxford, UK.
- Newman, A., Hess, H., Woodworth, B., Norris, R. (2017). Time as tyrant: The minute, hour and day make a difference for corticosterone concentrations in wild nestlings. *General and Comparative Endocrinology*, 250, 80-84.
- Osorno, J., & Drummond, H. (2003). Is obligate siblicidal aggression food sensitive? *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 54, 547-554.
- Ouyang, J., Oers, K., Quetting, M., & Hau, M. (2014). Becoming more like your mate: hormonal similarity reduces divorce rates in a wild songbird. *Animal Behaviour*, 98, 87-93.
- Ouyang, J., Sharp, P., Dawson, A., Quetting M., & Hau M. (2011). Hormone levels predict individual differences in reproductive success in a passerine bird. *Proc. R. Soc. B*, 278, 2537-2545.
- Phillips, R. A., McGill, R. A., Dawson, D. A., & Bearhop, S. (2011). Sexual segregation in distribution, diet and trophic level of seabirds: insights from stable isotope analysis. *Marine Biology*, 158(10), 2199-2208.
- Quirici, V., Botero-Delgadillo, E., González-Gómez, P. L., Espíndola-Hernández, P., Zambrano, B., Cuevas, E., ... & Vásquez, R. A. (2021). On the relationship between baseline corticosterone levels and annual survival of the thorn-tailed rayadito. *General and comparative endocrinology*, 300, 113635.
- Romero, L. M. (2002). Seasonal changes in plasma glucocorticoid concentrations in free-living vertebrates. *General and Comparative Endocrinology* 128, 1–24.

- Romero, M., Dickens J., Cyr, E. (2009). The reactive scope model—a new model integrating homeostasis, allostasis, and stress. *Horm*, 55, 375–389.
- Sapolsky, R., Romero M., & Munck A. (2000). How Do Glucocorticoids Influence Stress Responses? Integrating Permissive, Suppressive, Stimulatory, and Preparative Actions. *The Endocrine Society*. 21, 55-89.
- Schreiber, E., Norton, R., Gill, F. (2002). Brown Booby (*Sula leucogaster*). *The Academy of Natural Sciences, Philadelphia, Pennsylvania*. 649, 1-28.
- Schuett, W., Godin, J.-G. J., and Dall, S. R. X. (2011). Do female zebra finches, *Taeniopygia guttata*, choose their mates based on their ‘personality’? *Ethology* 117, 908–917.
- Shoji, A., Aris-Brosou, S., Fayet, A., Padget, O., Perrins, C., & Guilford, T. (2015). Dual foraging and pair coordination during chick provisioning by Manx shearwaters: Empirical evidence supported by a simple model. *Journal of Experimental Biology*, 218 (13), 2116-2123.
- Silverin, B. (1998) Territorial behaviour and hormones of pied flycatchers in optimal and suboptimal habitats. *Anim. Behav.* 56, 811–818.
- Silverin, B., & Wingfield, J. C. (1998). Adrenocortical responses to stress in breeding pied flycatchers *Ficedula hypoleuca*: relation to latitude, sex and mating status. *Journal of Avian Biology*, 228-234.
- Smiley, K. & Emmerson, L. (2016). A matter of timing: Adélie penguin reproductive success in a seasonally varying environment. *Marine Ecology Progress Series* 542: 235–249.
- Smiseth, P., Kölliker, M., & Royle N. (2012). What is parental care? *The Evolution of Parental Care*. Oxford University: Oxford University Press.
- Tershy, R., & Croll, A. (2000). Parental investment, adult sex ratios, and sexual selection in a socially monogamous seabird. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 48(1), 52-60.
- Torres, R. & Drummond, H. (1999). Does Large Size Make Daughters of the Blue-footed Booby More Expensive Than Sons? *British Ecological Society*, 68 (6) 1133-1141.
- Trivers, R. (1972). Parental investment and sexual selection. In B. Campbell (Ed.), *Sexual selection and the descent of man*. Chicago, IL: Aldine Transaction. (136-179).
- Vágási, C. I., Vincze, O., Pătraș, L., Osváth, G., Péntzes, J., Haussmann, M. F., ... & Pap, P. L. (2019). Longevity and life history coevolve with oxidative stress in birds. *Functional Ecology*, 33(1), 152-161.
- Velando & Alonso-Alvarez. (2003). Differential body condition regulation by males and females in response to experimental manipulations of brood size and parental effort in the blue-footed booby. *Journal of Animal Ecology* 72, 846–856.

Weimerskirch, H., Le Corre, M., Ropert-Coudert, Y., Kato, A., & Marsac, F. (2006). Sex-specific foraging behaviour in a seabird with reversed sexual dimorphism: the red-footed booby. *Oecologia*, 146(4), 681-691.

Weimerskirch, H., Shaffer, S. A., Tremblay, Y., Costa, D. P., Gadenne, H., Kato, A., Ropert-Coudert Y., Katsufumi S. & Aurioles, 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.

Wingfield, J. C., Maney, D L., Breuner, C.W., Jacobs, J.D., Lynn, S., Ramenofsky, M., & Richardson, R.D. (1998). Ecological bases of hormone-behavior interactions: the “Emergency life history stage”. *Am. Zool.* 38, 191–206.

Anexos

Anexo 1: Confiabilidades entre observadores.

Para evaluar la confiabilidad entre los observadores se realizaron Correlaciones de Pearson. En la diagonal superior se reportan los valores de p y en la inferior los valores de la correlación.

	Observador 1	Observador 2	Observador 3	Observador 4	Observador 5
Observador 1	.	0.00	0.00	0.00	0.00
Observador 2	0.98	.	0.00	0.00	0.00
Observador 3	0.95	0.98	.	0.00	0.00
Observador 4	1	1	0.99	.	0.00
Observador 5	1	0.99	0.94	0.95	.