

249011

56
2ej



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTONOMA
DE MEXICO

FACULTAD DE CIENCIAS

VARIACION INTERANUAL EN EL EXIT
REPRODUCTIVO DEL BOBO DE PATAS AZULES
(*Sula nebouxii*) Y SUS IMPLICACIONES EN LA
REDUCCION FACULTATIVA DE LA NIDADA

T E S I S

QUE PARA OBTENER EL TITULO DE:
B I O L O G O
P R E S E N T A N
MAYRA ADRIANA GARCIA CERECEDO
MARIA TERESA SAAVEDRA SORDO



DIRECTOR DE TESIS: DR. HUGH DRUMMOND DUREY,

MEXICO, D. F.

DIVISION DE ESTUDIOS
PROFESIONALES

FACULTAD DE CIENCIAS
SECCION ESCOLAR



1997
BIBLIOTECA
INSTITUTO DE ECOLOGIA
UNAM

TESIS CON
FALLA DE ORIGEN



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.

ESTA TESIS NO DEBE
SALIR DE LA BIBLIOTECA

NOO 21247
TESIS CON
LIBRO DE ALTA



UNIVERSIDAD NACIONAL
AVENIDA DE
MEXICO

M. en C. Virginia Abrín Batule
Jefe de la División de Estudios Profesionales de la
Facultad de Ciencias
Presente

Comunicamos a usted que hemos revisado el trabajo de Tesis:
Variación Interanual en el Exito Reproductivo del Bobo de Patas
Azules (Sula nebouxii) y sus Implicaciones en la Reducción de
la Nidada

realizado por María Teresa Saavedra Sordo
Mayra Adriana García Cerecedo

con número de cuenta 8752599-3 , pasante de la carrera de Biología
8652470-4

Dicho trabajo cuenta con nuestro voto aprobatorio.

Atentamente

Director de Tesis
Propietario

Dr. Hugh Drummon Durey

H.D. Durey
Guadalupe de la Lanza Espino

Propietario

Dra. Guadalupe de la Lanza Espino

Propietario

M. en C. María Marcela Osorio Beristain

M. Marcela Osorio Beristain

Suplente

Dra. María Teresa Valverde Valdés

Ma. Teresa Valverde V.

Suplente

M. en C. Adolfo Gerardo Navarro Sigüenza

Adolfo Gerardo Navarro Sigüenza

FACULTAD DE CIENCIAS

Consejo Departamental de Biología

[Firma]
COORDINACION GENERAL
DE BIOLOGIA

*A mi familia, incluyendo a quienes no están ya con nosotros... principalmente a quien le debo desde la vida hasta la paciencia (apoyo, comprensión y amor), a **Delia**, mi mamá.*

*A mi pareja, **Abraham**, por lo que hemos compartido juntos... ¡y lo que nos falta!*

Mayra

*A ti **mamá** de quien herede el amor a la vida, a la naturaleza, a los animales-*

*A ti **papá** de quien herede lo necesario para ver terminado finalmente este trabajo*

Mary Tere

Agradecemos a:

El Dr. Hugh Drummond por la oportunidad de trabajar con los datos recabados en la Isla Isabel y principalmente por la dirección de este trabajo; sus comentarios y apoyo han contribuido a nuestra formación profesional.

La Dirección General de Apoyo al Personal Académico (DGAPA) de la UNAM por el financiamiento otorgado al proyecto DRUMMOND, No. IN211491.

National Geographic Society por su aportación al proyecto No. 4535-91.

La Fundación UNAM por las becas para tesis de licenciatura que nos otorgó.

La Armada de México por el apoyo logístico.

Los pescadores de San Blas y de Boca de Camichín, Nay. por su ayuda y los gratos momentos durante la estancia en Isla Isabel.

La M. en C. Marcela Osorio, la Dra. Ma. Teresa Valverde, la Dra. Guadalupe de la Lanza y el M. en C. Adolfo Navarro por la revisión de la tesis, sus comentarios y sugerencias para la conclusión de este trabajo.

Marcela Osorio y Roxana Torres por sus importantes aportaciones durante el desarrollo de la presente tesis.

Roxana Torres, Itzia Calixto y Cris Canales que con nosotras alimentaron la base de datos.

Todos aquellos que de alguna u otra manera hicieron posible la realización de este trabajo: con su ayuda en el trabajo de campo, especialmente Marce y Adrián Lecona, además de investigadores, estudiantes, tesistas, servidores sociales y voluntarios que trabajaron en el proyecto del bobo de 1981 a 1992; y aquellos que aportaron comentarios e ideas durante la elaboración de esta tesis.

Quienes con la convivencia hicieron más grato tanto el trabajo de campo como el de gabinete.

ÍNDICE

RESUMEN	1
INTRODUCCIÓN	3
1. Biología Reproductiva del Pájaro Bobo de Patas Azules	4
2. Reducción de la Nidada y Función del Crío o Huevo Marginal	5
2.1 Reducción de la nidada	5
2.2 Función del crío o huevo marginal	7
3. El Niño/Oscilación Sur (ENOS)	7
3.1 Características oceanográficas	7
3.2 Efectos de ENOS en poblaciones de aves marinas	9
OBJETIVOS	11
MÉTODOS Y RESULTADOS	12
1. Área de Estudio	12
2. Trabajo de Campo	12
3. Éxito Reproductivo	13
3.1 Éxito de eclosión	14
a) Método	14
b) Resultados	15
<u>Zona de Trabajo</u>	15
<u>Costa Fragatas</u>	17
<u>Zona de Trabajo vs. Costa Fragatas</u>	18
<u>Causas de desaparición de huevos</u>	18
3.2 Supervivencia de críos	19
a) Método	19
b) Resultados	20
<u>Zona de Trabajo</u>	20
<u>Costa Fragatas</u>	23

<u>Zona de Trabajo vs. Costa Fragatas</u>	26
3.3 Supervivencia y éxito de emplumado según el tamaño de nidada y la fecha de eclosión	28
a) Método	28
b) Resultados	28
<u>Zona de Trabajo</u>	28
<u>Costa Fragatas</u>	31
4. Función del Crío Marginal	32
4.1 Valor reproductivo	32
a) Método	32
b) Resultados	34
<u>Zona de Trabajo</u>	34
<u>Costa Fragatas</u>	35
4.2 Reducción facultativa de la nidada	36
a) Método	36
b) Resultados	36
<u>Zona de Trabajo</u>	37
<u>Costa Fragatas</u>	37
5. Influencia de la Temperatura del Mar sobre el Éxito Reproductivo	38
5.1 Ajuste del tamaño de puesta	38
a) Método	38
b) Resultados	39
<u>Zona de Trabajo y Costa Fragatas</u>	39
5.2 Efectos sobre el éxito reproductivo	41
a) Método	41
b) Resultados	41
DISCUSIÓN Y CONCLUSIONES	42
LITERATURA CITADA	49
APÉNDICES	52

RESUMEN

Se analizó el éxito reproductivo (considerando éxito de eclosión, sobrevivencia de críos y éxito de emplumado según tamaño de nidada) del bobo de patas azules (*Sula nebouxii*) en Isla Isabel, Nay., de 1982 a 1993, en dos áreas de estudio (Zona de Trabajo, ZT, y Costa Fragatas, CF), se registraron y revisaron todos los nidos encontrados inicialmente y durante el estudio en cada temporada reproductiva, anotando el número de huevos y críos. Esta ave presenta reducción facultativa de la nidada, por lo que se analizó, utilizando el modelo de Mock y Parker (1986), la función del crío marginal (unidad extra o unidad de seguro) y su valor reproductivo entre años. También se buscaron evidencias de que la escasez de alimento es predecible en la etapa de puesta y esto permite que las aves respondan modificando el tamaño de puesta.

En general, el máximo de puestas ocurrió entre la cuarta semana de marzo y la primera de abril y un alto porcentaje del global de huevos (93.7%) se perdió durante la incubación. El éxito de eclosión en ZT fue de 20.5% y en CF de 29.4%, con diferencias entre años; el éxito fue menor en puestas de un huevo (ZT=4.5%; CF=11.4%) que en puestas de dos (ZT=25.8%; CF=33%) y tres (ZT=28%; CF=44.4%), siguiendo esa tendencia todos los años. La sobrevivencia de críos hasta 30 días fue de 48.3% en ZT y de 62.1% en CF y hasta 70 días de 48% en ZT y 62.3% en CF, con variación entre años. La mayor mortalidad de críos ocurrió durante los primeros cuatro días de vida. En ambas áreas, los primeros críos de nidadas de dos y tres, sobrevivieron en mayor proporción que el hermano menor. En nidadas de dos, excluyendo las nidadas donde uno de los críos murió antes de cuatro días, la diferencia en sobrevivencia entre el menor y su hermano fue mayor a 30 días (ZT=67.1% vs 77.3%; CF=71.6% vs 89.5%) y 70 días (ZT=54.3% vs 73.6%; CF=67.3% vs 92.3%). Además, la mayor probabilidad de muerte del crío marginal se registró en los primeros seis días de vida (0.15) en ZT; y 7 a 13 días (0.08) en CF. La mayor probabilidad de morir del crío marginal de nidadas de tres se dio durante los primeros 6 días (0.21) en ZT. En críos únicos la mayor probabilidad de muerte se dio en los primeros 6 días de vida (ZT=0.39; CF=0.18). El porcentaje de críos emplumados fue más alto en nidadas de tres (ZT=56%; CF=66.6%) que en nidadas de dos (ZT=47.7%; CF=63.3%) y uno (ZT=45.3%; CF=60.6%), con variación entre años. Tanto el éxito de eclosión como la sobrevivencia y el éxito de emplumado disminuyeron entre más tardía fue la fecha de puesta y eclosión, respectivamente.

El crío marginal de nidadas de dos funcionó principalmente como unidad extra (ZT=0.31; CF=0.39) de adecuación de los padres, con variación entre años; mientras que su valor de seguro (ZT=0.04; CF=0.05) fue bajo. En el 64% (ZT) y el 33.3% (CF) de las nidadas de dos donde murió el C1, después murió el C2, indicando que cuando el hermano mayor muere tampoco el menor sobrevive. En nidadas de tres críos el valor reproductivo extra (VRe) también fue mayor que el valor reproductivo de seguro (VRs), sin embargo el tamaño de las muestras no permitió una comparación estadística. En el 22.4% de las 447 nidadas de dos críos únicamente sobrevivió el C1; la variación entre años (0%-28.6%) no fue significativa. La temperatura media superficial del mar de enero a julio, varió entre años de 24.43°C a 26.69°C entre 1982 y 1993 y aumentó progresivamente después de marzo todos los años. En nidadas de dos se encontró una correlación negativa entre la temperatura superficial del mar y la proporción de críos emplumados ($r=-0.67$ y -0.94 en ZT y CF, respectivamente) y entre la temperatura y la contribución extra del crío marginal ($r=-0.70$ y -0.98 en ZT y CF, respectivamente). También entre la temperatura y la proporción de puestas tardías de tres huevos ($r=-0.63$ y -0.9 en ZT y CF, respectivamente). Esta última correlación podría indicar que la población ajusta no sólo el tamaño de la nidada, como lo predice la hipótesis de la reducción facultativa de la nidada de Lack (1954 ; 1966), sino también el tamaño de puesta a las condiciones ambientales.

INTRODUCCIÓN

La inversión que las aves adultas hacen a la reproducción y su éxito reproductivo se ven afectados por la variación ambiental dentro o entre temporadas reproductivas, las diferencias locales en la calidad del hábitat y los cambios en la densidad de población (Clutton-Brock 1988). Debido a lo anterior se vio la importancia de conocer la variación interanual y dentro de una misma época reproductiva, en el éxito reproductivo del bobo de patas azules (*Sula nebouxii*) de Isla Isabel, Nay. En este estudio se definió como éxito reproductivo a la frecuencia de críos emplumados (70 días de edad) por nido en la colonia en cada época reproductiva.

Durante el período que abarca este estudio se presentaron tres fenómenos de El Niño Oscilación Sur (ENOS) y se sabe que sus efectos sobre las poblaciones de aves marinas son diversos en cuanto a intensidad y forma (Maridueña 1975; Hodder y Graybill 1985; Ainley et al. 1988; Schreiber y Schreiber 1989). Con relación a lo anterior, nos pareció importante analizar de qué manera se ve afectado el éxito reproductivo de esta ave, utilizando para ello diferentes componentes de éxito reproductivo. Una de las manifestaciones de ENOS es el incremento en la temperatura superficial del mar reduciendo la productividad primaria y consecuentemente la disponibilidad de alimento para las aves (Barber y Chávez 1983; Ramos et al. 1986), por lo que se pensó en la posibilidad de que la cantidad de alimento es predecible durante la etapa de puesta, lo que permitiría a las aves modificar el tamaño de la puesta y esfuerzo en la incubación.

En esta ave marina se presenta la reducción facultativa de la nidada, en la cual en épocas de escasez de alimento el crío menor (marginal) es sacrificado supuestamente para que su(s) hermano(s) sobrevivan, de tal manera que se minimizan los costos para los padres con una reducción eficiente de la nidada (Lack 1966; Godfray et al. 1991). El fratricidio facultativo ha sido objeto de diversas investigaciones por lo que se sabe que generalmente el crío marginal muere durante las primeras semanas de vida, ya sea por inanición o bien por agresión del hermano mayor (Drummond et al. 1986; Drummond 1987; 1989; Drummond y García-Chavelas 1989; Drummond et al. 1991; Drummond y Osomo 1992; Osomo y Drummond 1995; Pinsón y Drummond 1993). Estos trabajos dieron la pauta para analizar la función del crío marginal y su valor reproductivo en diferentes años, buscando evidencias que apoyaran la hipótesis de reducción facultativa propuesta por Lack (1966) en función de la disponibilidad de alimento.

1. Biología Reproductiva del Pájaro Bobo de Patas Azules (*Sula nebouxi*)

La biología reproductiva de las aves marinas en general se caracteriza por un tamaño de puesta pequeño (1 a 3 huevos), período de incubación largo (varios meses), período de cuidado paterno extenso (varios meses), alta mortalidad posterior al emplumado, madurez diferida, lazos de pareja estables y vida larga (Schreiber y Schreiber 1989). En particular, se ha sugerido que las aves marinas de áreas tropicales se caracterizan por mostrar un éxito de emplumado bajo (Nelson 1978; Duffy y Smith en Schreiber y Schreiber 1989), debido a que éstas reducen sus recursos alimenticios (Schreiber y Schreiber 1989).

El bobo de patas azules es un ave marina que se distribuye en las regiones tropicales y subtropicales de la costa oeste de Centro y Sudamérica y del Golfo de California (Harrison 1983). Se reproduce en islas de México, Colombia, Ecuador, Perú y las Galápagos (Nelson 1978). Esta especie es una de las nueve de la familia Sulidae, del orden Pelecaniformes.

Sula spp. son aves grandes, de alas largas, cola en forma de cuña y pico cónico y robusto. El bobo de patas azules mide entre 80 y 85 cm de largo y tiene un promedio de envergadura de 152 cm. Las patas y el tarso son azul brillante y el iris es amarillo pálido. Las hembras tienen la pupila aparentemente grande y de forma estrellada; en los machos el anillo orbital y la piel facial es azul grisáceo (Nelson 1978; Harrison 1983). Esta especie anida en sitios de suelo plano o de poca pendiente y con vegetación escasa o nula. Es gregaria, aunque el tamaño y la densidad de las colonias varía a través del tiempo (Nelson 1978).

El período de reproducción comprende el establecimiento del sitio de anidación, la elección de pareja, la formación del nido (depresión en la tierra), la puesta e incubación de los huevos y el cuidado de los críos. El cortejo, previo a la puesta del primer huevo, dura aproximadamente 30 días (Osorio-Beristain y Drummond en prep.). El tamaño de puesta varía de uno a tres huevos y excepcionalmente hay puestas de cuatro, siendo en general, las de dos las más frecuentes (Nelson 1978). Castillo y Chávez-Peón (1983) reportaron un 30.8% de puestas de un huevo, un 57.4% puestas de dos, un 11% de tres, un 0.4% de cuatro huevos y un 0.4% de cinco ($n=279$ puestas). El intervalo de puesta entre huevos es de 5.2 ± 1.83 días en promedio ($n=117$ huevos; 106 primeros y segundos y 11 segundos y terceros; Castillo y Chávez-Peón 1983). El período de incubación dura en promedio 41 días y comienza desde la puesta del primer huevo, provocando asincronía en la eclosión, con un intervalo de eclosión promedio entre huevos de 3.91 ± 1.88 días ($n=33$; Castillo y Chávez-Peón 1983).

En cuanto al éxito reproductivo: a) Castillo y Chávez-Peón (1983) reportaron que el éxito de eclosión (total de huevos eclosionados entre total de huevos puestos) en 1981, en Isla Isabel fue de 25% (n=513 huevos) y b) Nelson (1978) reportó diferencia significativa en el número de críos emplumados por tamaños de puesta en las Islas Galápagos, siendo las puestas de dos huevos las más exitosas; sugirió que el éxito de emplumado varía enormemente con el año y la localidad.

La tasa reproductiva de un ave depende del número de huevos en cada puesta, del número de puestas por año y de la edad en que comience a reproducirse. El tamaño de puesta es característico para cada especie y ha sido explicado a través de diferentes hipótesis (Lack 1954). Lack (1954) propuso que el tamaño de puesta evolucionó por selección natural para corresponder con el mayor número de críos que los padres pueden alimentar en promedio. Sin embargo, el tamaño de puesta óptimo (el que produce el mayor número de críos sobrevivientes) no siempre es el más común (Charnov y Krebs 1974). Aunque quizá las hembras sean capaces de evaluar la disponibilidad de alimento y por tanto ajusten su tamaño de puesta a ella (Ricklefs 1965; 1977).

2. Reducción de la Nidada y Función del Crío o Huevo Marginal

2.1 Reducción de la nidada

La reducción de la nidada en aves consiste en la eliminación adaptativa de uno o más hijos (Lack 1947, 1954; Ricklefs 1965; Mock 1984a, b; Drummond 1989; Stouffer y Power 1991). O'Connor (1978) sugirió que existen tres mecanismos de reducción de la nidada: infanticidio, fratricidio y suicidio. El primero es un mecanismo donde los padres intervienen directa o indirectamente en la muerte del crío; el segundo implica que un crío mate a su hermano. La agresión entre hermanos, que puede tener consecuencias letales, se da en numerosas especies. Se distinguen aquellas con fratricidio obligado y aquellas de fratricidio facultativo.

La reducción de la nidada obligada ocurre en aquellas especies que únicamente pueden criar un hijo, pero ponen dos huevos, funcionando el segundo como seguro en el caso de la pérdida del primer huevo o crío. Si dos críos viables nacen, uno muere poco tiempo después. Por otro lado, la reducción facultativa es una forma de enfrentar las condiciones ecológicas variables (Lack 1947, 1954). Si las condiciones son pobres, uno

o más críos se sacrifican para aumentar la probabilidad de que los demás sobrevivan (Lack 1947, 1954; Ricklefs 1965; Mock 1984a, b; Drummond 1989).

Lack (1954) sugirió que en el caso de la reducción facultativa, la manipulación paterna comienza con la incubación antes de la terminación de la puesta (Alexander 1974). Eso provoca una eclosión asincrónica con diferencia de edad aproximadamente igual a los intervalos de puestas (Haftorn 1981, Clark y Wilson 1985, Lessells y Avery 1989, Magrath 1990 en Harper et al. 1992; Osorno y Drummond 1995). La jerarquía en el tamaño permite eliminar a los críos pequeños a través de la inanición selectiva (Lack 1947, 1954; Ricklefs 1965). Además, en especies con fratricidio facultativo las peleas entre hermanos son frecuentes, aunque no siempre provocan la muerte de los críos más jóvenes (Mock, Drummond y Stinson 1990).

La reducción de la nidada parece ser común en cuatro de las seis familias del orden Pelecaniformes (Drummond 1987). En la familia Sulidae se presenta en 3 especies, en dos de las cuales (*S. leucogaster* y *S. dactylatra*) la reducción es obligada e implica agresión entre hermanos. En *Sula nebouxii* la reducción es facultativa. En esta especie se ha reportado que un polluelo picotea a su hermano menor varias ocasiones durante el día, por varias semanas; ocasionalmente ese picoteo aumenta a tal grado que produce la muerte del polluelo (Drummond, González y Osorno 1986).

Lack (1966) propuso la hipótesis de la Reducción de la Nidada como una ventaja de la asincronía en la eclosión, puesto que la producción de críos de diferentes tamaños permite la rápida reducción de la nidada cuando el alimento es escaso, canalizando todo al crío mayor, mientras que el o los crío(s) más jóvenes mueren pronto. Como resultado, el tamaño de la nidada es reducido rápidamente al que es permisible sostener para los padres de acuerdo a la cantidad de alimento, al mismo tiempo que se evita desperdiciar alimento en aquellos críos que de todas maneras habrían muerto. Sin embargo, si el alimento es suficiente, toda la nidada es criada. Esta hipótesis propone a la asincronía como una ventaja para aquellas especies en que las condiciones de disponibilidad de alimento durante la crianza no pueden predecirse en el momento de la puesta.

En general, la opción de tener una reducción eficiente de la nidada puede reducir el costo potencial de los padres de criar un hijo extra o "marginal" (Mock y Parker 1986). Lack (1954) propuso también que la creación de un hijo marginal es una adaptación de los padres, que surge como respuesta a las condiciones ambientales impredecibles.

2. 2 Función del crío o huevo marginal

La puesta de más de un huevo significa un crío extra o marginal, cuya probabilidad de sobrevivencia es baja comparada con la de sus hermanos (Mock 1984a, b; Mock y Parker 1986; Drummond y Osorno 1992).

Además, el huevo extra puede servir también como seguro en caso de que durante la incubación o crianza se pierda uno de ellos (Doward 1962). Con base en lo anterior, Mock y Parker (1986) plantearon que el crío o huevo marginal beneficia potencialmente la adecuación de sus padres de dos maneras: (1) Valor reproductivo extra (VRe), es decir, un crío extra que empluma junto con sus hermanos y por tanto representa una unidad adicional de éxito reproductivo para los padres; y (2) Valor reproductivo de seguro (VRs), en donde, un crío que empluma en lugar de su hermano, cuando éste muere.

3. El Niño/Oscilación Sur (ENOS)

Entre los fenómenos ambientales que tienen grandes efectos sobre la reproducción y la mortalidad de adultos en aves marinas a nivel local y regional se encuentran los cambios oceanográficos (Anderson 1989a). Uno de los fenómenos que provoca grandes cambios oceanográficos es El Niño (De la Lanza 1991).

3.1 Características oceanográficas

El fenómeno de El Niño es una manifestación de varios eventos océano-atmósfera que ocurre durante un período mayor a seis meses que se presenta a intervalos irregulares en el Pacífico Oriental Tropical (De la Lanza 1991) y generalmente tiene como resultado una reducción en la productividad primaria y en el número de peces y aves marinas (Barber y Chávez 1983; Cane 1983). Dentro del período que abarca nuestro estudio (1982-1993), se presentaron en el Pacífico los eventos de 1982-1983, 1986-1987 (Anderson 1989a; De la Lanza 1991) y se ha reportado calentamiento del Pacífico tropical relacionado al fenómeno de El Niño de 1990 a 1995 (Trenberth y Hoar 1996).

El Niño involucra cambios en el nivel y la temperatura superficial del mar (De la Lanza 1991), y se ha asociado con cambios atmosféricos, especialmente la Oscilación Sur (Cane 1983; De la Lanza 1991), que es una fluctuación de la presión atmosférica entre el Pacífico sudoriental tropical y la región Australia-Indonesia (Díaz y Kiladis 1992). El Niño/Oscilación Sur (ENOS) implica un acoplamiento entre la atmósfera y el océano

en el cual los cambios de los vientos causan cambios en la temperatura superficial oceánica que afectan la circulación atmosférica (Cane 1983).

El evento se origina cuando el sistema de baja presión del Pacífico Occidental asciende y se dirige al este desde Australia hacia el Pacífico Central y la Línea Internacional de Cambio de Fecha. Los vientos Alisios Ecuatoriales amainan, cambian de rumbo y soplan de oeste a este. Debido al ascenso de la presión y cambio de rumbo de los vientos, el agua acumulada se desplaza de regreso a Sudamérica calentándose en el camino. El nivel del mar sube en la costa de Sudamérica y la termoclina se hunde. En los primeros meses es difícil distinguir entre El Niño y los cambios estacionales normales. La anomalía térmica llega a su punto más alto en abril, marzo o junio. Durante los seis meses posteriores al máximo, el agua caliente se extiende hacia el noroeste y a lo largo del Ecuador hasta que se une al agua caliente del Pacífico Central (Cane 1983; De la Lanza 1991).

Aunque las aguas en donde se desarrolla el fenómeno de El Niño se extienden normalmente en las latitudes 13°N hasta los 12°S (Maridueña 1975), su influencia y efectos se hacen sentir en todo el Pacífico Oriental y el mundo en general (Cane 1983). Por ejemplo, se observa una fuerte asociación entre las condiciones de El Niño y tormentas destructivas en California Meridional y se han descrito las condiciones de un Niño California para describir los efectos del evento en las costas de California y Baja California. El Niño California realmente forma parte de El Niño Ecuatorial, pues está interconectado con éste a través de la atmósfera (De la Lanza 1991). Por otro lado, Huyer (1983) reportó la aparición de agua anormalmente caliente en las costas de Oregon en los primeros meses de 1983 (en Hodder y Graybill 1985) y hay evidencias de que sus efectos alcanzaron las costas de Alaska (Ainley et al. 1988).

Los efectos de El Niño en el Pacífico mexicano se han manifestado de diferentes formas. Durante el fenómeno de 1972-1973 se observó que la elevación del nivel del mar en Colima fue anormalmente alta en el período de mayo de 1972 a abril de 1973, con un máximo (+27cm) en diciembre de 1972 (Wytki 1977, en De la Lanza 1991). El desplazamiento de las aguas costeras por aguas calientes y el incremento del nivel del mar en las costas de Guerrero fueron causados por el evento de 1982-1983 (Ramos et al. 1984, en De la Lanza 1991). Ramos et al. (1986), reportaron que localmente ocurrió un desplazamiento de las aguas superficiales por aguas bajas en nutrientes provenientes de bajas latitudes.

ENOS no es un sistema estacionario; existe una gran diferencia entre eventos que se refleja en una variedad de índices de ENOS. Esto indica que aún para un grupo particular de medidas de ENOS, la asociación entre esos mismos índices puede variar con el tiempo (Díaz y Kiladis 1992).

3.2 Efectos de ENOS en poblaciones de aves marinas

La desaparición de las zonas de surgencia y el hundimiento de la termoclina provocados por El Niño causan un decremento en la productividad primaria, dando como resultado una disminución o desaparición del suministro de alimento para los depredadores primarios, como las aves marinas (Schreiber y Schreiber 1989).

El devastador ENOS de 1982-1983 conscientizó a los científicos sobre los efectos que pueden tener las variaciones oceánicas y atmosféricas sobre las poblaciones animales alrededor del mundo (Schreiber y Schreiber 1989). En poblaciones de aves marinas, se han observado los siguientes fenómenos durante ese evento: mortalidad de adultos y fracaso reproductivo en Perú y Sudáfrica; reducción del éxito reproductivo en el Caribe; fracaso reproductivo en cormoranes y aumento del éxito reproductivo en pingüinos en Argentina (Duffy et al. 1988). Los ENOSs pueden afectar a todas las aves marinas, aunque generalmente los efectos decrecen a medida que la distancia al Pacífico ecuatorial aumenta (Barber y Chávez 1983; Ainley et al. 1988; Schreiber y Schreiber 1989).

El efecto más intenso de ENOS sobre las aves marinas es quizá, la alta mortalidad de aves adultas (Ainley et al. 1988; Schreiber y Schreiber 1984, 1989). Se estimó que el evento de 1982-1983 causó la muerte del 75 al 90% de las 10 a 12 millones de aves marinas que se reproducen en Isla Navidad en el Pacífico central (Schreiber y Schreiber 1989). La respuesta y el patrón de recuperación de las aves depende de la intensidad del evento, la biología de la especie y el lugar donde habite (Schreiber y Schreiber 1989; Clark et al. 1990; Wilson 1991; Massey et al. 1992). Ainley et al. (1988) reportaron que en áreas al norte del sistema de corrientes del Pacífico (Alaska), la respuesta de las aves al evento de 1982-1983 se observó hasta después de un año.

Algunas de las respuestas de las aves marinas a ENOS son las siguientes: a) migración y por tanto, cambios en su distribución; en febrero de 1983 cerca de 7,000 bobos del Perú (*Sula variegata*) y 10,000 bobos de patas azules que residen normalmente en aguas del Perú, aparecieron repentinamente en la Bahía de Panamá (Ainley et al. 1988). b) Ausencia o reducción del número de adultos que intentan reproducirse; en

noviembre de 1982 no se encontraron nidos de bobo de patas rojas en Isla Navidad y sólo se vieron algunas parejas cortejando cuando normalmente se observan miles (Schreiber y Schreiber, 1984). c) Atraso de la reproducción; el bobo enmascarado de Isla Navidad retrasó su reproducción de uno a dos meses en 1982, 1983, 1986 y 1987 (Schreiber y Schreiber, 1989). d) Bajo crecimiento de los críos; durante 1986-1987 los críos del bobo enmascarado en Isla Navidad presentaron un crecimiento más lento de lo normal y la mayoría murió antes de emplumar (Schreiber y Schreiber, 1989). e) Abandono de nidos y críos (Maridueña 1975; Barber y Chávez 1983; Hodder y Graybill 1985; Ainley et al. 1988; Schreiber y Schreiber 1984, 1989; Wilson 1991).

Debido a que los efectos de ENOS se manifiestan de diferente forma a través del Pacífico, para este estudio se decidió considerar a la temperatura superficial del mar como índice del fenómeno, ya que se ha reportado que ésta influye en la productividad primaria (Barber y Chávez 1983; Schreiber y Schreiber 1989) y quizá la abundancia de alimento para las aves marinas.



BIBLIOTECA
INSTITUTO DE ECOLOGIA
UNAM

OBJETIVOS

1. Analizar el éxito reproductivo, desde la puesta hasta el emplumado, en el pájaro bobo de patas azules, en la Isla Isabel y su variación entre los años 1982 y 1993.

a) Comparar la proporción de huevos eclosionados (éxito de eclosión) en puestas de uno, dos y tres huevos en diferentes años y fechas de puesta.

b) Comparar la sobrevivencia de primeros, segundos, terceros y únicos críos, en nidadas de uno, dos y tres críos.

c) Comparar el número de emplumados en nidadas de uno, dos y tres críos (éxito de nidadas) en diferentes años.

2. Analizar la función del crío marginal en el pájaro bobo de patas azules.

a) Determinar si los críos marginales de nidadas de dos y tres críos benefician a los padres como valor reproductivo extra (VRe) o de seguro (VRs) y estimar el valor de cada uno.

b) Conocer la variación del VRe, VRs y valor reproductivo total (VRt) entre años.

c) Comprobar las siguientes predicciones derivadas de la hipótesis de reducción facultativa de la nidada de Lack: Habrá una correlación negativa entre la temperatura media superficial del mar y (i) la proporción de nidadas donde el crío marginal sobrevive (a baja temperatura mayor sobrevivencia del crío marginal), (ii) el VRe (a baja temperatura mayor VRe). Por otro lado, se espera que el VRs no esté correlacionado con la temperatura media superficial del mar.

3. Comprobar las siguientes predicciones derivadas de la hipótesis de que la cantidad de alimento que estará disponible (dependiendo de la temperatura del mar) para los críos, es predecible en la etapa de puesta e incubación y que las hembras ajustan su tamaño de puesta y esfuerzo en la incubación a ella: a) habrá una correlación negativa entre la temperatura media superficial del mar durante la etapa de puesta e incubación y la proporción de puestas grandes, b) habrá una correlación positiva entre la temperatura media superficial del mar y la proporción de puestas abandonadas.

MÉTODOS Y RESULTADOS

1. Área de Estudio

Este estudio se realizó en la colonia del bobo de patas azules en Isla Isabel, una isla volcánica de 98.3 Ha que se encuentra a 28 Km de la costa de Nayarit (21°52'N, 105°55'W) en el Pacífico mexicano (Gaviño y Uribe 1978). La vegetación de la isla está compuesta principalmente por bosque tropical deciduo (Rzedowski y McVaugh 1966, en Ruiz 1977) y manchones de pastizal (Gaviño y Uribe 1978).

La Isla Isabel es un sitio importante de anidación de ocho especies de aves marinas (*Sula nebouxii*, *S. leucogaster*, *Fregata magnificens*, *Pelecanus occidentalis*, *Phaëthon aethereus*, *Larus geermanni*, *Sterna fuscata*, *Anous stolidus*; Gaviño y Uribe 1978). Se reportan cinco especies de reptiles (*Ctenosaura pectinata*, *Iguana iguana*, *Sceloporous clarki*, *Cnemidophorus costatus*, *Lampropeltis triangulum*) y dos especies introducidas de mamíferos (*Felis catus*, *Rattus rattus*; Gaviño y Uribe 1978). Desde 1926 se reporta la presencia de pescadores en la isla; tal vez desde entonces se utilice como base de operaciones pesqueras (Gaviño y Uribe 1978).

2. Trabajo de Campo

En 1982, en la zona más importante de anidación, se definió un área de estudio (Zona de Trabajo) localizada al NE de la isla, con una superficie aproximada de 15,000 m², dividida en 34 cuadrantes de aproximadamente 20 x 20 m (1 a 34); éstos se delimitaron por árboles marcados con cintas de colores y dymos. Desde 1987 se agregaron, en esta misma zona, dos cuadrantes anexos (47 y 49) y a partir de 1989 se definieron seis cuadrantes contiguos más (50 a 55). En 1986 se agregó (por ser también importante sitio de anidación) otra área de estudio al SE de la isla, denominada Costa Fragatas; formada por 10 cuadrantes (60 a 69). Ambas áreas de estudio incluyen todo el gradiente de densidades de nidos encontrado.

El protocolo de trabajo para el registro de los nidos fue similar en los diferentes años (1982 a 1993). A continuación se describe el protocolo que se usó en 1993 (año en que participamos en el registro de datos) y se anexa el resumen de los registros en años anteriores (Apéndice 1).

Durante 1993 (del 7 de marzo al 17 de julio), se registraron todos los nidos encontrados inicialmente y los que fueron estableciéndose a lo largo del estudio en ambas áreas. Se definió como nido todo sitio que tuviera huevo(s) y/o crío(s), y se marcó con una estaca de madera numerada.

Se revisó cada nido cada tres días, anotando el número de huevos y críos. En el caso de los críos ya presentes en el primer registro de su nido, se les midió el pico (culmen) con cinta métrica flexible para estimar su edad con base en las curvas de crecimiento de culmen elaboradas por Drummond y colaboradores en 1987 (n=27 nidadas de dos, datos no publicados). Además, se registró si el cascarón estaba perforado en la forma característica del inicio de la eclosión ("pipping"). En el caso de encontrar cadáveres de críos en el nido, se registró si presentaban heridas, la posible causa de las mismas (picotazos de críos o adultos, según su magnitud), y la distancia en centímetros desde el centro del nido al cadáver.

Para identificar a los críos, se les colocó en el tarso marcas con alambres de diferente color para primeros, segundos y terceros críos de 0-7 días de edad, anillos de plástico numerados a los críos de 8-69 días y anillos metálicos numerados a los críos de 70 días. Debido a que la curva de crecimiento de culmen se hace asintótica a los 70 días de edad (Drummond et al. datos no publicados), se consideró ésta la edad de emplumado, aunque el vuelo se inicia hasta los 80 días (Castillo y Chávez-Peón 1983).

Se dejaron de registrar aquellos nidos en los cuales en tres revisiones seguidas no se encontraron huevos o críos, y los críos menores de 70 días que no se volvieron a ver en el nido o en el área de estudio se consideraron muertos.

3. Éxito Reproductivo

El éxito reproductivo se midió a través de sus componentes: éxito de eclosión, sobrevivencia de críos y éxito de emplumado.

No se utilizaron los registros de 1988 debido a que la estancia en la isla fue corta (14 días en abril y 5 días en mayo) y sólo se registraron nidos con dos críos. Los datos provenientes de las dos áreas de estudio (Zona de Trabajo y Costa Fragatas) se analizaron por separado debido a que en Costa Fragatas no hay datos para los años anteriores a 1986; además al comparar ambas áreas se encontró diferencia significativa en la sobrevivencia de críos. El término "Global" se utilizará cuando en los análisis se incluyan las sumas de todos

los años (excepto 1988) y todos los tamaños de puesta o nidada; mientras que "Total" se utilizará para referirse a la suma de los tamaños de puesta o nidada de cada año, o bien la suma de los años por tamaño de puesta o nidada.

Las nidadas que se utilizaron para experimentos (Zona de Trabajo: 1984 n=15, 1985 n=13, 1986 n=1, 1991 n=22 y 1993 n=29; Costa Fragatas: 1986 n=65, 1991 n=5 y 1993 n=49) no se incluyeron en los análisis de sobrevivencia de críos.

Cuando se hicieron comparaciones entre dos muestras como las dos áreas de estudio se aceptaron diferencias sólo a niveles de significancia de ≤ 0.05 . Al comparar tres muestras, como los tres tamaños de nidada, se realizaron comparaciones planeadas con ANOVAs (1 vs 2, 1 vs 3 y 2 vs 3), a un nivel de significancia más conservador de 0.025, para controlar el error de tipo I.

En las comparaciones entre años se utilizaron pruebas de G (Zar 1984) para probar si los valores de los diferentes componentes de éxito reproductivo se presentaban en la misma proporción entre años. No se incluyeron los nidos pertenecientes a los cuadrantes que se agregaron a partir de 1987 (47 a 55), debido a que al comparar el éxito reproductivo de esos cuadrantes y el resto de Zona de Trabajo en los años 1987-1993, se encontraron diferencias significativas (éxito de eclosión: $G=11.23$, g.l.=1, $p=0.0008$; sobrevivencia hasta 30 días: $G=21.13$, g.l.=1, $p<0.0001$; sobrevivencia hasta 70 días: $G=15.17$, g.l.=1, $p<0.0001$).

3.1 Éxito de eclosión

a) Método

Se analizó el éxito de eclosión (total de huevos eclosionados entre total de huevos puestos) de cada tamaño de puesta (número máximo de huevos simultáneamente presentes). La nomenclatura utilizada es la siguiente: puestas de un huevo=P1, puestas de dos huevos=P2 y puestas de tres huevos=P3. Debido a que no se puede asegurar el tamaño de puesta en los nidos establecidos antes del inicio de registros, se utilizaron sólo aquellos que se siguieron desde la puesta del primer huevo; esto limita el análisis a puestas tardías.

Los huevos desaparecidos (que no se encontraron en el nido) en la fecha de su probable eclosión se tomaron como "eclosiones inferidas" (Castillo y Chávez-Peón, 1983). En éstas se incluyeron: a) huevos desaparecidos entre los 36 y 42 días de incubación (el intervalo global de incubación para primeros, segundos y terceros huevos en 1981 fue de 40.09 días \pm d.e.=1.47, n=44; Castillo y Chávez-Peón 1983); b) huevos

desaparecidos entre los 2 y 6 días después de la eclosión de otro huevo en el mismo nido (el intervalo de eclosión entre uno y otro huevo de puestas de dos y tres huevos en 1981 fue de 3.91 días \pm d.e.=1.88, n=33; Castillo y Chávez-Peón 1983) y c) huevos que en la revisión anterior a su desaparición se encontraron fragmentados en la forma característica de eclosión. Para todos los análisis se incluyen las eclosiones inferidas. En Zona de Trabajo las eclosiones inferidas representaron 5.75% del total de eclosiones y en Costa Fraguas representaron 3.83%. Se consideró infértil el huevo que no eclosionó después de los 42 días de incubación o que no eclosionó dentro de los seis días posteriores a la eclosión de otro huevo del mismo nido.

Se analizó, para cada tamaño de puesta, el éxito de eclosión a lo largo de la temporada reproductiva, dependiendo de la fecha de puesta del primer huevo. Se delimitó la época reproductiva utilizando las fechas más temprana y más tardía de los 11 años de estudio (entre el 12 de febrero y 10. de julio) y se dividió en intervalos de 10 días. Se ajustaron los datos a un Modelo Lineal Generalizado (GLIM), declarando un error binomial (Crawley 1993), para probar si el éxito de eclosión depende tanto de la fecha como del tamaño de puesta (reportándose las devianzas como G).

b) Resultados

Zona de Trabajo. El éxito global de eclosión de los 3,543 huevos de puestas tardías observadas de 1982 a 1993, fue 20.5% (Tabla 1). La proporción de huevos eclosionados fue significativamente diferente entre años ($G=321.50$, g.l.=9, $p<0.0001$; no se incluyó 1992 debido a que no hubo eclosiones). Los porcentajes más bajos de éxito de eclosión se registraron en los años: 1992 (0%), 1985 (4.2%) y 1990 (9.2%; Tabla 1).

Tabla 1. Destino de los Huevos de Puestas Tardías Durante 1982 a 1993, en Zona de Trabajo.

Año	Puesta 1				Puesta 2				Puesta 3				Total			
	n	Eclos.	Desap.	Infértil	n	Eclos.	Desap.	Infértil	n	Eclos.	Desap.	Infértil	n	Eclos.	Desap.	Infértil
1982	78	0.00	98.71	1.28	104	21.15	74.03	4.80	21	33.33	66.66	0.00	203	14.28	82.75	2.95
1983	116	2.58	90.51	6.89	328	24.39	56.40	19.20	12	25.00	66.66	8.33	456	18.85	65.35	15.78
1984	164	3.04	94.51	2.43	174	22.98	64.94	12.06	21	42.85	52.38	4.76	359	15.04	77.71	7.24
1985	102	0.98	99.01	0.00	94	5.31	91.48	3.19	39	10.25	87.17	2.56	235	4.25	94.04	1.70
1986	73	4.10	95.89	0.00	270	22.22	72.96	4.81	27	18.51	74.07	4.05	370	18.37	77.56	4.05
1987	32	0.00	100.00	0.00	258	17.05	80.62	2.32	33	15.15	84.84	0.00	323	15.17	82.97	1.85
1989	29	3.44	93.10	3.44	138	31.15	64.49	4.34	12	66.66	25.00	8.33	179	29.05	66.48	4.46
1990	166	3.61	95.78	0.60	218	14.22	84.40	1.37	39	5.12	94.87	0.00	423	9.21	89.83	0.94
1991	68	5.88	94.11	0.00	334	22.45	75.14	2.39	42	21.42	73.80	4.76	444	19.14	77.92	2.25
+ 1992	17	0.00	100.00	0.00	12	0.00	100.00	0.00	0	-	-	-	29	0.00	100.00	0.00
1993	64	28.12	64.06	7.81	410	50.00	43.90	6.09	48	62.50	37.50	0.00	522	48.46	45.78	5.74
Total	909	4.51	93.28	2.20	2340	25.85	67.60	6.53	294	27.89	69.38	2.72	3543	20.54	74.34	5.10

n = número de huevos puestos

Eclos. = porcentaje de huevos que eclosionaron

Desap. = porcentaje de huevos que desaparecieron durante su incubación

Infértil = porcentaje de huevos infértiles

+ El muestreo se suspendió después de 7 semanas (3 de marzo al 23 de abril)

El porcentaje de huevos que desaparecieron durante el período de incubación fue de 74.34 (Tabla 1).

El porcentaje de pérdidas totales (desaparición de todos los huevos) fue mayor en puestas de dos y tres huevos (P2=52.8%; P3=48.9%), que el porcentaje de pérdida parcial: pérdida de uno de los huevos (P2=22.3%) o uno o dos de los huevos (P3=34.7%; Tabla 2). Los años en donde se registraron los mayores porcentajes de pérdida total fueron: 1992 (100%), 1985 (87.2%) y 1987 (75.9%) en puestas de dos huevos; 1985 (76.9%), 1987 (72.7%) y 1991 (64.2%) en puestas de tres huevos (Tabla 2).

Tabla 2. Frecuencia de Puestas Tardías que Sufrió Pérdida Parcial(1) o Total (2).

Año	Puesta 2			Puesta 3		
	n	Pérdida		n	Pérdida	
		Parcial	Total		Parcial	Total
Zona de Trabajo						
1982	52	9	32	7	2	4
1983	164	35	71	4	2	2
1984	87	13	50	7	2	4
1985	47	4	41	13	2	10
1986	135	17	89	9	2	5
1987	129	12	98	11	3	8
1989	69	5	42	4	2	0
1990	109	84	14	13	11	2
1991	167	25	113	14	3	9
1992	6	0	6	0	0	0
1993	205	57	62	16	5	4
Total	1170	261 (22.30%)	618 (52.82%)	98	34 (34.69%)	48 (48.97%)
Costa Fragatas						
1986	43	8	30	4	1	2
1989	42	5	28	6	1	2
1991	117	22	59	5	2	1
1992	11	0	11	0	0	0
1993	98	27	37	6	2	2
Total	311	62 (19.93%)	165 (53.05%)	21	6 (2.85%)	7 (33.33%)

(1) Puesta 2 = desaparición de uno de los huevos; Puesta 3 = desaparición de uno o dos huevos.

(2) Desaparición de todos los huevos.

La proporción total de huevos que eclosionaron disminuyó al avanzar la temporada reproductiva ($G=68.11$, $g.l.=1$, $p<0.0001$), en función de la fecha de puesta (Fig. 1 y Apéndice 2) y esta disminución fue diferente para puestas de 1, 2 y 3 huevos ($G=234.1$, $g.l.=2$, $p<0.0001$; Fig. 1 y Apéndice 2). El éxito de eclosión de puestas de un huevo fue significativamente mejor que para las de dos y tres (P1 vs P2: $G=231.81$, $g.l.=1$, $p<0.0001$; P1 vs P3: $G=111.00$, $g.l.=1$, $p<0.0001$) y no hubo diferencia significativa entre las puestas de dos y tres huevos (P2 vs P3: $G=0.55$, $g.l.=1$, $p=0.45$; Tabla 1).

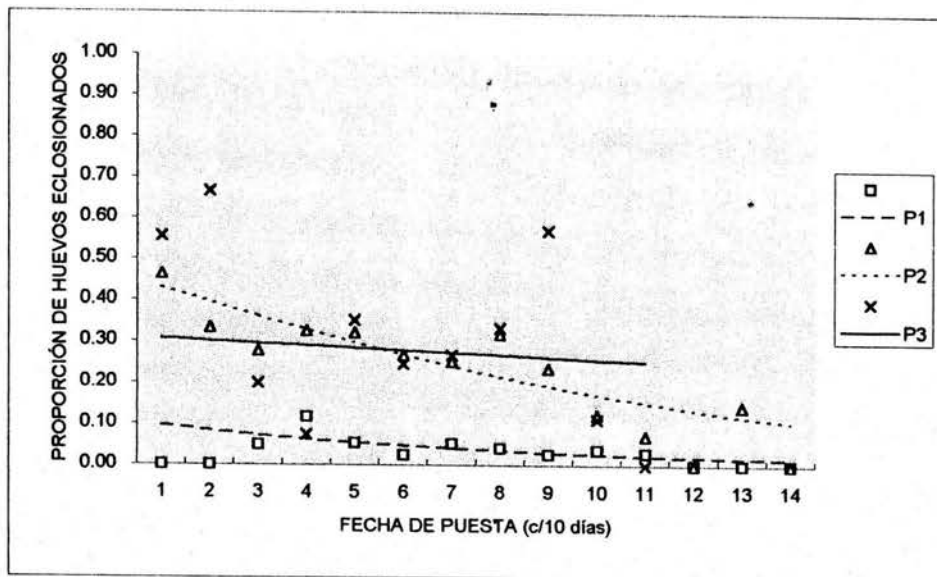


Fig. 1. Éxito de eclosión en Zona de Trabajo durante 1982-1993 en puestas tardías de 1, 2, y 3 huevos entre el 12 de febrero y el 1o. de julio. 909 puestas de un huevo (P1), 1,170 puestas de dos huevos y 98 puestas de tres huevos (P3).

Costa Fraguatas. De los 861 huevos de puestas tardías durante los cinco años del estudio (1986, 1989, 1991, 1992 y 1993), el éxito global de eclosión fue de 29.4% y el 66.9% se perdió durante el período de incubación (Tabla 3). En puestas de dos y tres huevos fue mayor el porcentaje de pérdidas totales (P2=53.05%; P3=33.3%) que el de pérdidas parciales (P2=19.9%; P3=2.8%; Tabla 2). En 1992 el fracaso total fue de 100% ya que ninguno de los huevos eclosionó (Tabla 3).

Tabla 3. Destino de los Huevos en Puestas Tardías Durante 1986, 1989, 1991, 1992 Y 1993, en Costa Fraguatas.

Año	Puesta 1				Puesta 2				Puesta 3				Total			
	n	Eclos.	Desap.	Infértil	n	Eclos.	Desap.	Infértil	n	Eclos.	Desap.	Infértil	n	Eclos.	Desap.	Infértil
1986	31	3.22	96.77	0.00	86	20.93	79.06	0.00	12	41.66	58.33	0.00	129	18.60	81.39	0.00
1989	16	12.50	87.50	0.00	84	23.80	72.61	3.57	18	50.00	38.88	11.11	118	26.27	69.49	4.23
1991	72	12.50	87.50	0.00	234	35.89	59.82	4.27	15	40.00	33.33	26.66	321	30.84	64.79	4.36
+ 1992	17	0.00	100.00	0.00	22	0.00	100.00	0.00	0	-	-	-	39	0.00	100.00	0.00
1993	40	20.00	77.50	2.50	196	42.34	43.16	6.12	18	44.44	55.55	0.00	254	38.97	55.90	5.11
Total	176	11.36	88.06	0.56	622	32.95	63.02	4.01	63	44.44	46.03	9.52	861	29.38	66.89	3.71

n = número de huevos puestos

Eclos. = porcentaje de huevos que eclosionaron

Desap. = porcentaje de huevos que desaparecieron durante su incubación

Infértil = porcentaje de huevos infértiles

+ El muestreo se suspendió después de 7 semanas (3 de marzo al 23 de abril)

La proporción total de huevos eclosionados fue significativamente menor mientras más tardía fue la puesta ($G=20.61$, $g.l.=1$, $p<0.0001$) y dependió del tamaño de puesta en puestas de uno y dos huevos; probablemente también en puestas de tres ($G=40.73$, $g.l.=2$, $p<0.0001$; Fig. 2 y Apéndice 3). El éxito de eclosión fue significativamente diferente entre años ($G=18.69$, $g.l.=3$, $p<0.0003$) y menor para las puestas de

uno que para las de dos y tres (P1 vs P2: $G=35.96$, g.l.=1, $p<0.0001$; P1 vs P3 $G=28.13$, g.l.=1, $p<0.0001$), que no difirieron significativamente entre sí (P2 vs P3 $G=3.21$, g.l.=1, $p=0.073$; Tabla 3).

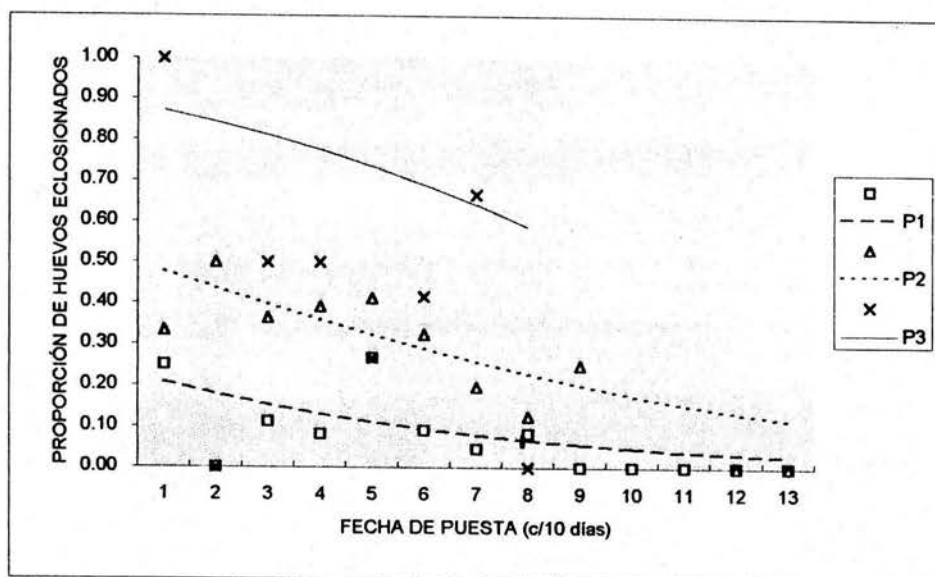


Fig. 2. Éxito de eclosión en Costa Fragatas durante 1986, 1989, 1991, 1992 y 1993 en puestas tardías de 1, 2 y 3 huevos entre el 12 de febrero y el 21 de junio. 176 puestas de un huevo (P1), 311 puestas de dos huevos (P2) y 21 puestas de tres huevos (P3).

Zona de Trabajo vs. Costa Fragatas. El patrón de frecuencia de puestas en relación a la fecha fue parecido entre Zona de Trabajo y Costa Fragatas. El número de huevos que se pusieron durante 1986, 1989 y 1991 a 1993, aumentó con la fecha hasta llegar a su máximo entre el 24 de marzo y 2 de abril en Zona de Trabajo (342 huevos; Apéndice 4) y entre el 14 y 23 de marzo en Costa Fragatas (181 huevos; Apéndice 3), para después ir disminuyendo a medida que avanzó la temporada.

Al comparar el éxito de eclosión por tamaño de puesta en Zona de Trabajo y Costa Fragatas sumando las puestas tardías de 1986, 1989, 1991, 1992 y 1993, no se encontraron diferencias significativas entre áreas (P1: $G=0.10$, g.l.=1, $p=0.74$; P2: $G=0.0005$, g.l.=1, $p=0.98$; P3: $G=0.29$, g.l.=1, $p=0.58$; Fig. 3).

Causas de desaparición de huevos. De los 3,210 huevos que desaparecieron durante 1982 a 1993 en ambas áreas de estudio, se observó que 0.93% fueron robados por la gaviota parda, 0.49% fueron encontrados rotos y 0.09% fueron rotos por estudiantes e investigadores. Se desconoce la causa de la desaparición del 98.47% de los huevos restantes (Tabla 4).

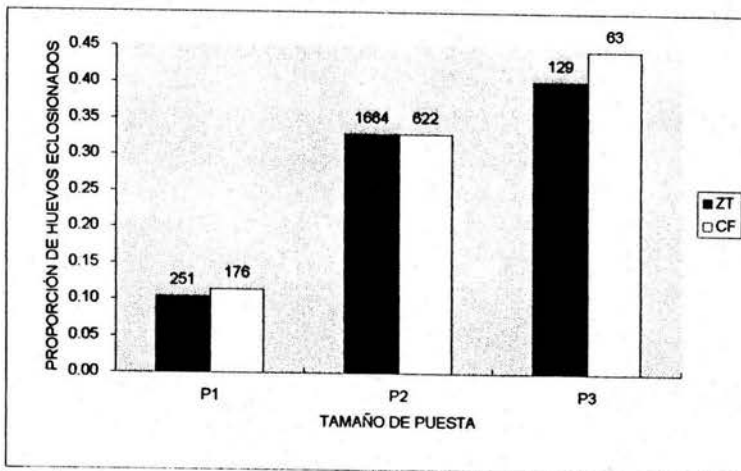


Fig. 3. Éxito de eclosión en Zona de Trabajo (ZT) y Costa Fraguas (CF) durante 1986, 1989, 1991, 1992 y 1993 en puestas tardías de 1, 2 y 3 huevos. n's: sobre las barras.

Tabla 4. Destino de los Huevos de Puestas Tardías Desaparecidos entre 1982 y 1993 en Zona de Trabajo y Costa Fraguas.

	Tamaño de Puesta			Total
	1	2	3	1+2+3
n	1003	1974	233	3210
Rotos	2	12	2	16 (0.49%)
Robados por gaviota	17	12	1	30 (0.93%)
Rotos por estudiantes o investigadores	1	2	0	3 (0.09%)
Desconocido	983	1948	230	3161 (98.47%)

3.2 Supervivencia de críos

a) Método

Se incluyeron todas las nidadas de uno (N1), dos (N2) y tres (N3) donde los críos eclosionaron durante el estudio (incluyendo eclosiones inferidas); además las nidadas de dos que en el primer registro tuvieran un crío y las de tres que en el primer registro tuvieran uno o dos críos. La edad de los críos que estaban presentes en el primer registro se determinó con base en curvas de crecimiento de culmen (Drummond et al. datos no publicados).

Se analizó la supervivencia de cada crío hasta 30 y 70 días, incluyendo sólo aquellas nidadas que se pudieran, en principio, seguir hasta 30 y 70 días de edad del primer crío (la muestra a 30 días incluye a la de

70). Este procedimiento excluyó a las nidadas tardías. Para nidadas de dos y tres críos, se calculó la proporción de nidadas que perdieron al hermano menor (marginal) y la edad a la que era más alta su probabilidad de muerte. En este último análisis se utilizaron nidadas en donde, en principio, se pudo seguir al primer crío durante 30 y 70 días y donde el o los hermanos mayores seguían vivos cuando el marginal murió. Debido a que en 1992 todas las nidadas fracasaron durante las primeras semanas de registro, el criterio utilizado para su análisis fue incluir todas las nidadas sin que necesariamente se hubieran podido seguir hasta 30 y 70 días.

b) Resultados

Zona de Trabajo. Durante los años de 1982 a 1993, la sobrevivencia del total de eclosionados hasta 30 días fue de 48.3% (n=2,008 críos en nidadas de 1, 2 y 3) y hasta 70 días de 47.9% (n=1,466 críos en nidadas de 1, 2 y 3).

La sobrevivencia de críos únicos hasta 30 días fue de 43.1% y hasta 70 días de 45.3% (Tabla 5 y Figs. 4 y 5). Los primeros críos de nidadas de dos sobrevivieron significativamente más que sus hermanos hasta 70 días, pero su sobrevivencia hasta 30 días no fue mayor (Tabla 5 y Figs. 6 y 7). En nidadas de tres no hubo diferencia significativa en la sobrevivencia de primeros y segundos críos (Tabla 5). Sin embargo, las proporciones de primeros y segundos críos que sobrevivieron fueron significativamente mayores que la de terceros, tanto a 70 como a 30 días (Tabla 5 y Figs. 8 y 9).

Tabla 5. Sobrevivencia de Críos en Zona de Trabajo.

Nidada/Crío	30 Días				70 Días			
	n	Prop.	G	p	n	Prop.	G	p
Uno/1	783	0.431	-		532	0.453		
Dos/1	497	0.531			368	0.535		
2	497	0.480	1vs.2	2.51 0.11	368	0.418	1vs.2	10.07 0.001
Tres/1	77	0.688	1vs.2	1.37 0.24	66	0.696	1vs.2	0.53 0.46
2	77	0.597	2vs.3	6.63 0.01	66	0.636	2vs.3	10.97 0.0009
3	77	0.389	1vs.3	13.90 0.0002	66	0.348	1vs.3	16.22 < 0.0001

n = número de críos; 1, 2, 3 = críos individuales, según orden de eclosión

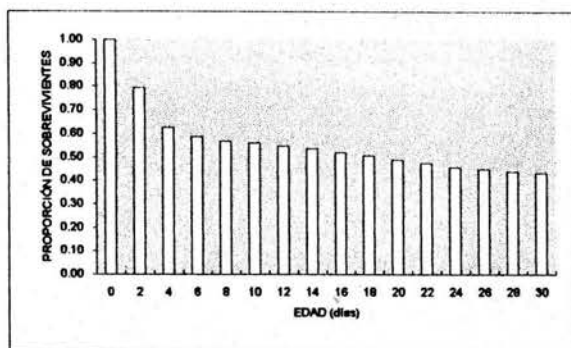


Fig. 4. Sobrevivencia hasta 30 días en Zona de Trabajo durante 1982-1993 en 783 nidadas de un crío.

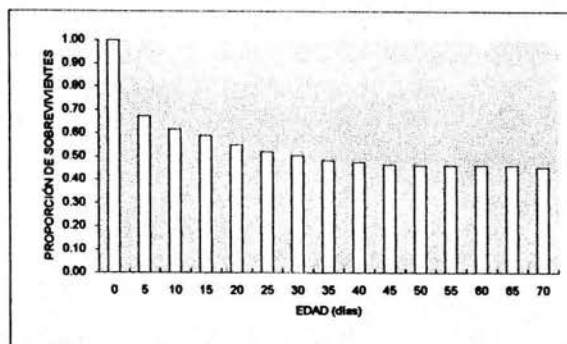


Fig. 5. Sobrevivencia hasta 70 días en Zona de Trabajo durante 1982-1993 en 532 nidadas de un crío.

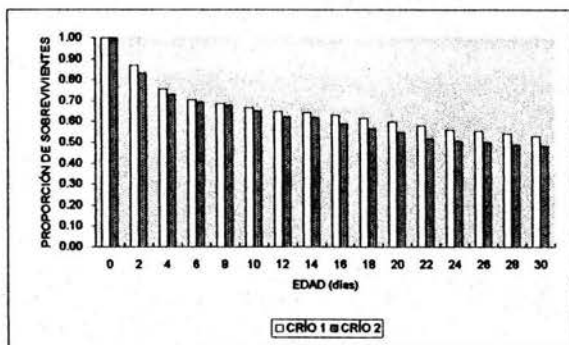


Fig. 6. Sobrevivencia hasta 30 días en Zona de Trabajo durante 1982-1993 en 497 nidadas de dos críos.

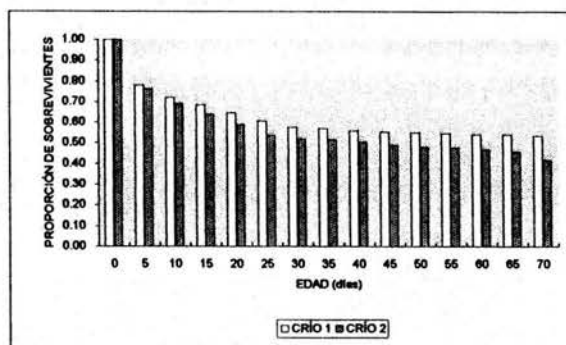


Fig. 7. Sobrevivencia hasta 70 días en Zona de Trabajo durante 1982-1993 en 368 nidadas de dos críos.

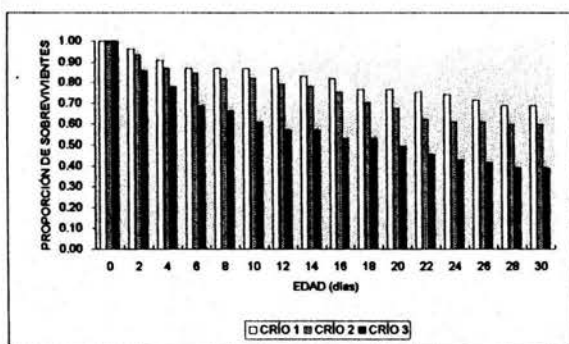


Fig. 8. Sobrevivencia hasta 30 días en Zona de Trabajo durante 1982-1993 en 77 nidadas de tres críos.

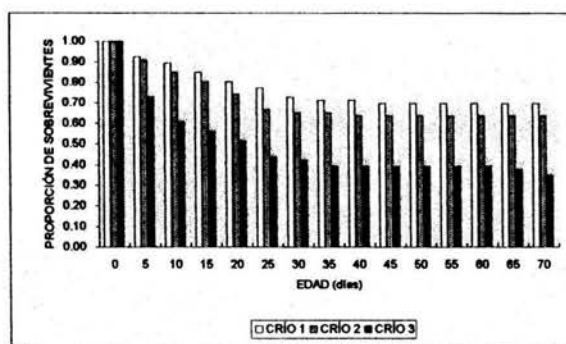


Fig. 9. Sobrevivencia hasta 70 días en Zona de Trabajo durante 1982-1993 en 66 nidadas de tres críos.

Considerando de cero hasta 70 días la edad del crío marginal, la mayor probabilidad de morir se encontró dentro de los primeros seis días de vida en nidadas de dos (0.15) y tres (0.21) críos (Figs. 10 y 11). En el análisis hasta 30 días la mayor probabilidad de morir se encontró en los dos primeros días (0.12) en nidadas de dos y de cero a dos y 21 a 23 días (0.13) en nidadas de tres (Figs. 12 y 13). Para críos únicos, en la muestra que se siguió hasta 70 días, la mayor probabilidad de morir (0.39) se encontró dentro de los seis primeros días de vida y en la muestra que se siguió hasta 30 días en los dos primeros días (0.36; Figs. 14 y 15).

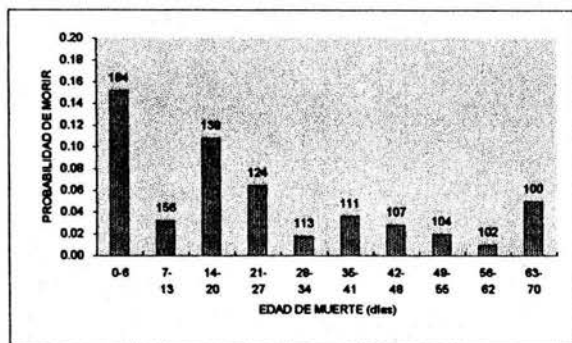


Fig. 10. Probabilidad de muerte del crío marginal en nidadas de dos críos en Zona de Trabajo durante 1982-1993. Se incluyeron los nidos en donde el primer crío no murió antes que el marginal y pudo seguirse, en principio, hasta 70 días. n's: sobre barras.

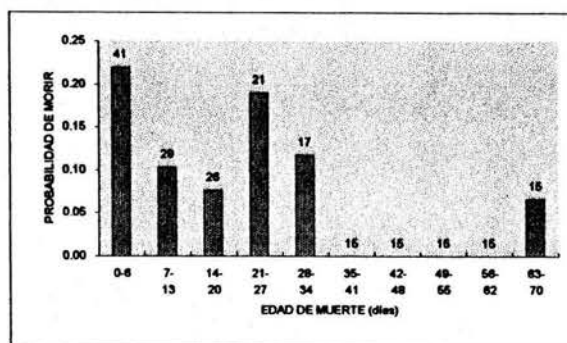


Fig. 11. Probabilidad de muerte del crío marginal en nidadas de tres críos en Zona de Trabajo, durante 1985, 1987, 1989, 1990, 1991, 1992 y 1993. Se incluyeron los nidos donde los mayores no murieron antes que el marginal y el primero pudo seguirse, en principio, hasta 70 días. n's: sobre las barras.

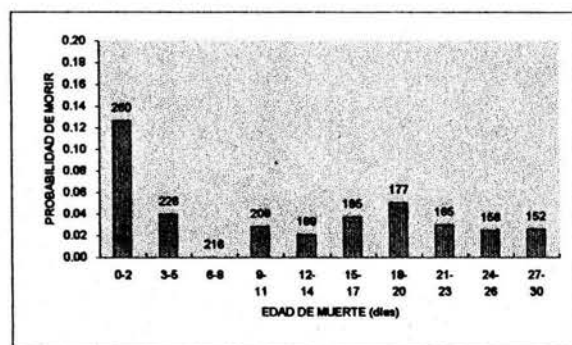


Fig. 12. Probabilidad de muerte del crío marginal en nidadas de dos críos en Zona de Trabajo durante 1982-1993. Se incluyeron los nidos en donde el primer crío no murió antes que el marginal y pudo seguirse, en principio, hasta 30 días. n's: sobre las barras.

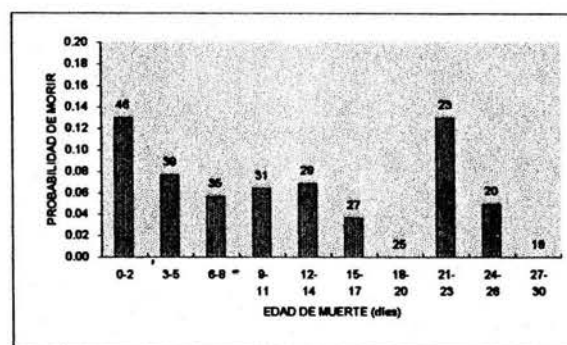


Fig. 13. Probabilidad de muerte del crío marginal en nidadas de tres críos en Zona de Trabajo durante 1982, 1985, 1987, 1989, 1990, 1991, 1992 y 1993. Se incluyeron los nidos en donde los mayores no murieron antes que el marginal y el primero pudo seguirse, en principio, hasta 30 días. n's: sobre las barras.

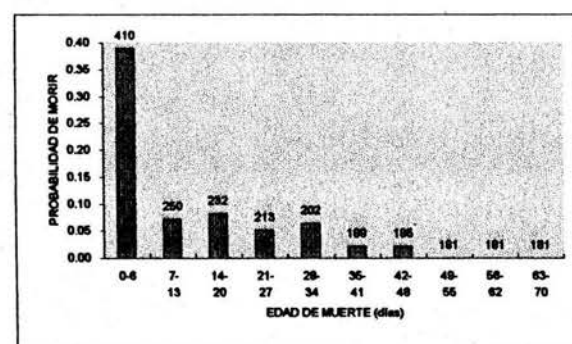


Fig. 14. Probabilidad de muerte de críos únicos en Zona de Trabajo durante 1982-1993. Se incluyeron los nidos en donde el crío pudo seguirse, en principio, hasta 70 días. n's: sobre las barras.

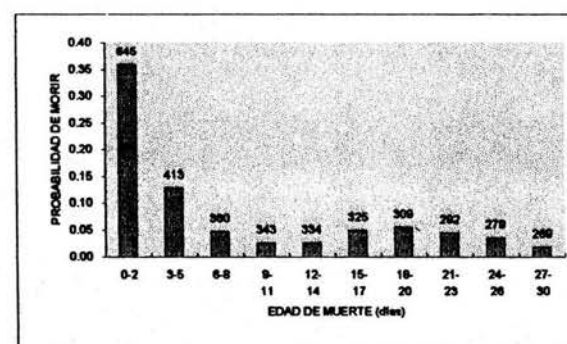


Fig. 15. Probabilidad de muerte de críos únicos en Zona de Trabajo durante 1982-1993. Se incluyeron los nidos en donde el crío pudo seguirse, en principio, hasta 30 días. n's: sobre las barras.

La falta de una diferencia sustancial, consistente y significativa, entre la sobrevivencia de primeros y segundos críos en nidadas de dos, pudo deberse a la alta mortalidad de críos recién eclosionados. Cuando se excluyó del análisis de sobrevivencia de nidadas de dos a las nidadas donde uno de los críos murió antes de cuatro días, se observó que la diferencia en la sobrevivencia entre primeros (30 días: 77.3%; 70 días: 73.7%) y

segundos críos (30 días: 67.1%; 70 días: 54.3%) fue grande y significativa (30 días: $G=7.90$, $g.l.=1$, $p=0.004$; 70 días: $G=19.90$, $g.l.=1$, $p<0.0001$; Figs. 16 y 17).

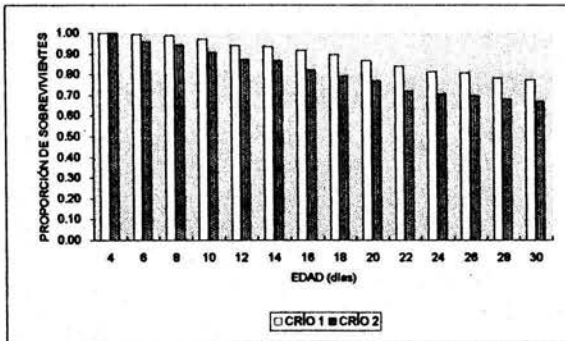


Fig. 16. Supervivencia hasta 30 días en Zona de Trabajo durante 1982-1993 en 304 nidadas de dos críos. Se incluyeron sólo los nidos donde el segundo crío sobrevivió los primeros 4 días, junto con su hermano.

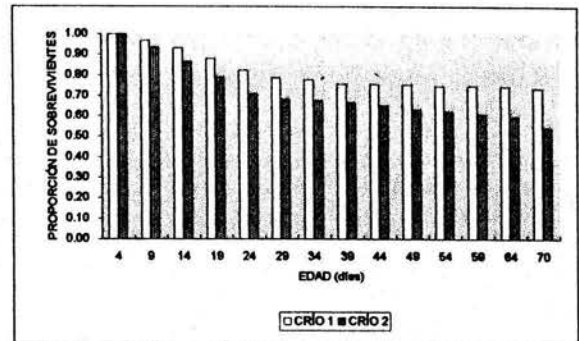


Fig. 17. Supervivencia hasta 70 días en Zona de Trabajo durante 1982-1993 en 243 nidadas de dos críos. Se incluyeron sólo los nidos donde el segundo crío sobrevivió los primeros 4 días, junto con su hermano.

La diferencia entre años en la proporción de nidadas de dos que perdieron al crío marginal (hasta 70 días) no fue significativa ($G=7.63$, $g.l.=6$, $p=0.26$; Tabla 6). Esta prueba se aplicó sólo a los años con muestra igual o mayor a 12 nidadas (1985, 1986, 1987, 1989, 1990, 1991 y 1993; Tabla 6). La mayor proporción de críos marginales muertos se registró en 1987 en nidadas de dos (0.66) y nidadas de tres críos (0.75).

Tabla 6. Nidadas Donde se Observó la Muerte del Crío Marginal.

Año	Tamaño de nidadas			
	Dos		Tres	
	n	Proporción muertos	n	Proporción muertos
Zona de Trabajo				
1982	2	0.50	0	-
1983	2	0.50	0	-
1984	4	0.25	0	-
1985	16	0.18	15	0.40
1986	12	0.41	0	-
1987	12	0.66	4	0.75
1989	18	0.33	7	0.28
1990	52	0.40	7	0.71
1991	34	0.32	7	0.71
1992	2	0.00	0	-
1993	51	0.37	1	0.00
Costa Fragatas				
1989	16	0.12	3	0.66
1991	21	0.28	2	1.00
1992	0	-	0	-
1993	25	0.48	2	0.50

Se incluyeron sólo nidadas registradas al menos hasta 70 días del primer crío y donde el o los hermanos mayores seguían vivos cuando el marginal murió.

Costa Fragatas. Durante los años de 1989, 1991, 1992 y 1993, la supervivencia hasta 30 días fue de 62.1% ($n=428$ críos) y hasta 70 días de 62.3% ($n=337$ críos).

La sobrevivencia de críos únicos hasta 30 días fue de 59% y hasta 70 días de 60.6% (Tabla 7 y Figs. 18 y 19). No hubo diferencia significativa en la sobrevivencia hasta 30 y 70 días entre primeros y segundos críos de nidadas de dos (Tabla 7 y Figs. 20 y 21). En nidadas de tres críos no hubo diferencia significativa en la sobrevivencia de primeros, segundos y terceros críos hasta 30 y 70 días (Tabla 7 y Figs. 22 y 23).

Tabla 7. Sobrevivencia de Críos en Costa Fragatas.

Nidada/Crío	30 Días				70 Días					
	n	Prop.	G	p	n	Prop.	G	p		
Uno/1	195	0.589	-	-	155	0.606	-	-		
Dos/1	103	0.699			79	0.683				
2	103	0.582	1vs.2	3.02	0.08	79	0.582	1vs.2	1.72	0.18
Tres/1	9	0.777	1vs.2	0.24	0.62	8	0.75	1vs.2	0.25	0.61
2	9	0.888	2vs.3	3.19	0.07	8	0.875	2vs.3	3.44	0.06
3	9	0.555	1vs.3	1.71	0.19	8	0.375	1vs.3	1.88	0.17

n = número de críos; 1, 2, 3 = críos individuales, según orden de eclosión

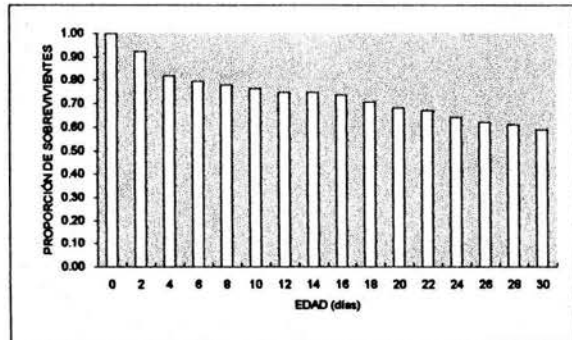


Fig. 18. Sobrevivencia hasta 30 días en Costa Fragatas durante 1989, 1991, 1992 y 1993 en 195 nidadas de un crío.

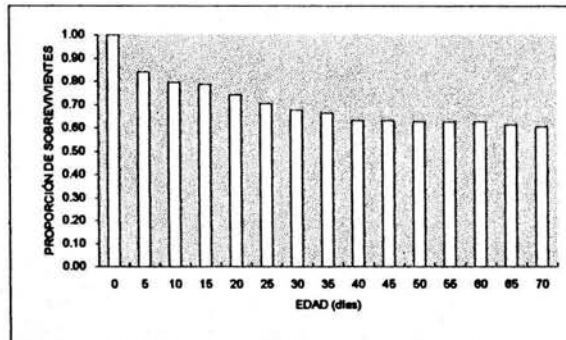


Fig. 19. Sobrevivencia hasta 70 días en Costa Fragatas durante 1989, 1991, 1992 y 1993 en 155 nidadas de un crío.

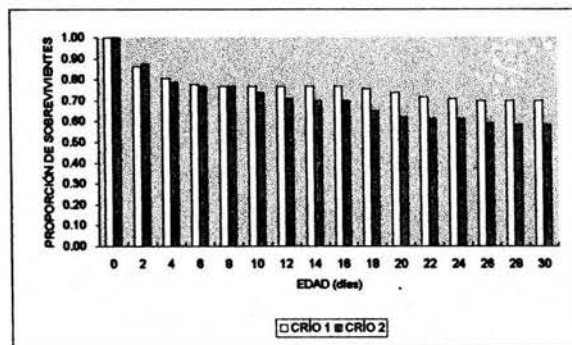


Fig. 20. Sobrevivencia hasta 30 días en Costa Fragatas durante 1989, 1991, 1992 y 1993 en 103 nidadas de dos críos.

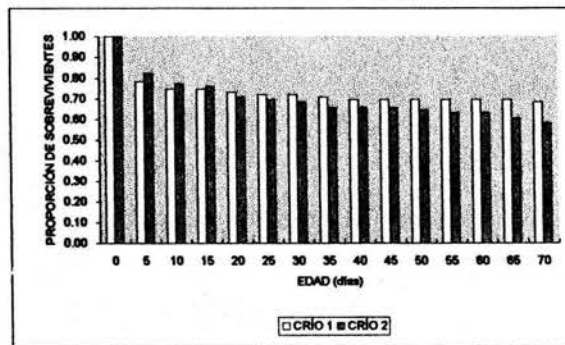


Fig. 21. Sobrevivencia hasta 70 días en Costa Fragatas durante 1989, 1991, 1992 y 1993 en 79 nidadas de dos críos.

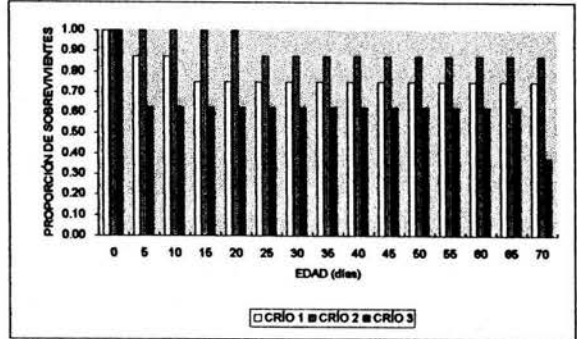
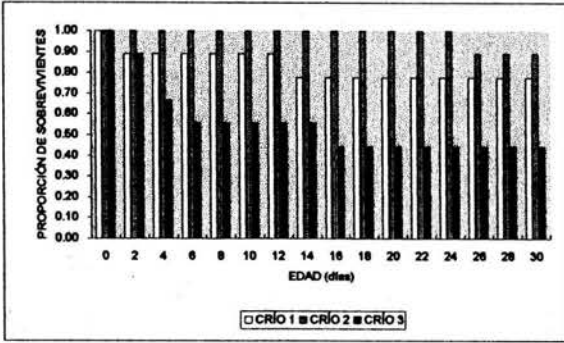


Fig. 22. Supervivencia hasta 30 días en Costa Fragatas durante 1989, 1991 y 1993 en 9 nidadas de tres críos. (En 1992 no hubo nidadas de 3 críos).

Fig. 23. Supervivencia hasta 70 días en Costa Fragatas durante 1989, 1991 y 1993 en 8 nidadas de tres críos. (En 1992 no hubo nidadas de 3 críos).

La mayor probabilidad de morir del crío marginal durante los primeros 70 días en nidadas de dos ocurrió entre los 7 y 13 días de vida (0.07) y entre los 63 y 70 días (0.07; Fig. 24). En el análisis hasta 30 días se observan varios picos de mortalidad, siendo los mayores (0.06) a los 0-5 y 9-11 días (Fig. 25). En nidadas de un crío, para la muestra hasta 70 días, la mayor probabilidad de morir (0.18) se dio en los primeros seis días de vida (Fig. 26); hasta 30 días la mayor probabilidad de morir (0.14) se dio en los primeros dos días (Fig. 27). La diferencia entre años (1989, 1991 y 1993) en la proporción de nidadas de dos que perdieron al crío marginal (hasta 70 días) fue significativa ($G=5.93$, $g.l.=2$, $p=0.05$; Tabla 6).

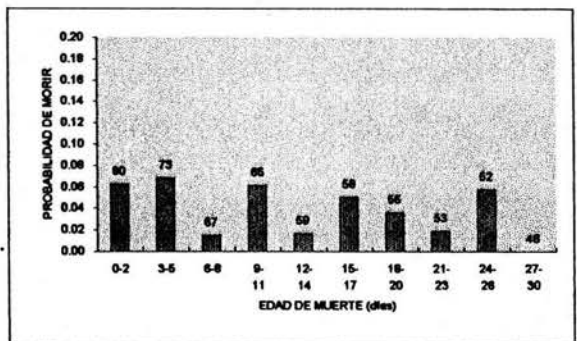
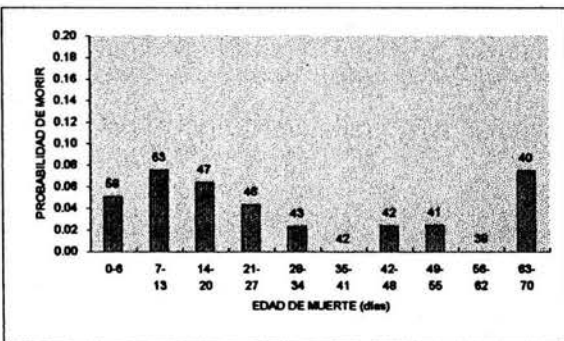


Fig. 24. Probabilidad de muerte del crío marginal en nidadas de dos críos en Costa Fragatas, durante 1989, 1991 y 1993. Se incluyeron los nidos en donde el primer crío no murió antes que el marginal y pudo seguirse, en principio, hasta 70 días. n's: sobre las barras.

Fig. 25. Probabilidad de muerte del crío marginal en nidadas de dos críos en Costa Fragatas, durante 1989, 1991 y 1993. Se incluyeron los nidos en donde el primer crío no murió antes que el marginal y pudo seguirse, en principio, hasta 30 días. n's: sobre las barras.

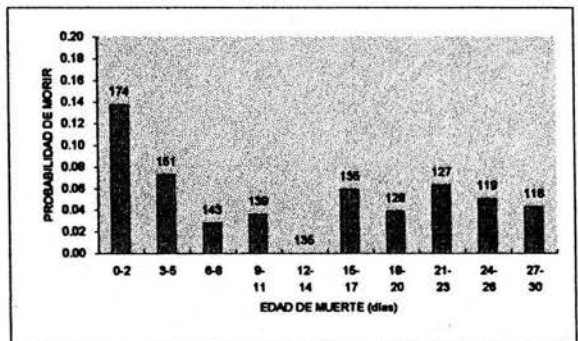
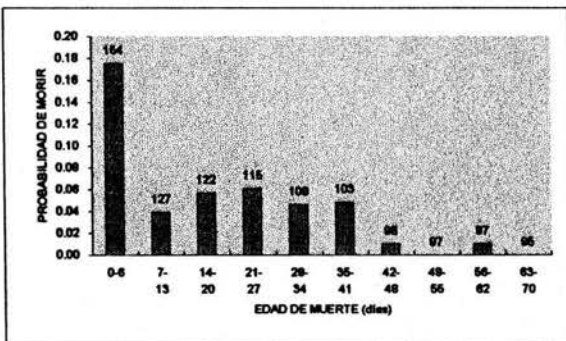


Fig. 26. Probabilidad de muerte de críos únicos en Costa Fragatas, durante 1989, 1991, 1992, y 1993. Se incluyeron los nidos en donde el crío pudo seguirse, en principio, hasta 70 días. n's: sobre las barras.

Fig. 27. Probabilidad de muerte de críos únicos en Costa Fragatas, durante 1989, 1991, 1992, y 1993. Se incluyeron los nidos en donde el crío pudo seguirse, en principio, hasta 30 días. n's: sobre las barras.

Excluyendo las nidadas donde uno de los críos murió antes de cuatro días se observó una diferencia significativa en la sobrevivencia de primeros (30 días: 89.5%; 70 días: 92.3%) y segundos críos (30 días: 71.6%; 70 días: 67.3%) de nidadas de dos, tanto hasta 30 ($G=6.95$, $g.l.=1$, $p=0.008$) como hasta 70 días ($G=10.44$, $g.l.=1$, $p=0.001$; Figs. 28 y 29).

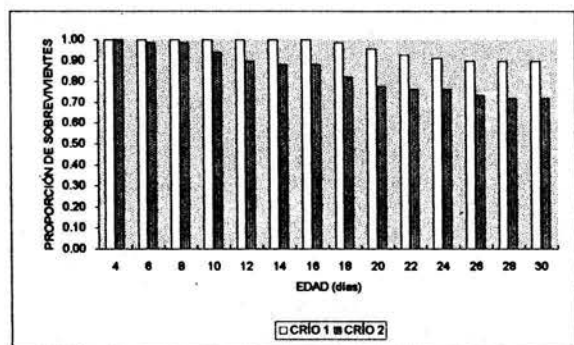


Fig. 28. Sobrevivencia hasta 30 días en Costa Fragatas durante 1989, 1991, 1992 y 1993 en 67 nidadas de 2 críos. Se incluyeron sólo los nidos donde el segundo crío sobrevivió los primeros 4 días, junto con su hermano.

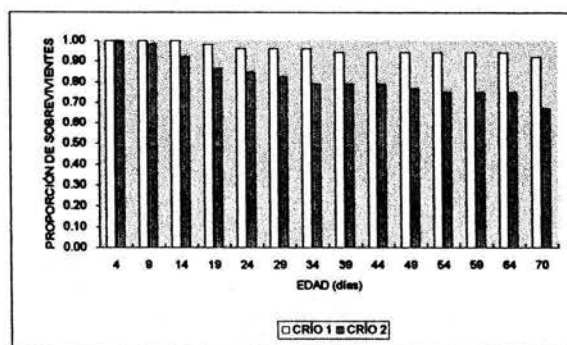


Fig. 29. Sobrevivencia hasta 70 días en Costa Fragatas durante 1989, 1991, 1992 y 1993 en 52 nidadas de 2 críos. Se incluyeron sólo los nidos donde el segundo crío sobrevivió los primeros 4 días, junto con su hermano.

Zona de Trabajo vs. Costa Fragatas. En general, la sobrevivencia hasta 30 y 70 días en Costa Fragatas, fue significativamente mayor que en Zona de Trabajo durante los años 1989, 1991, 1992 y 1993 (30 días: $G=14.54$, $g.l.=1$, $p=0.0001$; 70 días: $G=9.68$, $g.l.=1$, $p=0.001$; Tablas 8 y 9). Analizando la sobrevivencia hasta 30 y 70 días por tamaño de nidada, la diferencia fue significativa en nidadas de dos (30 días: $G=9.17$, $g.l.=1$, $p=0.002$; 70 días: $G=7.04$, $g.l.=1$, $p=0.007$), mientras que en nidadas de tres críos la diferencia sólo fue significativa en el análisis hasta 30 días ($G=5.70$, $g.l.=1$, $p=0.017$; Tablas 8 y 9). En 1992 en ambas áreas de estudio, ningún crío sobrevivió.

Tabla 8. Sobrevivencia de Críos hasta 30 Días por Área de Estudio.

Año	Nidada	n		Proporción		G	p
		Z T	C F	Z T	C F		
1989	1	42	15	0.310	0.800	10.77	*
	2	86	42	0.337	0.714	16.24	*
	3	48	12	0.333	0.667	4.19	n.s.
1991	1	125	79	0.560	0.508	0.56	n.s.
	2	162	74	0.543	0.622	1.27	n.s.
	3	45	6	0.733	0.667	0.10	n.s.
1992	1	6	3	0.000	0.000		
	2	16	4	0.000	0.000		
	3	3	0	0.000			
1993	1	187	98	0.567	0.643	1.54	n.s.
	2	284	86	0.588	0.651	1.10	n.s.
	3	24	9	0.208	0.778	8.58	*
89+91+92+93	1	360	195	0.525	0.590	2.14	n.s.
	2	548	206	0.518	0.641	9.17	*
	3	120	27	0.450	0.704	5.70	*
Total		1028	428	0.512	0.621	14.54	*

* $p < 0.05$



BIBLIOTECA
INSTITUTO DE ECOLOGIA
UNAM

Tabla 9. Supervivencia de Críos hasta 70 Días por Área de Estudio.

Año	Nidada	n		Proporción		G	p
		Z T	C F	Z T	C F		
1989	1	38	12	0.289	0.833	10.98	*
	2	72	42	0.292	0.714	19.31	*
	3	48	12	0.292	0.667	5.37	*
1991	1	103	62	0.592	0.548	0.30	n.s.
	2	142	50	0.570	0.600	0.13	n.s.
	3	42	6	0.738	0.500	1.19	n.s.
1992	1	6	3	0.000	0.000		
	2	16	4	0.000	0.000		
	3	3	0	0.000	-		
1993	1	146	78	0.623	0.641	0.07	n.s.
	2	220	62	0.582	0.645	0.81	n.s.
	3	6	6	0.500	0.833	1.35	n.s.
89+91+92+93	1	293	155	0.556	0.606	1.04	n.s.
	2	450	158	0.511	0.633	7.04	*
	3	99	24	0.485	0.667	2.55	n.s.
Total		842	337	0.523	0.623	9.68	*

* p<0.05

Al considerar el total de nidadas de dos críos de ambas áreas y comparar la supervivencia de primeros (70 días=56.1%; 30 días=56%) y segundos críos (70 días=44.7%; 30 días=49.8%) se encontró diferencia significativa tanto a 70 ($G=11.66$, g.l.=1, $p=0.0006$), como a 30 ($G=4.58$, g.l.=1, $p=0.03$) días (Figs. 30 y 31). Sin embargo, considerando únicamente la muestra hasta 70 días, no se encontró diferencia significativa ($G=2.63$, g.l.=1, $p=0.10$) en la supervivencia de primeros (60.2%) y segundos críos (54.8%) hasta la edad de 30 días (Fig. 31).

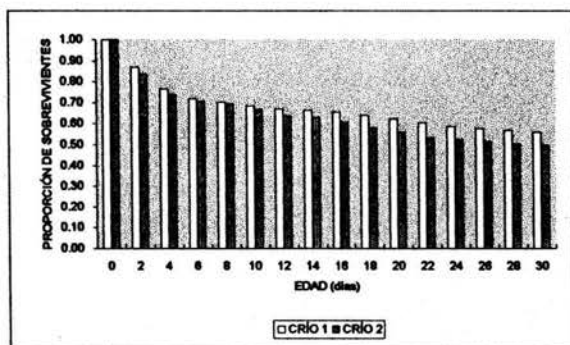


Fig. 30. Supervivencia hasta 30 días en Zona de Trabajo y Costa Fragatas (ZT + CF) durante 1982-1993 en 600 nidadas de dos críos.

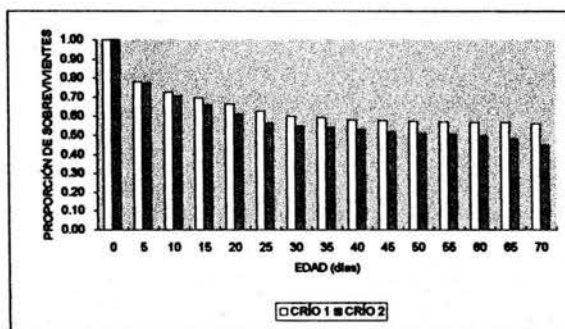


Fig. 31. Supervivencia hasta 70 días en Zona de Trabajo y Costa Fragatas (ZT + CF) durante 1982-1993 en 447 nidadas de dos críos.

3.3 Supervivencia y éxito de emplumado según el tamaño de nidada y la fecha de eclosión

a) Método

Se calculó la proporción de críos sobrevivientes hasta la edad de 30 y 70 (emplumado) días por tamaño de nidada. Además, se analizó la supervivencia por fecha de eclosión, dividiendo el tiempo en intervalos de 10 días a partir de la fecha de eclosión del primer crío, a lo largo de la época reproductiva (del 12 de febrero a 11 de julio en Zona de Trabajo y del 22 de febrero al 21 de junio en Costa Fraguatas). Para este análisis, los datos se ajustaron a un Modelo Lineal Generalizado (GLIM), declarando un error binomial (Crawley 1993) para probar si el éxito de emplumado depende de la fecha de eclosión y del tamaño de nidada.

Además, se calculó y comparó la frecuencia promedio de críos emplumados por tamaño de nidada y por año, incluyendo todas las nidadas de uno, dos y tres donde el primer crío pudo, en principio, seguirse hasta 70 días de edad.

b) Resultados

Zona de Trabajo. El porcentaje de críos sobrevivientes en nidadas de tres (55.8% y 56.1% hasta 30 y 70 días respectivamente) fue significativamente más alto que en nidadas de uno (43.2% y 45.3% hasta 30 y 70 días respectivamente; 30 días: $G=11.48$, $g.l.=1$, $p=0.0007$; 70 días: $G=6.67$, $g.l.=1$, $p=0.0098$; Figs. 32 y 33). No hubo diferencia entre la supervivencia de críos de nidadas de dos (50.6%) y tres (55.8%) hasta 30 días ($G=2.06$, $g.l.=1$, $p=0.15$); pero si hubo diferencia ($N2=47.7\%$; $N3=56.1\%$) hasta 70 días ($G=4.36$, $g.l.=1$, $p=0.03$). El porcentaje de críos sobrevivientes en nidadas de dos (30 días: 50.6 y 70 días: 47.7%) fue significativamente más alto que en nidadas de uno (30 días: 43.2 y 70 días: 45.3%) a 30 días ($G=9.73$, $g.l.=1$, $p=0.001$) pero no a 70 días ($G=0.70$, $g.l.=1$, $p=0.40$; Apéndices 5 y 6).

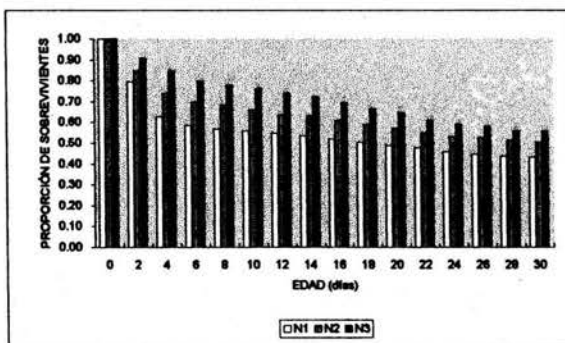


Fig. 32. Supervivencia hasta 30 días Zona de Trabajo durante 1982-1993 en nidadas de uno (N1), dos (N2) y tres (N3) críos. $n = 783, 994$ y 231 en N1, N2 y N3 respectivamente.

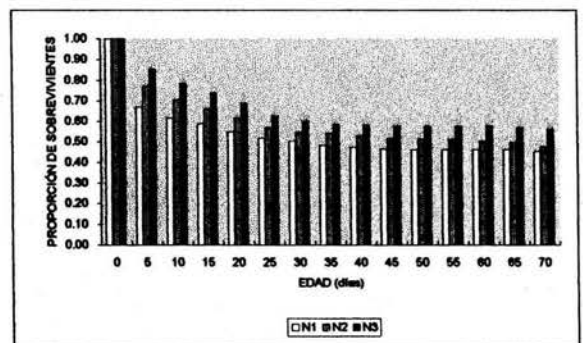


Fig. 33. Supervivencia hasta 70 días en Zona de Trabajo durante 1982-1993 en nidadas de uno (N1), dos (N2) y tres (N3) críos. $n = 532, 736$ y 198 en N1, N2 y N3 respectivamente.

La proporción de críos sobrevivientes hasta la edad de 30 y 70 días fue significativamente menor mientras más tardía fue la eclosión (30 días: $G=134.6$, g.l.=1, $p<0.0001$; 70 días: $G=27.33$, g.l.=1, $p<0.0001$), sin importar el tamaño de nidada (30 días: $G=3.73$, g.l.=2, $p=0.15$; 70 días: $G=1.47$, g.l.=2, $p=0.47$; Figs. 34 y 35 y Apéndices 5 y 6).

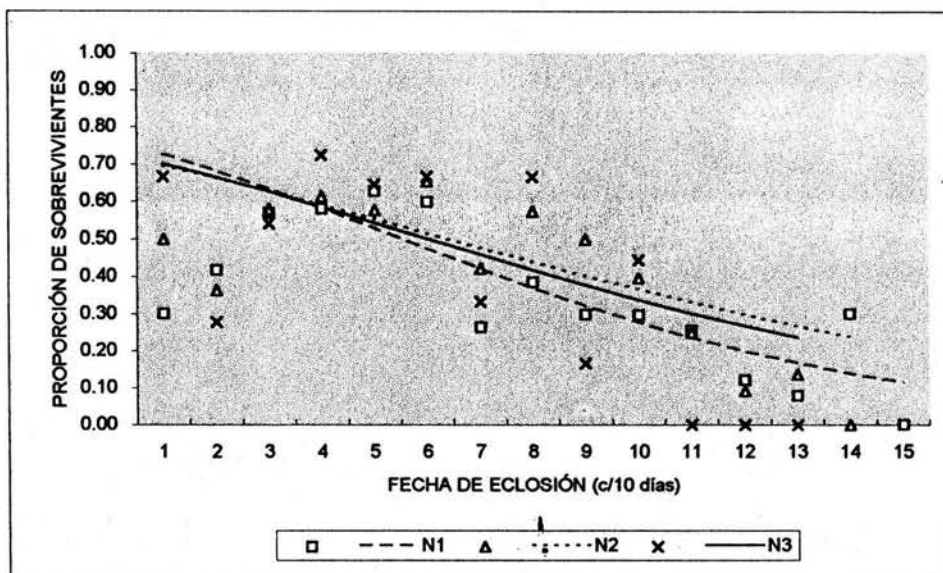


Fig. 34. Sobrevivencia hasta 30 días en Zona de Trabajo durante 1982-1993 en críos que eclosionaron entre el 12 de febrero y el 11 de julio. 783 nidadas de un crío (N1), 497 nidadas de dos críos (N2) y 77 nidadas de tres críos (N3).

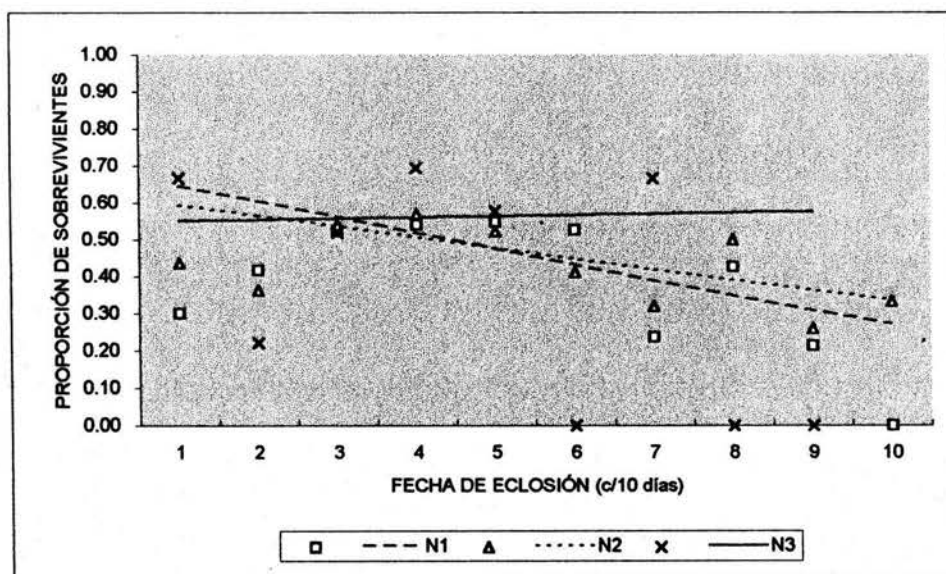


Fig. 35. Sobrevivencia hasta 70 días en Zona de Trabajo durante 1982-1993 en críos que eclosionaron entre el 12 de febrero y el 22 de mayo. 532 nidadas de un crío (N1), 368 nidadas de dos críos (N2) y 66 nidadas de tres críos (N3).

La frecuencia promedio de críos emplumados en nidadas de dos (1982-1993) y tres críos (1985, 1987, 1989, 1990 y 1991) fue mayor que en nidadas de un crío, sin embargo no en todos los años hubo diferencias significativas (Tabla 10). La frecuencia de críos emplumados fue mayor en nidadas de tres que en nidadas de dos en 1985, 1987, 1989, 1990 y 1991, aunque sólo fue significativa la diferencia en 1991 (Tabla 10). Los años en que menos críos emplumaron por nido fueron: 1992 (0.0), 1987 (0.15) y 1982 (0.20) en nidadas de uno; 1992 (0.0), 1983 (0.25) y 1982 (0.40) en nidadas de dos; 1992 (0.0), 1989 (0.87) y 1990 (1.5) en nidadas de tres críos (Tabla 10).

Tabla 10. Frecuencia Promedio (\bar{X}) de Críos Emplumados por Tamaño de Nidada.

Año	Tamaño de nidada						F/t	g.l.	p
	Uno		Dos		Tres				
	n	\bar{X}	n	\bar{X}	n	\bar{X}			
Zona de Trabajo									
1982	5	0.20	5	0.40	0	-	0.63	8	1vs.2 n.s.
1983	25	0.28	4	0.25	0	-	0.12	27	1vs.2 n.s.
1984	25	0.44	8	0.87	0	-	1.79	31	1vs.2 n.s.
1985	27	0.70	17	1.64	17	2.23	35.23		1vs.2 * 1vs.3 * 2vs.3 n.s.
1986	27	0.29	19	0.73	0	-	2.22	44	1vs.2 *
1987	26	0.15	24	0.70	8	1.62	19.66		1vs.2 n.s. 1vs.3 * 2vs.3 n.s.
1989	38	0.28	36	0.58	16	0.87	3.08		1vs.2 n.s. 1vs.3 n.s. 2vs.3 n.s.
1990	104	0.26	66	0.78	8	1.50	28.83		1vs.2 * 1vs.3 * 2vs.3 n.s.
1991	103	0.59	71	1.14	14	2.14	1507		1vs.2 * 1vs.3 * 2vs.3 *
1993	146	0.62	110	1.17	1	-	6.86	254	1vs.2 *
1982-1993	526	0.45	360	0.97	64	1.74			
Costa Fragatas									
1989	12	0.83	21	1.42	4	2.00	11.28		1vs.2 n.s. 1vs.3 * 2vs.3 n.s.
1991	62	0.54	25	1.20	2	-	5.24	85	1vs.2 *
1993	78	0.64	31	1.29	2	-	5.74	107	1vs.2 *
1989-1993	152	0.61	77	1.29	4	2.00			

Se incluyen sólo nidadas registradas al menos hasta 70 días del primer crío. Se comparan las nidadas de uno y dos críos con una prueba de t en los años donde la muestra de nidadas de tres críos fue insuficiente (<4); en los otros años se hicieron comparaciones planeadas (ANOVA de una vía). * significativa a 0.05, cuando se compararon 2 muestras y a 0.025, cuando se compararon 3 muestras.

Costa Fragatas. No hubo diferencia significativa en el porcentaje de críos sobrevivientes entre ningún par de tamaños de nidada ni a 30 días (N1 vs N2: $G=1.1$, $p=0.29$; N1 vs N3: $G=1.3$, $p=0.25$; N2 vs N3: $G=0.41$, $p=0.51$, todas con $g.l.=1$), ni a 70 días (N1 vs N2: $G=0.23$, $p=0.63$; N1 vs N3: $G=0.31$, $p=0.54$; N2 vs N3: $G=0.1$, $p=0.75$, todas con $g.l.=1$; Figs. 36 y 37 y Apéndices 7 y 8).

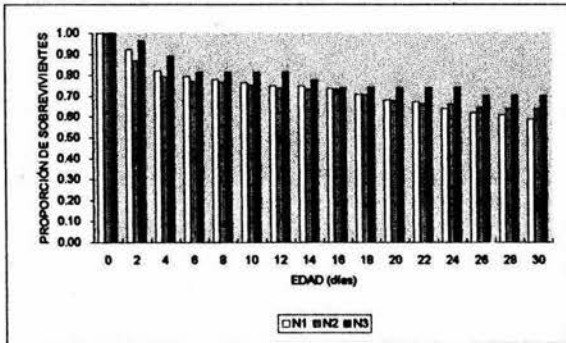


Fig. 36. Sobrevivencia hasta 30 días en Costa Fragatas durante 1989, 1991, 1992 y 1993 en nidadas de uno (N1), dos (N2) y tres (N3) críos. $n = 195, 206$ y 27 en N1, N2 y N3 respectivamente.

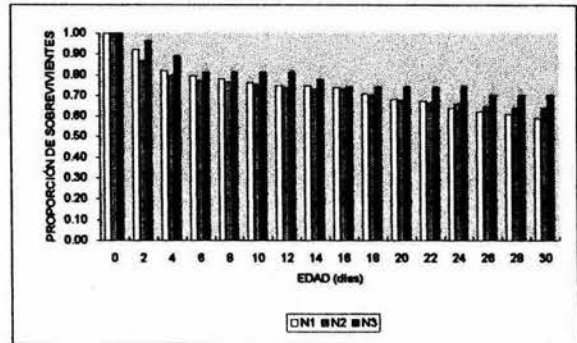


Fig. 37. Sobrevivencia hasta 70 días en Costa Fragatas durante 1989, 1991, 1992 y 1993 en nidadas de uno (N1), dos (N2) y tres (N3) críos. $n = 155, 158$ y 24 en N1, N2 y N3 respectivamente.

La proporción de críos sobrevivientes hasta la edad de 30 y 70 días fue significativamente menor mientras más tardía fue la eclosión (30 días: $G=36.64$, $g.l.=1$, $p<0.0001$; 70 días: $G=14.42$, $g.l.=1$, $p<0.0001$), para nidadas de uno y dos críos (30 días: $G=1.27$, $g.l.=2$, $p=0.52$; 70 días: $G=0.07$, $g.l.=2$, $p=0.96$; Figs. 38 y 39 y Apéndices 7 y 8).

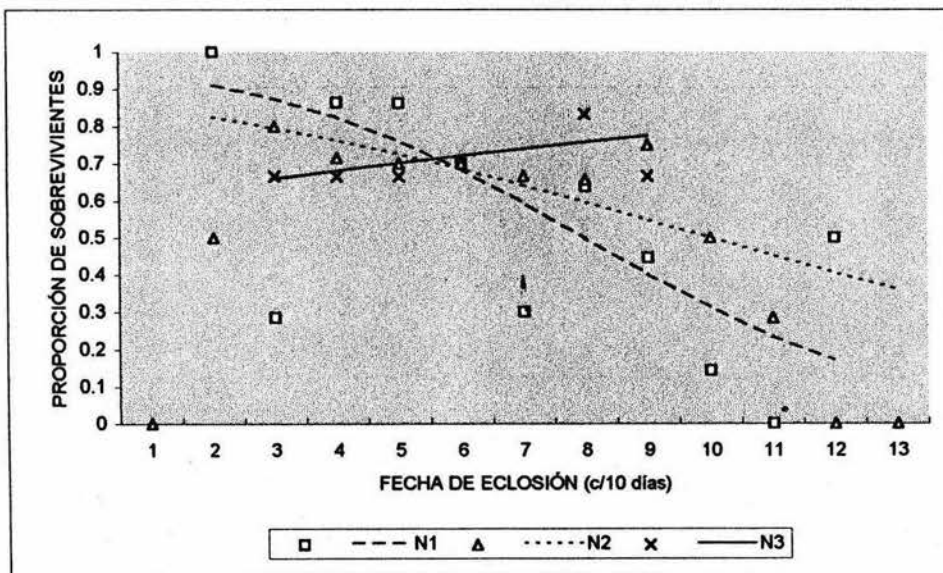


Fig. 38. Sobrevivencia hasta 30 días en Costa Fragatas durante 1989, 1991, 1992 y 1993 en críos que eclosionaron entre el 22 de febrero y el 21 de junio. 195 nidadas de un crío (N1), 103 nidadas de dos críos (N2) y 9 nidadas de tres críos (N3).

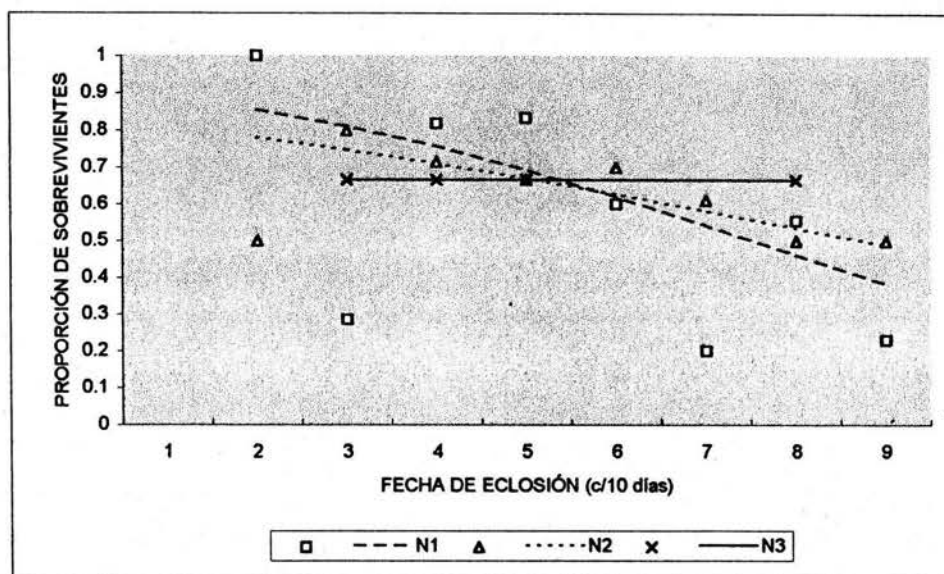


Fig. 39. Supervivencia hasta 70 días en Costa Fragatas durante 1989, 1991, 1992 y 1993 en críos que eclosionaron entre el 22 de febrero y el 12 de mayo. 155 nidadas de un crío (N1), 79 nidadas de dos críos (N2) y 8 nidadas de tres críos (N3).

La frecuencia promedio de críos emplumados en nidadas de dos críos fue mayor que en nidadas de un crío (1989, 1991 y 1993), aunque esta diferencia no fue significativa en 1989 (Tabla 10). Hubo diferencia significativa en la frecuencia de críos emplumados en nidadas de uno y tres críos durante 1989, siendo mayor en nidadas de tres críos (Tabla 10). No hubo diferencia significativa entre la frecuencia de críos emplumados en nidadas de dos y tres críos (1989; Tabla 10). En 1992 no emplumó ningún crío en ningún tamaño de nidada (Tabla 10).

4. Función del Crío Marginal

4.1 Valor reproductivo

a) Método

Se utilizó el modelo de Mock y Parker (1986) para calcular el valor reproductivo extra (VRe), el valor reproductivo de seguro (VRs) y el valor reproductivo total (VRt) del crío marginal (crío 2 en N2; crío 3 en N3) en cada año. VRe implica que el crío marginal empluma junto con su(s) hermano(s) y por tanto representa una unidad adicional de éxito reproductivo para los padres y VRs que el crío marginal empluma en lugar de su(s)

hermano(s), cuando éste(os) muere(n), representando una unidad de reemplazo. Se calculan de la siguiente manera:

$$VRe=q(Pe)$$

$$VRs=(1-q)(Pi)$$

$$VRt=VRe+VRs$$

donde q es la proporción de nidadas en las que el(los) hermano(s) mayor(es) no murió(eron) antes que el marginal, Pe es la fracción de q en que el crío marginal sobrevivió, Pi es la fracción de críos marginales que sobrevivieron en las otras $1-q$ nidadas (en que murió(eron) el(los) hermano(s) mayor(es) y sobrevivió el crío marginal).

Se incluyeron únicamente aquellas nidadas en las cuales el primer crío se pudo seguir, en principio, hasta 70 días. Para Zona de Trabajo, se calcularon los valores en nidadas de dos críos, de 1982 a 1993 y en nidadas de tres únicamente los valores de 1985, 1987, 1989, 1990, 1991, 1992 y 1993 (no hubo nidadas de tres en 1982, 1983, 1984, 1986); en ninguno de los casos se incluyeron los cuadrantes del 47 al 55 (Tabla 11). Para Costa Fragatas, se calcularon los valores de 1989, 1991, 1992 y 1993 en nidadas de dos y tres, pero en 1992 no hubo nidadas de tres (Tabla 11). Se compararon los valores de VRe vs. VRs de cada año con una prueba de Wilcoxon para comprobar que estadísticamente el valor extra es mayor que el de seguro. Se aplicó la prueba de G (Zar 1984) para comparar las proporciones (mayores que cero) que subyacen a los VRe y VRs entre años en cada área de estudio, excluyendo las muestras con $n < 17$ (Tabla 11). Específicamente, se compararon las siguientes proporciones entre años:

VRe :

Número de nidadas donde el marginal sobrevivió junto con su(s) hermanos, entre el número de nidadas donde no emplumaron todos o ninguno emplumó.

VRs :

Número de nidadas donde emplumó el marginal después de la muerte de un hermano, entre el número de nidadas donde el marginal no emplumó después de la muerte de un hermano (porque no emplumó y/o porque el hermano no murió).

VRt :

Número de nidadas donde emplumaron todos y/o el marginal después de la muerte de un hermano, entre el número de nidadas donde el marginal no emplumó.

b) Resultados

Zona de Trabajo. En nidadas de dos, el beneficio que el crío marginal proporcionó fue aproximadamente ocho veces mayor como unidad extra que de seguro (Tabla 11); a nivel global hubo diferencia significativa entre VRe y VRs (Wilcoxon $n=11$, $T=42$, $p=0.019$). El VRe ($G=25.33$, g.l.=6, $p=0.0003$) y VRt ($G=25.18$, g.l.=6, $p=0.0003$) fueron significativamente diferentes entre años, pero el VRs ($G=0.95$, g.l.=4, $p=0.917$) siempre fue parecido (Tabla 11). Los años en donde el crío marginal proporcionó menor beneficio (VRt) para los padres fueron: 1992 (0.0), 1983 (0.13) y 1987 (0.17) en nidadas de dos; 1987 (0.0), 1992 (0.0) y 1993 (0.0) en nidadas de tres críos (Tabla 11).

Tabla 11. Componentes del Valor Reproductivo del Crío Marginal en Nidadas (1) de Dos y Tres.

Años	Nidadas de Dos				Nidadas de Tres			
	n	VRe	VRs	VRt	n	VRe	VRs	VRt
Zona de Trabajo								
1982	5	0.20	0.12	0.32	0	-	-	-
1983	4	0.00	0.13	0.13	0	-	-	-
1984	8	0.38	0.06	0.44	0	-	-	-
1985	17	0.76	0.003	0.77	17	0.41	0.04	0.45
1986	17	0.29	0.00	0.29	0	-	-	-
1987	21	0.10	0.07	0.17	4	0.00	0.00	0.00
1989	22	0.18	0.00	0.18	9	0.00	0.09	0.09
1990	60	0.25	0.04	0.29	8	0.00	0.05	0.05
1991	39	0.41	0.04	0.45	8	0.25	0.02	0.27
1992	6	0.00	0.00	0.00	1	0.00	0.00	0.00
1993	67	0.34	0.04	0.38	2	0.00	0.00	0.00
Total	266	0.31	0.04	0.35	49	0.18	0.04	0.22
Costa Fragatas								
1989	21	0.62	0.03	0.65	4	0.25	0.12	0.37
1991	25	0.38	0.04	0.42	2	0.00	0.00	0.00
1992	2	0.00	0.00	0.00	0	-	-	-
1993	31	0.29	0.07	0.36	2	0.00	0.00	0.00
Total	79	0.39	0.05	0.44	8	0.12	0.03	0.15
ZT + CF	345	0.33	0.04	0.37	57	0.18	0.04	0.21

VRe=q(Pe); VRs=(1-q)(Pi); VRt=VRe+VRs, Mock y Parker, 1986

(1) Se incluyeron exclusivamente nidadas que, en principio, se pudieron seguir por 70 días.

En ZT no se incluyeron las nidadas de los cuadrantes del 47 al 55 que se agregaron a partir de 1987.

Aunque el C1 murió antes que su hermano en 111 de las 266 nidadas de dos críos (30.1%), el VRs fue bajo, por lo que se analizó el destino del segundo crío en esas nidadas. En 64% de las nidadas donde murió primero el C1, murió después el C2 a una edad promedio de 7.5 días ($n=70$, d.e.=10.11, intervalo=0-48), con un intervalo promedio entre la muerte de uno y otro crío de 8.3 días ($n=70$, d.e.=10.5, intervalo=1-52). Un 36%

de los C2 emplumaron en lugar de su hermano (Tabla 12). Se encontraron 10 cadáveres de C1 y 13 de C2, de los cuales un C1 y dos C2 tenían heridas. Los cadáveres de C1 y C2 que se encontraron estaban sobre el nido, excepto un C2 que estaba a 2 m del nido y otro a 1.6 m. Se observó que un C2 fue depredado por culebra.

Tabla 12. Supervivencia (1) del Otro Crío Después de la Muerte de un Crío en Nidadas de Dos, en Zona de Trabajo (1982-1993) y Costa Fragatas (1989-1993).

Área de Estudio	Murió Primer Crío(2)			Murió Segundo Crío(2)		
	n	Sobrevivió	(%)	n	Sobrevivió	(%)
Zona de Trabajo	111	40	(36.04)	100	77	(77.00)
Costa Fragatas	21	14	(66.67)	24	23	(95.83)
Total	132	54	(40.91)	124	100	(80.65)

(1) Hasta 70 días

(2) Frecuencia de nidadas donde el crío murió antes que su hermano
En ZT se incluyeron los cuadrantes del 47 al 55.

En nidadas de tres, el VRe y VRt del crío marginal fue menor que en nidadas de dos críos, aunque en tres años (1985, 1989 y 1990) el VRs fue mayor en nidadas de tres (Tabla 11). El crío marginal proporcionó el mayor valor reproductivo en 1985, tanto en nidadas de dos (0.77) como de tres críos (0.45; Tabla 11). En 1992 los críos marginales no proporcionaron ningún valor reproductivo para los padres en las muestras de 6 nidadas de dos y una de tres críos, porque ningún crío sobrevivió en toda la colonia.

Costa Fragatas. En nidadas de dos, la diferencia entre VRe y VRs no fue significativa (Wilcoxon $n=4$, $T=6$, $p=0.25$), aunque se vio la misma tendencia de VRe aproximadamente ocho veces mayor que VRs. Tampoco hubieron diferencias significativas en el VRe ($G=5.71$, $g.l.=2$, $p=0.057$), el VRs ($G=1.52$, $g.l.=2$, $p=0.46$) y el VRt ($G=2.48$, $g.l.=2$, $p=0.28$) entre años (Tabla 11). En 1992 el crío marginal de nidadas de dos no representó ningún beneficio para los padres; en 1991 y 1993 en nidadas de tres (Tabla 11).

En 33.3% de las nidadas de dos críos donde murió primero el C1, murió después el C2 a una edad promedio de 4.6 días ($n=7$, $d.e.=5.65$, $intervalo=1-18$), con un intervalo promedio entre la muerte de uno y otro crío de 4.5 días ($n=7$, $d.e.=5.65$, $rango=1-18$). El 66.6% de C2 emplumaron en lugar de su hermano (Tabla 12). Se encontró un cadáver de C2 con heridas a 6 m de su nido.

En la muestra de nidadas de tres, el crío marginal únicamente proporcionó valor reproductivo en 1989 ($VR_t=0.37$) y fue mayor como unidad extra que de seguro (Tabla 11).

El crío marginal de nidadas de dos, en general (sumando los datos de todos los años y de ambas áreas de estudio), proporcionó significativamente más VRe (0.33) que el de nidadas de tres (0.18; $G=5.82$, g.l.=1, $p=0.01$); sin embargo no se encontró diferencia significativa ($G=0.07$, g.l.=1, $p=0.78$) entre el VRs (N_2 y $N_3=0.04$) que proporcionaron los críos marginales de ambos tamaños de nidada (Tabla 11).

4.2 Reducción facultativa de la nidada

a) Método

Se calculó, para cada área de estudio, el porcentaje de nidadas de dos en las que sobrevivió únicamente el hermano mayor en aquellas nidadas donde el segundo crío murió primero y el primer crío pudo seguirse, en principio, hasta la edad de 70 días. Además, se calculó la proporción del total de nidadas de dos en las que sobrevivió sólo el primer crío (porcentaje de reducción facultativa de la nidada).

La variación de la temperatura media superficial del mar se utilizó como indicador indirecto de la fluctuación de la disponibilidad de alimento.

Se obtuvieron de la Universidad de Columbia, E.U., vía Internet (benno@ldeo.columbia.edu), las temperaturas medias superficiales del mar para los 21.5°N 105.5°W (9 Km al Sureste de Isla Isabel), correspondientes a la temperatura media de los meses de enero a julio de cada año entre 1982 y 1993 (Apéndice 9). Se buscaron correlaciones entre la temperatura media superficial del mar de cada época reproductiva (promedio de los siete valores correspondientes a los meses de enero a julio de cada año) y diferentes variables de éxito reproductivo (proporción de críos marginales vivos, VRe , VRs y proporción de nidadas en que hubo reducción de la nidada). No se incluyeron las muestras con $n \leq 3$. En las comparaciones entre años no se utilizaron los nidos pertenecientes a los cuadrantes que se agregaron a partir de 1987 (47 a 55).

b) Resultados

En ambas áreas de estudio, el 80.6% de las nidadas de dos donde murió primero el C2, sobrevivió el C1 (Tabla 12) y en el 22.4% del total de nidadas de dos, sobrevivió únicamente el C1. Aunque hubo variación entre años

(1982-1993) en la proporción de nidadas de dos donde únicamente sobrevivió el C1 (0%-28.6%), la diferencia no fue significativa ($G=9$, $g.l.=9$, $p=0.319$; no se incluyeron 1983 y 1992 en este análisis). En 1983 y 1992 no se registró reducción de la nidada y se presentaron porcentajes altos (75% y 100%) de fracaso total (ningún crío sobrevivió).

El promedio de la temperatura media superficial del mar entre enero y julio de 1982 a 1993 fue de 25.63 °C (Fig. 40): el valor más alto (26.69 °C) se registró en 1992 y el más bajo (24.43 °C) en 1985 (Fig. 40 y Apéndice 9). En la figura 41 se señala la variación a lo largo de la época reproductiva en estos dos años extremos.

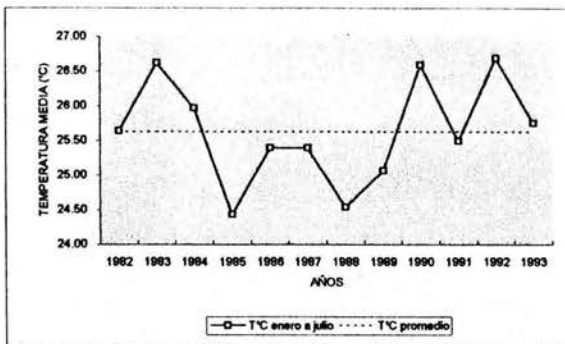


Fig. 40. Temperatura media superficial del mar de enero a julio entre 1982 y 1993. La línea horizontal marca la temperatura media promedio (25.63 °C) para todos los años.

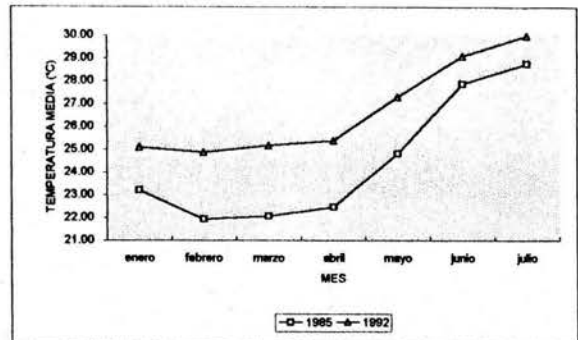


Fig. 41. Temperatura media superficial del mar de enero a julio durante 1985 y 1992, los dos años más frío y caliente, respectivamente.

Zona de Trabajo. La proporción de críos marginales de N2 y N3 que sobrevivieron fue mayor cuando la temperatura media superficial del mar fue baja, aunque los coeficientes de correlación no fueron significativos (N2: $r=-0.51$, $p=0.12$; N3: $r=-0.28$, $p=0.53$; Tabla 13). Sin embargo, en nidadas de dos críos hubo correlación negativa entre la temperatura media de la superficie del mar y el valor reproductivo tanto extra ($r=-0.70$, $p=0.01$) como total ($r=-0.65$, $p=0.02$; a menor temperatura, mayor VRe y VRt; Fig. 42 y Tabla 13). En nidadas de tres se observó la misma tendencia, pero no fue significativa (Tabla 13). Sin embargo, no se encontró correlación entre el VRs y la temperatura media superficial del mar ni en nidadas de dos ($r=0.36$, $p=0.27$) ni de tres críos ($r=-0.23$, $p=0.60$; Fig. 42 y Tabla 13), ni entre la temperatura y la proporción de nidadas de dos en que hubo reducción de la nidada ($r=0.04$, $p=0.89$; Apéndice 10).

Costa Fragatas. Hubo correlación negativa entre la temperatura media superficial del mar y el valor reproductivo tanto extra ($r=-0.98$, $p=0.01$) como total ($r=-0.99$, $p=0.004$) en nidadas de dos críos, pero no la hubo para VRs ($r=-0.51$, $p=0.48$; Tabla 13).

Tabla 13. Correlación entre Temperatura Media Superficial del Mar y Éxito de Críos Marginales.

Variable	Zona de Trabajo			Costa Fragataés		
	n	r	p	n	r	p
Prop. de críos marg. vivos/ N2	10	-0.51	0.12	3	-	-
	/N3	7	-0.28	0.08	3	-
VR _e / N2	11	-0.70	0.01	4	-0.98	0.01
	/ N3	7	-0.69	0.08	3	-
VR _s / N2	11	0.36	0.27	4	-0.51	0.48
	/ N3	7	-0.23	0.60	3	-
VR _t / N2	11	-0.65	0.02	4	-0.99	0.004
	/ N3	7	-0.69	0.08	3	-

n=número de años empleados en la correlación; prop.=proporción.

N2=nidadas de dos críos; N3=nidadas de tres críos.

VR_e, VR_s y VR_t=valor reproductivo extra, de seguro y total, respectivamente.

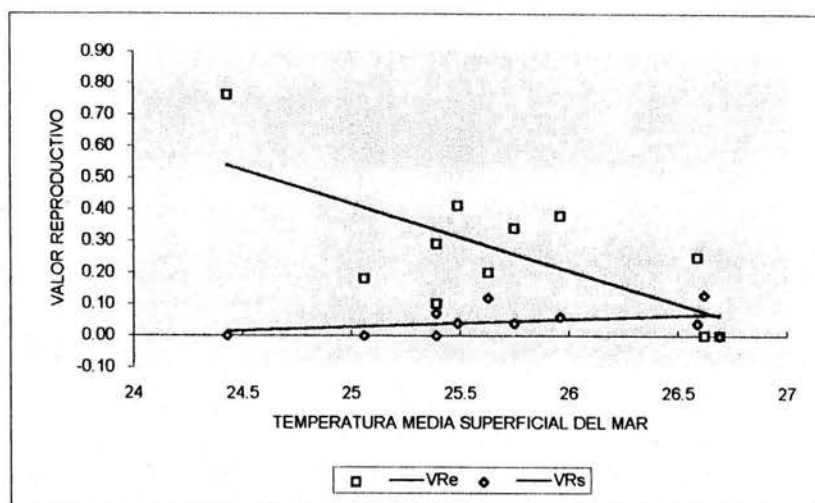


Fig. 42. Relación entre temperatura media superficial del mar y valor reproductivo de críos marginales en nidadas de dos en 11 años (1982-1993) en Zona de Trabajo. Coeficientes de correlación en Tabla 13.

5. Influencia de la Temperatura del Mar sobre el Éxito Reproductivo

5.1 Ajuste del tamaño de puesta

a) Método

Para probar la hipótesis de que el alimento es predecible en la etapa de puesta e incubación, se obtuvieron las proporciones de cada tamaño de puesta y de puestas abandonadas (ninguno de los huevos llegó al término del período de incubación) por año, en puestas tardías. Se aplicaron pruebas de G (Zar 1984) para comparar las proporciones de puestas de diferentes tamaños (P_3/P_2+P_3 ; P_1/P_2+P_3 ; P_1/P_2) entre años. Se buscó una

correlación negativa entre la temperatura media superficial del mar y la proporción de puestas grandes (las que tenían más de un huevo); se buscó también una correlación positiva entre la temperatura media superficial del mar y la proporción de puestas abandonadas en cada año.

b) Resultados

Zona de Trabajo y Costa Fragatas. La proporción de puestas de tres huevos (P3/P3+P2) fue significativamente diferente entre años en Zona de Trabajo ($G=30.47$, g.l.=9, $p=0.0004$); en Costa Fragatas se observó la misma tendencia, pero no hubo diferencia significativa ($G=3.97$, g.l.=3, $p=0.26$; Tabla 14). En las dos áreas hubo correlación negativa entre la temperatura media superficial del mar y la proporción de puestas de tres huevos (ZT: $r=-0.63$, $p=0.03$; CF: $r=-0.90$, $p=0.03$; Tabla 15 y Fig. 43). En Zona de Trabajo, la proporción de puestas de tres huevos fue menor en 1992 (0.0), 1983 (0.01), 1984 y 1993 (0.02); en Costa Fragatas en 1992 (0.0; Tabla 14).

Tabla 14. Proporción de Tamaños de Puesta (Tardías) por Año.

Año	n	Proporción de Puestas		
		P1	P2	P3
Zona de Trabajo				
1982	137	0.56	0.37	0.05
1983	284	0.40	0.57	0.01
1984	258	0.63	0.33	0.02
1985	162	0.62	0.29	0.08
1986	217	0.33	0.62	0.04
1987	139	0.18	0.74	0.06
1989	73	0.32	0.63	0.04
1990	274	0.58	0.36	0.04
1991	194	0.25	0.69	0.05
1992	17	0.70	0.29	0.00
1993	253	0.18	0.78	0.02
Total	2008	0.42	0.53	0.04
Costa Fragatas				
1986	78	0.39	0.55	0.05
1989	64	0.25	0.65	0.09
1991	194	0.37	0.60	0.02
1992	28	0.60	0.39	0.00
1993	144	0.27	0.68	0.04
Total	508	0.35	0.61	0.04

No se consideraron las puestas de los cuadrantes 47 a 55 de Zona de Trabajo, ya que estos se agregaron a partir de 1987.

P1, P2 y P3 = puestas de uno, dos y tres huevos, respectivamente.

Tabla 15. Correlación entre Temperatura Media Superficial del Mar y Proporción de Puestas (Tardías).

Variable	Zona de Trabajo			Costa Fragatas		
	n	r	p	n	r	p
Puestas de 1 huevo	11	0.28	0.40	5	0.84	0.07
Puestas de dos huevos	11	-0.19	0.56	5	-0.79	0.11
Puestas grandes	11	-0.28	0.40	5	-0.85	0.06
Puestas de tres huevos	11	-0.63	0.03	5	-0.90	0.03
Puestas abandonadas	11	0.0004	0.98	5	0.57	0.30

n=número de años empleados en la correlación.

Puestas grandes=puestas de más de un huevo (P2 y P3).

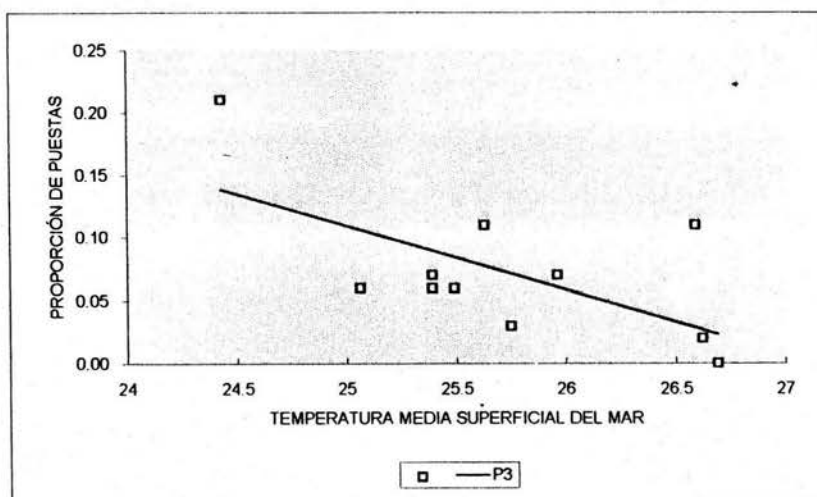


Fig. 43. Relación entre temperatura media superficial del mar y la proporción de puestas de tres huevos (P3:P2+P3) en Zona de Trabajo.

La proporción de puestas grandes ($P2+P3/P1+P2+P3$) fue significativamente diferente entre años (ZT: $G=251.15$, g.l.=10, $p<0.0001$; CF: $G=15.15$, g.l.=4, $p=0.004$; Tabla 14); sin embargo, la correlación entre esa proporción y la temperatura media superficial del mar no fue significativa (ZT: $r=-0.28$, $p=0.40$; CF: $r=-0.85$, $p=0.06$; Tabla 15). Se encontraron diferencias significativas entre las proporciones de puestas de uno ($P1/P1+P2+P3$) y dos huevos ($P2/P1+P2+P3$) entre años (ZT: $G=263.45$, g.l.=10, $p<0.0001$; CF: $G=13.38$, g.l.=4, $p=0.01$; Tabla 14). Sin embargo, no hubo correlación entre la temperatura media superficial del mar y la proporción de puestas de uno (ZT: $r=0.28$, $p=0.40$; CF: $r=0.84$, $p=0.07$) y dos huevos (ZT: $r=-0.19$, $p=0.56$; CF: $r=-0.79$, $p=0.11$; Tabla 15).

En las dos áreas, hubo diferencia significativa entre años (ZT: $G=265.04$, g.l.=9, $p<0.0001$; CF: $G=23.74$, g.l.=3, $p<0.0001$) en la proporción (ZT: 0.75, $n=1,932$ puestas; CF: 0.62, $n=480$ puestas) de puestas tardías abandonadas, pero no hubo correlación entre esa proporción y la temperatura media superficial del mar (ZT: $r=0.004$, $p=0.98$; CF: $r=0.57$, $p=0.30$; Tabla 15).

5.2 Efectos sobre el éxito reproductivo

a) Método

Se buscó una correlación negativa entre la temperatura media superficial del mar y diferentes componentes del éxito reproductivo: proporción de huevos eclosionados, proporción de críos emplumados por tamaño de nidada y total de emplumados.

b) Resultados

En ambas áreas de estudio, hubo correlación negativa entre la temperatura media superficial del mar y algunas variables de éxito reproductivo como proporción de huevos eclosionados, proporción de críos emplumados por tamaño de nidada y total de críos emplumados. En Zona de Trabajo sólo fue significativa la correlación con la proporción de críos emplumados en nidadas de dos ($r=-0.67$, $p=0.02$), mientras que en Costa Fraguas fueron significativas las correlaciones con proporción de críos emplumados en nidadas de uno ($r=-0.96$, $p=0.03$) y dos críos ($r=-0.94$, $p=0.05$; Apéndice 10).

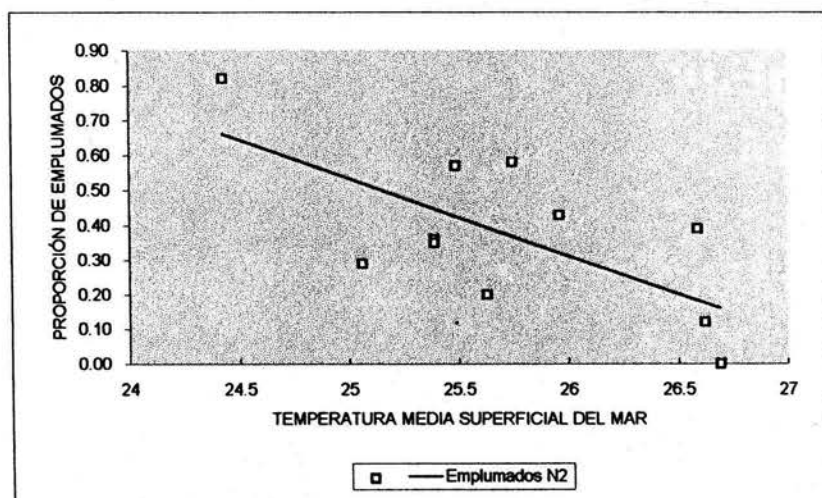


Fig. 44. Relación entre temperatura media superficial del mar y proporción de críos emplumados en nidadas de dos en 11 años (1982-1993) en Zona de Trabajo. Coeficiente de correlación en Apéndice 10.

DISCUSIÓN Y CONCLUSIONES

Éxito reproductivo

El éxito de eclosión promedio en puestas tardías de gran parte de la colonia del bobo de patas azules de Isla Isabel entre 1982 y 1993 fue bajo (ZT=20.5%; CF= 29.3%). Nelson (1978) y Anderson (1989b, 1990) reportaron, para una temporada reproductiva, un mayor éxito de eclosión en el bobo de patas azules de las Islas Galápagos (79% y 85%, respectivamente). Lo anterior podría deberse a sobrestimaciones ya que (1) solamente se incluyeron las puestas del inicio de la temporada que, como se sabe, son más exitosas que las tardías (Lack 1947, 1954; Dorward 1962; Klomp 1970; Murphy et al. 1991), (2) se desconocen los criterios de selección de la muestra, por lo que no se sabe qué proporción del total de la colonia se muestreó y (3) no se siguieron todos los nidos desde la puesta del primer huevo, por lo que no se puede asegurar el tamaño de puesta en todos los nidos ya que en ocasiones hay reposiciones (Osorio-Beristain comunicación personal; observación personal). Si se incluyeran las puestas tempranas de la colonia de Isla Isabel, se esperaría que el éxito de eclosión fuera más alto, aunque es difícil predecir la proporción en que aumentaría.

Para otros súlidos, Nelson (1978) y Anderson (1990) reportaron gran variación en el éxito de eclosión. En especies que ponen un solo huevo reportaron un éxito de eclosión de entre 85 y 98% (*Sula bassana*, *S. capensis*, *S. serrator* y *S. sula*). Para especies que ponen 1 a 2 huevos, con reducción de la nidada obligada, entre 51 y 61% (*S. dactylatra* y *S. leucogaster*) y para el bobo del Perú (*S. variegata*), que pone entre 1 y 4 huevos, un éxito mayor al 70%. En la mayoría de los reportes (excepto *S. dactylatra*) no se menciona: (1) en qué momento de la época reproductiva se muestreó, (2) si se siguieron todos los nidos desde la puesta del primer huevo y (3) cómo se seleccionó la muestra. Sin embargo, la variación en el éxito de eclosión de las diferentes especies podría no sólo deberse al muestreo. Según Anderson (1990) en las especies que ponen un solo huevo el éxito es más alto que en aquellas que ponen un número mayor, sugiriendo que las especies con puestas de uno, ponen huevos de alta viabilidad por lo que no requieren de un huevo de seguro. Las especies con reducción de la nidada obligada tienen menor éxito que las otras sugiriendo también que la viabilidad de sus huevos es baja, por lo que ponen un huevo extra (Anderson 1990).

El éxito de eclosión en puestas de un huevo (ZT=4.5%; CF=11.4%) fue menor al de puestas con más de uno (ZT: P2=25.8%, P3=27.9%; CF: P2=32.9%, P3=44.4%) y el porcentaje más alto (ZT=93.28%; CF=88.06%) de huevos desaparecidos se observó también en puestas de uno. Esto sugiere, como propuso Anderson (1990) que las puestas de un huevo tienen mayor probabilidad de fracaso total (pérdida de todos los huevos) que las puestas de más huevos. En algunas especies se ha comprobado que las hembras de mayor edad y experiencia reproductiva producen puestas más grandes que las hembras jóvenes (Lack 1966; Boekelheide y Ainley 1989). Sugerimos que las hembras del bobo de patas azules que están haciendo sus primeros intentos reproductivos, producen en su mayoría puestas de un huevo (Klomp 1970) y estas puestas son menos exitosas que las de mayor tamaño. El bajo éxito de esas puestas podría deberse a que los adultos con poca experiencia abandonan sus nidos con mayor frecuencia y a que la inexperiencia provoca descuido del nido facilitando la depredación.

Nelson (1978) reportó que la desaparición de huevos del bobo de patas azules de Las Islas Galápagos, se debió principalmente al abandono de puestas, y que en las islas del Perú la principal causa de desaparición de huevos fue la depredación por gaviota. Osorio-Beristain (datos no publicados) observó, en 1991 en Isla Isabel, que de 92 huevos puestos (n=41 puestas tempranas de 1 a 4 huevos) durante los primeros 15 días de incubación el 29.35% de ellos fue robado por la gaviota parda, *Larus heermannii*. De acuerdo a lo anterior y a observaciones personales, la depredación podría ser una de las causas principales de pérdida (parcial o total) de puestas en esta colonia reproductiva.

Una alta proporción de críos murieron durante los primeros cuatro días de vida, debido probablemente a baja viabilidad, depredación e inexperiencia de los padres. Después de la alta mortalidad en dicho período inicial, los primeros críos sobrevivieron en mayor proporción que sus hermanos menores. Estos resultados confirman la predicción de la hipótesis de reducción facultativa de la nidada de Lack (1947, 1954) en el sentido de que la sobrevivencia diferencial de los críos, está asociada al orden de eclosión y al reparto del alimento, sesgado hacia el crío mayor. Drummond, et al. (1986, 1991), Drummond y García (1989), Anderson (1989b) y Drummond y Osomo (1992) han reportado también que el primer crío de esta especie sobrevive en mayor proporción que su hermano menor. Además, Guerra y Drummond (1995) reportaron que los primeros críos en nidadas de dos reciben más cantidad de alimento que sus hermanos.

La probabilidad de que al menos un crío emplume aumenta cuando eclosiona más de uno. Los resultados obtenidos en este estudio confirman lo anterior, ya que la proporción de críos sobrevivientes por nidada, hasta la edad de 30 días y hasta el emplumado (70 días), aumentó con el tamaño de la nidada. Pinsón y Drummond (1993) reportaron un patrón similar para el pelícano café (*Pelecanus occidentalis*) en Isla Isabel, donde las nidadas de dos y tres emplumaron más críos por nido (1.00 y 1.09 respectivamente), que las nidadas de un crío (0.84). Asimismo, Mock y Parker (1986) reportaron en sus estudios de tres temporadas en Texas, E.U. (1979-81) con garcetas (*Casmerodius albus*), que el porcentaje de sobrevivencia de críos en nidadas de uno (31.3% a los 25 días, n=32) fue significativamente más bajo que el de los críos en otros tamaños de nidada (N2=85%, N3=79.1% y N4=59.6%). En especies que producen uno o más críos, parece ser consistente el hecho de que las nidadas de más de uno empluman una mayor proporción de estos en comparación con las de un crío (Pinsón y Drummond 1993; Mock y Parker 1986). Si algunos adultos son capaces de criar a más de un crío hasta el emplumado, entonces las parejas que están produciendo nidadas de uno quizá sean poco aptas para la crianza. Posiblemente incluyan jóvenes sin experiencia que están en sus primeros intentos reproductivos. Se sabe que el éxito reproductivo aumenta con la edad y la experiencia reproductiva (Lack 1966; Klomp 1970; Clutton-Brock 1988; Boekelheide y Ainley 1989), por lo que sería conveniente analizar el efecto de la edad y la experiencia en el éxito reproductivo.

Se encontró que el éxito reproductivo disminuye entre más tardía es la puesta de los huevos. Lack (1954) y Dorward (1962) encontraron un patrón similar en los vencejos (*Apus melba*) en Inglaterra y en el bobo café (*Sula leucogaster*) en Isla Ascensión, respectivamente. Ambos investigadores atribuyeron sus resultados a una baja disponibilidad de alimento, aunque no especificaron a que se debió ésta. Por otro lado, en este estudio, en nidadas de dos críos, se encontró una correlación negativa entre la proporción de críos emplumados por nidada de cada año y la temperatura superficial del mar. Wilson (1991) y Murphy y colaboradores (1991) también han reportado correlaciones entre diversas variables de éxito reproductivo y la temperatura del mar. Sugerimos que el éxito reproductivo del bobo de patas azules se reduce debido a la disminución del alimento disponible provocada por el aumento progresivo de la temperatura superficial del mar a partir del mes de abril. En algunas especies de aves el éxito reproductivo de los adultos jóvenes es más bajo que el de adultos de mayor edad (Lack 1966; Klomp 1970; Clutton-Brock 1988; Boekelheide y Ainley 1989) y se sabe que estos empiezan la puesta de huevos más temprano en la temporada reproductiva que los de menor

edad (Klomp 1970). Es posible que los adultos jóvenes del bobo de patas azules en Isla Isabel estén estableciendo sus sitios de anidación más tardíamente que los mayores y que por consiguiente los críos de los adultos jóvenes sean los que están fracasando cada año.

Reducción de la nidada

Los sistemas de reducción facultativa de la nidada presentan la ventaja de ajustar el tamaño de la nidada a la disponibilidad de alimento (Lack 1947, 1954), para lo cual el crío marginal muere. En nidadas de dos y tres críos se presentó un segundo pico de mortalidad entre los 14 y 27 días de edad, después de la mortalidad de los primeros seis días. Lo anterior sugiere reducción de la nidada, pues durante los 14 y 27 días de edad los críos requieren de gran cantidad de alimento, tomando en cuenta que en estas aves la tasa máxima de crecimiento (hembras: 46.32 ± 2.39 g/día, intervalo=0.17-48.66, n=13; machos: 38.12 ± 0.84 g/día, intervalo=0.08-39.01, n=17) ocurre entre los 22 y 30 días de vida (Torres 1996).

La contribución del crío marginal al éxito reproductivo de los padres en nidadas de dos y tres críos fue tanto de una unidad extra de valor reproductivo (VRe) como de una unidad de seguro (VRs). En nidadas de dos, y probablemente en las de tres, la principal función del crío marginal fue proporcionar una unidad extra de valor reproductivo. Mock y Parker (1986) por el contrario, reportaron variación entre el VRe y VRs según el tamaño de nidada, en garceta y garza. El que el VRe del bobo de patas azules haya sido mayor que el VRs indica que la mayoría de los críos marginales que empluman, lo hacen junto con su(s) hermano(s) y que en un alto porcentaje de nidadas (ZT: 64%, n=111; CF: 33.3%, n=21), cuando el hermano mayor muere, el marginal tampoco sobrevive. La muerte del crío marginal poco tiempo después del hermano (8.3 días en ZT y 4.5 días en CF) podría indicar que: (1) los padres abandonan la nidada (Mock 1984a) debido a que es poco productivo seguir invirtiendo en un crío que también tiene baja probabilidad de sobrevivir, o (2) que los adultos son poco aptos para la crianza. Lo anterior se sugiere debido a que en promedio el C2 murió a una edad temprana (7.5 días) y a que en el 75.6% de las nidadas donde murió el C1 y después el C2 (n=78) el primero murió antes de que naciera su hermano.

Nuestros resultados y los observados por Mock y Parker podrían ser sobreestimaciones del valor reproductivo ya que en ninguno de los dos casos se siguió a los críos hasta la madurez sexual. Sin embargo,

los valores obtenidos en este estudio podrían ser representativos de los valores reales ya que el análisis se hizo en críos que habían alcanzado la edad de 70 días y a esa edad los críos han alcanzado su máximo crecimiento, sugiriendo que su probabilidad de sobrevivir es alta. En los estudios con garceta y garza de Mock y Parker (1986) los análisis se hicieron con críos que se siguieron hasta los 25 días de edad, porque después de esa edad eran muy móviles.

Encontramos una correlación negativa entre el VRe en nidadas de dos y la temperatura media superficial del mar y que el VRs no está correlacionado con esta misma variable, confirmándose nuestras predicciones derivadas de la hipótesis de reducción de la nidada de Lack (i) que a baja temperatura el VRe es mayor y (ii) que el VRs no varía en función de la temperatura. Lo anterior sugiere que la proporción de críos marginales que empluman junto con sus hermanos aumenta cuando el agua superficial se enfría, provocando quizá aumento de la disponibilidad de alimento y que ésta no determina si el crío marginal empluma en lugar de su hermano. Partiendo de la misma hipótesis y considerando que el VRe varía en función de la temperatura, se esperaría que en épocas de escasez de alimento la proporción de nidadas en que se presenta la reducción aumente. Sin embargo, a pesar de que el porcentaje de nidadas de dos donde hubo reducción de la nidada varió entre años (intervalo=0-28.6%), no se encontró correlación entre la reducción y la temperatura superficial del mar. Esto sugiere que en años con temperatura media superficial alta, el C1 muere después del C2 y que esta población emplea, además de la reducción de la nidada, otras estrategias (no reproducirse, modificación del tamaño de puesta) para hacerle frente a las condiciones ambientales tan variables.

Ajuste del tamaño de puesta

Se encontró evidencia de que la proporción de puestas de tres huevos aumenta cuando la temperatura del agua es más baja y probablemente la disponibilidad de alimento es alta. Lo anterior sugiere que las aves predicen la disponibilidad de alimento y ajustan su tamaño de puesta a ella. Se ha reportado que las aves de mayor edad (*Phalacrocorax penicillatus*, *Larus ridibundus*, *L. canus*, *Hydroprogne caspia*, *Sturnus vulgaris*) ponen puestas de mayor tamaño (Klomp 1970; Boekelheide y Ainley 1989). Posiblemente son esas hembras las que ajustan el tamaño de la puesta cuando hay indicios de que el alimento no será suficiente para criar un hijo extra. Por otro lado, aunque la proporción de puestas abandonadas varió entre años (intervalo = 35.9%-

95% en ZT y 48.6%-79.48% en CF), ésta no estuvo correlacionada con la temperatura media superficial del mar. Probablemente otros factores como densidad de nidos y perturbación humana provocan abandono. Sin embargo, por el momento no tenemos datos para evaluar sus causas.

Efectos de la temperatura del mar sobre el éxito reproductivo

El éxito reproductivo del bobo de patas azules de Isla Isabel depende en parte de la temperatura superficial del mar, que está relacionada con la disponibilidad de alimento (Barber y Chávez 1983; Ramos et al. 1986; Murphy et al. 1991). Ricklefs et al. (1984) y Schreiber y Schreiber (1989) han reportado que un buen indicador de la disponibilidad de alimento para aves marinas es el crecimiento de los críos, particularmente si la restricción de alimento no es tan severa como para causar la muerte de los adultos. Este trabajo y el de Schreiber y Schreiber en conjunto sugieren que la sobrevivencia de los críos de aves marinas podría estar relacionada con las fluctuaciones de los recursos marinos, como propusieron Ricklefs y colaboradores (1984). Por lo que quizá en las temporadas que la temperatura superficial del mar se incrementa sobre el promedio, el esfuerzo reproductivo de estas aves resulta más costoso de lo normal y entonces ajustan el tamaño de puesta o nidada para corresponder al número de críos que pueden criar.

A través de este estudio se hace evidente que las anomalías en el mar, como por ejemplo el incremento de la temperatura del agua, afectan directa o indirectamente la reproducción de las aves marinas. Por otro lado, se sabe que el fenómeno de El Niño produce diferentes anomalías en el mar y la atmósfera (Cane 1983; De la Lanza 1991) teniendo efectos también variables sobre las poblaciones de aves marinas (Maridueña 1975; Barber y Chávez 1983; Ainley et al. 1988; Schreiber y Schreiber 1989; Clark et al. 1990; Wilson 1991; Massey et al. 1992). Debido a lo anterior se esperaba que los efectos de los ENOSs de 1982-1983 y 1986-1987, así como el calentamiento del mar que se ha registrado desde 1990 hubieran tenido efectos similares en las aves del Ecuador y la población del bobo de patas azules de Isla Isabel. Sin embargo, aunque los ENOSs y el calentamiento del mar coincidieron con bajo éxitos de eclosión, bajo éxito de emplumado, bajo valor reproductivo del crío marginal y alta mortalidad de crío marginal, la intensidad de los efectos fue distinta que en el Ecuador. Por ejemplo, los efectos del devastador ENOS de 1982-1983 en las poblaciones de las Galápagos y otras islas tropicales no se presentaron en Isabel; no obstante, durante en 1992 el bobo de patas

azules de Isla Isabel presentó fracaso reproductivo total, que hasta ahora no se ha reportado en poblaciones del Ecuador.

Conclusiones

El éxito reproductivo del bobo de patas azules varía dentro y entre temporadas.

El éxito de emplumado de los críos y el valor reproductivo de los críos marginales están asociados a la temperatura superficial del mar.

La función del crío marginal, en esta colonia, es proporcionar una unidad extra de adecuación para los padres, a menos que la disponibilidad de alimento sea tan baja para la crianza que el crío marginal pierda su valor reproductivo.

LITERATURA CITADA

- Ainley, D.G., D.W. Anderson, K.I. Briggs, M.C. Coulter, F. Cruz, J.B. Cruz, C.A. Valle, S.I. Fefer, S.A. Hatch, E.A. Schreiber, R.W. Schreiber y N.G. Smith. 1988. Effects of the 1982-1983 El Niño-Southern Oscillation on Pacific ocean bird populations. Proc. Int. Ornithol. Congr. 19:1747-1775.
- Alexander, R.D. 1974. The evolution of social behavior. Ann. Rev. Ecol. Syst. 5:325-383.
- Anderson, D.J. 1989a. Differential responses of boobies and other seabirds in the Galapagos to the 1986-1987 El Niño-Southern Oscillation event. Mar. Ecol. Prog. Ser. 52:209-216.
- Anderson, D.J. 1989b. The role of hatching asynchrony in siblicidal brood reduction of two booby species. Behav. Ecol. Sociobiol. 25:363-368.
- Anderson, D.J. 1990. Evolution of obligate siblicide in boobies. 1. A test of the insurance-egg hypothesis. Am. Nat. 135:334-350.
- Barber, R.T. y F.P. Chávez. 1983. Biological consequences of El Niño. Science 222:1203-1210.
- Boekelheide, R.J. y D.G. Ainley. 1989. Age, resource availability, and breeding effort in Brandt's cormorant. The Auk 106:389-401.
- Cane, M. A. 1983. Oceanographic events during El Niño. Science 222(4629):1189-1194.
- Castillo, A. y M.C., Chávez-Peón. 1983. Ecología Reproductiva e influencia del comportamiento en el control del número de crías en el bobo de patas azules *Sula nebouxii* en la Isla Isabel, Nayarit. Tesis de Licenciatura. UNAM. México, D.F. 118 pp.
- Clark, L., R.W. Schreiber y E.A. Schreiber. 1990. Pre-and post- El Niño Southern Oscillation comparison of nest size for red-tailed tropical birds breeding in the central Pacific Ocean. The Condor 92:886-896.
- Clutton-Brock, T.H. 1988. Reproductive success. Chicago:University of Chicago Press. U.S.A. 538 pp.
- Clutton-Brock, T.H. 1991. The evolution of parental care. Princeton University Press. Princeton, New Jersey. 352 pp
- Charnov, E.L. y J.R. Krebs. 1974. On clutch size and fitness. Ibis 116: 217-219.
- Crawley, M.J. 1993. Methods in ecology. Glim for ecologists. Blackwell Scientific Publications. 379 pp.
- De la Lanza, G. 1991. Oceanografía de mares mexicanos. AGT editor. México, D. F. 569pp.
- Díaz, H.F. y G.N. Kiladis. 1992. Atmospheric teleconnections associated with the extreme phases of the Southern Oscillation. Cambridge University Press.
- Dorward, D.F. 1962. Comparative biology of the White Booby and Brown Booby, *Sula* spp. at Ascension. Ibis 103b:147-220.
- Duffy D.C., W.E. Arntz, H. Tovar, P.D. Boersma y R.L. Norton. 1988. A comparison of the effects of El Niño and the Southern Oscillation on birds in Perú and the Atlantic Ocean. Proc. Int. Ornithol. Congr. 19:1741-1746.
- Drummond, H., E. González y J.L. Osorno. 1986. Parent-offspring cooperation in the blue-footed booby, *Sula nebouxii* social roles in infanticidal brood reduction. Behavioral Ecology and Sociobiology 19:365-392.
- Drummond, H. 1987. A review of Parent-offspring conflict and brood reduction in the Pelecaniformes. Colonial Waterbirds. Journal of the Colonial Waterbird Society 10:1-15.
- Drummond, H. 1989. Parent offspring conflict and brood reduction in boobies. In:Proceeding XIX International Ornithological Congress. 1244-1253. University of Ottawa Press. Ottawa.

- Drummond, H. y C. García-Chavelas. 1989. Food shortage influences sibling aggression in the blue footed booby. *Anim. Behav.*, 37:806-819
- Drummond, H., J. L. Osorno, R. Torres, C. García-Chavelas y H. Merchant. 1991. Sexual size dimorphism and sibling competition: implications for avian sex ratios. *The American Naturalist* 138(3):623-641.
- Drummond, H. y J. L. Osorno. 1992. Training siblings to be submissive losers : dominance between booby nestlings. *Anim. Behav.* 44:881-893.
- Gaviño, G. y Z. Uribe. 1978. Algunas observaciones ecológicas en la Isla Isabel Nayarit, con sugerencias para el establecimiento de un parque nacional. Instituto de Biología, UNAM.
- Godfray, H.C.J., L. Partridge y P.H. Harvey. 1991. Clutch size. *Annu. Rev. Ecol.* 22:409-429.
- Guerra, M. y H. Drummond. 1995. Reversed sexual size dimorphism and parental care: minimal division of labour in the blue-footed booby. *Behaviour* 132(7-8):479-496.
- Harper, R.G., S.A. Juliano y C.F. Thompson. 1992. Hatching asynchrony in the house wren, *Troglodytes aedon*: a test of the brood-reduction hypothesis. *Behavioral Ecology* 3(1):76-83.
- Harrison, P. 1983. Seabirds an identification guide. Houghton Mifflin Company, Boston, USA. 448pp.
- Hodder, J. y M.R. Graybill. 1985. Reproduction and survival of sea birds in Oregon. *The Condor* 87:535-541.
- Huyer, A. 1983. Anomalously warm water off New Port, Oregon, april 1983. *Trop. Ocean. Atmos. Newsl.* 21:24-25.
- Klomp, H. 1970. The determination of clutch-size in birds: a review. *Ardea* 58:1-124.
- Lack, D. 1947. The significance of clutch size. *Ibis*. 89:302-352.
- Lack, D. 1954. The natural regulation of animal numbers. Clarendon Press. Oxford, England.
- Lack, D.W. 1966. Population Studies of Birds. London:Oxford University Press.
- Maridueña, L. 1975. Influencia del fenómeno "El Niño" en la nidación de *Sula nebouxii excisa* (piquero de patas azules). *Mem. del I Simp. Latinoam. de Ocean. Biolog.* 101-116.
- Massey, B.W., D.W. Bradley y J. L. Atwood. 1992. Demography of a California least tern colony including effects of the 1982-1983 El Niño. *The Condor* 94:976-983.
- Mock, D.W. 1984a. Infanticide, siblicide and avian nesting mortality. En: *Infanticide: comparative and evolutionary perspectives*. G. Hausfaster y S. Blaffer Hrdy, Eds. Aldine, New York, USA.
- Mock, D.W. 1984b. Siblicidal Brood Reduction: The Prey-Size hypothesis. *The American Naturalist* 125:327-343.
- Mock, D.W., H. Drummond y C. Stinson. 1990. Avian Siblicide. *American Scientist*. 78:438-449.
- Mock D.W. y G. A. Parker. 1986. Advantages of egret and heron brood reduction. *Evolution* 40(3):459-470.
- Murphy, E.C., A.M. Springer y D.G. Rosenau. 1991. High annual variability in reproductive success of kittiwakes (*Rissa tridactyla* L.) at a colony in Western Alaska. *Journal of Animal Ecology* 60 :515-534.
- Nelson, J.B. 1978. The Sulidae: Gannets and Boobies. London: Oxford University Press.
- O'Connor, R.J. 1978. Brood reduction in birds: Selection of fratricide, infanticide and suicide. *Animal Behavior* 26:79-96.
- Osorio-Beristain, M. y H. Drummond. Non-aggressive mate guarding by both sexes blue-footed booby : a balance of female and male control.
- Osorno, J. L. y H. Drummond. 1995. The function of hatching asynchrony in the blue-footed booby. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 37:265-273.

- Pinson, D. y H. Drummond. 1993. Brown pelican siblicide and the prey-size hypothesis. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 32:111-118.
- Ramos, D.F., A. Gallegos y G. de la Lanza. 1986. Nutrient distributions in the Shelf Waters off Guerrero, Mexico during the 1982-83 ENSO Episode. *Geofísica, IPGH* 24:157-172.
- Ricklefs, R.E. 1965. Brood reduction in the curve-billed thrasher. *Condor* 67:505-510.
- Ricklefs, R.E. 1977. A note on the evolution of clutch size in altricial birds p 193-212. En *Evolutionary Ecology* (B. Stonehouse and Perrins, C.M. Eds.). Macmillan, London, England.
- Ricklefs, R.E., D. Duffy y M. Coulter. 1984. Weight gain of Blue-footed Booby chicks: an indicator of marine resources. *ORNIS SCANDINAVICA* 15:162-166.
- Ruiz, A. 1977. Algunos aspectos ecológicos de la Isla Isabel, Nay. Tesis de Licenciatura, Fac. de Ciencias, UNAM
- Schreiber R.W. y E.A. Schreiber. 1984. Central Pacific seabirds and El Niño Southern Oscillation 1982 to 1983 perspectives. *Science* 225:713-715.
- Schreiber R.W. y E.A. Schreiber. 1989. Insights in to seabird ecology from a global "natural experiment". *National Geographic Research* 5(1):64-81.
- Stouffer, P.C. y H.W. Power. 1991. An experimental test of the brood-reduction hypothesis in european starlings. *The Auk* 108:519-531.
- Torres, L.R. 1996. Proporción de sexos e inversión parental diferencial en hijos e hijas en el bobo de patas azules. Tesis de Doctorado. Centro de Ecología, UNAM.
- Trenberth K.E. y T.J. Hoar. 1996. The 1990-1995 El Niño-Southern Oscillation event: longest on record. *Geophysical Research Letters*. 23:57-60.
- Wilson, U.W. 1991. Responses of the Three seabird species to El Niño events and other warm episodes on the Washington coast, 1979-1990. *The Condor* 93:853-858.
- Zar, J.H. 1984. *Biostatistical analysis*. Prentice-Hall Inc., Nueva Jersey, E.UA. 697 pp.

Apéndice 1. Resumen de los Criterios de Registro del Trabajo de Campo de Zona de Trabajo y Costa Fragatas.

Criterios	Año											
	1982	1983	1984	1985	A 1986x	N 1987	O 1988	S 1989x	1990	1991x	1992	1993x
Intervalo (días) de revisiones	3	3 y 4	2 y 3	1 y 2	1	2	1	3	1	2, 3 y 6	3	3
Se pesó y midió a los críos (intervalo en días)	3 y 4	3 y 4	3	1xx	1 y 6xxxx	2xx	1	70 días	Eclosión y 70 días	70 días	no	70 días
Qué se midió	Peso, pico y ulna	Peso, pico y ulna	Peso, pico y ulna	Peso, pico y ulna	Peso, pico y ulna	Peso, pico y ulna	Peso, pico y ulna	Tarso, pico y ulna	Tarso, pico y ulna	Pico y ulna		Pico y ulna
Se registró emplumado	no	no	no	no	no	si	no	si	si	no	no	si
Se manipularon nidos	no	si	si	si	noxx	no	no	no	no	si	no	si
Fechas de revisiones	30 marzo a 10 junio	28 marzo a 25 julio	8 abril a 18 julio	18 marzo a 6 junio	16 febrero a 23 junio	27 marzo a 27 julio	6 abril a 19 abril 24 mayo a 28 mayo	12 febrero a 20 julio	4 marzo a 25 julio	17 marzo a 20 julio	3 marzo a 23 abril	7 marzo a 17 julio

x En estos años se trabajó también en Costa Fragatas

xx En Costa Fragatas si se manipularon nidos

xxx Sólo nidadas de dos y tres críos.

xxxx Sólo nidadas de dos y tres críos. Nidadas de uno, al nacer.

Apéndice 2. Éxito de Eclosión de Puestas Tardías en Zona de Trabajo, por Fecha y Tamaño de Puesta, de 1982 a 1993.

Intervalo Puesta (c/10 d)	Puesta 1		Puesta 2		Puesta 3		Total	
	Huevos Puestos	Huevos Eclos.	Huevos Puestos	Huevos Eclos.	Huevos Puestos	Huevos Eclos.	Huevos Puestos	Huevos Eclos.
12 Feb-21 Feb	4	0	28	13	9	5	41	18
22 Feb-03 Mar	2	0	6	2	3	2	11	4
04 Mar-13 Mar	102	5	230	64	15	3	347	72
14 Mar-23 Mar	95	11	254	83	27	2	376	96
24 Mar-02 Abr	134	7	354	114	54	19	542	140
03 Abr-12 Abr	121	3	366	98	81	20	568	121
13 Abr-22 Abr	98	5	282	71	45	12	425	88
23 Abr-02 May	73	3	254	81	15	5	342	89
03 May-12 May	77	2	204	48	21	12	302	62
13 May-22 May	83	3	188	23	18	2	289	28
23 May-01 Jun	68	2	84	6	6	0	158	8
02 Jun-11 Jun	38	0	62	0	0	-	100	0
12 Jun-21 Jun	7	0	14	2	0	-	21	2
22 Jun-01 Jul	7	0	14	0	0	-	21	0
Total	909	41 (4.51%)	2340	605 (25.85%)	294	82 (27.89%)	3543	728 (20.54%)

Se consideraron únicamente las puestas en las cuales se conoce cuando menos la fecha de puesta del primer huevo.

Apéndice 3. Éxito de Eclosión de Puestas Tardías en Costa Fragatas, por Fecha y Tamaños de Puesta, en los Años 1986, 1989, 1991, 1992 y 1993.

Intervalo Puesta (c/10 d)	Puesta 1		Puesta 2		Puesta 3		Total	
	Huevos Puestos	Huevos Eclos.	Huevos Puestos	Huevos Eclos.	Huevos Puestos	Huevos Eclos.	Huevos Puestos	Huevos Eclos.
12 Feb-21 Feb	8	2	24	8	3	3	35	13
22 Feb-03 Mar	3	0	12	6	0	-	15	6
04 Mar-13 Mar	27	3	118	43	18	9	163	55
14 Mar-23 Mar	37	3	138	54	6	3	181	60
24 Mar-02 Abr	30	8	92	38	15	4	137	50
03 Abr-12 Abr	22	2	80	26	12	5	114	33
13 Abr-22 Abr	22	1	102	20	6	4	130	25
23 Abr-02 May	12	1	24	3	3	0	39	4
03 May-12 May	10	0	28	7	0	-	38	7
13 May-22 May	0	-	0	-	0	-	0	-
23 May-01 Jun	2	0	0	-	0	-	2	0
02 Jun-11 Jun	1	0	2	0	0	-	3	0
12 Jun-21 Jun	2	0	2	0	0	-	4	0
22 Jun-01 Jul	-	-	-	-	-	-	-	-
Total	176	20 (11.36%)	622	205 (32.95%)	63	28 (44.44%)	861	253 (29.38%)

Se consideraron únicamente las puestas en las cuales se conoce cuando menos la fecha de puesta del primer huevo.

Apéndice 4. Éxito de Eclosión de Puestas Tardías en Zona de Trabajo, por Fecha y Tamaño de Puesta, en los Años 1986, 1989, 1991, 1992 y 1993.

Intervalo Puesta (c/10 d)	Puesta 1		Puesta 2		Puesta 3		Total	
	Huevos Puestos	Huevos Eclos.	Huevos Puestos	Huevos Eclos.	Huevos Puestos	Huevos Eclos.	Huevos Puestos	Huevos Eclos.
12 Feb-21 Feb	4	0	28	13	9	5	41	18
22 Feb-03 Mar	2	0	6	2	3	2	11	4
04 Mar-13 Mar	53	4	170	48	3	2	226	54
14 Mar-23 Mar	32	6	160	77	3	1	195	84
24 Mar-02 Abr	59	7	250	91	33	14	342	112
03 Abr-12 Abr	42	3	228	70	45	12	315	85
13 Abr-22 Abr	23	2	134	39	15	8	172	49
23 Abr-02 May	9	2	82	33	6	3	97	38
03 May-12 May	11	1	40	4	9	5	60	10
13 May-22 May	4	0	24	3			28	3
23 May-01 Jun	8	1	24	1	3	0	35	2
02 Jun-11 Jun	4	0	12	0			16	0
12 Jun-21 Jun			6	2			6	2
22 Jun-01 Jul								
Total	251	26 (10.36%)	1164	383 (32.90%)	129	52 (40.31%)	1544	461 (29.86%)

Se consideraron únicamente las puestas en las cuales se conoce cuando menos la fecha de puesta del primer huevo.

Apéndice 5. Supervivencia de Críos a 30 Días, Durante 1982-1993 en Zona de Trabajo.

Fecha Eclosión (c/10d)	Nidada 1		Nidada 2		Nidada 3		N1 + N2 + N3	
	Eclos.	Sobrev.	Eclos.	Sobrev.	Eclos.	Sobrev.	Eclos.	Sobrev.
12 Feb-21 Feb	10	3	32	16	9	6	51	25
22 Feb-03 Mar	12	5	22	8	18	5	52	18
04 Mar-13 Mar	44	25	76	44	48	26	168	95
14 Mar-23 Mar	100	58	184	113	69	50	353	221
24 Mar-02 Abr	131	82	184	106	45	29	360	217
03 Abr-12 Abr	107	64	98	64	6	4	211	132
13 Abr-22 Abr	72	19	90	38	6	2	168	59
23 Abr-02 May	65	25	54	31	3	2	122	58
03 May-12 May	67	20	84	42	6	1	157	63
13 May-22 May	54	16	58	23	9	4	121	43
23 May-01 Jun	47	12	44	11	9	0	100	23
02 Jun-11 Jun	25	3	44	4	0	-	69	7
12 Jun-21 Jun	38	3	22	3	3	0	63	6
22 Jun-01 Jul	10	3	2	0	0	-	12	3
02 Jul-11 Jul	1	0	0	-	0	-	1	0
Total	783	338 (43.16%)	994	503 (50.60%)	231	129 (55.84%)	2008	970 (48.30%)

Eclos.=número de críos eclosionados

Sobrev.=total de críos sobrevivientes hasta 30 días

Apéndice 6. Supervivencia de Críos a 70 Días, Durante 1982-1993 en Zona de Trabajo.

Fecha Eclosión (c/10d)	Nidada 1		Nidada 2		Nidada 3		N1 + N2 + N3	
	Eclos.	Sobrev.	Eclos.	Sobrev.	Eclos.	Sobrev.	Eclos.	Sobrev.
12 Feb-21 Feb	10	3	32	14	9	6	51	23
22 Feb-03 Mar	12	5	22	8	18	4	52	17
04 Mar-13 Mar	44	23	76	41	48	25	168	89
14 Mar-23 Mar	100	54	184	105	69	48	353	207
24 Mar-02 Abr	126	69	176	92	45	26	347	187
03 Abr-12 Abr	76	40	68	28	3	0	147	68
13 Abr-22 Abr	59	14	72	23	3	2	134	39
23 Abr-02 May	54	23	50	25	0	-	104	48
03 May-12 May	47	10	50	13	3	0	100	23
13 May-22 May	4	0	6	2	0	-	10	2
23 May-01 Jun	-	-	-	-	-	-	-	-
02 Jun-11 Jun	-	-	-	-	-	-	-	-
12 Jun-21 Jun	-	-	-	-	-	-	-	-
22 Jun-01 Jul	-	-	-	-	-	-	-	-
02 Jul-11 Jul	-	-	-	-	-	-	-	-
Total	532	241 (45.30%)	736	351 (47.69%)	198	111 (56.06%)	1466	703 (47.95%)

Eclos.=número de críos eclosionados

Sobrev.=total de críos sobrevivientes hasta 70 días

Apéndice 7. Supervivencia de Críos a 30 Días, Durante 1989, 1991, 1992 Y 1993 en Costa Fragatas.

Fecha Eclosión (c/10d)	Nidada 1		Nidada 2		Nidada 3		N1 + N2 + N3	
	Eclos.	Sobrev.	Eclos.	Sobrev.	Eclos.	Sobrev.	Eclos.	Sobrev.
12 Feb-21 Feb	-	-	-	-	-	-	-	-
22 Feb-03 Mar	1	1	4	2	0	-	5	3
04 Mar-13 Mar	7	2	20	16	9	6	36	24
14 Mar-23 Mar	22	19	28	20	6	4	56	43
24 Mar-02 Abr	36	31	30	21	3	2	69	54
03 Abr-12 Abr	30	21	10	7	0	-	40	28
13 Abr-22 Abr	10	3	18	12	0	-	28	15
23 Abr-02 May	36	23	32	21	6	5	74	49
03 May-12 May	27	12	32	24	3	2	62	38
13 May-22 May	14	2	10	5	0	-	24	7
23 May-01 Jun	10	0	14	4	0	-	24	4
02 Jun-11 Jun	2	1	2	0	0	-	4	1
12 Jun-21 Jun	0	-	6	0	0	-	6	0
Total	195	115 (58.97%)	206	132 (64.07%)	27	19 (70.37%)	428	266 (62.14%)

Eclos.=número de críos eclosionados

Sobrev.=total de críos sobrevivientes hasta 30 días

Apéndice 8. Supervivencia de Críos a 70 Días, Durante 1989, 1991, 1992 Y 1993 en Costa Fragatas.

Fecha Eclosión (c/10d)	Nidada 1		Nidada 2		Nidada 3		N1 + N2 + N3	
	Eclos.	Sobrev.	Eclos.	Sobrev.	Eclos.	Sobrev.	Eclos.	Sobrev.
12 Feb-21 Feb	-	-	-	-	-	-	-	-
22 Feb-03 Mar	1	1	4	2	0	-	5	3
04 Mar-13 Mar	7	2	20	16	9	6	36	24
14 Mar-23 Mar	22	18	28	20	6	4	56	42
24 Mar-02 Abr	36	30	30	20	3	2	69	52
03 Abr-12 Abr	30	18	10	7	0	-	40	25
13 Abr-22 Abr	10	2	18	11	0	-	28	13
23 Abr-02 May	36	20	32	16	6	4	74	40
03 May-12 May	13	3	16	8	0	-	29	11
13 May-22 May	-	-	-	-	-	-	-	-
23 May-01 Jun	-	-	-	-	-	-	-	-
02 Jun-11 Jun	-	-	-	-	-	-	-	-
12 Jun-21 Jun	-	-	-	-	-	-	-	-
Total	155	94 (60.64%)	158	100 (63.29%)	24	16 (66.66%)	337	210 (62.31%)

Eclos.=número de críos eclosionados

Sobrev.=total de críos sobrevivientes hasta 70 días

Apéndice 9. Temperatura Media Superficial del Mar (°C) a los 105.5W, 21.5N

Meses														
	1982	1983	1984	1985	1986	A 1987	N 1988	O 1989	S 1990	1991	1992	1993	1994	1995
Enero	23.87	25.81	25.38	23.18	23.77	23.55	23.86	21.39	24.56	24.69	25.07	25.30	25.27	25.71
Febrero	23.20	25.34	24.73	21.92	23.68	23.40	23.56	21.39	23.92	24.19	24.87	23.96	23.87	24.56
Marzo	23.81	24.57	24.14	22.06	23.25	23.62	22.68	23.26	23.72	23.20	25.17	23.92	23.74	23.98
Abril	24.84	25.02	24.43	22.46	24.80	23.73	23.17	24.90	25.71	23.28	25.38	24.34	24.09	23.35
Mayo	26.27	27.00	26.01	24.81	26.55	25.44	24.31	26.23	28.34	25.61	27.30	25.92	26.27	25.26
Junio	27.92	28.78	28.18	27.86	26.85	28.00	25.63	28.40	29.82	27.74	29.09	27.95	28.41	28.11
Julio	29.51	29.87	28.88	28.76	28.85	30.03	28.61	29.88	30.11	29.78	29.97	28.91	30.07	29.75
Agosto	30.57	30.12	29.94	29.83	29.63	30.14	29.59	30.31	30.16	30.12	29.96	29.91	29.86	29.29
Septiembre	30.79	29.62	29.51	30.16	29.52	30.51	29.63	29.79	30.19	29.46	30.07	29.14	30.51	28.73
Octubre	29.28	29.70	29.14	29.23	28.79	29.70	29.50	29.71	29.82	29.17	29.96	29.36	29.86	29.33
Noviembre	28.28	28.07	26.86	27.68	28.07	28.10	26.78	28.36	28.83	27.57	28.55	27.81	28.72	28.02
Diciembre	26.57	26.53	24.93	25.01	26.26	25.70	23.78	25.68	26.93	25.63	25.68	26.42	26.90	26.08
Anual	27.07	27.53	26.84	26.08	26.66	26.82	25.92	26.60	27.67	26.70	27.58	26.91	27.29	26.84

Datos obtenidos vía Internet de la Universidad de Columbia, E.U. (<http://ingrid.ldgo.columbia.edu/SOURCES/Indices/ensomonitor.html/>)

Apéndice 10. Correlaciones entre Temperatura Media Superficial del Mar y Variables de Éxito Reproductivo.

Variable	Zona de Trabajo			Costa Fragatas		
	n	r	p	n	r	p
Prop. huevos eclosionados	11	-0.14	0.68	5	-0.70	0.18
Prop. críos emplumados/N1	11	-0.53	0.09	4	-0.96	0.03
/N2	11	-0.67	0.02	4	-0.94	0.05
/N3	7	-0.43	0.32	4	-0.78	0.21
Total emplumados N1+N2+N3*	11	-0.40	0.21	4	-0.60	0.39
Prop. de nidadas con reducción**	9	0.04	0.89	3	0.50	1.00

Se emplearon proporciones de cada variable en todos los análisis (1982-1993).

* única correlación en que se utilizaron frecuencias (total de emplumados por año) y sólo se incluyeron los cuadrantes 1 a 34 en Zona de Trabajo.

** sólo se incluyeron los cuadrantes 1 a 34 en Zona de Trabajo
n=número de años empleados en la correlación; prop.=proporción.
N1, N2 y N3=nidadas de uno, dos y tres críos, respectivamente.