

00377



**UNIVERSIDAD NACIONAL AUTONOMA
DE MEXICO**

POSGRADO EN CIENCIAS

BIOLOGICAS

INSTITUTO DE ECOLOGIA

**EFFECTOS Y COSTOS DE LA
TERMORREGULACION DURANTE LA
INCUBACION DEL AVE MARINA *Sula nebouxii***

TESIS

QUE PARA OBTENER EL GRADO ACADEMICO DE:
**MAESTRO EN CIENCIAS BIOLOGICAS
(BIOLOGIA AMBIENTAL)**

PRESENTA:

GABRIEL ERNESTO GARCIA PEÑA

DIRECTORA DE TESIS:

DRA. LAURA ROXANA TORRES AVILES



MEXICO, D. F.

MAYO, 2005

COORDINACIÓN

m344674



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.



UNIVERSIDAD NACIONAL

AUTÓNOMA DE

MÉXICO

POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS COORDINACIÓN

Ing. Leopoldo Silva Gutiérrez
Director General de Administración Escolar, UNAM
Presente

Por medio de la presente me permito informar a usted que en la reunión ordinaria del Comité Académico del Posgrado en Ciencias Biológicas, celebrada el día 14 de marzo del 2005, se acordó poner a su consideración el siguiente jurado para el examen de grado de Maestría en Ciencias Biológicas (Biología Ambiental) del(a) alumno(a) **García Peña Gabriel Ernesto** con número de cuenta **91244550** con la tesis titulada: **"Efectos y costos de la termorregulación durante la incubación del ave marina *Sula nebouxi*"**, bajo la dirección del(a) **Dra. Laura Roxana Torres Avilés**.

Presidente:	Dra. María del Coro Arizmendi Arriaga
Vocal:	Dra. Katherine Renton
Secretario:	Dra. Laura Roxana Torres Avilés
Suplente:	Dr. Alejandro Córdoba Aguilar
Suplente:	Dr. Alberto Luis Velando Rodríguez

Sin otro particular, quedo de usted.

Atentamente
"POR MI RAZA HABLARA EL ESPIRITU"
Cd. Universitaria, D.F. a, 28 de abril del 2005

Dr. Juan José Morrone Lupi
Coordinador del Programa

c.c.p. Expediente del interesado

Agradecimientos

Agradezco a todas y a cada una de las personas e instituciones que directa e indirectamente han hecho posible la realización de este trabajo.

A la Universidad Nacional Autónoma de México.

Al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACYT), y a la Dirección General de Estudios de Posgrado de la UNAM (DGEP) por el apoyo financiero.

Por el apoyo logístico: Al personal de la SEMARNAT, la Secretaría de Marina de los Estados Unidos Mexicanos, y a los excelentes camaradas pescadores que visitan la isla.

A mis amigos y mentores:

A los miembros del Comité Tutorial, Dra. Katherine Renton, Dr. Hugh Drummond y Dra. Roxana Torres Avilés quienes paciente y profesionalmente evaluaron este trabajo.

A la Dra. Laura Roxana Torres Avilés, quien asesoró este trabajo, y quien me introdujo a la interesante área de la ecología conductual.

Al Dr. Alberto Velando de la Universidad de Vigo España, excelente amigo y asesor.

A mis amigos y ayudantes de campo René Beamonte y Mariana Munguía Carrara.

A toda la tropa del laboratorio de Conducta Animal del Instituto de Ecología de la UNAM, quienes componen un interesante recinto dedicado a la formulación de hipótesis y su contestación.

Al personal académico y administrativo del Instituto de Ecología de la UNAM.

A todos mis viejos amigos de la facultad, un buen lugar en la historia en donde descansar y reabastecer la esperanza.

A mi familia, Mariana, mi madre, mi hermana y mi padre, y a toda la familia del Norte, del Centro y del Sur.

A todos gracias...

Alea jacta est

“...in a word, ecology is the study of all those complex interrelations referred by Darwin as the conditions of the struggle for existence (Haeckel 1869) (...). But to look at ecology from another point of view, it is nothing but “self-conscious natural history”,(...), and an interest in natural history goes back to primitive man. Anything of concern to a naturalist (...) is automatically of equal concern to an ecologist.”

Ernst Mayr, *This is biology* 1997

¿Por qué tantas cigüeñas? -preguntó Medardo de Terralba a Curzio-,
¿a dónde vuelan?

(...)

-Vuelan a los campos de batalla -dijo el escudero, tético-.

(...)

-¿Y que puede atraer a las zancudas a los campos de batalla, Curzio? -preguntó.

-También ellas comen carne humana ya -respondió el escudero-, desde que la carestía ha agotado la campiña y la sequía a secado los ríos. Donde hay cadáveres, las cigüeñas y los flamencos y las grullas han sustituido a los cuervos y los buitres.

Italo Calvino 1952, *Il vizconde dimezzato*

Índice

Resumen	1
Abstract	2
Introducción	3
	<i>La división del esfuerzo parental.....</i>	5
	<i>Los costos de la incubación y el abandono del nido.....</i>	7
	<i>El tamaño de la puesta y el esfuerzo parental de incubación.....</i>	9
	<i>Efectos de la incubación en la supervivencia de las crías...</i>	10
	<i>Biología reproductiva del bobo de patas azules <i>Sula nebouxii</i></i>	11
Objetivos	14
Hipótesis	15
Método	16
	<i>Área de estudio.....</i>	16
	<i>Diseño experimental.....</i>	18
	<i>Registro de la aportación del macho y la hembra a la incubación.....</i>	19
	<i>Medidas de condición de los adultos: masa corporal y hematocrito.....</i>	21
	<i>Análisis de datos.....</i>	22
Resultados	25

<i>Masa corporal de los padres al final de la incubación.....</i>	25
<i>Hematocrito de los padres al final de la incubación.....</i>	25
<i>Tamaño de la puesta, proporción del tiempo que incubó el macho y duración de los turnos de incubación.....</i>	30
<i>Probabilidad de abandono y la proporción del tiempo que incubó el macho en la última observación.....</i>	30
<i>Probabilidad de abandono y la duración de los turnos de incubación.....</i>	31
<i>Variación de la temperatura de incubación y probabilidad de eclosión.....</i>	32
Discusión	34
<i>División de la incubación entre la pareja.....</i>	36
<i>Temperatura de incubación.....</i>	38
Conclusiones	41
Referencias	42

Resumen

Se ha planteado que el tamaño de la puesta reduce la probabilidad de la eclosión, al aumentar el costo parental de la incubación. Durante la incubación biparental, el esfuerzo parental de la pareja es un recurso explotable que reduce los costos de la reproducción actual y favorece la reproducción futura de un individuo. Por lo anterior se ha sugerido que la división del esfuerzo parental entre la pareja deriva en un equilibrio evolutivamente estable, donde cada adulto reduce su aportación de cuidado parental al punto en que se maximice su adecuación. En el presente estudio, se aumentó experimentalmente el tamaño de la puesta dentro del valor máximo de variación natural, en el bobo de patas azules *Sula nebouxii* para evaluar: (1) el costo fisiológico y la contribución del macho y la hembra en la incubación, (2) si la división biparental de la incubación es la óptima para el desarrollo de la cría (*i.e.* donde la probabilidad de abandono del nido es mínima y la probabilidad de eclosión del huevo es máxima), y (3) si la división del tiempo de incubación entre la pareja o el tamaño de la puesta modifican la temperatura del huevo durante la incubación. En este estudio encontramos que los costos de incubación en esta especie no parecen aumentar con el tamaño de la puesta, pero que la incubación por sí misma representa costos sexualmente asimétricos, ya que los machos más que las hembras parecen comprometer su masa corporal al incubar. En los nidos que no fueron abandonados la división del esfuerzo parental fué equitativa (~50:50 %), pero la probabilidad de abandono del nido fue mínima cuando el macho incubó 14% mas tiempo que la hembra. Esto sugiere que durante la incubación las hembras podrían recuperarse de la inversión en la puesta y acumular reservas que utilizará al alimentar a las crías. A pesar de que los costos de la incubación parecen sexualmente asimétricos, encontramos que tanto el macho como la hembra son igualmente eficaces al termorregular a los huevos en una puesta aumentada, y que los distintos arreglos entre la pareja en la división del tiempo de incubación no parecen reducir o aumentar la probabilidad de eclosión.

Abstract

Clutch size increases the parental effort of incubation and reduces hatching probability. During biparental incubation, parental effort of the mate is a resource usable by an individual that reduce the cost of actual reproduction and enhances future reproduction of an individual. It has been suggested that the division of parental effort between the couple drives to an evolutionary stable equilibrium, where each parent reduce its contribution to parental care maximizing its fitness. In the present study clutch size was experimentally increased at the maximum natural clutch size in the blue footed booby *Sula nebouxi*, in order to estimate: 1) The physiological costs of incubation and the contribution of male and female to incubation, 2) whether the division of biparental incubation was optimum to hatching success (i.e. where nest abandon probability was minimum and hatching probability was maximum), and 3) whether the division of time incubating or clutch size modify egg temperature during incubation. In this study we found that the physiological costs of incubation did not increase with clutch size, but incubation itself represents costs that are sexually asymmetric, by the fact that males but not females seem to compromise its body mass when incubating. In not abandoned nests the division of parental effort was symmetric (~50:50 %), but nest abandon probability was minimum when the male contributed 14 % more time incubating than the female. This result suggests that females might recover from egg investment during incubation, and accumulate reserves to use them to feed the fledglings. Despite that incubation costs seems to be sexually asymmetric we found that male and female are equally effective to maintain egg temperature in an increased clutch, and that the different arrangements of biparental incubation (division of time spent incubating) did not reduce or increase hatching probability.

Introducción

Durante la incubación, un ave protege a su nido de la depredación, y manipula los huevos en el nido, manteniendo la temperatura y humedad adecuadas para el desarrollo del embrión (Grant 1982; Deeming 2001). Estas conductas de cuidado parental tienen consecuencias directas en el éxito reproductivo de los individuos ya que mantienen el desarrollo embrionario y aumentan la supervivencia de sus crías. Sin embargo, cuando el tiempo y energía disponibles para un individuo son limitados, al utilizar estos recursos para incubar (o brindar esfuerzo parental), los animales disminuyen su mantenimiento somático y pierden oportunidades de reproducirse en el futuro (Williams 1966, Trivers 1972; Grant 1984; Clutton-Brock 1991; Stearns 1992, Roff 1992).

Se ha planteado que aumentar el tamaño de la puesta reduce el éxito de eclosión y aumenta la demanda energética de los adultos en la incubación (Thompson *et al.* 1998), y al aumentar el costo fisiológico del esfuerzo parental durante la incubación decrece también la expectativa de la reproducción actual. En este caso, la decisión de abandonar o de cuidar el nido puede ser importante para el éxito reproductivo vital, y se espera que la selección natural actúe a favor de la optimización de la reproducción futura y de la reproducción actual de los individuos (Williams 1966, Trivers 1972; Clutton-Brock 1991). En este sentido, la decisión de abandonar el nido puede ser una táctica adaptativa donde se espera que los individuos abandonen el nido cuando sus reservas corporales han alcanzado un valor crítico, cuando la reproducción futura sea sub-óptima o cuando la cría tenga poca probabilidad de sobrevivir y reproducirse (Williams 1966; Trivers 1972; Maynard Smith 1982; Clutton Brock 1991; Stearns 1992, Roff 1992, Székely *et al.* 1996; Ancel *et al.* 1998). En especies con cuidado biparental, los adultos pueden obtener el tiempo y el esfuerzo de su pareja para el cuidado del nido, y al explotar este recurso pueden aumentar su éxito reproductivo. Sin embargo, los costos y beneficios de esta estrategia (en términos del éxito reproductivo), dependen de la estrategia de la pareja (Nash 1951; Hamilton 1967; Maynard Smith y Price 1973; Maynard Smith 1982; Roff 1992; Stearns 1992; Székeley *et al.* 1996; Dugatkin y Reeve 1998). Lo anterior plantea un escenario donde el macho y la hembra pueden reducir su aportación de esfuerzo parental, y la división del esfuerzo parental entre la pareja resulta en un equilibrio evolutivamente estable (Maynard Smith 1977). En algunos casos, el

equilibrio en la división del cuidado parental puede estar determinado por la optimización de la reproducción futura del macho o la hembra, y diferir de la solución óptima para el desarrollo y supervivencia de la cría (Royle *et al.* 2002, McNamara *et al.* 2003). Este escenario es especialmente probable en especies de larga vida con muchos eventos reproductivos, donde la selección natural actúa más intensamente sobre las características que aumentan la supervivencia de los adultos que sobre las características que favorecen la supervivencia de las crías (Pfister 1998; Beadell *et al.* 2003; Doherty *et al.* 2004).

En el presente estudio se estimó el costo fisiológico que representa para los adultos el mantener la termorregulación durante la incubación, como se divide el costo de la incubación entre la pareja, y su efecto de la termorregulación y la probabilidad de eclosión. Se aumentó experimentalmente el tamaño de la puesta en el bobo de patas azules *Sula nebouxi* para evaluar (1) el costo fisiológico y la contribución del macho y la hembra en la incubación, (2) si la división biparental de la incubación es la óptima para el desarrollo de la cría (*i.e.* donde la probabilidad de abandono del nido es mínima y la probabilidad de eclosión del huevo es máxima), y (3) si la división del tiempo de incubación entre la pareja o el tamaño de la puesta modifican la temperatura del huevo durante la incubación. No se contemplan los efectos en la supervivencia o la reproducción futura de los padres, y se asume que el ave que se esfuerza al incubar, abandona el nido optimizando su expectativa de reproducirse en el futuro.

La división del esfuerzo parental

En el grupo de las Aves existen todas las posibilidades sobre la división del esfuerzo parental de la incubación entre el macho y la hembra: especies donde la incubación la realiza un solo miembro de la pareja (el macho o la hembra) y especies donde ambos individuos incuban en mayor o menor grado (incubación biparental). En la historia filogenética de las aves se ha observado que la velocidad a la que cambia la división del esfuerzo parental es relativamente rápida (e.g. de monoparental a biparental; Johnson *et al.* 1999; Tullberg *et al.* 2002). Se ha sugerido que la velocidad a la que cambian los caracteres reproductivos es más rápida que otros caracteres, porque se encuentran asociados a la coevolución sexual (Rice 1998; Parker y Patridge 1998; Gavrilets 2000). En este marco teórico, se plantea que la selección sexual favorece la evolución de caracteres que aumentan el potencial reproductivo de un individuo al “persuadir” a su pareja para aumentar su esfuerzo parental (Trivers 1972; Chase 1980; Dawkins 1982; Winkler 1987; Clutton-Brock 1991). De tal forma, cuando los padres del mismo sexo realizan siempre todo el esfuerzo parental se observa a menudo un mayor grado de dimorfismo sexual en las estrategias reproductivas (e.g. hembras mejores cuidadoras y machos con plumajes más elaborados) (Williams 1966; Trivers 1972; Wade y Shuster 2002; Kokko y Jennions 2003; Duckworth *et al.* 2003; Anderson 2004). Un sistema anisogámico es el ejemplo clásico de la idea anterior, donde el gameto femenino (óvulo) es varias veces más grande que el masculino (espermatozoide) las hembras invierten más por cada gameto pero producen menos gametos que los machos. Se ha sugerido que debido a que el número de óvulos disponibles en la población es menor que el número de espermatozoides, la evolución ha favorecido diferentes estrategias reproductivas en machos y en hembras: por ejemplo machos que copulan con el mayor número de hembras, y hembras que brindan más cuidado parental que el macho, pero que son selectivas sobre quién será el padre genético de sus críos (Trivers, 1972; Parker *et al.* 1972; Anderson 2004).

En general, se considera que los beneficios del esfuerzo parental para un individuo (en términos del éxito reproductivo), aumentan con la probabilidad de supervivencia de la cría y disminuyen con la probabilidad de obtener oportunidades reproductivas en el futuro (Maynard Smith 1977; Roff 1992; Stearns 1992; Székeley *et*

al. 1996). De tal forma, que los beneficios del esfuerzo parental dependen de la frecuencia de estrategias en la población y varían a lo largo de la vida de un individuo, por lo que, el espectro de soluciones en las que una pareja se divide el esfuerzo parental de la incubación puede ser muy amplio, desde que incube el macho a que incube la hembra pasando por la contribución equitativa (Székely *et al.* 1996).

Cuando ambos padres realizan esfuerzo parental, como en la incubación biparental, se considera que el éxito reproductivo de cada miembro de la pareja es mayor al aportar esfuerzo parental que al realizar cópulas extra-pareja (Wade y Shuster 2002). De forma, que para un macho la condición anterior ocurre en situaciones donde la proporción sexual operacional está sesgada hacia los machos y la probabilidad de obtener una cópula extra-pareja exitosa es baja (Wade y Shuster 2002; Kokko y Jennions 2003). De igual forma se espera que ambos sexos cuiden a la cría, cuando la probabilidad de aparearse con la misma pareja es alta, (*e.g.* en sistemas monógamos seriales; Dugatkin y Reeve 1998); o cuando la supervivencia de las crías depende del cuidado de ambos padres (Dawkins 1976, Jones *et al.* 2002).

En el marco teórico de las historias de vida, se considera que ante la posibilidad de reproducirse en el futuro, los individuos que logran reducir su esfuerzo parental sin sacrificar a la cría, incrementan su éxito reproductivo (Trivers 1972; Clutton-Brock 1992). De forma que la división del esfuerzo parental entre la pareja resulta en un equilibrio evolutivamente estable, donde cada miembro de la pareja reduce su aportación mientras su pareja pueda compensar el déficit y mantener a la cría (Dawkins 1976; Dearborn 2001; Jones *et al.* 2002). Se ha planteado que en este equilibrio la cría puede recibir menos beneficios de cada uno de sus padres en el cuidado biparental que en el monoparental (McNamara *et al.* 2003). En los pinzones zebra *Taeniopygia guttata*, se ha documentado que las crías de nidos donde solo la madre realiza cuidado parental son de mayor calidad que las crías en nidos cuidados biparentalmente (Royle *et al.* 2002). De igual forma, en *Fregata magnificens*, que es un ave marina altricia y de larga vida, se ha documentado que la hembra reduce su esfuerzo parental cuando el macho también esta contribuyendo al cuidado del nido, y aumenta su esfuerzo cuando ella sola cuida al nido (Osomo y Sékely 2004). Así, si cada miembro intenta reducir su esfuerzo parental, la división del esfuerzo parental, puede resultar (hasta cierto grado) sub-óptimo para la supervivencia y desarrollo de la cría a cambio de que los adultos se reproduzcan en el futuro.

Los costos de la incubación y el abandono del nido

Para un ave marina colonial uno de los costos más evidentes es que al invertir tiempo al incubar también se pierden oportunidades reproductivas, las cuales cambian a lo largo de la temporada reproductiva (Szekely *et al.* 1996). Sin embargo, además de este costo, cuando un individuo despliega las conductas de la incubación se reducen sus reservas corporales y esto puede mermar su reproducción futura. Un ave altricia, eleva su metabolismo en promedio 1.6 veces el metabolismo basal cuando esta incubando (Thompson *et al.* 1998), lo cual significa, que el esfuerzo parental durante la incubación demanda energía extra a su mantenimiento somático. En general, el metabolismo representa la cantidad de energía requerida para realizar un trabajo como la supervivencia o la reproducción (Kleiber 1932; Ricklefs *et al.* 1996; Nagy 1999; West *et al.* 2002; McNab 2002). El mantenimiento somático se encuentra asociado a procesos fisiológicos como la hidratación de los tejidos, la reparación del DNA y la respuesta inmune (Stearns 1992; Nilsson 2002; Alonso-Alvarez *et al.* 2002a). En forma general, mantener el tejido vivo requiere una cantidad de energía (kJ/día) proporcional a la masa corporal (gr)^{3/4} (Kleiber 1932; West *et al.* 2002). Esta generalización fue propuesta por Kleiber (1932) para el metabolismo basal¹ de muchas especies de mamíferos y aves. Sin embargo, se han observado modificaciones a esta regla (Nagy *et al.* 1999; Tieleman y Williams 2000), y se ha cuestionado la importancia del metabolismo basal para estimar el gasto energético de los animales en vida libre (Ricklefs *et al.* 1996; Bradshaw 2003). A pesar de estas objeciones y aunque los resultados varían en magnitud de acuerdo al método usado para evaluar el gasto energético, se ha demostrado que la incubación implica costos metabólicos que se traducen en la pérdida de masa corporal (Shaffer *et al.* 2001).

Existe evidencia experimental donde se demuestra el compromiso entre la incubación y la producción de huevos con procesos de mantenimiento como la respuesta inmunológica (Cichón 2000), o cambios en la composición del plasma sanguíneo (Alonso-Alvarez *et al.* 2002a). Estos cambios se encuentran asociados a la pérdida de reservas corporales. Por ejemplo, en *Halobaena cerulea* los padres pierden masa corporal a una tasa de 46g / kg , por cada día de incubación y abandonan el nido cuando

¹ El Metabolismo Basal es una medida de respiración del animal en completo reposo y bajo condiciones ambientales estandarizadas.

han alcanzado un umbral de peso, que corresponde al término de las reservas de grasa y al cambio del catabolismo de lípidos al de proteínas (Ancel *et al.* 1998). Se ha propuesto que en los individuos existe un estado de emergencia de historia de vida que los protege de factores de perturbación impredecibles o condiciones estresantes (Wingfield *et al.* 1998). El estado de emergencia está mediado principalmente por glucocorticosteroides y los individuos aumentan las conductas de forrajeo y la gluconeogénesis abandonando cualquier otra conducta como el cuidado del nido (Wingfield *et al.* 1998). Se considera que en las diferentes historias de vida, la cantidad de estrés que produce el abandono covaría negativamente con su reproducción futura. Por ejemplo, se ha documentado que factores ecológicos como la probabilidad de depredación de los adultos, parecen establecer la cantidad de estrés que un individuo soporta antes de abandonar el nido (Martin *et al.* 2000). El esfuerzo parental de la incubación puede poner en riesgo de depredación y limitar la capacidad de forrajeo de los padres, quienes soportan estas condiciones hasta el momento en que el adulto abandona el nido. Consecuentemente al abandonar el nido, el adulto favorece su supervivencia, y esto le permite acumular recursos que podrá utilizar al reproducirse en el futuro. Bajo esta perspectiva, el abandono del nido constituye un vínculo entre los estímulos inmediatos (como el hambre o la presencia de depredadores), el esfuerzo parental y la reproducción futura de los de los padres. Por ejemplo, se ha documentado que en *Aythya americana* las hembras más viejas incuban en forma más constante y tienen menor masa corporal al final de la incubación (Yerkes 1998).

Por otro lado, si bien el despliegue de las conductas de incubación parece representar costos fisiológicos en los padres, debido a que la incubación no es sino una fracción del esfuerzo reproductivo total, se han hecho dos predicciones alternativas. En primer lugar, es probable que los costos energéticos se acumulen gradualmente durante la temporada reproductiva, por lo que durante la incubación se perderán reservas corporales (Monaghan *et al.* 1989). También, es probable que durante la incubación los padres se recuperen del estrés reproductivo de las etapas anteriores, como el cortejo y la inversión en el huevo, en el caso de las hembras (Houston *et al.* 1983; Moreno 1989; Alonso-Álvarez *et al.* 2002). Al parecer, ambas predicciones se encuentran asociadas a las alternativas que tiene un ave al incubar, pues puede usar sus reservas corporales o bien puede aumentar su tasa de ingesta, permitiendo al animal no perder masa corporal al incubar (Nilsson 2002). Se ha observado que la tasa de forrajeo durante la incubación

aumenta cuando se incrementan los costos de la producción de huevos (Monaghan *et al.* 1998; Wiebe y Martin 2000). Sin embargo no en todos los casos las aves son capaces de incubar intermitentemente para aumentar su tasa de forrajeo ya que el esfuerzo parental reduce la depredación y mantiene la termorregulación de la puesta (Webb 1987; Martin 2002; Tieleman *et al.* 2004). Por ejemplo, en el pingüino rey *Aptenodytes patagonicus*, el macho mantiene la temperatura de incubación contra temperaturas de congelación del agua, mientras pierde masa corporal debido al ayuno, y no es capaz de incubar intermitentemente sin poner en riesgo el desarrollo embrionario de su cría (Gauthier-Clerc *et al.* 2001).

El tamaño de la puesta y el esfuerzo parental de incubación

Se ha observado que la energía requerida en la incubación en las aves marinas aumenta con el número y tamaño de huevos en el nido (Reid *et al.* 2002), a una tasa de 3.452 kJ / gr (Whittow 2002). Lo cual sugiere que la energía de termorregulación aumenta proporcionalmente al tamaño de la puesta. El número y tamaño de huevos se considera resultado de la selección sobre caracteres de la historia de vida que afectan la adecuación individual (Lack 1947; Stearns 1992; Ricklefs 2000). El tamaño de la puesta en especies precoces y de corta vida parece estar muy vinculado al esfuerzo parental durante la incubación. Por ejemplo, en *Sturnus vulgaris* el esfuerzo parental parece aumentar en función del tamaño de la puesta y la temperatura de incubación (Reid *et al.* 2002). Experimentalmente se ha observado que en *Parus major* la producción e incubación de puestas grandes reduce la supervivencia de los padres (Visser y Lessells 2001). En cambio, debido a que en las aves altricias los padres alimentan a sus crías después de la eclosión, se considera que el tamaño de puesta representa una fracción menor del esfuerzo parental en estas especies, en comparación a las especies precoces (Ricklefs y Starck 1998; Withow 2002). Esto sugiere que la selección sobre los caracteres asociados al esfuerzo parental de la incubación es mayor en las especies precoces que en las altriciales. Sin embargo, antes de aceptar el argumento anterior, debemos considerar que al aumentar el esfuerzo de incubación se reduce la calidad del cuidado parental en etapas posteriores (como la alimentación de las crías) y disminuye la condición de las crías. Por ejemplo, al aumentar el tamaño de la puesta en *Ficedulla albicollis*, las hembras no pierden reservas pero crían polluelos

con menor condición (Cichón 2000). Esto sugiere que el tamaño de la puesta también incrementa el costo fisiológico de la incubación en las especies altriciales.

Efectos de la incubación en la supervivencia de las crías

Durante el desarrollo, los organismos son capaces de compensar una deficiencia calórica, a costa de la morfogénesis y el crecimiento de los órganos (Metcalf y Monaghan 2001). Aunque esta relación es poco entendida en las aves, si un huevo se sobrecalienta, sobre-enfría o no tiene una temperatura constante durante el desarrollo aumentan las malformaciones y se reduce el desempeño de la cría (Decuyperé 1984; Webb 1987; Deeming y Ferguson 1991; Deeming 2001). Desde un punto de vista energético, el esfuerzo parental de la incubación contrarresta los efectos del ambiente en el embrión que reducen su valor reproductivo (Grant 1982; Turner 1991). Esto parece ser una restricción a la endotermia de las aves y se ha propuesto que existe un compromiso entre la capacidad de los embriones para soportar temperaturas inviábiles, y la capacidad de incubación de los padres (Grant 1982; Webb 1987). Un huevo se comporta en forma poiquiloterma debido a que el calor generado por el embrión no es capaz de calentar el huevo que lo contiene, y los padres deben mantener su temperatura en un intervalo viable (Webb 1987; Deeming y Ferguson 1991). Además de escoger el sitio y la estación anual que facilita el cuidado del nido y la alimentación de las crías, en las aves se han fijado estrategias alternativas que permiten la termorregulación adecuada del embrión. Al desplegar las conductas de incubación, el adulto protege al embrión de los rayos del sol y regula el flujo de aire en el nido, como se observa en *Sula dactylatra* o en *Branta bernicla nigricans* (Bartholomew 1966; Eichholz y Seding 1999). Los megápodos utilizan materia en descomposición que eleva la temperatura por la reacción exotérmica de la fermentación (Frith 1956 en: Morgan *et al.* 2003), y otras especies utilizan áreas muy irrigadas de sangre que facilitan la conducción de calor entre el padre y el huevo. Algunas desarrollan parches de incubación (Lange 1928; Bailey 1952 en: Morgan *et al.* 2003), y algunas Pelecaniformes utilizan la membrana interdactilar (Morgan *et al.* 2003).

Biología reproductiva del bobo de patas azules Sula nebouxii

El bobo de patas azules es un ave marina Pelecaniforme que habita en regiones subtropicales desde el sur de la corriente de California a la región norte de la corriente de Perú. Se han ubicado seis regiones de anidación distribuidas en las islas oceánicas del Pacífico en México (Fig. 1), en los cabos de Ecuador y Perú, y en las Islas Galápagos (Nelson 1978).

Sula nebouxii es un ave marina altricial con un largo periodo de inversión biparental y la puesta modal es de dos huevos, aun que la hembra a veces llega a poner hasta cuatro huevos (Nelson 1978; Drummond et al. 1986). Ambos padres incuban durante 41 días (± 1.81 desv. est.) al primer huevo y 40 días al segundo (± 2.5), los cuales eclosionan en promedio con cuatro días de diferencia (Drummond et al. 1986). El volumen de los huevos está relacionado positivamente con la probabilidad de eclosión, la masa corporal de la cría a la eclosión y su supervivencia hasta los diez primeros días post-eclosión (D'Alba y Torres en revisión). En el bobo de Nazca, *Sula granti*, los recursos asignados a la producción de los huevos parecen depender de los recursos que obtienen las hembras durante los días previos a la puesta, ya que las hembras alimentadas experimentalmente producen puestas más grandes (Clifford y Anderson 2001).

S. nebouxii se agrupa filogenéticamente con *Sula variegata* y *S. dactylara*, tres especies donde los adultos no construyen un nido e incuban los huevos en el suelo (Friesen y Andrews 1997). En *S. nebouxii*, la supervivencia de los huevos durante la incubación puede oscilar entre el 25 y el 90% (Datos del Lab. de Conducta Animal del Instituto de Ecología, UNAM). Se ha estimado que los machos y las hembras comparten equitativamente la incubación, -“...de un total de 186 observaciones, los machos estuvieron incubando o atendiendo el 50 por ciento de las ocasiones y las hembras el 53 por ciento”- (Nelson 1978, p. 526). La división equitativa entre la pareja durante la incubación se ha documentado también en otros estudios en la colonia de Isla Isabel (Castillo y Chávez-Peón 1983 en: Guerra y Drummond 1995). Nelson (1978) observó que en las Islas Galápagos los machos realizan turnos de incubación, con una duración promedio de 18hrs (rango 4-75hrs) y las hembras de 25hrs (9-70hrs). Sin embargo, a pesar de estos antecedentes aun se desconoce si el costo fisiológico de la

incubación en los adultos difiere entre los sexos y si la división del tiempo de la incubación entre la pareja tiene alguna relevancia en las probabilidades de abandono y de eclosión. En otros súlidos de zonas templadas como *Morus capensis* y *M. bassanus*, los adultos aumentan su metabolismo durante la incubación 2.91 y 4.65 veces la tasa metabólica en reposo, respectivamente (Birt-Friesen et al. 1989; Adams et al. 1991); lo que ha sido considerado como parte de la inversión de energía durante la incubación. El esfuerzo parental durante la incubación parece ser una variable importante en el éxito reproductivo de estas aves. Por ejemplo, en un año de El Niño en 1992, se reportó la no eclosión en la mayoría de los nidos en la colonia que anida en Isla Isabel y un nivel alto de corticosteroides en la sangre de los adultos reproductivos (Wingfield et al. 1999). Altas concentraciones de esta hormona en la sangre, generalmente se encuentran en animales que abandonan el esfuerzo parental en condiciones de estrés nutricional (Wingfield et al. 1998).

Después de la eclosión, ambos padres alimentan y cuidan a las crías durante 3-4 meses (Guerra y Drummond 1995; Torres y Drummond 1999). Se ha observado una fuerte agresión y competencia entre las crías por el alimento que traen los padres y que resulta en la muerte de alguna de las crías, típicamente la más joven, cuando el alimento es escaso (Drummond et al. 1986, Drummond 2001).

S. nebouxii presenta dimorfismo sexual en tamaño, las hembras son 32% más pesadas que los machos (Nelson 1978) y aparentemente las hembras adultas son 35% más eficientes en llevar pescado a la nidada que los machos (Anderson y Ricklefs 1992). El macho contribuye el mismo tiempo que la hembra al cuidado del nido, desde la eclosión hasta que sus crías alcanzan los 10 primeros días de edad (Nelson 1978, Guerra y Drummond 1995). Después de esta fecha, la contribución en cantidad de alimento a la nidada que aporta la hembra aumenta progresivamente y supera la aportación del macho (Guerra y Drummond 1995). Se ha sugerido que debido a su menor tamaño (el macho es ~30% más pequeño que la hembra), el macho es menos eficaz que la hembra en traer alimento a la nidada (Nelson 1978; Anderson y Ricklefs 1992; Guerra y Drummond 1995, Velando y Alonso-Alvarez 2003). En un estudio en el que se aumentó experimentalmente el tamaño de la nidada y se redujo la capacidad de vuelo de los adultos, las hembras y no los machos aumentaron el cuidado parental (Velando y Alonso-Alvarez 2003). En este estudio se sugiere que al alimentar a la

nidada, la hembra puede incrementar su esfuerzo parental debido a que mantienen reservas nutricionales, mientras que los machos son incapaces de aumentar su esfuerzo parental. Así, en esta especie es probable que un aumento en el costo fisiológico del esfuerzo parental reduzca relativamente más la condición fisiológica del macho que la de la hembra.

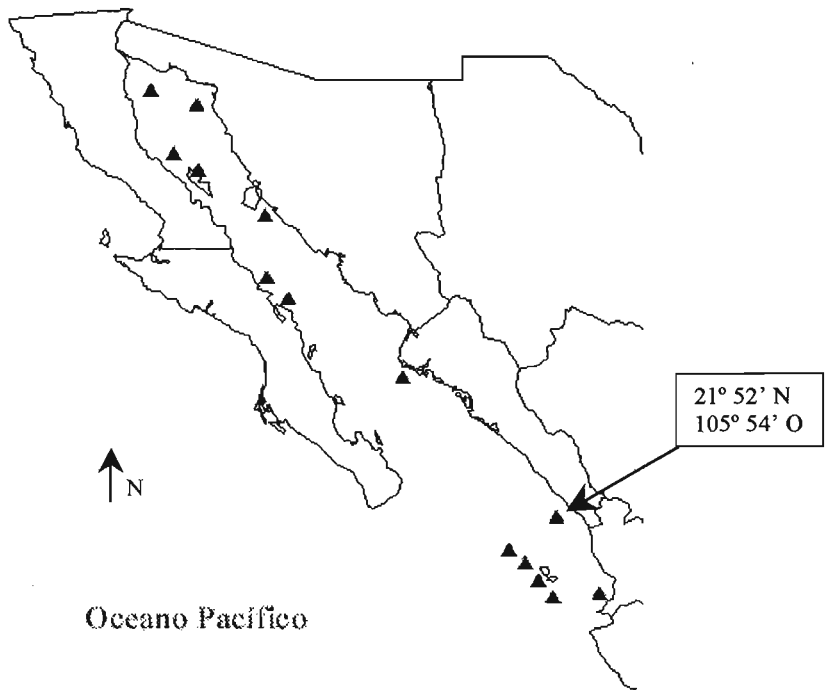


Figura 1. Distribución geográfica de los sitios de anidación de *Sula nebouxii* en México (Modificado de Nelson 1978, Fig. 219).

Objetivos

- i) Evaluar si la masa corporal y el porcentaje de hematocrito de machos y hembras al final de la incubación están relacionados con el tamaño de la puesta, y la proporción de tiempo que aportaron a la incubación².
- ii) Determinar si al aumentar el tamaño de la puesta varía la aportación relativa del macho y la hembra en el tiempo de incubación.
- iii) Evaluar si la proporción de tiempo que incuba el macho y la hembra, se relaciona con la probabilidad de abandono de los nidos.
- iv) Evaluar si la proporción de tiempo que incuba el macho afecta (a) la temperatura de los huevos durante la incubación, y (b) si afecta la probabilidad de eclosión.

² En *S. nebowxii*, machos y hembras se relevan durante la incubación y la mantienen constante, por lo que la proporción del tiempo que incuba el macho es complementaria de la proporción del tiempo que incuba la hembra. La suma de ambas proporciones es 1.

Hipótesis

i) Incubar es más costoso para el macho que para la hembra por lo que, al aumentar el tamaño de la puesta:

- 1) La condición de los machos disminuirá más que la de las hembras, (menor masa corporal y mayor porcentaje de hematocrito) al aumentar la proporción de tiempo que cada sexo aportó a la incubación.
- 2) En puestas aumentadas la hembra compensará el aumento de esfuerzo parental: el macho aportará menos tiempo a la incubación y realizará turnos de incubación de menor duración que la hembra.
- 3) La probabilidad de abandono del nido aumentará cuando el macho incube por más tiempo que la hembra, o cuando el macho realice turnos de incubación de mayor duración que los de la hembra.

ii) El macho es menos eficaz que la hembra para mantener estable la temperatura de incubación de los huevos, especialmente en puestas aumentadas:

- 4) La variación de la temperatura del huevo aumentará cuando el macho incremente el tiempo que aporta a la incubación, y será mayor en las puestas aumentadas que en las controles.
- 5) La probabilidad de eclosión disminuirá cuando el macho incremente el tiempo aportado a la incubación, y será menor en las puestas aumentadas que en los controles.

Método

El estudio se realizó de Enero a Abril del 2003 durante la temporada de anidación de *S. nebouxii* en el Parque Nacional Isla Isabel, Nayarit, México (21° 52' N, 105° 54' O, Fig. 1). Se marcaron en total 102 nidos de dos huevos, fuera del área en que se lleva a cabo el programa de investigación a largo plazo sobre la biología reproductiva del bobo de patas azules, que realiza el Laboratorio de Conducta Animal del Instituto de Ecología de la UNAM.

Área de estudio

Isla Isabel es una isla de origen volcánico del periodo cuaternario, de 983,436 m² de superficie, y se ha considerado que formó parte del continente como una colina aislada dentro de la planicie de la costa del Pacífico. La mayor elevación de pendientes abruptas alcanza los 85 m de altura y se observan otras elevaciones de altitud media de 40 metros, que en el centro de la isla, rodean a un gran cráter central de 290 m de diámetro promedio. En Isla Isabel no existen corrientes superficiales de agua salvo un pequeño escurrimiento en uno de los acantilados, y los únicos depósitos de agua dentro de la isla, se encuentran en el cráter central y en una laguna. Estos depósitos contienen agua salina y alcalina (54% sales y pH 10). Aproximadamente el 70% de la superficie de la isla esta cubierta por vegetación compuesta por dos especies de árboles, *Crataeva tapia* y *Euphorbia schlechtendalii*, mientras que otras porciones de la isla se encuentran cubiertas por pastizales (Gaviño y Uribe 1978). El clima de la isla es semejante al de la costa frente a la isla que es cálido húmedo con lluvias en verano, abundantes durante los meses de junio a septiembre, e influenciado por las aguas frías de la corriente marina del Pacífico, y los eventos de oscilación de la temperatura superficial del mar Pacífico, El Niño.

El 8 de diciembre de 1980, en el Diario Oficial de la Federación se declara Parque Nacional a la Isla Isabel con una superficie de 194 Ha, y se establece que la isla es un lugar de interés público para la conservación y aprovechamiento de sus valores naturales, para fines recreativos, culturales y de investigación científica. El 7 de junio del 2000, en el Diario Oficial de la Federación se incluye a isla Isabel en el Sistema

Nacional de Áreas Naturales Protegidas, debido a que por su biodiversidad y características ecológicas son consideradas de especial relevancia en el país. Isla Isabel es importante como refugio de aves marinas, las cuales por sus características de historia de vida (tasas de reproducción bajas, períodos de vida largos, pocos mecanismos contra depredadores) son vulnerables a factores de perturbación y dependen casi exclusivamente de las islas para reproducirse. En la Isla Isabel se han registrado 92 especies de aves, entre las que destacan nueve especies de aves marinas que anidan en grandes colonias, siendo éstas el bobo de patas azules (*Sula nebouxii*), el bobo café (*Sula leucogaster*), el bobo de patas rojas (*Sula sula*), el pelicano café (*Pelecanus occidentalis*), la fragata (*Fregata magnificens*), el ave del trópico o rabijunco (*Phaethon aethereus*), la gaviota parda (*Larus heermanni*), la pericota (*Sterna fuscata*) y la golondrina café o golondrina boba (*Anous stolidus*) (Gaviño y Uribe 1978).

En esta isla, el bobo patas azules inicia su cortejo durante el invierno y la puesta comienza en enero alcanzando mayor intensidad en abril y mayo. La mayor parte de la población del bobo patas azules (*Sula nebouxii*) anida bajo los árboles en suelo blando y despejado, y otra parte de la población lo hace en los pastizales (Gaviño y Uribe 1978). En los lugares donde la colonia de *S. nebouxii* es más densa, el Laboratorio de Conducta del Instituto de Ecología de la UNAM ha establecido dos zonas de estudio a largo plazo donde año con año anillan a los individuos para su identificación y registro de su éxito reproductivo. El año en el que se llevó a cabo el presente estudio (2003) fue considerado como año de El Niño por la National Oceanic and Atmospheric Administration.

Diseño experimental

A la fecha de puesta del segundo huevo de nidos de dos huevos, los huevos se marcaron con un lápiz de grafito de acuerdo al orden de puesta (H1 = huevo 1 y H2 = huevo 2), se pesaron con una balanza analítica (± 0.1 gr) y se estimó su talla midiendo el largo y el ancho de cada huevo con un vernier (± 0.1 mm). Los nidos fueron asignados aleatoriamente al grupo experimental (51 nidos) o al grupo control (51 nidos). En el grupo experimental se aumentó el tamaño de la puesta a tres huevos, agregando un huevo de gallina un día después de la puesta del segundo huevo. Se utilizó un huevo de gallina porque es el molde de donde se obtuvo el huevo de plástico (ver más adelante) y su masa (~ 45 gr) se encuentra en el intervalo de variación natural de un huevo de *S. nebouxii*. Aumentamos el tamaño de la puesta dentro del límite máximo de las puestas naturales (tres huevos, Nelson 1978, Drummond *et al.* 1986). En el grupo control se simuló la manipulación como en el grupo experimental pero se mantuvo el tamaño de puesta de 2 huevos. La simulación consistió en medir y marcar los huevos en el nido y aparentar la colocación de otro huevo en el nido. Cuando se llegó a perder alguno de los huevos en el nido, el huevo fue inmediatamente sustituido por un huevo de gallina para mantener el tamaño de puesta constante durante el experimento.

Todos los nidos en el experimento fueron marcados con una estaca de madera numerada, y observados cada dos días para registrar la supervivencia de los huevos, la eclosión y la supervivencia de las crías hasta el día 10 post-eclosión. De los 102 nidos marcados (51 control y 51 experimental), solamente 62 nidos (60.8%) sobrevivieron los primeros 5 días después de haber sido manipulados. El abandono en la fase inicial del experimento ocurrió en 22 de 51 nidos controles y en 18 de 51 nidos experimentales. Podemos descartar que el abandono de los nidos en esta fase del experimento haya sido causa de la manipulación, ya que en el mismo año se estimó que el 15% de nidos no manipulados sobrevivieron en la incubación. En el mismo año, en los cuadrantes del estudio a largo plazo del laboratorio de Conducta Animal, de un total de 775 nidos (no manipulados experimentalmente) se perdieron durante la incubación 657 (85%) y solo en 78 nidos emplumó una cría.

En nuestro estudio, de los 62 nidos que sobrevivieron al menos 5 días después de la manipulación, 51 nidos (25 experimentales y 26 controles) fueron observados para estimar la duración de los turnos de incubación, y la proporción total del tiempo de la

incubación aportada por el macho y la hembra. De los 62 nidos iniciales, 11 nidos fueron descartados de la observación debido a que se ubicaban en una colonia distinta y dificultaban las observaciones. Así, el tamaño de la muestra final en nuestro análisis es: 51 nidos observados, de los cuales 24 (15 controles y 9 experimentales) fueron abandonados antes del día 36 desde la puesta del segundo huevo. En el día 36 desde la puesta del segundo huevo se espera que el primer huevo eclosiona, por lo que en este estudio consideramos que este día corresponde al final de la incubación del primer huevo e inicia la fase de alimentación de la cría. De los 27 nidos que sobrevivieron a esta fecha (no abandonados) en 7 nidos control y en 7 experimentales eclosionó el primer huevo.

Registro de la aportación del macho y la hembra a la incubación.

Para estimar el tiempo invertido en la incubación por el macho y la hembra, se registró el sexo del padre que estaba incubando cada tres horas durante periodos de 48 hrs. Estas observaciones se repitieron en cada nido en intervalos de 10 ± 0.36 días en promedio, cerca de los días 4, 14, 24 y 35 después de puesto el huevo 2. Cada nido se observó un promedio de 2.94 ± 0.17 (promedio \pm e. e., rango 1 – 4) periodos de 48 hrs.

Durante las observaciones de 48 hrs, se registró también la temperatura de incubación de los huevos en intervalos de 10 min usando un huevo artificial de plástico que contenía agua y un termómetro datalogger (StowAway Tidbit de ONSSET). El huevo con agua tenía una masa de 44 gr y dimensiones de 4.42 x 6.33 cm. Para registrar la temperatura de incubación, el huevo artificial de plástico se cambió por el huevo 2 en el grupo control (26 nidos) y por el huevo de gallina en el grupo experimental (25 nidos). Debido a que el movimiento durante el traslado de un huevo puede reducir su probabilidad de eclosión, el intercambio del huevo 2 en los nidos control y del huevo de gallina en los nidos experimentales fue la forma de minimizar el número de huevos perturbados en nuestro experimento. Los huevos 2 del grupo control se colocaron temporalmente en nidos cercanos y fueron devueltos a su nido al final de la observación. Los huevos de gallina de los nidos experimentales fueron guardados a temperatura ambiente y reinstalados en el nido al final de la observación. Para considerar en nuestros análisis los efectos diurnos de la temperatura ambiental, se registró la temperatura ambiental con dos termómetros colocados a 10 cm del suelo mientras se registró la temperatura de incubación. Los termómetros se colocaron

siempre en el mismo sitio, en la zona límite entre el matorral y la playa. Un termómetro se ubicó en la sombra y el otro bajo los rayos del sol, ambos conectados a un datalogger (± 0.5 °C; Hobo Set de Onset) que registró la temperatura ambiental cada 10 min. La temperatura ambiental registrada durante las observaciones ($n = 37$ días), fue de 25.30 °C ± 0.027 (rango = 17.09 – 51.02) a la sombra y de 26.02 ± 0.048 al sol (rango = 15.62 - 55.18).

Los datos de temperatura registrados por los dataloggers fueron recuperados al final de las observaciones en una computadora utilizando el software Boxcar para Windows versión 3.7.3, de Onset Computer Corporation.

Antes de iniciar el experimento en el campo se hicieron pruebas en el laboratorio para estimar si la capacidad calorífica del huevo de plástico con agua era similar a la de un huevo de gallina (se usó un huevo de gallina ya que era imposible usar un huevo de bobo de patas azules antes de llegar al campo). Se le hizo una perforación a un huevo de gallina y se introdujo el datalogger manteniendo el contenido del huevo mientras que el huevo de plástico se llenó de agua y se le introdujo otro datalogger. El huevo de plástico y el de gallina, se mantuvieron a temperatura ambiente durante media hora y después se colocaron dentro de una incubadora a 35 °C. Después de aproximadamente media hora en la incubadora, el huevo de plástico y el de gallina se mantuvieron a temperatura ambiente por 15 minutos aproximadamente y se volvieron a colocar en la incubadora a 35 °C. Se registró la temperatura cada 0.5 segundos hasta obtener 2049 datos de la temperatura del huevo de plástico y otros tantos del huevo de gallina. No se encontraron diferencias significativas en las temperaturas registradas por el huevo de plástico y el de gallina ($r_{\text{Spearman}} = 0.96$; $P < 0.001$; Fig. 2).

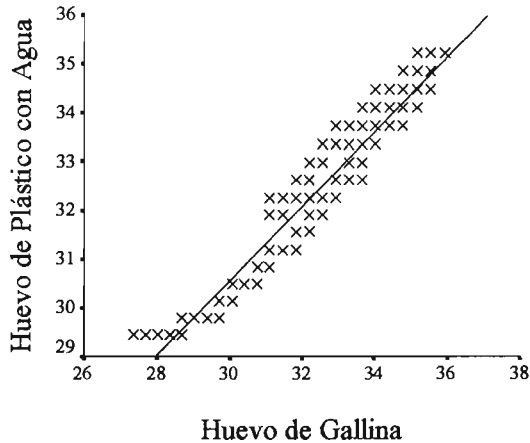


Figura 2. Valores de temperatura registrados por los datalogger del huevo de plástico con agua y del huevo de gallina.

Medidas de condición de adultos: masa corporal y hematocrito

Los adultos se capturaron durante la noche usando la técnica de lampareo en el día 36 desde la puesta del huevo 2. La técnica de lampareo consiste en aproximarse al animal en la oscuridad y encender la lámpara a un metro de distancia de él para deslumbrarlo. El animal queda inmóvil al estar deslumbrado, y se le puede capturar fácilmente sin alertar a los animales vecinos, y reduciendo el estrés de la captura. Así, a cada adulto se le midió el peso con un dinamómetro (± 20 gr), el largo del pico y la ulna izquierda con una cinta métrica de plástico (± 0.1 cm), y el largo del tarso con un Vernier (± 0.1 mm). Se colectó 1 ml de sangre de la vena braquial de cada individuo con una jeringa de 1.2 ml preparada con heparina Lito (monovette de Sarstedt) y una aguja de 0.8 mm de diámetro de la marca Sarstedt.

Con la sangre colectada se llenó un tubo capilar con heparina y se sellaron los extremos con plastilina. Los tubos capilares se mantuvieron en posición vertical durante 10 horas a temperatura ambiente durante la noche, y se midió el porcentaje de hematocrito con un hematocritómetro. El porcentaje de hematocrito es una medida de la cantidad

relativa de glóbulos rojos en la sangre. Esta medida refleja el grado de anemia (valores bajos de hematocrito) o deshidratación (valores altos de hematocrito) (Ots, *et al.* 1998).

Análisis de datos

Se calculó la proporción del tiempo de la incubación aportada por el macho como la frecuencia acumulada en que se encontró al macho incubando en el nido, dividida entre el número total de observaciones realizadas en los periodos de registro de 48 hrs. Esta medida es complementaria de la proporción de tiempo de la incubación de la hembra, por lo que solo se analizó la proporción de tiempo que incubó el macho. En los análisis que incluyeron los nidos abandonados (ver más adelante), la proporción de tiempo que incubó el macho es la calculada en el último registro de 48 hrs. En los análisis donde se incluyen exclusivamente a los nidos no abandonados, la proporción de tiempo que incubó el macho es el promedio calculado, de todas las observaciones de 48 hrs.

La duración promedio de los turnos de incubación se calculó por separado para el macho y la hembra. La duración de un turno se estimó como el número de veces consecutivas en las que se registró al mismo incubador (macho o hembra) dentro de las observaciones de 48 hrs, multiplicada por tres hrs (que es el tiempo transcurrido entre un registro y otro). Para los análisis se utilizó el promedio de la duración de los turnos completos para cada individuo, es decir aquellos en que se observó el relevo inicial y final, así como aquellos turnos incompletos (no se observó el inicio y el final) de mayor duración que la duración máxima de los turnos completos. Esto último se hizo para reducir la posibilidad de subestimar la duración máxima de los turnos de incubación.

Antes de realizar los análisis paramétricos se realizaron pruebas de Kolgomorov-Smirnov sobre las variables de respuesta para estimar la normalidad en la distribución de los datos. La proporción del tiempo de incubación del macho y el porcentaje de hematocrito fueron transformados al $\arcseno\sqrt{x}$, cuando se usaron como variable de respuesta (Sokal y Rohlf 1995). Cuando la variable de respuesta no tenía una distribución normal, se utilizaron pruebas no paramétricas. En todos los resultados se reporta el promedio \pm error estándar y se utilizó un valor de significancia estadística de $P \leq 0.05$. Los análisis estadísticos se realizaron con el software SPSS versión 10, y con Statistica versión 6.0.

Para analizar el costo fisiológico (masa corporal (gr) y el porcentaje de hematocrito al final del periodo de incubación) se utilizaron Modelos Lineales

Generales Multivariados (MANCOVA). En estos análisis, la variable de respuesta fue la matriz de las variables [masa de la hembra, masa del macho] o [hematocrito de la hembra, hematocrito del macho]. A la masa de la hembra se le sumó la masa de la puesta al inicio de la incubación, para eliminar la pérdida en la masa de la hembra debido a la inversión en la puesta. Los datos en la matriz de respuesta estaban ordenados de forma que cada renglón en la matriz, representaba la condición del macho y la hembra del mismo nido. El MANCOVA evalúa diferencias en la covariación de cada componente (vector) de la matriz de respuesta y el modelo ajustado (variables independientes), permitiendo determinar por separado el ajuste para los machos y para las hembras (Hair *et al.* 1999). Como variables independientes en los análisis de masa corporal y hematocrito, se incluyó al tratamiento como factor (control o experimental) y la proporción total de tiempo de incubación del macho como variable continua. Idealmente en este análisis se debe incluir un índice de talla (como el tamaño de la ulna) como variable independiente. Sin embargo, esto no es posible en el MANCOVA debido a que, en el mejor de los casos, se terminarían contrastando hipótesis como el efecto de la ulna de la hembra en el peso del macho. Antes de realizar el MANCOVA, se observó que la proporción del tiempo de la incubación del macho no se relacionó significativamente con el tamaño de la ulna del macho ($F_{1, 20} = 0.77, P = 0.39, R = 0.19$) ni con el tamaño de la ulna de la hembra ($F_{1, 20} = 0.14, P = 0.70, R = 0.08$).

Para comparar la proporción de tiempo que incubó el macho y la duración de los turnos de incubación en nidos controles y experimentales se utilizaron pruebas de *t*. Para evaluar si los turnos que realizó el macho eran mayores que los de la hembra en las puestas aumentadas que en los controles, se calculó la diferencia estandarizada de la duración (hrs) de los turnos del macho y la hembra: $(\text{♂hrs} - \text{♀hrs}) / (\text{♂hrs} + \text{♀hrs})$. Esta variable tiene valores positivos si el macho realizó turnos de mayor duración que la hembra y negativos si el caso es inverso. Para el análisis la diferencia estandarizada de la duración de los turnos se transformó al arcoseno \sqrt{x} (Sokal y Rohlf 1995).

La probabilidad de abandono se analizó utilizando dos modelos lineales generalizados con distribución binomial de los errores (Crawley 1993). La variable de respuesta en ambos análisis fue el abandono del nido (0,1). Un nido se consideró Abandonado si no sobrevivió al menos 36 días de incubación desde la puesta del segundo huevo y como No Abandonado si sobrevivió hasta el día 36 de la incubación

(ver texto anterior en Diseño experimental). En los nidos abandonados la pérdida de la puesta puede haber ocurrido por abandono de los padres o por depredación. En un análisis se incluyeron como variables independientes: al tratamiento y la proporción de tiempo de incubación del macho, y se probó el efecto cuadrático de la proporción del tiempo que incubó el macho. En el otro análisis se incluyeron el tratamiento y la diferencia estandarizada de la duración de los turnos de incubación del macho y la hembra, probando el efecto cuadrático. Los datos analizados son los del último registro de 48 hrs, y reflejan el patrón conductual de incubación previo al abandono o a la observación cercana al día 36 de la incubación de los nidos no abandonados. La proporción de tiempo de incubación del macho, en los nidos no abandonados, no se relacionó linealmente con el día de incubación ($F_{1,80} = 0.487$, $P = 0.487$, potencia = 0.106). Tampoco se encontraron diferencias significativas entre los días de incubación y la duración de los turnos de incubación del macho (Kruskal Wallis: $Chi^2 = 3.72$, g.l.= 3, $P = 0.29$) y de la hembra (Kruskal Wallis: $Chi^2 = 3.89$, g.l.= 3, $P = 0.27$).

De los datos de temperatura del huevo artificial datalogger se calculó el coeficiente de variación de la temperatura de incubación (C.V._{inc}) como la desviación estandar / media. Se utilizó un Modelo Lineal General para evaluar las diferencias en C.V._{inc} entre los nidos control y experimental. En el análisis se incluyó a las variables independientes: tratamiento (número de huevos) y proporción total del tiempo de la incubación aportada por el macho.

El éxito de eclosión de los nidos no abandonados se analizó con un modelo lineal generalizado asumiendo una distribución binomial del error (Crawley 1993). En este análisis las variables independientes fueron: tratamiento, proporción de tiempo de incubación del macho, masa del huevo 1 y C.V._{inc}. En este análisis, se probó el efecto cuadrático de la masa de huevo y de la proporción del tiempo que incubó el macho. Debido a que en los nidos experimentales el segundo huevo de la puesta se manipuló durante las observaciones de 48 hrs (Ver diseño experimental), el éxito de eclosión se refiere exclusivamente al huevo 1 de los nidos controles y experimentales.

Resultados

Masa corporal de los padres al final de la incubación

La masa corporal (gr) promedio de los machos fue de 1321 gr \pm 37.6 en los nidos controles ($n = 10$) y de 1313.3 gr \pm 39.6 en los nidos experimentales ($n = 12$), mientras que la masa corporal de las hembras fue de 1737gr \pm 55.1 ($n = 10$) en los nidos controles y 1738.3 gr \pm 42.6 ($n = 12$) en los experimentales. Al final de la incubación, la masa corporal de los machos y las hembras no fue diferente entre los nidos controles y experimentales (Tabla 1a). La masa corporal de los machos de los machos pero no la de las hembras, se relacionó negativamente con la proporción del tiempo de incubación del macho (Tabla 1b, Fig. 3b), que es una medida complementaria de la proporción de tiempo que incubó la hembra.

Hematocrito de los padres al final de la incubación

El porcentaje de hematocrito de los machos al final de la incubación en los nidos controles fue del 74 % \pm 0.01 ($n = 9$) y en los experimentales del 71 % \pm 0.02 ($n = 12$), mientras que la proporción de hematocrito promedio de las hembras en los nidos controles fue del 77 % \pm 0.02 ($n = 10$) y en los nidos experimentales del 72 % \pm 0.02 ($n = 12$). El porcentaje de hematocrito de machos o hembras no difirió significativamente entre los nidos controles y los experimentales, y tampoco se relacionó con la proporción de tiempo de incubación aportada por el macho (Tabla 2).

El hematocrito se relacionó negativamente con la masa corporal de las hembras ($R = -0.43$, $F_{1,20} = 4.56$, $P = 0.045$; Fig. 4), pero no ocurrió así en los machos ($F_{1,18} = 0.213$, $P = 0.65$, potencia = 0.72).

Tabla 1. Comparación de la masa corporal (gr) al final de la incubación de las hembras y los machos en nidos controles (puesta de 2 huevos) y experimentales (puesta de 3 huevos), y la relación con la proporción total del tiempo que incubó el macho. Modelo Lineal General Multivariado (MANCOVA, $n = 22$).

a) Resultado general de MANCOVA

Variables independientes	Wilks	$F_{2,17}$	P	potencia
Tratamiento (tamaño de la puesta)	0.86	1.36	0.28	0.25
Proporción del tiempo total que incubó el macho	0.64	4.79	0.02	
Tratamiento * Proporción del tiempo total que incubó el macho	0.86	1.34	0.28	0.25

b) Prueba de efectos considerando las dos categorías de la variable dependiente (Hembra o Macho).

Variable independiente	Variable Dependiente	$F_{1,18}$	P	Potencia
Tratamiento (tamaño de la puesta)	Hembra	0.27	0.61	0.07
	Macho	2.63	0.12	0.33
Proporción del tiempo total que incubó el macho	Hembra	0.29	0.59	0.08
	Macho	9.89	0.006	
Tratamiento * Proporción del tiempo total que incubó el macho	Hembra	0.27	0.60	0.07
	Macho	2.59	0.12	0.33

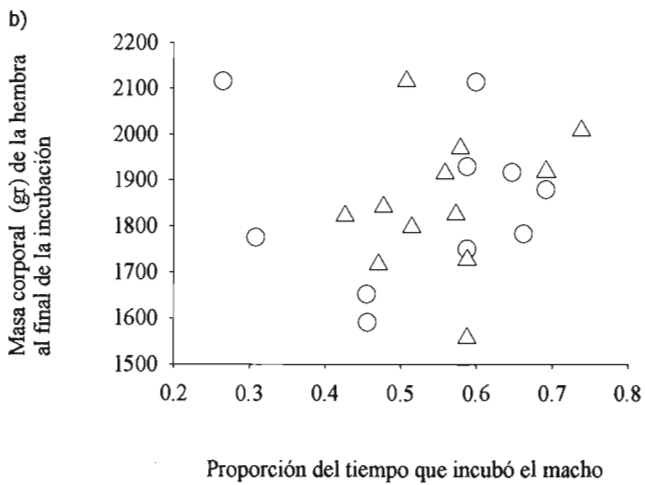
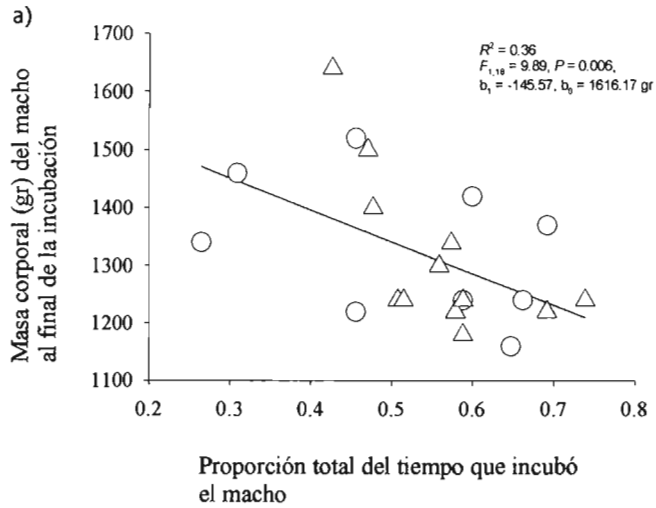


Figura 3. (a) Masa corporal de machos en relación a la proporción del tiempo de incubación del macho. (b) Masa corporal de la hembra al final de la incubación en relación a la proporción del tiempo de incubación del macho. ○ = controles, △ = experimentales.

Tabla 2. Comparación del hematocrito (%) al final de la incubación de hembras y machos en nidos controles (puesta de 2) y experimentales (puesta de 3), en relación a la proporción total del tiempo que incubó el macho. Modelo Lineal General Multivariado (MANCOVA, $n = 21$); para el análisis el porcentaje de hematocrito fue transformado como el $\arcsen\sqrt{x}$.

a) Resultado general de MANCOVA

Variable independiente	Wilks	$F_{2, 16}$	P	potencia
Tratamiento (tamaño de la puesta)	0.95	0.39	0.68	0.10
Proporción del tiempo total que incubó el macho	0.98	0.15	0.86	0.07
Tratamiento * Proporción del tiempo total que incubó el macho	0.97	0.19	0.82	0.7

b) Prueba de efectos considerando las categorías de la variable dependiente (Hembra o Macho).

Variable independiente	Variable Dependiente	$F_{1, 17}$	P	potencia
Tratamiento (tamaño de la puesta)	Hembra	0.73	0.40	0.12
	Macho	0.161	0.69	0.06
Proporción del tiempo total que incubó el macho	Hembra	0.29	0.59	0.08
	Macho	0.04	0.82	0.05
Tratamiento * Proporción del tiempo total que incubó el macho	Hembra	0.38	0.54	0.09
	Macho	0.04	0.83	0.05

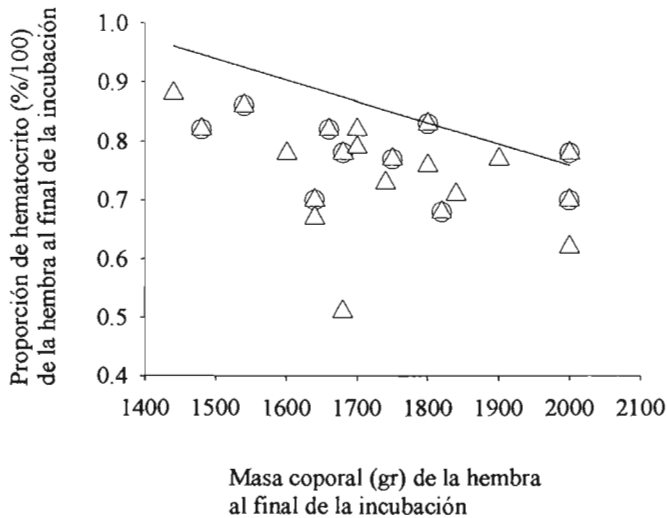


Figura 4. Relación entre la proporción de hematocrito (%/100) y la masa corporal de las hembras controles (O) y experimentales (Δ) al final del periodo de incubación. Los valores estimados del análisis (línea sólida, $R = -0.43$, $F_{1,20} = 4.56$, $P = 0.045$) fueron calculados para la proporción de hematocrito transformada al arcoseno \sqrt{x} .

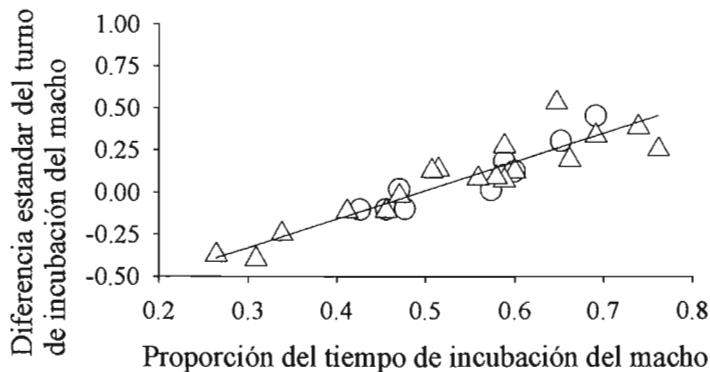


Figura 5. Relación de la diferencia estándar del turno de incubación del macho respecto a la hembra con la proporción del tiempo de incubación del macho ($R = 0.91$, $F_{1,25} = 122.00$, $P = 0.005$; O = controles, Δ = experimentales).

Tamaño de la puesta, proporción del tiempo que incubó el macho y duración de los turnos de incubación.

En los nidos no abandonados, la proporción de tiempo total que incubó el macho no fue diferente entre puestas controles y experimentales ($t_{25} = -0.658$, $P = 0.516$). Globalmente, los machos aportaron el $54.1 \% \pm 0.0243$ del tiempo de incubación (rango 26.4 - 76.1 %; $n = 27$). En los nidos controles la aportación del macho fue del $52.1 \% \pm 4.28$ (rango 26.4 - 69.1; $n = 16$), mientras que en los nidos experimentales el macho aportó el $55.4 \% \pm 2.94$ del tiempo de la incubación (rango 33.82 - 76.10 %; $n = 25$). En los nidos no abandonados los turnos de incubación del macho duraron $14.44 \text{ hrs} \pm 4.59$ y los de la hembra $12.06 \text{ hrs} \pm 3.09$. La diferencia estandarizada entre los turnos de incubación del macho y la hembra no fue diferente entre los nidos control y los experimentales ($t_{25} = -0.462$, $P = 0.64$). Sin embargo, la diferencia estandarizada en la duración de los turnos de incubación del macho y la hembra se relacionó positivamente con la proporción del tiempo de incubación aportada por el macho ($R = 0.91$, $F_{1,25} = 122.00$, $P < 0.005$; Fig. 5).

Probabilidad de abandono y la proporción del tiempo que incubó el macho en la última observación

No se detectaron diferencias en la probabilidad de abandono de nidos controles y experimentales ($X^2 = 0.26$, $P = 0.61$, g. l. = 1, $n = 51$). La proporción de tiempo que incubó el macho durante la última observación fue de $51.4 \% \pm 18.54$ (rango 11.1 - 88.8 %; $n = 51$), y mostró una relación cuadrática significativa con la probabilidad de abandono (efecto lineal: $X^2 = 7.4$, $P = 0.007$; efecto cuadrático: $X^2 = 5.6$, $P = 0.01$; $R^2 = 0.13$, g. l. = 48, $P = 0.01$; Fig. 6). Esto significa que la probabilidad de abandono aumenta cuando la proporción del tiempo que incubó el macho es mayor o menor a la de la hembra. Sin embargo, cuando la proporción del tiempo que incubó el macho fue del 64 %, aportando 14 % más tiempo que la hembra, la probabilidad de abandono fue la mínima estimada en nuestro modelo (Fig. 6).

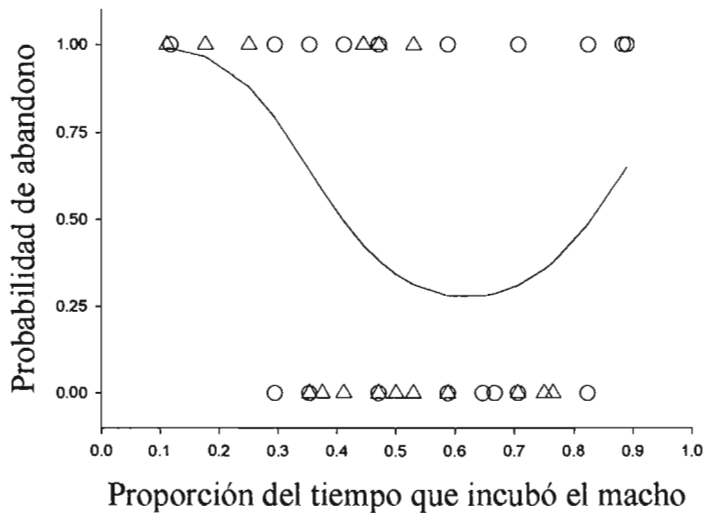


Figura 6. Probabilidad de abandono antes del día 36 desde la puesta del huevo dos con relación a la proporción del tiempo que incubó el macho en la última observación realizada. Se muestran los datos (○ = controles, △ = experimentales) y la curva estimada del Modelo Lineal Generalizado ($P(y) = \exp(7.37 + -26.9x + 21.72x^2) / [1 + \exp(7.37 + -26.9x + 21.72x^2)]$).

Probabilidad de abandono y la duración de los turnos de incubación

La probabilidad de abandono de los nidos controles no fue diferente a la de los nidos experimentales ($X^2 = 2.73$, $P = 0.09$, $n = 51$). La probabilidad de abandono no se relacionó con la diferencia estandarizada de la duración de los turnos de incubación ($X^2 = 2.98$, $P = 0.08$, efecto cuadrático, $X^2 = 2.98$, $P = 0.08$, $n = 51$), y la correlación no fue diferente entre los nidos controles y experimentales (interacción, $X^2 = 1.23$, $P = 0.26$, $n = 51$).

Variación de la temperatura de incubación y probabilidad de eclosión

En los nidos no abandonados, los adultos mantuvieron a lo largo del periodo de incubación una temperatura promedio de incubación de $35.74 \text{ }^\circ\text{C} \pm 0.10$, con un coeficiente de variación (C.V._{inc.}) promedio de 0.03 ± 0.001 ($n = 27$ nidos). En los nidos no abandonados, el C.V._{inc.} no fue diferente entre los nidos controles (0.02 ± 0.003) y experimentales (0.03 ± 0.002 ; $F_{1,23} = 1.37$, $P = 0.25$, potencia = 0.20), y no se relacionó con la proporción de tiempo que incubó el macho ($F_{1,23} = 0.25$, $P = 0.61$, potencia = 0.07; interacción: $F_{1,23} = 0.82$, $P = 0.37$, potencia = 0.14).

La probabilidad de eclosión del huevo 1 fue 31 % mayor en los nidos controles (7 de 11 crías eclosionaron) que en los nidos experimentales (7 de 16 crías eclosionaron), sin embargo esta diferencia no alcanzó la significancia (Tabla 3). No se detectó ninguna relación entre la probabilidad de eclosión y la proporción del tiempo que incubó el macho, o el coeficiente de variación de la temperatura de incubación (Tabla 3). En cambio, la masa promedio de los huevos fue de 57.81 gr, varió hasta en un 35 %, y la probabilidad de eclosión se relacionó cuadráticamente con la masa del huevo ($R^2 = 0.56$, g.l. = 20, $P < 0.0001$; Fig. 7). Es decir que en nuestra muestra existe intervalo de valores de masa de huevo, fuera del cual la probabilidad de eclosión disminuyó (Fig. 7).

Tabla 3. Probabilidad de eclosión del huevo 1 en nidos controles ($n = 11$) y experimentales ($n = 16$) y su relación con la masa del huevo, la proporción del tiempo que incubó el macho y el coeficiente de variación de la temperatura de incubación (C.V. *inc*). Modelo Lineal Generalizado ($n = 11$). La interacción Proporción del tiempo que incubó el macho * Tratamiento, se eliminó del modelo al no ser significativa $P > 0.05$.

Variables Independientes	X^2	P
Tratamiento	0.49	0.82
Proporción de tiempo que incubó el macho (efecto lineal)	1.01	0.31
Proporción de tiempo que incubó el macho (efecto cuadrático)	0.84	0.35
Masa del huevo (efecto lineal)	15.61	< 0.001
Masa del huevo (efecto cuadrático)	16.17	< 0.001
C.V. <i>inc</i>	3.02	0.08

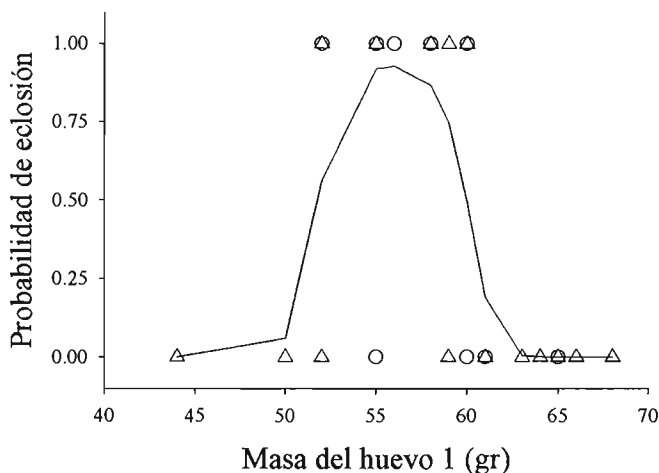


Figura 7. Probabilidad de eclosión del huevo 1 con relación a la masa del huevo 1. Se muestran los datos (O = controles, Δ = experimentales) y la curva estimada del Modelo Lineal Generalizado ($P(y) = \exp(-476.22 + 17.13 x + 0.15 x^2) / [1 + \exp(-476.22 + 17.13 x + 0.15 x^2)]$).

Discusión

Como un patrón general, se ha planteado que el tamaño de puesta óptimo puede estar determinado por el número de huevos que los padres pueden incubar, ya que el tamaño de la puesta incrementa el esfuerzo parental y reduce el éxito de eclosión (Thompson *et al.* 1998). Sin embargo, en nuestro experimento entre las puestas control (2 huevos) y experimentales (3 huevos), no detectamos diferencias en los índices de condición fisiológica de los padres (*i.e.* la masa corporal y porcentaje de hematocrito de los padres), en la probabilidad de abandono, en el éxito de la eclosión del huevo 1, en la temperatura de incubación ni en el Coeficiente de Variación de la temperatura de incubación (C.V._{inc.}). Esto sugiere que en *Sula nebouxii*, el tamaño de la puesta modal de 2 huevos, responde probablemente a otras variantes como el número de crías que se pueden desarrollar al emplumado (Lack 1947; Nelson 1964). En *Sula capensis*, que se distribuye en zonas templadas, se ha documentado que al aumentar experimentalmente el tamaño de la puesta de uno a dos huevos, en el 54% de los nidos solo eclosionó un huevo y en 24% de los nidos eclosionaron los dos (Jarvis 1974). Jarvis, propone que en ese año, los adultos fallaron en la incubación debido a la escasez de material para el nido, ya que en otro año, al realizar el mismo experimento, eclosionaron ambos huevos en el 66% de los nidos. Así al parecer, la capacidad de incubación de los adultos de *S. capensis* varía con las condiciones anuales. De igual forma, debido a que *S. nebouxii* habita regiones subtropicales, es probable que el reto de incubar un huevo extra (de 2 a 3 huevos) no represente un costo significativo para la condición fisiológica de los individuos, como en *S. capensis* y como se ha planteado para otras especies (Stoleson y Beissinger 1999). Sin embargo, aunque el tamaño de puesta no parece afectar la condición de los adultos, la incubación en sí parece ser una actividad costosa, al menos para los machos. Así, de acuerdo con nuestra predicción, el tiempo en la incubación correlaciona negativamente con la masa corporal de los machos, pero no con la masa corporal de las hembras; este resultado sugiere la existencia de un compromiso entre la masa corporal y el tiempo aportado a la incubación, que parece ser mayor para los machos que para las hembras. En otros sulidos se ha documentado que la tasa metabólica aumenta durante la incubación hasta 4.65 y 2.91 veces la tasa metabólica de individuos en reposo, en *Morus bassanus* (Birt-Friesen *et al.* 1989) y *Morus capensis* (Adams *et al.* 1991), respectivamente. Esto indica que la incubación por sí misma

demanda energía al adulto, pero no reduce su capacidad de incubar una puesta aumentada, dentro del límite máximo de variación natural.

Dado que nuestro análisis sólo contempla el peso al final de la incubación, una explicación alternativa es que los machos tengan diferentes estrategias de incubación según su masa corporal. Es decir que los machos más ligeros incuben durante más tiempo. Sin embargo, en estudios previos con esta especie se ha documentado que la masa corporal de los adultos parece regular el esfuerzo parental. En un estudio previo en esta especie, se encontró que cuando se reduce experimentalmente la nidada, disminuyendo los requerimientos energéticos, los machos aumentan su masa corporal (Velando y Alonso-Alvarez 2003). Nuestros datos son congruentes con este estudio y sugieren que la masa corporal de los machos está comprometida con el esfuerzo parental de la incubación, aunque este resultado podría ser corroborado con un futuro estudio del cambio en la masa corporal de los adultos durante la incubación.

Es interesante que los valores de hematocrito en este estudio sean altos comparados con los registrados para la temporada reproductiva del 2002, donde se observaron valores promedio de hematocrito durante la incubación de 59.33 ± 1.43 % en las hembras y 58.88 ± 1.44 % en machos (Espinosa 2004). Esto refleja que en general, en el año de este estudio los animales se encontraban relativamente deshidratados. Sin embargo, el porcentaje de hematocrito del macho y de la hembra, no se relacionó con el tiempo aportado a la incubación. Lo anterior sugiere que la masa corporal y el porcentaje de hematocrito reflejan distintos aspectos de la condición fisiológica. Debido a que la sangre mantiene el equilibrio homeostático, es un tejido que se equilibra rápidamente, y el porcentaje de hematocrito puede reflejar estados de anemia o deshidratación probablemente de menor duración que los cambios en la masa corporal (Cherel y LeMaho 1988). Así, es probable que la velocidad a la que cambia el hematocrito sea mayor que a la que cambia la masa corporal aumentando la variación en nuestros resultados. En las hembras y no en los machos, la masa corporal se correlacionó negativamente con el porcentaje de hematocrito. En las hembras, la capacidad de mantener la hidratación de los tejidos puede estar asociada a la inversión de agua al producir un huevo. El agua compone el 83.6% de la masa de un huevo de *Sula sula* (Causey 2002); y utilizando este porcentaje, las hembras en nuestro estudio invirtieron en promedio alrededor de 100 gr de agua en una puesta de dos huevos.

Por todo lo anterior, deducimos que los machos parecen comprometer sus reservas corporales al incubar, independientemente de la hidratación de sus tejidos. En cambio, las hembras parecen no comprometer sus reservas al incubar pero tienen un compromiso marcado entre su masa corporal y su hidratación. Este resultado sugiere fuertemente que el costo fisiológico de la incubación es sexualmente asimétrico. En esta especie, parecen haber evolucionado machos poco eficientes para realizar esfuerzo parental y hembras con mayor capacidad de sobrellevar el esfuerzo parental (Guerra y Drummond 1995; Anderson y Ricklefs 1992; Velando y Alonso-Álvarez 2003). Las hembras son 25% más pesadas que los machos, y como en otros súlidos, la hembra obtiene y guarda más pescado que el macho en cada viaje, por lo que es capaz de aportar más alimento a la nidada (Anderson y Ricklefs 1992; Guerra y Drummond 1995; Lewis *et al.* 2001; Velando y Alonso-Álvarez 2003). Es probable, que a diferencia de las hembras, el tiempo que le queda al macho para forrajear después de incubar no le permite obtener el alimento suficiente para cubrir su demanda energética y por ello compromete su masa corporal al cuidar el nido. Lo anterior no significa que las hembras no sufran costos en su condición fisiológica al incubar, sino que probablemente son capaces de compensar los requerimientos de la incubación al ser más eficientes que los machos. Dado que la incubación aumenta la tasa metabólica, aunque las hembras puedan hacer frente a este incremento, es posible que machos y hembras sufran otros costos derivados de la actividad metabólica o del mantenimiento somático no medidos en este estudio.

División de la incubación entre la pareja

De acuerdo con estudios previos (Nelson 1978; Guerra y Drummond 1995), los machos y las hembras, en promedio, se dividen equitativamente el tiempo de la incubación (los machos incubaron el 51% del tiempo), aunque la variación entre nidos fue considerable (rango 11 – 88 %). Es probable que parte de esta variación sea debida a un sesgo metodológico. Si las aves realizaron turnos de mayor duración a 24 hrs, el registro de frecuencia durante 48 hrs en intervalos de tres horas puede reflejar asimetría si las aves se dividen simétricamente la incubación pero en turnos de mayor duración a 24 hrs. Es decir, que la resolución de nuestras observaciones permite evaluar estas diferencias cuando los turnos no sean mayores a 24 hrs. Sin embargo, al considerar a los nidos no

abandonados, de los que se tienen mas registros, el rango de variación sigue siendo considerable (26.4 – 76.1 %). Biológicamente, un rango de variación de tal magnitud, es esperable, ya que la división del esfuerzo parental depende de la reproducción futura de los individuos, la cual puede ser muy variable a lo largo de la vida de un individuo (Szekeley *et al.* 1996). Así, es probable que la variación observada refleje el espectro de edad y condición reproductiva que podemos encontrar en la colonia y que se ve reflejado en nuestra muestra.

Globalmente, la proporción del tiempo que machos y hembras aportaron a la incubación se correlacionó positivamente con la duración de los turnos de incubación. Esto significa que al aportar tiempo a la incubación se incrementa la diferencia de los turnos de incubación que realizan el macho y la hembra. Es decir, que cuando un adulto aporta más tiempo incubando que su pareja realiza también turnos de mayor duración que su pareja. Esta relación puede aumentar el costo de invertir más tiempo incubando que la pareja, pues implica el realizar turnos mas prolongados al cuidado del nido.

Tanto la proporción del tiempo de la incubación del macho como la diferencia estandarizada de los turnos no fue diferente entre los nidos controles y experimentales. De forma congruente con los resultados de masa corporal y el hematocrito, el reto de agregar un huevo a la puesta, no parece aumentar los costos para el macho y producir sesgos en la división del esfuerzo parental. Sin embargo una explicación congruente con la teoría, es que la división simétrica del tiempo de incubación (50 %) es el equilibrio estable que resulta de la negociación entre el macho y la hembra (Maynard Smith 1977, Jones *et al.* 2002). La probabilidad de abandono mostró una relación cuadrática con el tiempo que aportó el macho en la incubación. Este resultado, muestra que aumentar el tiempo de incubación repercute sobre la decisión de cuidar el nido tanto de machos como de hembras. Es decir que la incubación parece costosa para ambos padres y es posible que la hembra sufra costos al incubar que no fueron medidos en este estudio.

Un dato interesante es que la probabilidad de abandono fue menor cuando el macho incubó el 64 % del tiempo, y no necesariamente en el promedio observado (51 %). Este resultado contradice la idea que al incubar los machos comprometen su masa corporal más que las hembras, pues se esperaría que la probabilidad de abandono fuese

mínima cuando la hembra incuba por más tiempo que el macho. Sin embargo, de acuerdo con otros estudios, es probable que las hembras no puedan comprometer más tiempo en la incubación, porque deben recuperarse fisiológicamente de su inversión inicial, al ser ella la que produce los huevos (Houston *et al.* 1983; Alonso-Alvarez *et al.* 2002b). Se ha planteado que el costo de producir huevos puede reducir la capacidad de las hembras de realizar cuidado parental en etapas posteriores de la reproducción (Monaghan *et al.* 1998; Reid *et al.* 2000). De tal forma, que la estrategia de la hembra de no aportar más tiempo que el macho a la incubación le puede permitir recuperarse durante la incubación y posteriormente aportar más alimento a la nidada, que el macho (Drummond y Guerra 1995; Velando y Alonso-Álvarez 2002). El escenario anterior, también aumenta el éxito reproductivo del macho, pues aumenta la capacidad de la hembra para alimentar a las crías y la probabilidad de supervivencia de sus crías.

En este sentido, la división equitativa entre el tiempo aportado por el macho y la hembra a la incubación parece resultar de la negociación de la pareja, y al parecer el macho no aporta el tiempo que maximiza el éxito del nido (64 %). Dado que la alimentación de las crías es una parte considerable del esfuerzo parental, es también probable que al reducir el macho su aportación de tiempo a la incubación le permita realizar la inversión posterior al alimentar a las crías.

Por otro lado, al ser esta una especie de larga vida, donde los adultos tienen alguna expectativa de reproducirse en el futuro, abandonar el nido durante la incubación cuando las condiciones de alimento no son favorables puede ser una estrategia que les permita a los adultos reducir el costo de alimentar crías con pocas expectativas de supervivencia. Esto coincide con los estudios donde se muestra una relación entre el fracaso de la incubación y altas concentraciones de corticosteroides en la sangre de los adultos (Wingfield *et al.* 1999). De ser este el caso, para un futuro estudio se predice que el abandono del nido durante la incubación, debería aumentar el éxito de la reproducción de los adultos en el año siguiente.

Temperatura de incubación

En este estudio exploramos si los costos del esfuerzo de la incubación y la división del tiempo de incubación entre la pareja (aportación del macho en la incubación) modifica la efectividad de la incubación. Un cuidado parental deficiente durante la incubación

puede reducir la probabilidad de eclosión, alterando el desarrollo embrionario, produciendo malformaciones o reduciendo funciones no vitales como el crecimiento (Webb 1987; Metcalfe y Monaghan 2001). Los resultados de este estudio muestran que los machos y las hembras, parecen ser igualmente eficientes en termoregular una puesta de dos huevos o una puesta de tres huevos, y mantener la temperatura de incubación constante. Como se ha mencionado, este resultado sugiere que el tamaño de la puesta no parece ser un factor determinante en el éxito de la eclosión en esta especie a diferencia de lo que se ha documentado para otra especie de sulido de zonas templadas (Jarvis 1974) y otras especies de aves (Thompson *et al.* 1998). De hecho, la proporción de tiempo que incubó el macho no modificó significativamente la variación en la temperatura de la incubación y tampoco se relacionó con la probabilidad de eclosión del huevo 1. Así, a pesar de que el macho y la hembra sufren costos al incubar esto no parece reducir la calidad del cuidado del nido, como se ha sugerido (Thompson *et al.* 1998); aunque sería interesante evaluar otros efectos como el crecimiento de los pollos en etapas post-eclosión. Probablemente en esta especie, el nido es abandonado antes que la calidad de la incubación se reduzca (cuando la división del tiempo de la incubación sea asimétrica), y no pudimos ver ese efecto.

Un dato interesante en este estudio es que la probabilidad de eclosión tiene una relación cuadrática con la masa del huevo, es decir que la inversión de la hembra en un huevo grande puede resultar en el detrimento de su reproducción actual. Así, el asumir que al aumentar el tamaño de un huevo la hembra tiene más expectativas en su reproducción actual, podría ser erróneo cuando la masa del huevo excede el valor óptimo. La masa del huevo modal en nuestra muestra fue de 55 gr, dentro del intervalo de valores donde la probabilidad de eclosión es máxima.

Es probable que probabilidad de eclosión decrezca ya que la incubación del huevo varíe en función a la masa del huevo, sin embargo en nuestros análisis no encontramos que esta interacción fuese significativa. Otra fuente de variación que podría explorarse es la relación entre el volumen de un huevo y su masa, que afecta la superficie expuesta y que permite el intercambio de gases en el huevo.

En nuestro estudio, 62 de 102 nidos marcados sobrevivieron los primeros 5 días después de la puesta, y 24 nidos de 51 fueron abandonados durante la incubación, cuando la división del tiempo de incubación entre el macho y la hembra no fue

equitativa y ligeramente (64%) sesgada hacia el macho. Es probable que el éxito de forrajeo y el compromiso de las reservas corporales de los adultos durante la incubación sean factores determinantes en el abandono de un nido, y permita a los padres abortar un evento reproductivo, antes de realizar el esfuerzo de alimentar a las crías. En un año de El Niño, como en este estudio, es posible que los animales enfrenten periodos de escasez de alimento, y se ha planteado que las poblaciones de aves marinas pueden amortiguar estos eventos oscilatorios, debido a que tienen larga vida, varios eventos reproductivos, y pueden sacrificar su reproducción actual a cambio de la oportunidad de sobrevivir y reproducirse en el futuro (Pfiister 1998; Beadell *et al.* 2003; Doherty *et al.* 2004).

Conclusiones

En el bobo de patas azules el esfuerzo parental de la incubación no parece incrementarse con el tamaño de la puesta (de dos a tres huevos). Sin embargo, aportar tiempo a la incubación parece representar costos sexualmente asimétricos, donde el macho parece comprometer su masa corporal más que la hembra. A pesar de esta diferencia, el macho y la hembra se dividen el tiempo de la incubación de forma simétrica (cerca a 50%). Sin embargo cuando el macho aporta 14% más que la hembra la probabilidad de abandono es mínima. Es probable que el macho debe aportar mas tiempo a la incubación porque la hembra debe recuperarse de la inversión de producir un huevo, pero que la negociación del esfuerzo parental entre la pareja resulta en la división simétrica del tiempo de la incubación.

Ambos padres parecen igualmente eficientes al mantener estable la temperatura del huevo, y la división del esfuerzo parental no parece reducir la probabilidad de eclosión. Sin embargo, parece existir un intervalo de valores de la masa del huevo en el que la probabilidad de eclosión es máxima. Lo que sugiere fuertemente que en algunas condiciones no definidas en este estudio, cuando la hembra invierte en un huevo de mayor masa puede estar reduciendo, y no aumentando, su probabilidad de eclosión.

Referencias

- 1) Adams N. J., Abrams R. W., Siegfred W. R., Nagy K. A. y Kaplan I. R. (1991) Energy expenditure and food consumption by breeding Cape Gannets *Morus capensis*. *Marine Ecology Progress Series* 70: 1-9.
- 2) Alonso-Álvarez, C. Ferrer M. y Velando A. (2002a) The plasmatic index of body condition in Yellow-legged gulls (*Larus cachinnans*): a food-controlled experiment. *Ibis* 144: 147-150.
- 3) Alonso-Álvarez C., Velando A., Ferrer M. y Veira J. A. (2002b) Changes in plasma biochemistry and body mass during incubation in the Yellow-legged gull. *Waterbirds* 25: 253-258.
- 4) Ancel A., Pettey L. y Groscolas R. (1998) Changes in egg and body temperature indicate triggering of egg desertion at a body mass threshold in fasting incubating blue petrels (*Halobaena caerulea*). *Journal of Comparative Physiology* 168: 533-539.
- 5) Anderson D. J. y Ricklefs R. E. (1992) Brood Size and food provisioning in Masked and blue footed boobies (*Sula* spp) *Ecology* 73: 1363-1374.
- 6) Anderson M. (2004) Social polyandry, parental investment, sexual selection, and the evolution of reduced female gamete size. *Evolution* 58: 24-34.
- 7) Bartholomew G. A. (1966) The role of behavior in the temperature regulation of the masked booby. *Condor* 68: 523-535.
- 8) Beadell J. S., Schreiber E. A. y Schreiber E. W. (2003) Survival of Brown boobies (*Sula leucogaster*) at Johnson Atoll: a long term study. *The Auk* 120:811-817.
- 9) Birt-Friesen V. L., Montevecchi W. A., Cairns D. K. y Macko S. A. (1989) Activity-specific metabolic rates of free living Northern Gannets and other seabirds. *Ecology* 70: 357-367.
- 10) Bradshaw D. (2003) *Vertebrate Ecophysiology. An Introduction to its Principles and Applications*. Cambridge University Press.
- 11) Castillo A. y Chavez-Peón M. C. (1983) Ecología reproductiva e influencia del comportamiento en el control del número de crías en el bobo de patas azules (*Sula nebouxii*) en Isla Isabel Nayarit. Tesis de la Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México.

- 12) Chase I. D. (1980) Cooperative and non-cooperative behaviour in animals. *American Naturalist* 115: 827-857.
- 13) Cherel Y. y LeMaho Y. (1988) Changes in body mass and plasma metabolites during short term fasting in the King Penguin. *Condor* 90: 257-258.
- 14) Cichón M. (2000) Costs of incubation and immunocompetence in the Collared Flycatcher. *Oecologia* 125: 453-457.
- 15) Clifford L. y Anderson D. J. (2001) Food limitation explains most clutch size variation in the Nazca Booby. *Journal of Animal Ecology* 70: 539.
- 16) Clutton-Brock. (1991) *The Evolution of Parental Care. Monographs in Behavior and Ecology*. Princeton Press.
- 17) Crawley M. J. (1993) *Glim for Ecologists*. Blackwell Scientific Publications. Oxford.
- 18) D'Alba L. y Torres R. (en revisión) Seasonal egg mass variation in a laying sequence in a bird with facultative brood reduction. *Journal of Animal Biology*.
- 19) Dawkins R. (1982) *The Extended Phenotype*. Oxford University Press.
- 20) Dawkins R. y Carlisle T. R. (1976) Parental investment, mate desertion and a fallacy. *Nature* 262: 131-132.
- 21) Dearborn D. (2001) Body condition and retaliation in parental effort decisions of incubating great frigatebirds (*Fregata minor*). *Behavioral Ecology* 12: 200-206.
- 22) Decuypere E. (1984) Incubation temperature in relation to postnatal performance in chickens. *Archiv für Experimentelle Veterinarmedizin, Leipzig* 38: 439-449.
- 23) Deeming D. C. (2001) *Avian Incubation; Behavior, Environment and Evolution*. Oxford Ornithology Series.
- 24) Deeming D. C. y Ferguson W. J. (1991) *Egg incubation, its effects on embryonic development in birds and reptiles*. Cambridge University Press.
- 25) Doherty Jr. P. F., Schreiber E. A., Nichols D. J., Hines J. E., Link W.A., Shenk G. A. y Schreiber R. W. (2004) Testing life history predictions in a long-lived seabird: a population matrix approach with improved parameter estimation. *Oikos* 105: 606-618.
- 26) Drummond H. (2001). A revaluation of the role of food in broodmate aggression. *Animal Behaviour* 61: 517-526.
- 27) Drummond H., Gonzales E. y Osorno J. L. (1986) Parent-offspring cooperation in the blue footed boby (*Sula neobuxii*): social roles in infanticidal brood reduction. *Behavioural Ecology and Sociobiology* 19: 365-372.

- 28) Duckworth R. A., Badyaev A. V. y Parlow A. F. (2003) Elaborately ornamented males avoid costly parental care in the house finch (*Carpodacus mexicanus*): a proximate perspective. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 55: 176-183.
- 29) Dugatkin L. A. y Revé H. K. (1998) *Game theory and Animal Behavior*. Oxford University Press.
- 30) Eichholz M. W. y Sedinger J. S. (1999) Regulation of incubation behavior in Black Brant. *Canadian Journal of Zoology* 77: 249-257.
- 31) Friesen V. L. y Anderson D. J. (1997) Phylogeny and evolution of the Sulidae (Aves: Pelecaniformes): A test of alternative modes of speciation. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 7: 252-260.
- 32) Gauthier-Clerc M., Maho Y. L., Gendner J., Durant J. y Handrich Y. (2001) State-dependent decisions in long-term fasting king penguins, *Aptenodytes patagonicus*, during courtship and incubation. *Animal Behavior* 62: 661-669.
- 33) Gaviño G. y Uribe Z. (1978) *Algunas observaciones ecológicas en la isla Isabel, Nayarit, con algunas sugerencias para el establecimiento de un parque nacional*. Instituto de Biología UNAM.
- 34) Gavrillets, S. (2000). Rapid evolution of reproductive barriers driven by sexual conflict. *Nature* 403: 886-889.
- 35) Grafen A. y Hails R. (2002) *Modern Statistics for the Life Sciences*. Oxford Press
- 36) Grant G. S. (1982) Avian Incubation: Egg temperature, nest humidity, and behavioral thermoregulation in a hot environment. *Ornithological Monographs* No. 30.
- 37) Grant G. S. (1984) Energy costs of incubation to the parental bird. En Whittow, A. R. N. *Seabird Energetics*. Plenum press. New York 59-71.
- 38) Guerra M. y Drummond H. (1995) Reversed sexual dimorphism and parental care : minimal division of labour in the blue footed booby. *Behaviour* 132: 479-496.
- 39) Hamilton W. D. (1967) Extraordinary sex ratios. *Science* 156: 477-488.
- 40) Houston, D. C., Jones P. J. y Sibly R. M. (1983). The effect of female body condition on egg laying in Lesser Black-backed Gulls *Larus fuscus*. *Journal of Zoology of London* 200: 509-520.

- 41) Jarvis M. J. F. (1974) The Ecological significance of clutch size in the South African Gannet (*Sula capensis* (Lichtenstein)) *Journal of Animal Ecology* 43: 1-17.
- 42) Johnson K. P., McKinney F. y Sorenson M. D. (1999) Phylogenetic constraint on male care in the dabbling ducks. *Proceedings of the Royal Society of London, B* 266: 759-763.
- 43) Jones M. K. Ruxton G. D. y Monaghan P. (2002) Model parents: is full compensation for reduced partner nest attendance compatible with stable biparental care? *Behavioral Ecology* 13: 838-843.
- 44) Kleiber M. (1932) Body size and metabolism. *Hilgardia* 6: 315-353.
- 45) Kokko H. y Jennions M. (2003) It takes two to tango. *Trends in Ecology and Evolution* 18:103-104.
- 46) Lack D. (1947) The significance of clutch size. *Ibis* 89: 302-357.
- 47) Martin T. E., Martin P. R., Olson C. R., Heidinger B. J. y Fontaine J. J. (2000) Parental care and clutch sizes in North and South American birds. *Science* 287: 1482-1485.
- 48) Maynard Smith J. y Price G. R. (1973) The logic of animal conflict. *Nature* 246: 15-18.
- 49) Maynard Smith J. (1977) Parental investment: a prospective analysis. *Animal Behaviour* 25: 1-9.
- 50) Maynard Smith J. (1982) Evolution and Theory of Games. *Cambridge University Press*.
- 51) McNab B. K. (2002) *The Physiological Ecology of Vertebrates. A view from Energetics*. Cornell University Press.
- 52) McNamara J. M., Houston A. I., Barta Z. Y Osorno J. L. (2003) Should a young ever be better off with one parent than with two? *Behavioral Ecology* 14: 301-310.
- 53) Metcalfe N. B. y Monaghan P. (2001) Compensation for a bad start: grow now pay later? *TRENDS in Ecology and Evolution* 16: 254-260.
- 54) Monaghan D. y Nager R. G. (1997) Why don't birds lay more eggs? *TREE* 12: 270-274.
- 55) Monaghan P., Nager R. G. y Houston D. C. (1998) The price of eggs: increased investment in egg production reduces the offspring rearing capacity of parents. *Proceedings of the Royal Society of London B* 265: 1731-1735.

- 56) Monaghan, P., Uttley J. D., Burns M. D., Thaine C. y Blackwood J. (1989) The relationship between the food supply, reproductive effort and breeding success in Arctic Terns *Sterna paradisaea*. *Journal of Animal Ecology* 58: 261-274.
- 57) Moreno, J. (1989) Strategies of mass change in breeding birds. *Biological Journal of the Linnean Society* 37: 297-310.
- 58) Morgan S. M., Ashley-Ross M. A. y Anderson D. J. (2003) Foot-mediated incubation: Nazca booby (*Sula granti*) feet as surrogate brood patches. *Physiological and Biochemical Zoology* 76: 360-366.
- 59) Nagy K. A., Girard I.A. y Brown T. K. (1999) Energetics of free-ranging mammals, reptiles, and birds. *Annual Review of Nutrition* 19: 247-277.
- 60) Nash J. F. (1951) Non-Cooperative Games. *Annals of Mathematics* 54: 286-295.
- 61) Nelson B. (1978). *The Sulidae: Gannets and Boobies*. Oxford university press, Oxford.
- 62) Nelson J. B. (1964) Factors influencing clutch-size and chick growth in the North Atlantic gannet *Sula bassana*. *Ibis* 106: 63-77.
- 63) Nilsson J. (2002) Metabolic consequences of hard work. *Proceedings of the Royal Society of London B* 269: 1735-1739.
- 64) Osorno J. L. y Székely T. (2004) Sexual conflict and parental care in magnificent frigatebirds: full compensation by deserted females. *Animal Behaviour* 68: 337-342.
- 65) Parker G. A., Baker R. R. y Smith V.G. F. (1972) The origin and evolution of gamete size dimorphism and the male-female phenomenon. *Journal of Theoretical Biology* 36: 181-198.
- 66) Parker, G. A. y Patridge, L. (1998) Sexual conflict and speciation. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London B* 353: 261-274.
- 67) Pfister C. A. (1998) Patterns of variance in stage-structured populations: evolutionary predictions and ecological implications. *Proceedings of the National Academy of Science USA* 95: 213-218.
- 68) Reid J. M., Monaghan P. y Ruxton G. D. (2000) Resource allocation between reproductive phases: the importance of thermal conditions in determining the costs of incubation. *Proceedings of the Royal Society of London B* 267: 37-41.
- 69) Reid J. M., Ruxton G. D., Monaghan P. y Hilton G. M. (2002) Energetic consequences of clutch temperature and clutch size for a uniparental intermitent incubator: the starling. *The Auk* 119: 54-61.

- 70) Rice W. R. y Holland B. (1997) The enemies within, intergenomic conflict, interlocus contest evolution (ICE), and the intra-specific Red Queen. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 41: 1-10.
- 71) Ricklefs R. E. (2000) Lack, Skutch, and Moreau: The early development of life-history thinking. *Condor* 102: 3-8
- 72) Ricklefs R. E. y Starck J. M. (1998) *Avian Growth and Development. Evolution within the Altricial Precocial spectrum*. Oxford University Press, New York.
- 73) Ricklefs R. E., Konarzewski M. y Daan S. (1996) The relationship between basal metabolic rate and daily energy expenditure in birds and mammals. *The American Naturalist* 147: 1047-1071.
- 74) Roff A. D. 1992. *The Evolution of Life Histories, Theory and Analysis*. Chapman & may, London.
- 75) Royle N. J., Hartley I. R. y Parker G. A. (2002) Sexual conflict reduces offspring fitness in zebra finches. *Nature* 416: 733-736.
- 76) Shaffer S. A., Costa D. P. y Weimerskirch H. (2001) Comparison of Methods for evaluating energy expenditure of incubating Wandering Albatrosses. *Physiological and Biochemical Zoology* 74: 823-831.
- 77) Stearns S. C. (1992) *The evolution of life histories*. Oxford University Press.
- 78) Stoleson S. H. y Beissinger S. R. (1999) Egg viability as a constraint on hatching synchrony at high ambient temperatures. *Journal of Animal Ecology* 68: 951-962.
- 79) Székely T., Webb J. N., Houston A. I. y McNamara J. M. (1996) An Evolutionary Approach to Offspring Desertion in Birds. Cap 6 En: *Current Ornithology*.
- 80) Thompson D., Monaghan P. y Furness R. W. (1998) The demands of incubation and avian clutch size. *Biological Reviews*, 73: 293-304.
- 81) Tieleman B. I., Williams J. B. y Ricklefs R. E. (2004) Nest attentiveness and egg temperature do not explain the variation in incubation periods in tropical birds. *Functional Ecology* 18: 571-577.
- 82) Tieleman I. B. y Williams J. B. (2000) The adjustment of avian metabolic rates and water fluxes to desert environments. *Physiological and Biochemical Zoology* 73: 461-479.
- 83) Torres, R. y H. Drummond. (1999). Are daughters of the blue-footed booby more expensive to produce than sons? *Journal of Animal Ecology* 68: 1-10.

- 84) Trivers R. L. (1972) Parental investment and sexual selection. En Campbell ed. *Sexual selection and the descent of man*. Aldine Chicago.
- 85) Tullberg B. S., Ah-King M. y Temrin H. (2002) Phylogenetic reconstruction of parental-care systems in the ancestors of birds. *The Royal society of London B*, 357: 251-257.
- 86) Turner J. S. (1991) en: *Egg incubation , its effects on embryonic development in birds and reptiles*. Ed. Deeming y Ferguson. Cambridge University Press.
- 87) Velando A. y Alonso-Alvarez C. (2003) Differential body condition regulation by males and females in response to experimental manipulations of brood size and parental effort in the blue footed booby. *Journal of Animal Ecology* 72: 846-856.
- 88) Visser y Lesells (2001) The costs of egg production and incubation in great tits (*Parus major*). *Proceedings of the Royal Society of London B*. 268: 1271-1277.
- 89) Wade M. J. y Shuster S. M. (2002) The evolution of parental care in the context of sexual selection: A critical reassessment of parental investment theory. *The American Naturalist* 160: 285-292.
- 90) Webb D.R. (1987) Thermal tolerance of avian embryos: A review. *Condor*, 89: 874-898.
- 91) West G. B: Woodruff W. H. y Brown J. H. (2002) Allometric scaling of metabolic rate from molecules and mitochondria to cells and mammals. *Proceedings of the National Academy of Science* 99: 2473-2478.
- 92) Whittow G. (2002) Seabird reproductive physiology and energetics. Cap. 12 en: (Ed) Schreiber & Burger. *Biology of Marine Birds*.
- 93) Wiebe K. L. y Martin K. (2000) The use of incubation behavior to adjust avian reproductive costs alter egg laying. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 48: 463-470.
- 94) Williams G. C. (1966) *Adaptation and natural selection, a critic of some current evolutionary thought*. Princeton University Press.
- 95) Wingfield J. C., Maney D. L., Breuner C. W., Jacobs J. D., Lynn S., Ramenofsky M. y Richardson R. D. (1998) Ecological bases of hormone-behavior interactions: The “emergency life history stage”. *American Zoologist* 38: 191-206.
- 96) Wingfield J. C., Ramos-Fernandez G., Nuñez-De la Mora A. y Drummond H. (1999) The Effects of an El Niño Southern Oscillation Event on reproduction in

male and female blue-footed Boobies, *Sula neobuxii*. *General and Comparative Endocrinology* 114: 163-172.

97) Winkler, D.W. (1987) A general model for parental care. *American Naturalist*, 130: 526-543.

98) Yerkes T. (1998) The influence of female age, body mass, and ambient conditions on redhead incubation constancy. *The Condor* 100: 62-68.