

2009B

B05000645

UNIVERSIDAD DE GUADALAJARA



**CENTRO UNIVERSITARIO DE CIENCIAS BIOLÓGICAS Y
AGROPECUARIAS**

**ECOLOGÍA DE ALIMENTACIÓN DEL BOBO CAFÉ, *SULA
LEUCOGASTER*, EN ISLA SAN JORGE, DURANTE LA
TEMPORADA REPRODUCTIVA 2004-2005**

TESIS

**PARA OBTENER EL TÍTULO DE
LICENCIADO EN BIOLOGÍA**

PRESENTA:

MIRIAM JANETH DEL ROCIO LERMA LIZARRAGA

LAS AGUJAS, NEXTIPAC, ZAPOPÁN, JALISCO. FEBRERO 2011



Universidad de Guadalajara

Centro Universitario de Ciencias Biológicas y Agropecuarias

Coordinación de Carrera de la Licenciatura en Biología
COORD-BIO-185/2010.

C. MIRIAM JANETH DEL ROCIO LERMA LIZARRAGA
PRESENTE

Manifiestamos a usted, que con esta fecha, ha sido aprobado su tema de titulación en la modalidad de TESIS E INFORMES opción TESIS con el título: "Ecología de alimentación del bobo café *Sula leucogaster* en Isla San Jorge, durante la temporada de anidación 2004-2005", para obtener la Licenciatura en Biología.

Al mismo tiempo le informamos, que ha sido aceptado como director de dicho trabajo al Dr. Alfredo Castillo Guerrero y como asesor a la Dra. Mónica Elizabeth Riojas López.

Sin más por el momento, aprovechamos para enviarle un cordial saludo.

ATENTAMENTE
"PIENSA Y TRABAJA"

"2010 Bicentenario de la Independencia y Centenario de la Revolución Mexicana"
Las Agujas, Nextipac Zapopan, Jal., 05 de diciembre de 2010.

DRA. TERESA DE JESUS ACEVES ESQUIVIAS
PRESIDENTE DEL COMITÉ DE TITULACIÓN

M.C. GLORIA PARADA BARRERA
SECRETARIO DEL COMITÉ DE TITULACIÓN

Dra. Teresa de Jesús Aceves Esquivias
 Presidente del Comité de Titulación
 Licenciatura en Biología
 Centro Universitario de Ciencias
 Biológicas y Agropecuarias.
 Presente

Nos permitimos informar a usted que habiendo revisado el trabajo de titulación, modalidad V opción tesis con el título: "Ecología de alimentación del bobo café *Sula leucogaster* en Isla San Jorge durante la temporada reproductiva 2004-2005" que realizó la pasante Miriam Janeth del Rocio Lerma Lizárraga, con número de código B05000645 consideramos que ha quedado debidamente concluido, por lo que ponemos a su consideración el escrito final para autorizar su impresión.





Sin otro particular quedamos de usted con un cordial saludo.

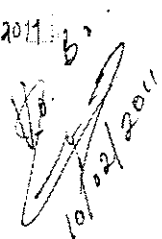
Zapopan, Jalisco, Enero 2011
 Atentamente

Director Dr. J. Alfredo Castillo Guerrero

Asesor Dr. Eric Mellink Bijtel

Asesor Dra. Mónica Elizabeth Riojas López

| Nombre completo de los Sinodales asignados por el Comité de Titulación | Firma de aprobado | Fecha de aprobación |
|--|---|---------------------|
| Dr. Eduardo Ríos Jara |  | 10/02/2011 |
| Dr. Guillermo Barba Calvillo |  | 10/02/2011 |
| Dra. Sonia Navarro Pérez |  | 10/02/2011 |
| Supl. Dr. Mónica Riojas López |  | 10/feb/2011 |


 B.
 10/02/2011

CONTENIDO

| | |
|---|------|
| INDICE DE FIGURAS | V |
| INDICE DE TABLAS | VIII |
| INTRODUCCION | 1 |
| ANTECEDENTES | 3 |
| JUSTIFICACION | 9 |
| HIPOTESIS | 9 |
| OBJETIVOS | 10 |
| General | 10 |
| Particulares | 10 |
| AREA DE ESTUDIO | 11 |
| METODOS | 13 |
| ANALISIS ESTADISTICOS | 19 |
| RESULTADOS | 21 |
| Comportamiento de alimentación | 21 |
| Viajes de alimentación | 21 |
| Dieta | 28 |
| Comparación entre sexos y ecología de alimentación | 30 |
| Dimorfismo sexual de tamaño | 30 |
| Capilares | 36 |
| Dieta | 37 |
| Variaciones ambientales y su relación con la ecología de alimentación | 41 |
| Comparación con estudios previos | 49 |
| DISCUSIÓN | 56 |
| Ecología de alimentación | 56 |
| Comparación entre sexos y ecología de alimentación | 59 |
| Variaciones ambientales y su relación con la ecología de alimentación | 62 |
| Comparación con estudios previos | 64 |
| CONCLUSIONES | 66 |
| LITERATURA CITADA | 68 |

INDICE DE FIGURAS

| | |
|---|----|
| Figura 1. Localización geográfica de isla San Jorge en el Golfo de California. | 12 |
| Figura 2. Hembra incubando (abajo) y macho del bobo café <i>Sula leucogaster</i> en isla San Jorge. En el Golfo de California la subespecie <i>S.l. brewsteri</i> además del dimorfismo en tamaño exhibe diferencias en plumaje. | 14 |
| Figura 3. Datos obtenidos de los dispositivos TDR. La profundidad está representada por la línea superior y la temperatura por la inferior. Este fragmento de un viaje de alimentación ilustra las diferentes actividades que realizan: Pos=Posado sobre la superficie; Vol=Volando; Sol=Buceo en solitario y Ser=Buceos en serie. | 15 |
| Figura 4. Frecuencia relativa de salida y arribo de adultos reproductores de <i>Sula leucogaster</i> en función de la hora del día durante sus viajes de alimentación en isla San Jorge, entre noviembre de 2004 y enero de 2005. | 21 |
| Figura 5. Profundidades de buceo del bobo café (<i>Sula leucogaster</i>) durante sus viajes de alimentación en isla San Jorge, en función de la hora local. Cada punto representa un buceo (n=407)..... | 22 |
| Figura 6. Frecuencia de los buceos del bobo café (<i>Sula leucogaster</i>) en función de la hora local, durante sus viajes de alimentación en Isla San Jorge, entre noviembre de 2004 y enero de 2005..... | 23 |
| Figura 7. Distribución de las frecuencias de la duración de los buceos (a), profundidad de los buceos (b), y la relación entre duración y profundidad de los buceos (c)..... | 24 |
| Figura 8. Formas típicas de buceos de bobo café en la Isla San Jorge. a) buceos en forma de V, b) buceos en forma de U y c) buceos en forma de W..... | 25 |
| Figura 9. Porcentaje promedio de cada tipo de buceo a diferentes profundidades. El total de buceos en cada profundidad (n) se presenta sobre las barras. | 26 |
| Figura 10. Porcentaje de las diferentes formas de buceo en función del tipo de buceo, en adultos de <i>Sula leucogaster</i> en isla San Jorge, noviembre 2004 a enero 2005. | 27 |
| Figura 11. Distribución de frecuencias de las profundidades máximas de buceo registradas en los capilares colocados en el bobo café en isla San Jorge durante la temporada de reproducción 2004-2005..... | 28 |

| | |
|--|----|
| Figura 12. Frecuencia de partida y arribo de los viajes de alimentación de hembras y machos en función de la hora del día en Isla San Jorge, entre noviembre 2004 y enero de 2005..... | 31 |
| Figura 13. Proporciones de las actividades realizadas en los viajes de alimentación por sexos. La barra indica la proporción de tiempo y la línea el error estándar para hembras y machos de bobo café en Isla San Jorge durante la temporada reproductiva 2004-2005..... | 32 |
| Figura 14. Porcentaje del tiempo de viaje (\pm error estándar) dedicado a diferentes actividades (en vuelo, posado sobre el mar y buceando) por hembras y machos de <i>Sula leucogaster</i> en relación con el contenido del nido en isla San Jorge. | 33 |
| Figura 15. Porcentaje (\pm error estándar) de uso de las formas de buceos por hembras y machos del bobo café. Se muestra el porcentaje sobre cada barra. | 33 |
| Figura 16. Profundidades máximas alcanzadas por sexo para el mes de noviembre, diciembre y enero. Las letras sobre las barras indican las diferencias significativas de acuerdo a la prueba de LSD de homogeneidad de grupos..... | 37 |
| Figura 17. Curva de acumulación de especies presa en regurgitados de machos (arriba) $S_{obs}=18$, $R^2=.999$, $a/b=30.98$, pendiente= 0.0457 ; y de hembras (abajo) $S_{obs}=15$, $R^2=.999$, $a/b=31.37$, pendiente= 0.0361 | 38 |
| Figura 18. Matriz de similitud de Bray-Curtis de hembras y machos del bobo café de acuerdo con las especies que compusieron la dieta. | 39 |
| Figura 19. Promedios mensuales (\pm error estándar) de noviembre a marzo de la temperatura superficial del océano (arriba) y la productividad primaria (abajo) durante las temporadas reproductivas 2002-2003,2003-2004 y 2004-2005 en Isla San Jorge. | 42 |
| Figura 20. Promedios anuales (\pm error estándar) de las profundidades alcanzadas por individuos del bobo café con contenido de nido: huevo o pollo, en Isla San Jorge para las temporadas 2003, 2004 y 2005..... | 43 |
| Figura 21. Profundidades máximas alcanzadas por el pájaro bobo café en relación con la productividad primaria en Isla San Jorge. Cada punto indica una lectura de profundidad máxima (\odot). La línea de tendencia esta descrita por la formula de regresión: $2453.09-60.28*x$ | 43 |

| | |
|--|----|
| Figura 22. Promedio de longitudes totales medidas a partir de presas identificadas en regurgitados del pájaro bobo café en Isla San Jorge. Se muestran los promedios por sexo..... | 47 |
| Figura 23. Numero de presas promedio encontradas por regurgitado. Se muestran datos de hembras y machos. | 48 |
| Figura 24. Duración de los viajes de alimentación en: ■ Este estudio; ○ Lewis et al., 2005; ◇ Yoda et al., 2008 y ▼ Weimerskirch et al., 2009a | 50 |
| Figura 25. Porcentaje de tiempo dedicado a volar (arriba) y posarse sobre el mar (abajo) en San Jorge (este estudio) y Atolón de Johnston (Lewis et al., 2005)..... | 51 |
| Figura 26. Profundidades máximas registradas en □ San Jorge 2003 (Suazo-Guillen, 2004); ■ San Jorge 2004 (Suazo-Guillen, 2004); ■ San Jorge 2005 (este estudio); △ Farallón de San Ignacio 2004 (Peñaloza-Padilla, 2006); ◇ Islas Nakanokamishima 2004 (Yoda et al., 2008); ▼ San Ildefonso 2006 (Weimerskirch et al., 2009a)..... | 52 |
| Figura 27. Tasa de buceo de bobos cafés en Isla San Jorge (este estudio), el Atolón de Johnston (Lewis et al., 2005) e Isla San Ildefonso (Weimerskirch et al., 2009a)..... | 53 |

INDICE DE TABLAS

| | |
|---|----|
| Tabla I. Presas encontradas en los regurgitados de <i>Sula leucogaster</i> durante la temporada reproductiva 2004-2005 en Isla San Jorge. X= media, ES= Error estándar, No=Abundancia relativa, FA=Frecuencia de aparición, LT=Longitud total, LS=Longitud estándar, AC=Altura del cuerpo, n=Numero de individuos | 29 |
| Tabla II. Comparación de culmen, ala y masa entre machos y hembras de Bobo Café, usando una prueba t, para variables independientes | 30 |
| Tabla III. Promedio \pm error estándar de la duración de los viajes de alimentación, tasa de buceo, duración promedio de las inmersiones, profundidad máxima, profundidad promedio de buceo y proporción de las actividades durante los viajes de alimentación por sexo del bobo café <i>Sula leucogaster</i> en Isla San Jorge, durante la temporada reproductiva 2004-2005. Se muestra el valor F y el nivel de significancia del factor sexo en sus respectivos análisis. | 34 |
| Tabla IV. Promedio \pm error estándar de las características de los buceos en serie y de los buceos en solitario por sexos del bobo café en isla San Jorge durante la temporada 2005. Se muestra el valor F y el nivel de significancia del factor sexo en sus respectivos análisis. Los valores significativos se remarcan con negritas. | 35 |
| Tabla V. Tabla de ANOVA de tres vías de las variables consideradas para explicar la profundidad del buceo en los sexos del bobo café en Isla San Jorge. En negritas se denotan las diferencias significativas. | 36 |
| Tabla VI. Abundancia, frecuencia y tamaños promedios de las presas de los regurgitados de hembras y machos de <i>Sula leucogaster</i> en isla San Jorge durante la temporada reproductiva 2004-2005..... | 40 |
| Tabla VII. Predicciones del total de especies en la dieta con base en la curva de acumulación de especies, esfuerzo de muestreo y su ajuste a la curva de Clench para cada sexo en las temporadas reproductivas 2003, 2004 y 2005 para el pájaro bobo café de Isla San Jorge. | 44 |
| Tabla VIII. Porcentaje de diferentes presas en la dieta de hembras y machos del bobo café (<i>Sula leucogaster</i>) en Isla San Jorge durante las temporadas reproductivas 2003, 2004 y 2005. Con negritas se demarcan las de mayor presencia. | 45 |

Tabla IX. Promedios encontrados en estudios anteriores respecto a las horas de partida; duración de los viajes; tasa de buceo; proporción de actividades en los viajes; profundidad y duración de los buceos; y tipo de buceo utilizado durante los viajes de alimentación del bobo café, promedios de hembras y machos y agrupados. En negritas se remarcen los casos en que hubo diferencias significativas entre sexos. 55

AGRADECIMIENTOS

Agradezco profundamente al Doctor Alfredo Castillo por todo lo que aprendí durante el proceso de la tesis, por ser tan excelente director, siempre mostrándose paciente y con información y comentarios. Si no hubiera sido por él, esta tesis nunca se hubiera podido realizar.

Al Doctor Guillermo Fernández por haberme recibido de vuelta en el Laboratorio de Aves en donde en estos últimos años he aprendido en sobremana.

A Mónica Riojas por su apoyo durante el proceso, y haber accedido a compartir su tiempo para revisar este trabajo, al igual que mis otros sinodales y asesores como Eric Mellink, Sonia Navarro, Guillermo Barba y Eduardo Ríos.

A mis compañeros de laboratorio y de la escuela por haberme escuchado múltiples veces y aportado sus perspectivas. Sobre todo a Eugenia, Saulo, Javier, Abril y Bere, con los cuales compartí mis mejores experiencias durante la carrera.

A la Fundación Lizárraga por su apoyo financiero. Gracias Mamá, Papá, Melissa y Dante por estar al pendiente del desarrollo de la tesis, pero más a Norman porque me desestresaba.

A mis compañeros de Guadalajara que me recibieron en sus casas durante todas mis idas, principalmente Belén, Rose, Andrea y Sandra.

Y a todos los que colaboraron de alguna manera en el desarrollo de esta tesis, ustedes saben quiénes son.

RESUMEN

El pájaro bobo café *Sula leucogaster* es un ave marina que se alimenta mediante caída en picada y buceo. Ésta especie tiene dimorfismo sexual inverso de talla, y en isla San Jorge las hembras fueron 24% más pesadas que los machos. En estudios previos se ha tratado de relacionar el dimorfismo sexual con diferencias en la alimentación, que indiquen una separación de nichos entre sexos. Usando datos de comportamiento de alimentación (duración de los viajes de alimentación, hora de salida y arribo de los viajes de alimentación, profundidad promedio y máxima durante el buceo, tasa de buceo, tipo y forma de los buceos, actividades realizadas durante los viajes de alimentación) y dieta en la isla San Jorge (norte del Golfo de California) se observó que el bobo café limita sus actividades de alimentación al periodo diurno, que durante los viajes para alimentarse dedicó la mayor parte de su tiempo a volar y se alimentó principalmente entre los 0 y 4 metros de profundidad, utilizando buceos cortos en forma de V, lo que indica una predominancia de buceos pasivos centrados en la captura de peces pelágicos y calamares distribuidos cerca de la superficie. En San Jorge solo hubo diferencias entre sexos en dos parámetros de 13 medidos y al comparar con estudios previos en la misma especie, las diferencias entre localidades fueron de mayor magnitud que las diferencias entre sexos. Al comparar con datos de años previos de la misma localidad, la ecología de alimentación del bobo café exhibió ajustes en la profundidad de buceo y dieta en función de variables ambientales como la productividad primaria. Esto sugiere que el bobo café es una especie con plasticidad en su ecología de alimentación, lo cual le permite vivir en sitios con variaciones ambientales amplias de escala interanual y estacional, como lo son las zonas tropicales de todo el mundo donde esta especie habita.

INTRODUCCION

El bobo café *Sula leucogaster* es un ave marina de distribución pantropical (Nelson, 1978) que se reproduce en el Golfo de California, desde la parte norte en islas como Roca Cosang e Isla San Jorge cerca de Sonora hasta islas en el sur como el Farallón de San Ignacio y San Ildefonso (Nelson, 1978) cerca de Sinaloa. Las colonias principales en el Golfo de California son San Pedro Mártir y San Jorge, donde se han estimado 74000 (Tershy y Breese, 1997) y 3000 (Mellink et al., 2001) parejas respectivamente. Para anidar los bobos cafés utilizan principalmente el suelo plano, laderas o acantilados (Schreiber y Norton, 2002). El hábitat de alimentación de la especie incluye mar abierto y aguas costeras (Nelson, 1978). La técnica de captura de presas involucra una caída en picada desde alturas de 10 a 12 m, durante la cual las aves repliegan las alas y con la inercia ganan velocidad, lo que les permite entrar en la columna de agua y bucear (Schreiber y Norton, 2002). Durante los buceos atrapan principalmente peces o calamares de gran variedad de tamaños (Schreiber y Norton, 2002).

La especie exhibe un dimorfismo sexual de talla inverso, siendo las hembras 28% más pesadas que los machos (Schreiber y Norton, 2002). El dimorfismo de talla entre hembras y machos se ha tratado de explicar con base en la ecología de alimentación (Lewis et al., 2005), sugiriendo que las diferencias en tamaño entre sexos posiblemente les permite el acceso a áreas de alimentación diferentes (Lewis, 2005). Sin embargo los resultados en diferentes estudios han sido contradictorios (Gilardi, 1992; Suazo-Guillen, 2004; Lewis et al., 2005; Peñaloza-Padilla, 2006; Weimerskirch et al., 2009a).

La calidad del hábitat de alimentación cerca de las colonias está sujeta a las variaciones del ambiente (Jaquement et al., 2005) y las aves pueden modificar sus patrones

de alimentación para asegurar su supervivencia o su éxito de crianza (Castillo-Guerrero, 2009). Así, las variaciones detectadas en la ecología de alimentación del bobo café entre diferentes localidades parecen indicar una flexibilidad en el comportamiento dependiendo de la disponibilidad de alimento y condiciones ambientales cerca de cada colonia.

En el presente trabajo se aportan datos sobre la ecología de alimentación del bobo café en Isla San Jorge y se realiza una evaluación sobre las posibles diferencias intersexuales, interanuales y entre localidades para determinar el efecto del ambiente en la ecología de alimentación de esta especie.

ANTECEDENTES

El bobo café *Sula leucogaster* es una de las aves marinas más numerosas en el Golfo de California, con 50,000 - 60,000 parejas anidando en sus islas (Mellink et al., 2001), donde suele ser el ave marina más abundante (Tershy y Bresse, 1997). Para anidar pueden utilizar sitios entre o debajo de la vegetación, en huecos, o sobre suelo desnudo, tanto sobre sustratos arenosos o rocosos, como sobre estructuras hechas por el hombre (Nelson, 1978). En el Golfo de California, esta especie anida en 14 localidades principales, además de formar otras colonias pequeñas y esporádicas (Mellink, 2000). Isla San Jorge es una de estas localidades principales y tiene la particularidad de que el bobo café normalmente no abandona el sitio después de la temporada de reproducción (Mellink et al., 2001). La colonia de bobo café en esta isla ha sido objeto de estudios de cuidado parental (Suazo-Guillen, 2004), hábitos alimentarios (Suazo-Guillen, 2004) y dieta (Mellink et al., 2001, Suazo-Guillen, 2004).

El bobo café anida en islas y su distribución local parece estar controlada por la disponibilidad de alimento, pues se le observa frecuentemente en zonas de corrientes y surgencias donde hay presas abundantes (Scheirber y Norton, 2002). Sus zonas de alimentación incluyen el océano abierto y la costa, aparentemente también dependiendo de la disponibilidad de presas (Nelson, 1978). A menudo caza solitario (Schreiber y Norton, 2002) pero puede estar asociado con grupos de otras especies, capturando peces en cardúmenes que otros depredadores fuerzan a moverse hacia la superficie, haciendo que se encuentren disponibles para las aves (Weimerskirch et al., 2009b).

Los bobos café capturan a sus presas mediante caídas en picada, en las que alcanzan profundidades de 1 a 15 m, o con buceos pocos profundos cuando el ave vuela

cerca de la superficie del agua (Scheiber y Norton, 2002). Captura principalmente peces voladores (Exocoetidae) y calamares (Omnastrephidae), con tamaños que varían entre 3 y 40 cm (Schreiber y Norton, 2002), aunque existe variación considerable entre localidades en las especies de presa y su tamaño. En el Golfo de California consume más frecuentemente *Sardinops caeruleus* (Suazo- Guillen, 2004) y *Cetengraulis mysticetus* (Mellink et al., 2001, Suazo-Guillen, 2004, Peñaloza-Padilla, 2006). Aunque en su dieta predominan ciertas especies, cuando sus presas principales escasean su dieta se hace más diversa (Mellink et al., 2001).

La colonia de isla San Jorge tiene una disponibilidad y diversidad de alimento altas, en parte porque la dieta del bobo café incluye especies bentónicas (Mellink et al., 2001), lo que no ocurre en otras localidades como San Ildefonso, San Pedro Mártir (Mellink et al., 2001) y Farallón de San Ignacio (Suazo-Guillen, 2004; Peñaloza-Padilla, 2006). La explotación de especies bentónicas en San Jorge parece relacionarse con características locales, como la amplitud de la marea y la poca profundidad de las aguas que rodean a la isla. La profundidad del mar entre la isla y la costa es menor a 16 m, mientras que al oeste alcanza profundidades de más de 45 m (Mellink et al., 2001) y la amplitud de la marea es mayor a 7 m durante las mareas vivas de verano (Álvarez-Borrogo, 2002).

Hasta hace aproximadamente una década, la información de comportamiento de alimentación en aves marinas era escasa, especialmente en lo concerniente a movimientos, técnicas o esfuerzo de alimentación (Weimerskirch et al., 2009b), debido a la dificultad que representa rastrear a las aves en sistemas marinos amplios, por su alta movilidad y capacidad de dispersión (Young et al., 2010). Al desarrollarse tecnologías como el seguimiento satelital, TDRs (Dispositivos de medición de temperatura y profundidad) y

GPS (Sistemas de posicionamiento global) miniaturizados se abrió un nuevo panorama para estudiar a las aves marinas y explorar las hipótesis relacionadas con su alimentación.

El bobo café es una especie dimórfica y se ha tratado de relacionar este atributo con el comportamiento de alimentación. Se ha sugerido que hembras y machos tienen nichos de alimentación diferentes como un mecanismo de reducción de la competencia intersexual por alimento (Lewis et al., 2005), o quizás porque cada sexo tiene requerimientos nutricionales disímiles (Lewis et al., 2002). Aun así, los estudios realizados muestran resultados no concluyentes o, incluso, contradictorios. Por ejemplo, se ha pensado que debido a que las hembras del bobo café son más pesadas que los machos, pueden alcanzar profundidades mayores gracias a la inercia mayor que les confiere su peso (Nelson, 1978), lo que ha sido respaldado por un trabajo (Suazo-Guillen, 2004). Sin embargo, en otros no se han encontrado diferencias entre sexos en las profundidades de buceo alcanzadas (Lewis et al., 2005, Peñaloza-Padilla, 2006). También se ha propuesto que las hembras, por ser el sexo de mayor tamaño, dominan las áreas de alimentación cerca de las colonias, forzando a los machos a alimentarse en áreas más alejadas (Lewis et al., 2005), lo que ha sido apoyado por observaciones en algunas colonias (Suazo-Guillen, 2004; Lewis et al., 2005). Sin embargo, éste no ha sido un patrón consistente, pues en otro estudio las hembras viajaron distancias mayores que los machos (Gilardi, 1992) o bien no se detectaron diferencias en la duración de los viajes entre sexos (Peñaloza-Padilla, 2006).

En los análisis de dieta, han sido pocos los estudios que comparan entre sexos y no se han encontrado diferencias en la composición de presas capturadas (Peñaloza-Padilla, 2006; Weimerskirch et al., 2009a), pero sí se han encontrado diferencias en el tamaño de las presas capturadas con las hembras capturando presas de mayor tamaño que los machos (Suazo-Guillen, 2004).

En otras especies de la familia Sulidae se han realizado estudios tratando de relacionar el dimorfismo de talla con la ecología de alimentación. En el Atolón de Johnston no se encontraron diferencias entre machos y hembras de bobo de patas rojas (*Sula sula*) en la duración de sus viajes, ni en sus profundidades de buceo (Lewis et al., 2005), mientras que en Isla Europa las hembras se alimentaron más lejos de la colonia y se sumergieron más profundo que los machos (Weimerskirch et al., 2006). En el bobo de patas azules (*Sula nebowxii*), en el norte de Perú, las hembras y los machos exhibieron patrones similares en la composición de la dieta, duración de los viajes y número de viajes, pero con diferencias en la profundidad de buceo y en la talla de las presas, pues las hembras bucearon a profundidades mayores y capturaron peces más grandes (Zavalaga et al., 2007), mientras que en el Golfo de California, se observaron diferencias intermitentes entre sexos de esta misma especie en la duración de los viajes de alimentación y en la dieta, relacionadas sólo con situaciones de alta demanda de energía como la crianza de nidadas grandes y periodos de escasez de alimento (Castillo-Guerrero y Mellink 2010). Por otra parte, se han documentado diferencias entre sexos en la ecología de alimentación incluso en la especie monomórfica *Morus bassanus*, donde las hembras realizaban buceos más profundos y largos que los machos (Lewis, 2002). Así, a pesar de que estos estudios se han centrado en buscar diferencias intersexuales en la ecología de alimentación para relacionarlas con el dimorfismo sexual, los resultados han encontrado que estas pueden o no presentarse sin establecer si hay alguna relación entre ambos rasgos.

Estos resultados sugieren que no hay un patrón fijo en el comportamiento de alimentación de los miembros de la familia Sulidae, sino que es flexible y se ajusta dependiendo de las condiciones ambientales como temperatura y productividad primaria cerca de la colonia (Castillo-Guerrero, 2009). La mayoría de las especies de la familia

Sulidae habitan en ambientes con una variabilidad oceánica amplia, tanto a escala estacional como interanual, por lo que hace falta conocer las respuestas de las aves bajo diferentes escenarios para entender los factores que determinan las respuestas en el comportamiento de las aves y entender los mecanismos y estrategias que se han desarrollado para maximizar su supervivencia y éxito de crianza.

En general se ha considerado que las aves marinas tropicales habitan en un ambiente poco productivo y de naturaleza impredecible (Schreiber, 2002), donde existe una amplia variabilidad de condiciones físicas y tróficas entre años, y con eventos como El Niño-Oscilación Sur, que afectan directamente la distribución, abundancia y accesibilidad a las presas de las aves marinas (Devney et al., 2009). Las presas tienden a distribuirse en parches determinados por factores físicos como gradientes termales, zonas frontales y surgencias (Spear et al., 2001), y las aves tienden a concentrarse en áreas donde las presas son más abundantes o fáciles de capturar (Jaquement et al., 2005).

En el ambiente marino los cambios en las condiciones locales (variaciones en la climatología o la temperatura superficial del mar) pueden modificar la estructura trófica y afectar la distribución y disponibilidad del alimento para las aves marinas, y pueden actuar como iniciadores del periodo de reproducción, afectar la distribución y abundancia y las estrategias de alimentación de las aves marinas (Jaquement et al., 2005, Vilchis et al., 2006, Jaquement et al., 2007, Castillo-Guerrero, 2009). Las respuestas de las aves marinas ante los cambios ambientales se han interpretado como estrategias para maximizar la supervivencia y el éxito reproductivo (Le Corre, 2001, Castillo-Guerrero, 2009). Así, las aves tienden a maximizar su adecuación ajustando su comportamiento de alimentación y/o reproductivo, mediante cambios en su distribución (Wolf et al., 2009), cambios en la dieta (Catry et al., 2009) o aumentando su eficiencia de alimentación (Zavalaga et al., 2006). Por

ejemplo, en el rabijunco (*Phaeton rubricauda*) se han registrado variaciones temporales en la dieta (Le Corre et al., 2003) y los pollos sincronizan la tasa de crecimiento de acuerdo con la disponibilidad de alimento (Schreiber, 1994). En caso de que los cambios sean muy abruptos y las aves no puedan sobrellevarlos, ésto llevaría a una suspensión de su reproducción (Castillo-Guerrero 2009) o, en el caso extremo, la muerte de adultos (Schreiber, 2002).

Aunque los efectos pueden variar entre especies, se cree que las especies pelágicas que tienen áreas de alimentación reducidas o en las que sea poco factible que cambien su dieta son más vulnerables a cambios ambientales, como lo muestra un estudio donde de cuatro especies de aves marinas, la única especie que no modificó su dieta durante un periodo de baja disponibilidad de presas, fue la que tuvo mayor mortandad de pollos (Catry et al., 2009).

Así, el entender la ecología de alimentación de una especie bajo diferentes condiciones es importante para predecir como las variaciones en el ambiente afectan a la dinámica de sus poblaciones y la de otras especies de aves marinas. Este entendimiento puede lograrse mediante la comparación de colonias y temporadas reproductivas con ambientes contrastantes (Castillo-Guerrero, 2009). En este sentido cambios en la ecología de alimentación del bobo café podrían reflejar condiciones ambientales particulares y entender esta relación puede ayudar a predecir respuestas y cambios poblacionales bajo un escenario de cambio climático.

JUSTIFICACION

La relación entre el ambiente en el que viven las aves marinas y su ecología de alimentación no se conocen bien, pero tiene implicaciones importantes para predecir la respuesta de las aves marinas a fluctuaciones ambientales, incluyendo el cambio climático global. El bobo café es una especie de ave marina ampliamente distribuida en el Golfo de California, pero de la cual se sabe poco sobre sus actividades en mar abierto. En este estudio se analizan datos derivados de dispositivos de grabación de temperatura y profundidad (TDRs), y de tubos capilares, así como información sobre su ecología de alimentación, que es esencial para el entendimiento de otros aspectos de su biología. Esta información además aporta datos que pueden ayudar a esclarecer las hipótesis sobre el dimorfismo sexual en aves marinas y a evaluar la respuesta de un ave marina abundante ante escenarios de cambios ambientales.

HIPOTESIS

- Como consecuencia de las diferencias en tamaño de los sexos, habrá diferencias intersexuales en su ecología de alimentación, donde las hembras capturarán diferentes presas que los machos y explotarán distintos nichos de alimentación en isla San Jorge del Golfo de California.
- A causa de variaciones temporales y espaciales en el ambiente local, la ecología de alimentación del bobo café varía entre años y colonias.
- Las variaciones en la ecología de alimentación del bobo café en isla San Jorge se relacionarán con la temperatura superficial del mar y productividad primaria en las inmediaciones de la isla.

OBJETIVOS

General

Caracterizar la ecología de alimentación del bobo café (*Sula leucogaster*) en isla San Jorge, Golfo de California, determinar si existen diferencias intersexuales y si hay una relación con las condiciones ambientales como la temperatura superficial del mar y productividad primaria de escala local

Particulares

- Describir la dieta, comportamiento y hábitos alimentarios del bobo café en isla San Jorge.
- Determinar si existieron diferencias entre sexos en la dieta, comportamiento y hábitos alimentarios del bobo café en la isla, durante la temporada reproductiva de 2004-2005.
- Comparar los patrones de alimentación y dieta observados con los obtenidos en estudios previos de la misma especie.
- Determinar si la temperatura superficial del océano y productividad primaria se relacionan con el comportamiento y hábitos alimentarios del bobo café en esta isla entre 2003 y 2005.

AREA DE ESTUDIO

Isla San Jorge se encuentra en el norte del Golfo de California ($31^{\circ}01'N$, $113^{\circ}15'O$), a unos 10 km de la costa de Sonora (Fig. 1). Incluye una isla principal y algunos islotes cubiertos de guano, los cuales miden en conjunto aproximadamente 1 km de largo. Su pico más alto está a 63 msnm. La zona exhibe una amplitud de marea mayor a 7 metros durante mareas vivas de verano (Álvarez-Borrego, 2002). La profundidad entre la isla y la costa es menor a 16 m, pero al oeste alcanza profundidades de más de 45 m (Mellink et al., 2001).

El clima en el norte del golfo de California es seco, con una precipitación anual menor a 100 mm (Maluf, 1983). La temperatura superficial del mar tiene una variación térmica estacional amplia, que varía de $15.5^{\circ}C$ en invierno a $30.5^{\circ}C$ en verano (Soto-Mardones et al., 1999). La salinidad promedio alrededor de la isla San Jorge es de 35.7 en invierno y 35.4 en verano.

Las imágenes de satélite del norte del Golfo de California muestran que la concentración de pigmentos fotosintéticos es alta durante todo el año. Debido a la poca profundidad del área, los vientos crean un complejo de mareas que producen surgencias de invierno alrededor de la isla, mientras que la circulación termohalina y las fuertes corrientes de marea funcionan como mecanismos de fertilización en la parte norte del golfo permitiendo altas concentraciones de nutrientes todo el año (Álvarez-Borrego 2002).

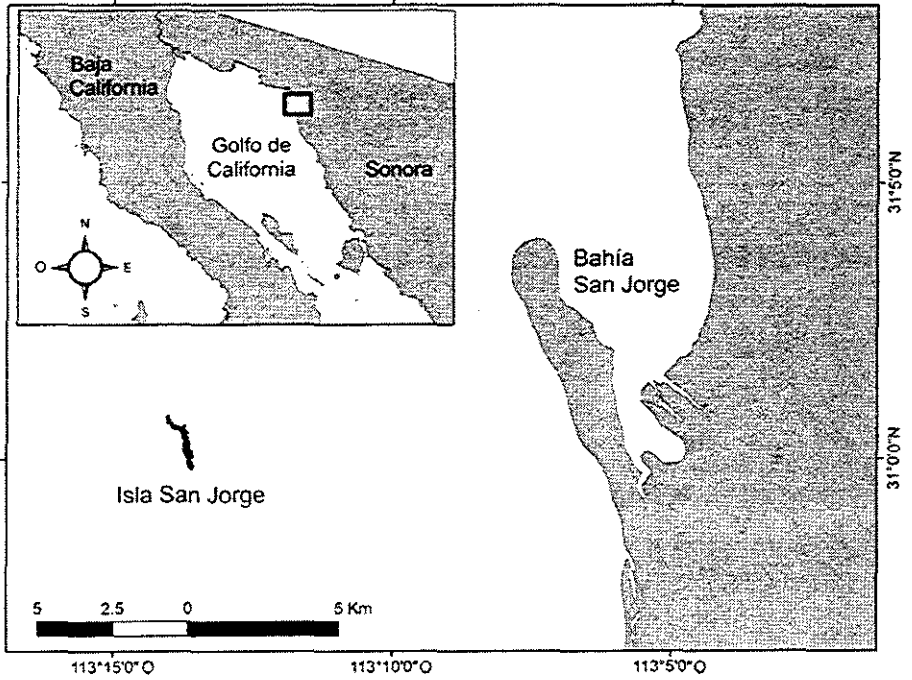


Figura 1. Localización geográfica de isla San Jorge en el Golfo de California.

MÉTODOS

Se realizaron 4 salidas de campo entre noviembre de 2004 y enero de 2005, durante la temporada reproductiva del bobo café (*Sula leucogaster*). Las actividades realizadas incluyeron la colocación de dispositivos de medición de temperatura y profundidad (TDR por sus siglas en inglés.), la colocación de tubos capilares para determinar la profundidad máxima de buceo y la obtención de regurgitados para caracterizar la dieta. Las tres actividades incluían la captura de individuos, que se realizó con una red de mano en individuos que se encontraban en el nido incubando o cuidando de sus crías.

Para todas las actividades se registró el sexo de los individuos, los machos tienen la cabeza de un color deslavado (Fig. 2) y emiten un silbido agudo a diferencia de las hembras que emiten un sonido ronco (Schreiber y Norton, 2002).

En cada visita se colocaron cuatro TDRs en diferentes individuos. Al ser capturados se les tomaron medidas de culmen, ulna y masa, y se registró el contenido del nido (número de huevos o pollos). En total se les colocó el dispositivo a 16 adultos (8 hembras y 8 machos). Los TDRs son capaces de registrar datos cada segundo con una resolución de temperatura cercana a 0.005 Kelvin (rango de 15-35 °C) y una resolución de presión de 1.5 y 2.5 mbar, correspondientes a cerca de 1.5 a 2.5 cm de la columna de agua. Dado que durante la alimentación las aves realizan inmersiones cortas, los dispositivos fueron programados para registrar datos cada segundo. A partir de los registros de los patrones de profundidad y temperatura se infirieron las actividades realizadas durante el viaje. Se consideraron tres actividades: volando, posado sobre la superficie del océano y buceando (Lewis et al., 2005, Castillo-Guerrero y Mellink 2010).



Figura 2. Hembra incubando (abajo) y macho del bobo café *Sula leucogaster* en isla San Jorge. En el Golfo de California la subespecie *S.l. brewsteri* además del dimorfismo en tamaño exhibe diferencias en plumaje.

Se consideró que el ave se encontraba posada en el mar cuando la temperatura registrada se mantuvo estable y fue igual o similar a la temperatura superficial del océano de ese día (extraída de: <http://coastwatch.pfci.noaa.gov/index.html>). Se consideró como vuelo cuando hubo variaciones ligeras y rápidas de presión y temperatura. Se consideró que se encontraba buceando cuando exhibió variaciones amplias en la profundidad, que reflejan inmersiones. Dichas inmersiones se clasificaron como series, cuando se presentaron 3 o

más buceos continuos en un lapso no mayor a 5 minutos, tomando en cuenta la duración desde el primer buceo hasta el último, y solitarias cuando hubo una inmersión sin replicas en los minutos posteriores (Fig.3).

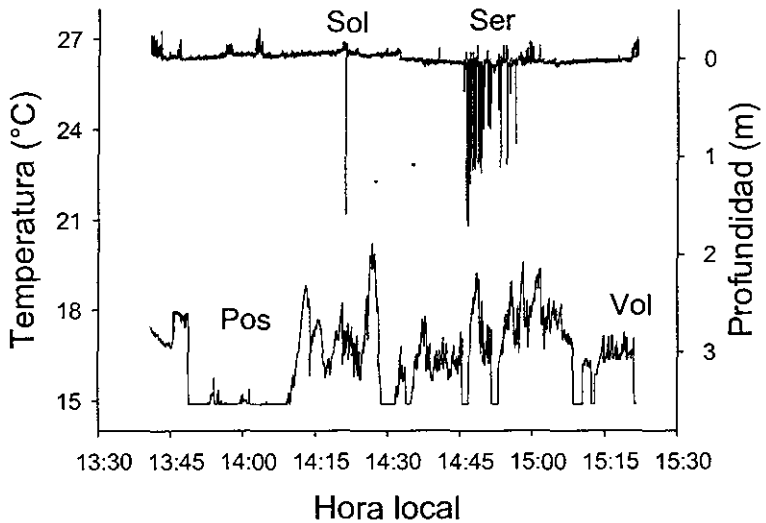


Figura 3. Datos obtenidos de los dispositivos TDR. La profundidad está representada por la línea superior y la temperatura por la inferior. Este fragmento de un viaje de alimentación ilustra las diferentes actividades que realizan: Pos=Posado sobre la superficie; Vol=Volando; Sol=Buceo en solitario y Ser=Buceos en serie.

Mediante el uso de los TDRs se calculó: la duración del viaje, la proporción de tiempo dedicado a las diferentes actividades (posado en la superficie del océano, volando o buceando) y la tasa, profundidad de buceo, tiempo neto, tipos de buceo y forma de los buceos.

Además se realizaron revisiones en los nidos de las aves a las que se les colocó el dispositivo a intervalos de una hora durante 13 horas, iniciando a las 0600 hrs y terminando a las 1900 hrs. En cada revisión se registró la presencia o ausencia del individuo para tener certeza de la duración de los viajes.

Mediante el uso de capilares se calculó la profundidad máxima de buceo. Los tubos capilares tienen un diámetro interno de 0.8 mm y una longitud de 10 a 15 cm, están sellados en uno de sus extremos y sus paredes internas se recubrieron previamente con azúcar glass. El principio básico para calcular la profundidad máxima de buceo se basa en que durante el buceo, el agua entra al tubo por presión hidrostática comprimiendo el volumen de aire dentro de este, en proporción directa a la presión hidrostática y disolviendo el azúcar glass. Cuando el ave vuelve a la superficie, después de una inmersión, el agua sale del tubo dejando una marca visible en el punto de compresión máximo. La profundidad máxima de buceo se calcula con la ecuación:

$$D_{max}=10.08*((L_t/L_a)-1);$$

Donde D_{max} es la profundidad máxima en metros, 10.08 es la profundidad en metros bajo el peso de una columna de agua equivalente a 1 atmósfera de presión, L_t es la longitud total del capilar y L_a es la longitud de la sección del tubo con azúcar sin disolver (Burger y Wilson, 1988). Las diferencias entre profundidades reales y las estimadas mediante este método son <3% en inmersiones simples a cualquier profundidad menor a 140 m y en inmersiones múltiples los errores son usualmente <10% y siempre <25%. La precisión de los capilares no se ve afectada por la duración del buceo, tasa de descenso o movimientos debajo del agua (Burger y Wilson, 1988). Los tubos capilares se colocaron en adultos que se capturaron en sus nidos. El capilar se colocó en una de las plumas rectrices, sujetado con una cinta adhesiva resistente al agua y se retiraron después de 1 a 3 días.

Para caracterizar la dieta se capturaron individuos de manera no sistemática, los cuales fueron colocados en posición vertical y se les masajeó la parte ventral para estimular la regurgitación. Las muestras se colectaron y se conservaron en formol al 10% para su análisis posterior. La identificación de los peces en los regurgitados se realizó utilizando la guía de la FAO (Fisher et al., 1995). En algunos casos se pudo identificar solo hasta familia debido al grado de digestión de la presa. Para las presas colectadas completas, se midió la longitud total, la longitud estándar y la altura del cuerpo. La longitud total corresponde a la medida que va desde el hocico hasta la parte posterior de la aleta caudal. La longitud estándar va desde la parte anterior de la cabeza hasta la última vertebra del animal y la altura del cuerpo es la medida de la longitud dorso-ventral del pez, en caso de que la presa fuese calamar solo se tomaba la medida de longitud y ancho del manto.

Para relacionar las variaciones ambientales con cambios en la ecología de alimentación del bobo café en la isla San Jorge se utilizaron datos de la temperatura superficial del mar (SST) y la productividad primaria (PP) como descriptores de la variabilidad ambiental oceánica, y de dieta y profundidad máxima de buceo como descriptores de la alimentación.

Los datos de profundidad máxima de buceo y dieta de 2005 se complementaron con los generados por Suazo-Guillen (2004) en las temporadas 2003 y 2004. La información de SST y PP se obtuvo del satélite Pathfinder versión 5.0, este satélite contiene la base de datos de mayor calidad disponible para muchas regiones del mundo, y está recomendado para aplicación científica. La resolución es de 4x4 km, y tiene una precisión de $\pm 0.3^\circ$ Celsius (http://coastwatch.pfel.noaa.gov/infog/PH_ssta_las.html). Se obtuvo un promedio mensual de la PP y SST para tres años (2003, 2004 y 2005) en Isla San Jorge, considerando un intervalo de 40 km alrededor de la colonia. Se seleccionó este intervalo con base en el

intervalo de alimentación calculado para el bobo café en isla San Ildefonso (Weimerskirch et al., 2009a).

Posteriormente se realizó una recopilación de artículos relativos a la ecología de alimentación del bobo café y con los resultados de los diferentes estudios se creó una base de datos comparativa.

ANALISIS ESTADISTICOS

A los datos se les aplicaron pruebas de normalidad Kolmogorov-Smirnov, y cumpliendo el criterio de normalidad, se les aplicaron pruebas paramétricas. Los análisis fueron realizados por medio del software Statistica 7.0.

Para determinar el grado de dimorfismo de las diferentes estructuras corporales se calculó el índice de dimorfismo de Storer ($\text{dimorfismo} = 100[(Y - X) \times ((Y + X) \times 0.5)^{-1}]$).

La duración del viaje de alimentación, la profundidad de los buceos, la duración de los buceos y la tasa de buceo se analizaron mediante Análisis de Covarianza (ANCOVA). En cada análisis se utilizaron la etapa reproductiva (huevos o pollos) y el sexo del individuo como factores independientes y el índice de tamaño corporal derivado del primer eje de un Análisis de Componentes Principales (ACP) como covariado.

Para evaluar la proporción de uso de los tipos de buceo (en serie o en solitario) y la forma de buceo (V, U y W) se utilizó Análisis Multivariado de la Varianza (MANDEVA). En el análisis se incluyeron el sexo y la etapa reproductiva del nido (huevo o pollo) como factores independientes y las proporciones de cada tipo de buceo o forma de buceo como variables dependientes.

Para comparar la profundidad máxima de buceo registrada por medio de tubos capilares se utilizó un Análisis de Varianza (ANDEVA) de tres vías, utilizando como factores independientes la etapa reproductiva del nido (huevo o pollo), sexo de individuo y el mes de observación.

Para comparar la composición de la dieta entre sexos, se creó una matriz de similitud de Bray-Curtis y posteriormente se realizó un Análisis de Similitudes (ANOSIM). El ANOSIM se basa en la idea de que las muestras dentro de grupos deben ser

más similares entre sí que las muestras de grupos diferentes. Esta prueba funciona comparando la similitud dentro y entre los grupos con la similitud que podría ser generada sólo por cuestiones del azar. Si dos grupos de muestreo tienen una composición de especies diferente, entonces la disimilitud entre grupos deben ser mayores que dentro de los grupos.

También se construyeron curvas de acumulación de especies para comparar el número de especies-presa consumidas por cada sexo, usando el programa EstimateS 8.0 y se realizó la predicción de la riqueza de especies ajustando la ecuación de Clench $V3=a*v1/(1+b*V1)$ (Jiménez-Valverde y Hortal, 2003).

Para comparar las tallas de las presas capturadas por machos y hembras, se realizó un ANDEVA de dos vías usando como variables independientes el mes de colecta y el sexo del individuo.

Para relacionar la variabilidad oceánica con la ecología de alimentación se analizaron las variaciones en la profundidad máxima de buceo, la longitud total media de las presas y el número de presas por regurgitados con sendos ANCOVA. El sexo, año y etapa reproductiva (huevo o pollo) se incluyeron como factores independientes y la SST y PP como covariados.

Para comparar el número de presas en la dieta de las aves entre años, se obtuvieron los datos de regurgitados de 2003 y 2004. Con las especies encontradas en los regurgitados se construyeron curvas de acumulación de especies por año, utilizando el programa EstimateS 8.0 y ajustando la ecuación de Clench: $No. De especies=a* no.de muestras/(1+b* no. de muestras)$.

RESULTADOS

Comportamiento de alimentación

Viajes de alimentación

La duración promedio de los viajes de alimentación fue de 5.68 hrs (± 0.68 , $n=20$). El viaje más corto fue de aproximadamente dos horas y el más largo de más de once horas.

La hora de partida promedio fue a las 09:32 am ($\pm 0:44$, $n=20$) y la hora promedio de arribo a las 15:14 ($\pm 00:48$, $n=20$). La mayoría de las salidas se concentró al amanecer (06:00-07:00) y la mayoría de las llegadas al ocaso (18:00-19:00) (Fig. 4).

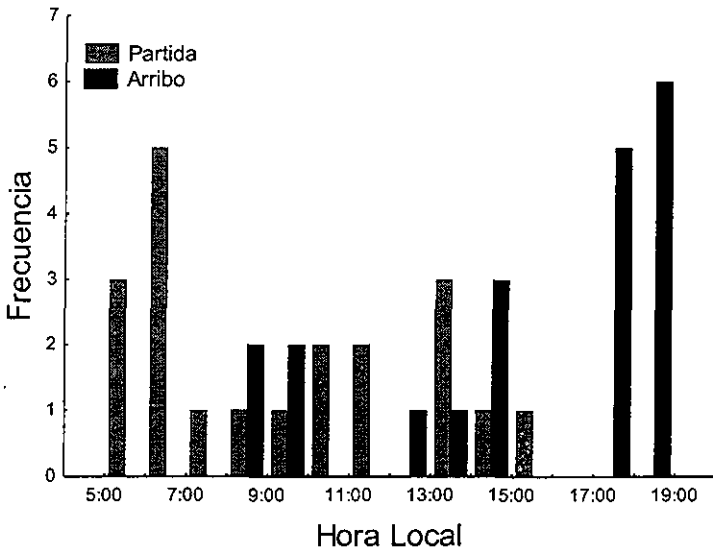


Figura 4. Frecuencia relativa de salida y arribo de adultos reproductores de *Sula leucogaster* en función de la hora del día durante sus viajes de alimentación en isla San Jorge, entre noviembre de 2004 y enero de 2005.

El registro de la actividad de alimentación, inferida mediante los buceos, se restringió al periodo diurno. El buceo más temprano registrado fue a las 06:01 hrs durante el alba y el más tardío a las 17:55 hrs durante el crepúsculo (Fig. 5). La actividad de buceo fue mayor en las mañanas (7:00 a 8:00) y tardes (13:00 a 15:00) que durante el medio día (10:00 a 12:00, Fig. 6). Los buceos se concentraron en los primeros metros de la columna de agua (Figs. 5 y 7), siendo más comunes los buceos someros y de corta duración, pues la mayoría tuvieron una duración menor a seis segundos y una profundidad menor a 4 metros (Fig. 7).

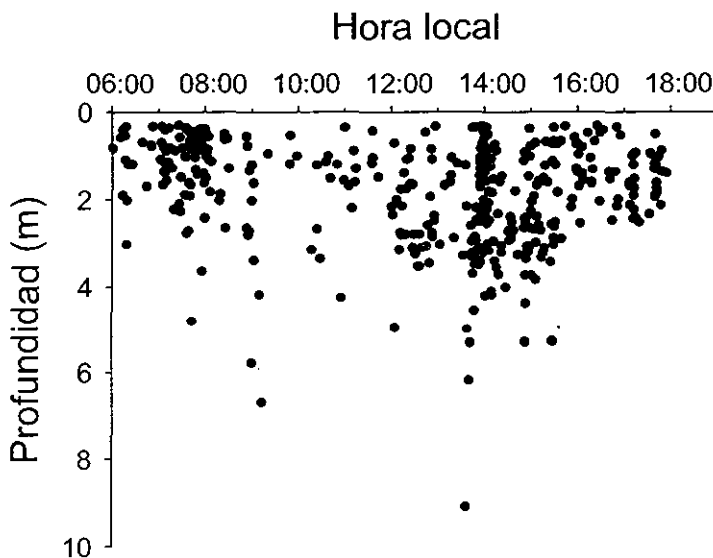


Figura 5. Profundidades de buceo del bobo café (*Sula leucogaster*) durante sus viajes de alimentación en isla San Jorge, en función de la hora local. Cada punto representa un buceo (n=407)

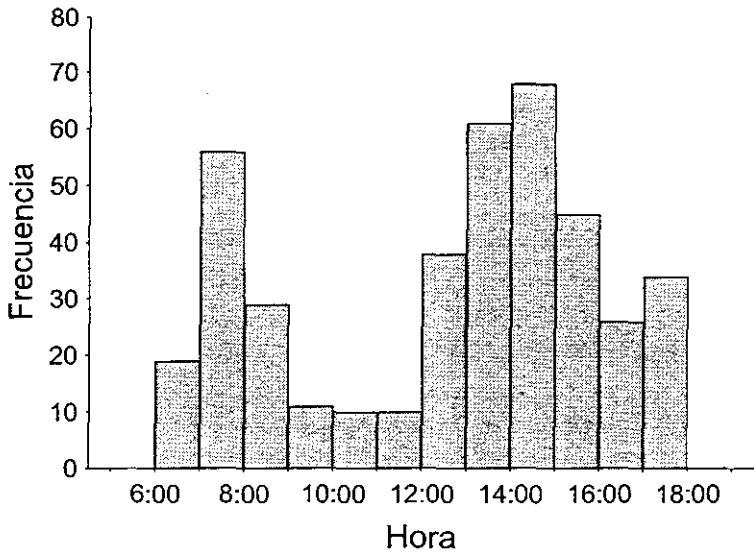


Figura 6. Frecuencia de los buceos del bobo café (*Sula leucogaster*) en función de la hora local, durante sus viajes de alimentación en Isla San Jorge, entre noviembre de 2004 y enero de 2005.

La profundidad media de los buceos durante la alimentación fue de 1.58 m (± 0.12 m), la profundidad máxima promedio que alcanzaron los individuos fue de 3.57 m (± 0.41 m, $n=20$), con un valor máximo de 9.10 m (Fig. 5). El tiempo promedio de las inmersiones fue de 3.53 s (± 0.31 s, $n=20$) por inmersión y la duración máxima de los buceos por individuo fue en promedio de 9.15 s (± 1.36 s, $n=20$). La inmersión de mayor duración fue de 24 s.

Hubo una relación lineal positiva entre la profundidad y la duración de los buceos ($r^2=0.5851$, $p=0.001$, Profundidad de buceo = $0.674 + 0.274$ duración del buceo) (Fig. 7). La tasa de buceo durante los viajes fue de 3.85 buceos por hora (± 0.48 , $n=20$, rango 1.00 a 9.06).

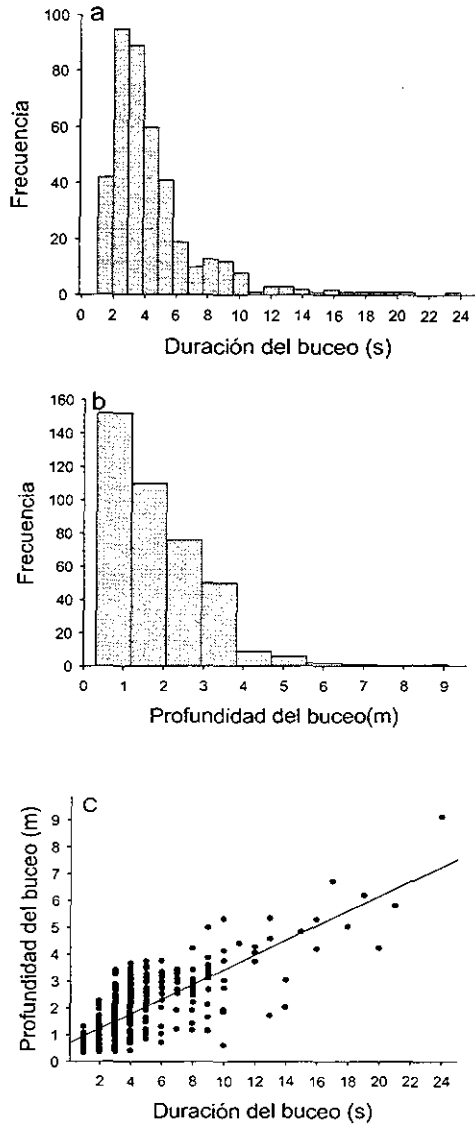


Figura 7. Distribución de las frecuencias de la duración de los buceos (a), profundidad de los buceos (b), y la relación entre duración y profundidad de los buceos (c).

Durante los viajes de alimentación, la mayor parte del tiempo se ocupó en volar ($58.31\% \pm 5.99\%$), seguida de la actividad de posarse en el océano ($35.48\% \pm 6.00\%$) y la proporción de tiempo que los individuos de bobo café dedicaron a bucear fue considerablemente menor ($6.20\% \pm 1.13\%$).

Se observaron tres formas de buceo: 1) los buceos en forma de V ocurren cuando el ave alcanza la profundidad máxima del buceo e inmediatamente inicia su ascenso a la superficie, 2) los buceos en forma de U cuando el ave alcanza cierta profundidad y se desplaza horizontalmente, posiblemente en una persecución activa, para posteriormente subir a la superficie y 3) los buceos W ocurren cuando después de la profundidad alcanzada por la inercia, el ave muestra un patrón errático de ascensos y descensos, probablemente involucrando buceo activo, con ayuda de sus patas y alas (Fig. 8).

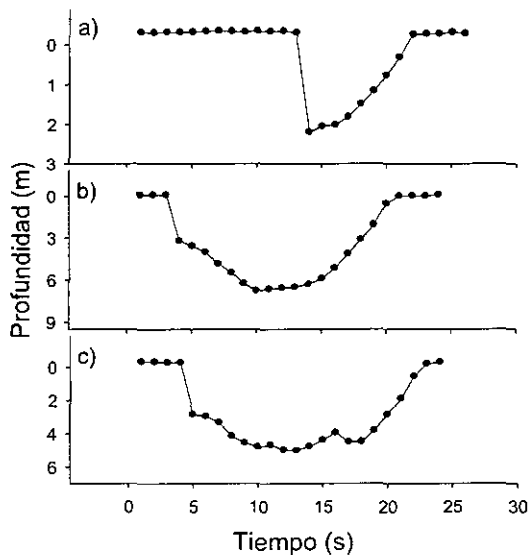


Figura 8. Formas típicas de buceos de bobo café en la Isla San Jorge. a) buceos en forma de V, b) buceos en forma de U y c) buceos en forma de W.

El 71.51 (± 3.55) % de los buceos fueron en forma de V, 24.23 (± 2.82) % en forma de U, y 4.25 (± 1.63) % en W. Las aves realizaron más comúnmente buceos en forma de V que estuvieron relacionados con inmersiones someras. Al incrementar la profundidad de los buceos, la proporción de buceos en U aumento, predominando en buceos de profundidades mayores a 4 m (Fig. 9).

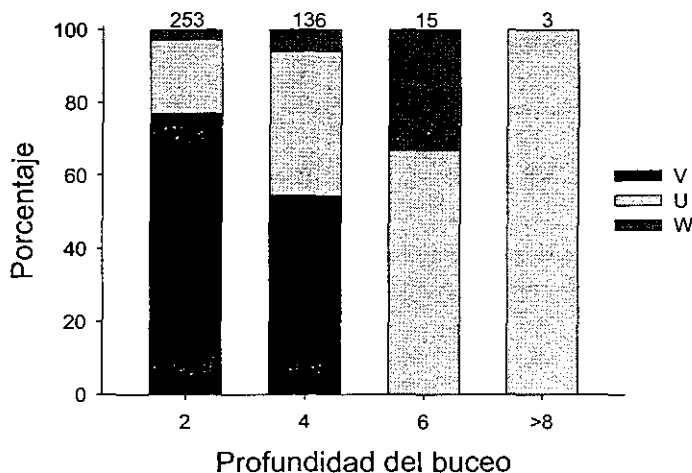


Figura 9. Porcentaje promedio de cada tipo de buceo a diferentes profundidades. El total de buceos en cada profundidad (n) se presenta sobre las barras.

Los buceos en serie fueron los más comunes, constituyendo el 72.7% del total de buceos, mientras los buceos en solitario solo representaron el 27.2 %. En promedio los individuos realizaron 2.76 series por viaje (± 0.44 , rango 1 a 6), en cada serie los individuos realizaron 7.28 buceos (± 1.13 , rango 3 a 22). Para el caso de los buceos en solitario, cada individuo realizó un promedio de 6.38 buceos por viaje (± 0.99 , rango 1 a 15). En los buceos en serie alcanzaron profundidades de 1.6 m (± 0.14 , rango 0.61 a 2.83) y en los buceos en solitario la profundidad promedio fue de 1.6 m (± 0.13 , rango 0.83 a 2.68). En

los buceos en serie duraron sumergidos 3.61 s (± 0.36 , rango 1.44 a 6.72), mientras que en los buceos en solitario duraron 3.66 s (± 0.48 , rango 1.8 a 9.5). En ambos tipos de buceo los buceos en forma de V fueron los más comunes (Fig. 10).

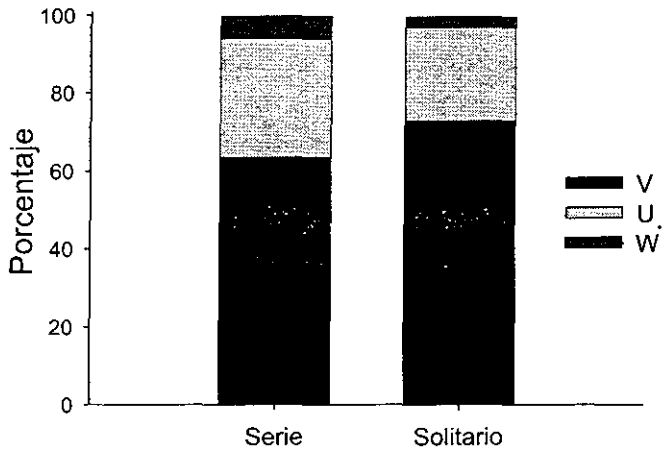


Figura 10. Porcentaje de las diferentes formas de buceo en función del tipo de buceo, en adultos de *Sula leucogaster* en isla San Jorge, noviembre 2004 a enero 2005.

En la temporada de reproducción 2004-2005 se colocaron 100 capilares de los cuales se recuperaron 72 con datos confiables (36 hembras y 36 machos). De acuerdo con los datos de los capilares, la profundidad máxima de buceo fue de 4.07 m (± 2.67 , rango 0.82 a 13.98 m). La mayoría de los buceos se realizaron entre 0 y 4 metros de profundidad (53%; Fig. 11).

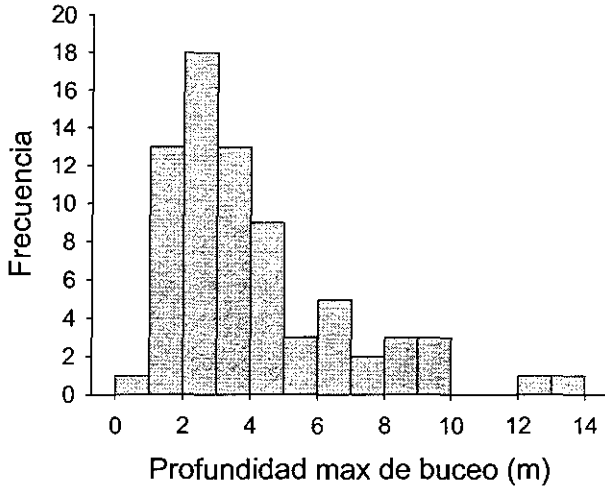


Figura 11. Distribución de frecuencias de las profundidades máximas de buceo registradas en los capilares colocados en el bobo café en isla San Jorge durante la temporada de reproducción 2004-2005.

Dieta

Para determinar la dieta de los bobos cafés se colectaron 33 muestras de regurgitados durante la temporada reproductiva 2004-2005, 15 pertenecientes a hembras y 18 a machos. Las presas contenidas en las muestras correspondieron a 14 especies de peces, de 4 familias bentónicas y 7 pelágicas (Tabla I). La especie más frecuente y abundante fue *Fodiator acutus*, seguida en abundancia por *Leuresthes sardina*. Ambas pelágicas.

El número de presas promedio fue de 4.06 (± 0.53 , rango 1 a 14) por individuo. Las presas capturadas tuvieron un promedio de 16.6 (± 0.40) cm de longitud total. La especie de mayor tamaño fue *Argentina sialis* de 25.5 cm de longitud total, mientras que la de menor tamaño fue *Porichthys analis* con una longitud total de 10.2 cm (Tabla I).

Tabla I. Presas encontradas en los regurgitados de *Sula leucogaster* durante la temporada reproductiva 2004-2005 en Isla San Jorge. X= media, ES= Error estándar, No=Abundancia relativa, FA=Frecuencia de aparición, LT=Longitud total, LS=Longitud estándar, AC=Altura del cuerpo, n=Numero de individuos

| | AR | FA | LT X ± ES | LS X ± ES | AC X ± ES |
|----------------------------------|-----|----|--------------|--------------|-------------|
| Especies pelágicas | | | | | |
| Peces | | | | | |
| Fam. Atherinopsidae | | | | | |
| <i>Colpichthys regis</i> | 4 | 3 | 20.82 ± 0.97 | 17.60 ± 0.96 | 3.77 ± 0.11 |
| Fam. Clupeidae | | | | | |
| <i>Leuresthes sardina</i> | 11 | 3 | 18.01 ± 0.75 | 15.46 ± 0.72 | 2.00 ± 0.18 |
| <i>Sardinops caeruleus</i> | 6 | 3 | 17.27 ± 0.26 | 14.65 ± 0.28 | 3.15 ± 0.06 |
| <i>Sardina sp.</i> | 1 | 1 | | | |
| Fam. Engraulidae | | | | | |
| <i>Anchoa argentivittata</i> | 2 | 1 | 14.6 | 12.5 | 2.1 |
| <i>Anchoa scofieldi</i> | 7 | 2 | 13.87 ± 0.23 | 11.71 ± 0.18 | 2.12 ± 0.04 |
| <i>Anchoa sp.</i> | 10 | 2 | | | |
| <i>Cetengraulis mysticetus</i> | 4 | 3 | 17.60 ± 0.57 | 14.83 ± 0.49 | 3.23 ± 0.03 |
| <i>No identificado</i> | 10 | 2 | | | |
| Fam. Exocoetidae | | | | | |
| <i>Fodiator acutus</i> | 19 | 6 | 16.39 ± 0.55 | 13.30 ± 0.52 | 2.49 ± 0.05 |
| Fam. Mugilidae | | | | | |
| <i>Mugil cephalus</i> | 7 | 3 | 13.60 ± 1.10 | 11.06 ± 0.90 | 2.32 ± 0.17 |
| Fam. Scombridae | | | | | |
| <i>No identificado</i> | 1 | 1 | | | |
| <i>Mugil cephalus</i> | 7 | 3 | 13.60 ± 1.10 | 11.06 ± 0.90 | 2.32 ± 0.17 |
| Calamar | | | | | |
| Fam. Loliginidae | | | | | |
| <i>Loliolopsis diomedea</i> | 8 | 1 | | 5.80 ± 0.48 | 1.75 ± 0.15 |
| <i>No identificado</i> | 1 | 1 | | | |
| Especies bentónicas | | | | | |
| Peces | | | | | |
| Fam. Hemiramphidae | | | | | |
| <i>Hyporhamphus unifasciatus</i> | 4 | 2 | 15.33 ± 1.51 | 13.36 ± 1.34 | 1.76 ± 0.20 |
| <i>Hyporhamphus rosae</i> | | | | | |
| Fam. Batrachoidae | | | | | |
| <i>Porichthys analis</i> | 4 | 1 | 16.32 ± 2.09 | 14.52 ± 1.94 | 2.25 ± 0.27 |
| Fam. Argentinidae | | | | | |
| <i>Argentina sialis</i> | 5 | 3 | 25.5 | 21 | 4 |
| Fam. Scianidae | | | | | |
| <i>Cynoscion reticulatus</i> | 1 | 1 | 17.8 | 15.3 | 2.6 |
| <i>No identificados</i> | 28 | 6 | | | |
| Total | 134 | | 16.61±0.40 | 12.90±0.48 | 2.41±0.08 |

Comparación entre sexos y ecología de alimentación

Dimorfismo sexual de tamaño

Hubo diferencias significativas entre hembras y machos en las estructuras corporales medidas (Tabla II). Los machos tuvieron un tamaño corporal menor al de las hembras, de acuerdo con el índice de Storer fue del 24% considerando la masa solamente.

Tabla II. Comparación de culmen, ala y masa entre machos y hembras de Bobo Café, usando una prueba *t*, para variables independientes.

| | Hembras (n=8) | Machos (n=7) | T ₁₃ | p | Índice de Storer |
|---------------|------------------|-----------------|-----------------|--------|---------------------|
| Culmen | 95.36 | 89.77 | 3.36 | 0.005 | 6.040 |
| Ulna | 189.50 | 174.60 | 6.17 | 0.0001 | 8.184 |
| Masa | 1597.50 | 1254.28 | 4.45 | 0.0006 | 24.070 |

La duración de los viajes no fue significativamente diferente entre sexos, ya que las de las hembras duraron en promedio 4.81 horas y las de los machos 7 (Tabla III). Tampoco hubo diferencias entre sexos en la hora de partida y arribo, las hembras salieron en promedio a las 09:46 y los machos a las 09:11, y regresaron a las 14:35 y 16:15 hrs respectivamente (Fig. 12).

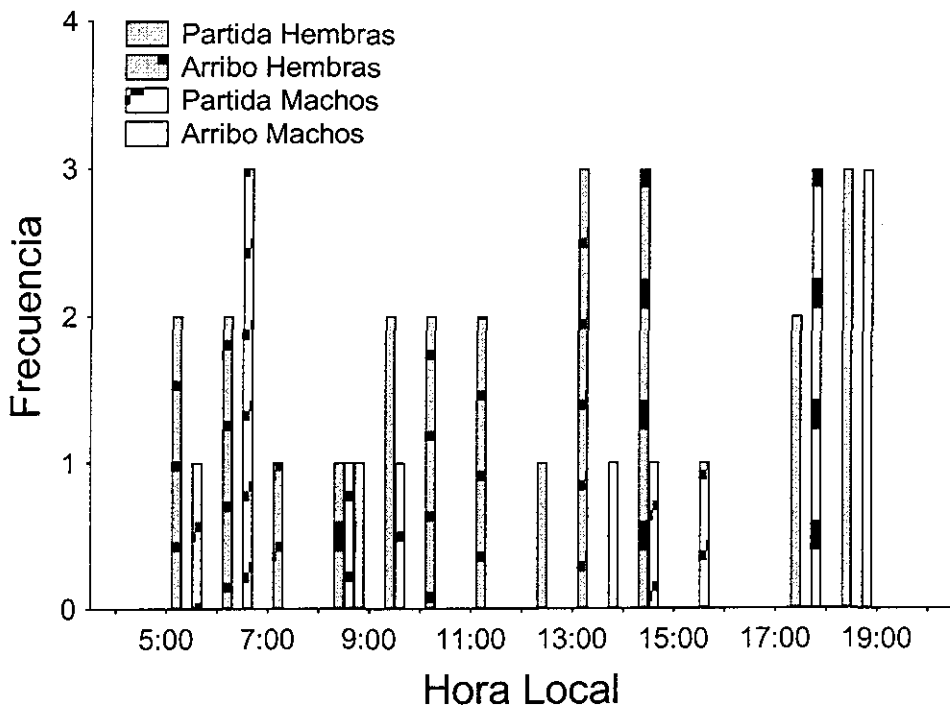


Figura 12. Frecuencia de partida y arribo de los viajes de alimentación de hembras y machos en función de la hora del día en Isla San Jorge, entre noviembre 2004 y enero de 2005.

No hubo diferencias significativas entre sexos en la profundidad promedio de buceo, en la duración de las inmersiones, en la tasa de buceo, ni en la profundidad máxima de buceo (Tabla III).

En las actividades durante el viaje de alimentación el tiempo que dedicaron a estar posados, volando o buceando fue similar entre hembras y machos ($F_{2, 15} = 0.971$, $P = 0.40$; Fig. 13), pero hubo una relación significativa con el periodo reproductivo del nido ($F_{2,15}=0.0251$, $p=0.078$), hubo una interacción significativa sexo-periodo reproductivo en la

proporción del tiempo de viaje dedicada a las diferentes actividades ($F_{2,15}=4.667$, $p=0.02$). Cuando tenían huevos los machos pasaban más tiempo volando y menos tiempo posados sobre el mar en sus viajes de alimentación, cuando tenían pollos se invertía esto, y pasaban más tiempo posados sobre el mar que volando. Para el caso de las hembras éstas dedicaron más tiempo a volar cuando tenían pollos, que cuando tenían huevos (Fig. 14).

El porcentaje de uso de las diferentes formas de los buceos no difirió entre sexos, ni de acuerdo con el periodo reproductivo del nido (Tabla III) (Fig. 15).

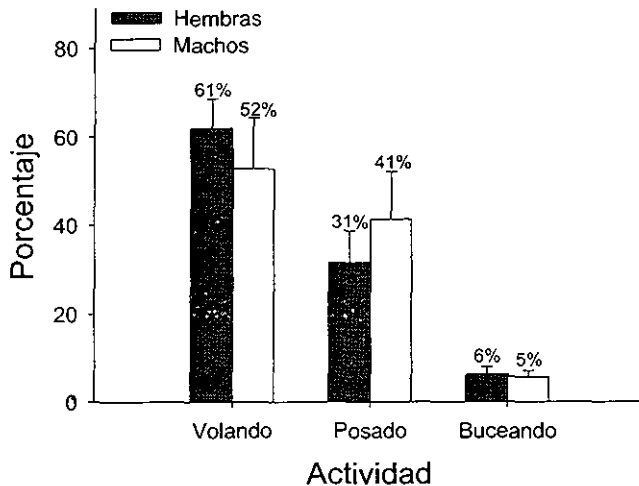


Figura 13. Proporciones de las actividades realizadas en los viajes de alimentación por sexos. La barra indica la proporción de tiempo y la línea el error estándar para hembras y machos de bobo café en Isla San Jorge durante la temporada reproductiva 2004-2005.

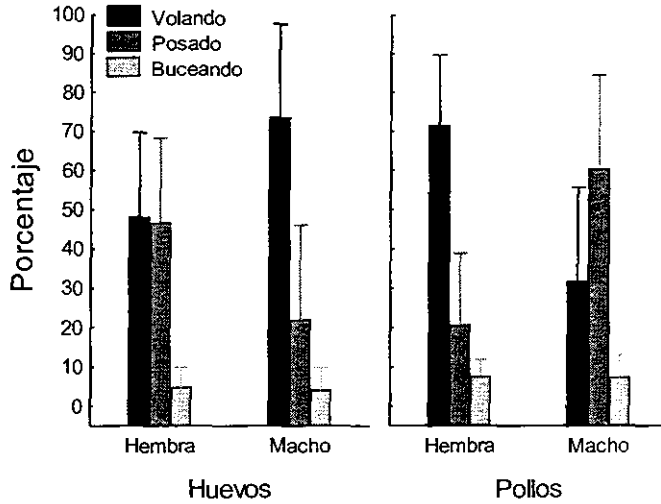


Figura 14. Porcentaje del tiempo de viaje (\pm error estándar) dedicado a diferentes actividades (en vuelo, posado sobre el mar y buceando) por hembras y machos de *Sula leucogaster* en relación con el contenido del nido en isla San Jorge.

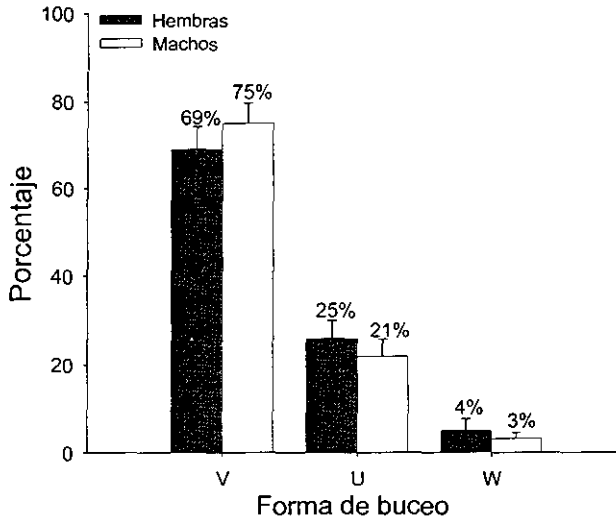


Figura 15. Porcentaje (\pm error estándar) de uso de las formas de buceos por hembras y machos del bobo café. Se muestra el porcentaje sobre cada barra.

Tabla III. Promedio \pm error estándar de la duración de los viajes de alimentación, tasa de buceo, duración promedio de las inmersiones, profundidad máxima, profundidad promedio de buceo y proporción de las actividades durante los viajes de alimentación por sexo del bobo café *Sula leucogaster* en Isla San Jorge, durante la temporada reproductiva 2004-2005. Se muestra el valor F y el nivel de significancia del factor sexo en sus respectivos análisis.

| Parámetro | Hembras (n=12) | Machos (n=8) | F _{1,13} | p |
|--|-------------------|-------------------|-------------------|------|
| Duración de los viajes (hrs) | 4.81 \pm 0.58 | 7.00 \pm 1.38 | 2.164 | 0.16 |
| Hora de partida | 09:46 \pm 00:54 | 09:11 \pm 01:21 | 0.361 | 0.55 |
| Hora de arribo | 14:35 \pm 01:03 | 16:12 \pm 01:15 | 0.297 | 0.59 |
| Duración promedio de buceos (s) | 3.78 \pm 0.40 | 3.16 \pm 0.51 | 0.960 | 0.34 |
| Profundidad promedio de buceos (m) | 1.67 \pm 0.15 | 1.45 \pm 0.20 | 0.893 | 0.36 |
| Profundidad máxima por individuo (m) | 3.81 \pm 0.40 | 3.22 \pm 0.85 | 0.234 | 0.63 |
| Tasa de buceo (buceos/hr) | 4.11 \pm 0.75 | 3.46 \pm 0.45 | 0.230 | 0.63 |
| Proporción de tiempo volando | 61.95 \pm 6.68 | 52.85 \pm 11.47 | 3.799 | 0.07 |
| Proporción de tiempo posado sobre el mar | 31.57 \pm 7.14 | 41.34 \pm 10.76 | 3.829 | 0.07 |
| Proporción de tiempo alimentándose | 6.47 \pm 1.68 | 5.80 \pm 1.44 | 0.032 | 0.86 |
| Proporción de buceos en U | 25.85 \pm 4.00 | 21.80 \pm 3.87 | 0.346 | 0.56 |
| Proporción de buceos en V | 69.16 \pm 5.08 | 75.03 \pm 4.65 | 0.672 | 0.42 |
| Proporción de buceos en W | 4.98 \pm 2.60 | 3.15 \pm 1.36 | 0.413 | 0.53 |

Durante los buceos en serie no hubo diferencias entre sexos en el número de series realizadas por viaje, en el número de inmersiones por serie, en la profundidad de los buceos de las series, ni en la duración de estos buceos (Tabla IV). En los buceos en solitario no se encontraron diferencias significativas en el número de buceos, en la duración de los buceos,

ni en la proporción de buceos en U, V y W (Tabla IV), pero si en la profundidad de los buceos por sexo, ya que las hembra bucearon a mayores profundidades que los machos (Tabla IV).

Tabla IV. Promedio \pm error estándar de las características de los buceos en serie y de los buceos en solitario por sexos del bobo café en isla San Jorge durante la temporada 2005. Se muestra el valor F y el nivel de significancia del factor sexo en sus respectivos análisis. Los valores significativos se remarcan con negritas.

| Series | Hembras n=9 | Machos n=8 | F _{1,10} | P |
|---|---------------------------------|---------------------------------|-------------------|-------------|
| Numero de series por viaje | 2.88 \pm 0.56 | 2.62 \pm 0.75 | <0.01 | 0.97 |
| Numero de buceos por serie | 6.14 \pm 0.83 | 8.56 \pm 2.20 | 0.29 | 0.60 |
| Profundidad de los buceos (m) | 1.70 \pm 0.18 | 1.49 \pm 0.23 | 0.32 | 0.58 |
| Duración de buceos (s) | 3.87 \pm 0.46 | 3.32 \pm 0.59 | 0.39 | 0.54 |
| Proporción U | 41.47 \pm 10.07 | 23.33 \pm 4.62 | 1.74 | 0.21 |
| Proporción V | 52.66 \pm 9.54 | 73.17 \pm 5.63 | 2.81 | 0.12 |
| Proporción W | 5.86 \pm 2.98 | 3.48 \pm 1.91 | 0.62 | 0.44 |
| Solitarios | | | | |
| Numero de buceos en solitario por viaje | 7.20 \pm 1.33 | 5.37 \pm 1.49 | 0.80 | 0.38 |
| Profundidad de los buceos (m) | 1.83\pm0.18 | 1.30\pm0.12 | 5.28 | 0.04 |
| Duración de los buceos (s) | 4.40 \pm 0.78 | 2.73 \pm 0.25 | 3.57 | 0.08 |
| Proporción U | 26.09 \pm 4.90 | 14.32 \pm 6.24 | 1.61 | 0.23 |
| Proporción V | 68.24 \pm 8.85 | 83.17 \pm 7.97 | 1.187 | 0.299 |
| Proporción W | 5.66 \pm 4.97 | 2.50 \pm 2.50 | 0.339 | 0.571 |

Capilares

Las hembras alcanzaron una profundidad máxima de 3.94 (\pm 0.42) m; mientras que los machos 4.20 (\pm 0.47) m, aunque las diferencias no fueron significativas, ni estuvieron influenciadas por el contenido del nido. La interacción sexo-mes fue significativa (Tabla V), en noviembre las hembras alcanzaron profundidades menores en comparación con enero (Fig. 16).

Tabla V. Tabla de ANOVA de tres vías de las variables consideradas para explicar la profundidad del buceo en los sexos del bobo café en Isla San Jorge. En negritas se denotan las diferencias significativas.

| Factor | SC | g.l | CM | F | P |
|------------------------|---------------|----------|---------------|-------------|--------------|
| Sexo | 1.109 | 1 | 1.109 | 0.17 | 0.67 |
| Mes | 15.129 | 2 | 7.564 | 1.22 | 0.30 |
| Contenido del nido | 14.098 | 1 | 14.098 | 2.28 | 0.13 |
| Sexo*Mes | 62.749 | 2 | 31.374 | 5.08 | 0.009 |
| Sexo*ContenidoNido | 2.420 | 1 | 2.420 | 0.39 | 0.53 |
| Mes*ContenidoNido | 23.385 | 2 | 11.693 | 1.89 | 0.15 |
| Sexo*mes*Huevos | 59.468 | 2 | 29.734 | 4.82 | 0.011 |

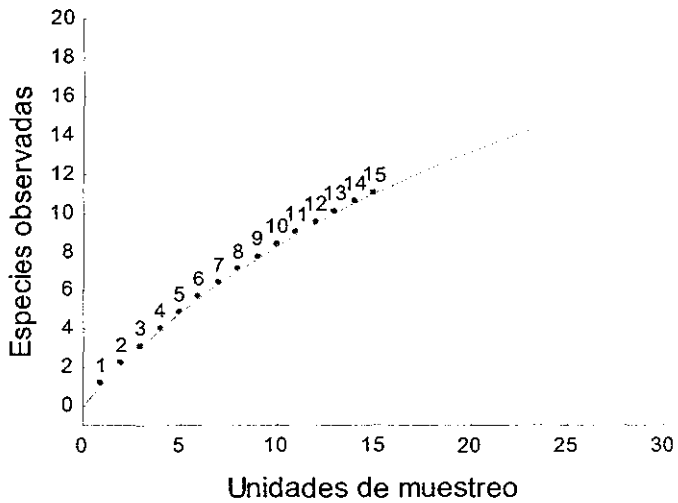
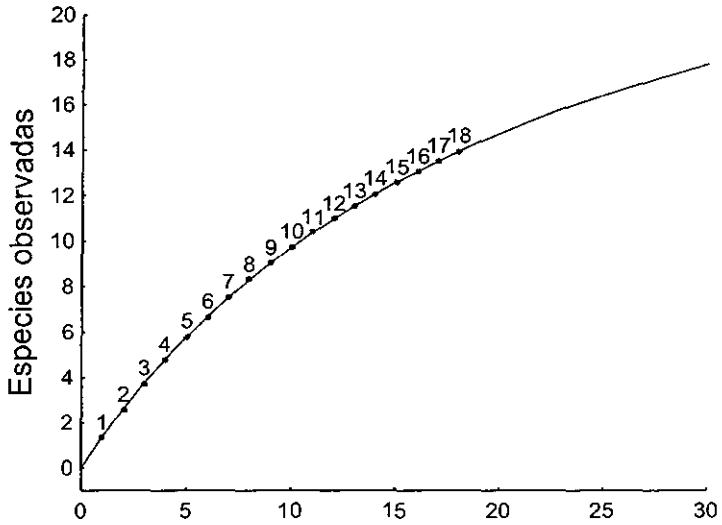


Figura 17. Curva de acumulación de especies presa en regurgitados de machos (arriba) $S_{obs}=18$, $R^2=.999$, $a/b=30.98$, pendiente=0.0457; y de hembras (abajo) $S_{obs}=15$, $R^2=.999$, $a/b=31.37$, pendiente=0.0361

El análisis de similitud (ANOSIM) indicó que la composición de la dieta del bobo café fue similar entre hembras y machos ($R_{\text{Global}} = 0.018$, $P = 0.203$).

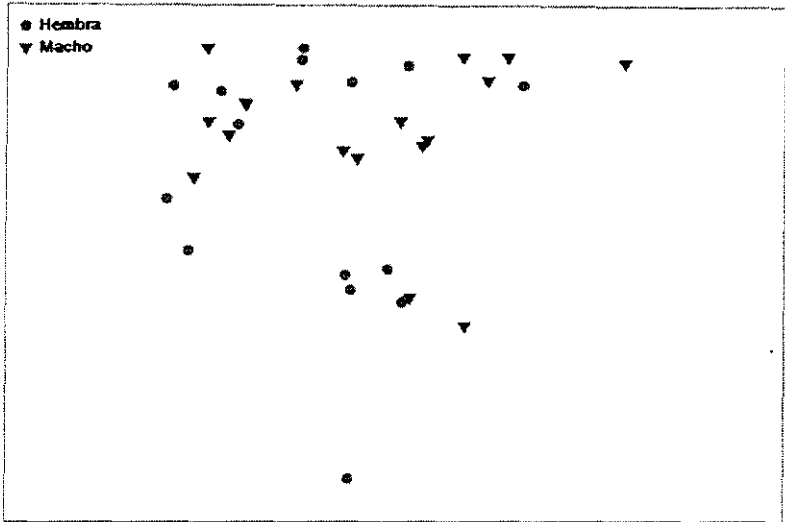


Figura 18. Matriz de similitud de Bray-Curtis de hembras y machos del bobo café de acuerdo con las especies que compusieron la dieta.

Las presas que consumieron los sexos no difirieron en longitud total ($F_{1, 20} = 0.020$, $p = 0.888$), longitud estándar ($F_{1, 20} = 0.338$, $p = 0.567$) y altura del cuerpo ($F_{1, 20} = 0.470$, $p = 0.500$) (Tabla VI).

El número de presas en cada muestra no fue diferente entre sexos ($F_{1, 29} = 0.084$, $p = 0.773$), las muestras de regurgitados de hembras tuvieron 3.86 presas (± 0.85 , $n = 15$) y las de los machos 4.22 (± 0.69 , $n = 18$).

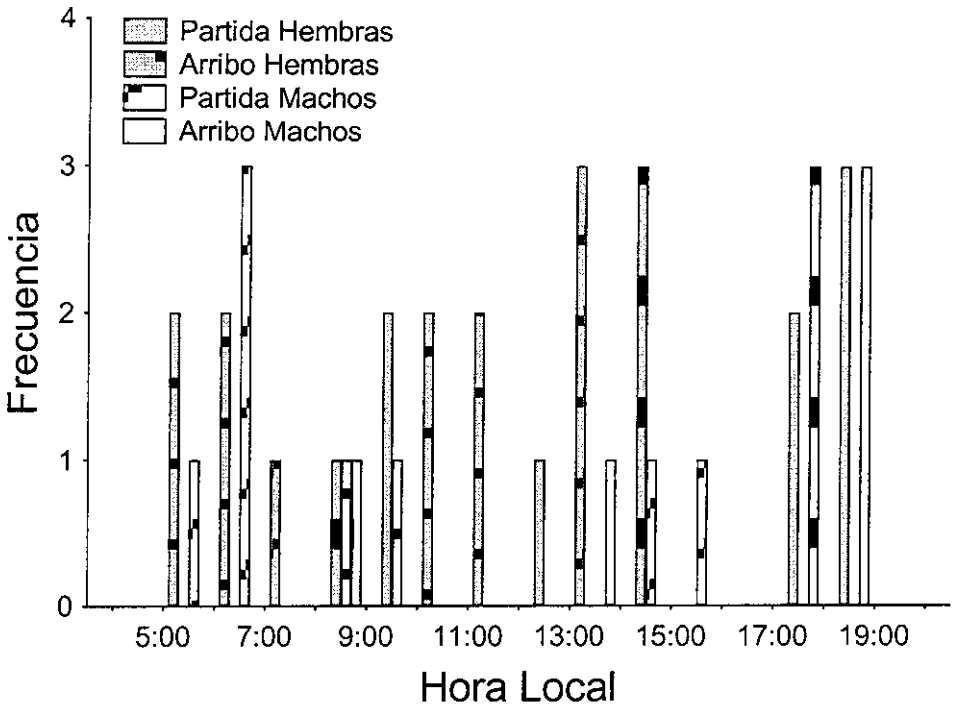


Figura 12. Frecuencia de partida y arribo de los viajes de alimentación de hembras y machos en función de la hora del día en Isla San Jorge, entre noviembre 2004 y enero de 2005.

No hubo diferencias significativas entre sexos en la profundidad promedio de buceo, en la duración de las inmersiones, en la tasa de buceo, ni en la profundidad máxima de buceo (Tabla III).

En las actividades durante el viaje de alimentación el tiempo que dedicaron a estar posados, volando o buceando fue similar entre hembras y machos ($F_{2, 15} = 0.971$, $P = 0.40$; Fig. 13), pero hubo una relación significativa con el periodo reproductivo del nido ($F_{2,15}=0.0251$, $p=0.078$), hubo una interacción significativa sexo-periodo reproductivo en la

proporción del tiempo de viaje dedicada a las diferentes actividades ($F_{2,15}=4.667$, $p=0.02$). Cuando tenían huevos los machos pasaban más tiempo volando y menos tiempo posados sobre el mar en sus viajes de alimentación, cuando tenían pollos se invertía esto, y pasaban más tiempo posados sobre el mar que volando. Para el caso de las hembras éstas dedicaron más tiempo a volar cuando tenían pollos, que cuando tenían huevos (Fig. 14).

El porcentaje de uso de las diferentes formas de los buceos no difirió entre sexos, ni de acuerdo con el periodo reproductivo del nido (Tabla III) (Fig. 15).

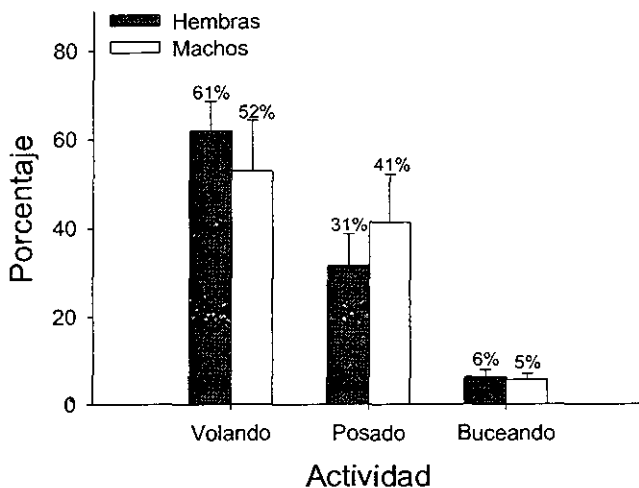


Figura 13. Proporciones de las actividades realizadas en los viajes de alimentación por sexos. La barra indica la proporción de tiempo y la línea el error estándar para hembras y machos de bobo café en Isla San Jorge durante la temporada reproductiva 2004-2005.

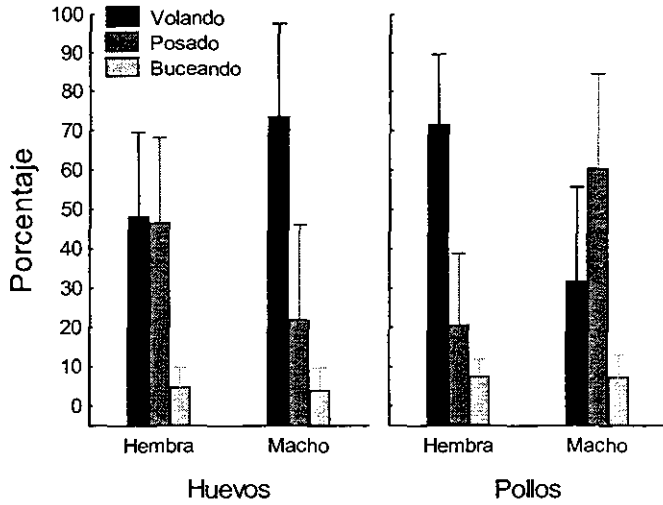


Figura 14. Porcentaje del tiempo de viaje (\pm error estándar) dedicado a diferentes actividades (en vuelo, posado sobre el mar y buceando) por hembras y machos de *Sula leucogaster* en relación con el contenido del nido en isla San Jorge.

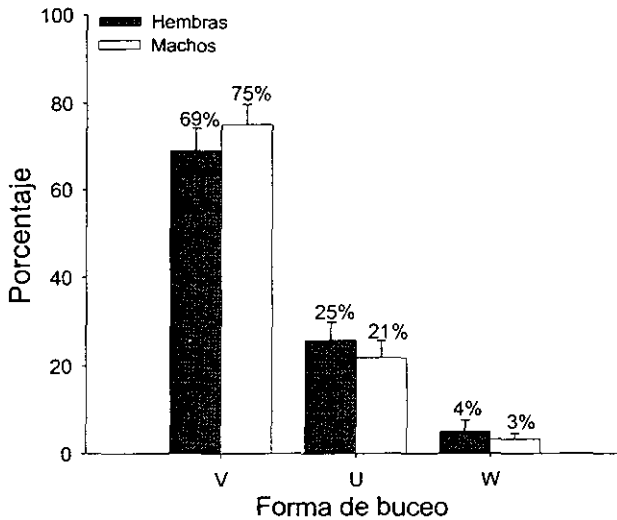


Figura 15. Porcentaje (\pm error estándar) de uso de las formas de buceos por hembras y machos del bobo café. Se muestra el porcentaje sobre cada barra.

ni en las proporción de buceos en U, V y W (Tabla IV), pero si en la profundidad de los buceos por sexo, ya que las hembra bucearon a mayores profundidades que los machos (Tabla IV).

Tabla IV. Promedio \pm error estándar de las características de los buceos en serie y de los buceos en solitario por sexos del bobo café en isla San Jorge durante la temporada 2005. Se muestra el valor F y el nivel de significancia del factor sexo en sus respectivos análisis. Los valores significativos se remarcan con negritas.

| Series | Hembras n=9 | Machos n=8 | F _{1,10} | P |
|---|---------------------------------|---------------------------------|-------------------|-------------|
| Numero de series por viaje | 2.88 \pm 0.56 | 2.62 \pm 0.75 | <0.01 | 0.97 |
| Numero de buceos por serie | 6.14 \pm 0.83 | 8.56 \pm 2.20 | 0.29 | 0.60 |
| Profundidad de los buceos (m) | 1.70 \pm 0.18 | 1.49 \pm 0.23 | 0.32 | 0.58 |
| Duración de buceos (s) | 3.87 \pm 0.46 | 3.32 \pm 0.59 | 0.39 | 0.54 |
| Proporción U | 41.47 \pm 10.07 | 23.33 \pm 4.62 | 1.74 | 0.21 |
| Proporción V | 52.66 \pm 9.54 | 73.17 \pm 5.63 | 2.81 | 0.12 |
| Proporción W | 5.86 \pm 2.98 | 3.48 \pm 1.91 | 0.62 | 0.44 |
| Solitarios | | | | |
| Numero de buceos en solitario por viaje | 7.20 \pm 1.33 | 5.37 \pm 1.49 | 0.80 | 0.38 |
| Profundidad de los buceos (m) | 1.83\pm0.18 | 1.30\pm0.12 | 5.28 | 0.04 |
| Duración de los buceos (s) | 4.40 \pm 0.78 | 2.73 \pm 0.25 | 3.57 | 0.08 |
| Proporción U | 26.09 \pm 4.90 | 14.32 \pm 6.24 | 1.61 | 0.23 |
| Proporción V | 68.24 \pm 8.85 | 83.17 \pm 7.97 | 1.187 | 0.299 |
| Proporción W | 5.66 \pm 4.97 | 2.50 \pm 2.50 | 0.339 | 0.571 |

Tabla VI. Abundancia, frecuencia y tamaños promedios de las presas de los regurgitados de hembras y machos de *Sula leucogaster* en isla San Jorge durante la temporada reproductiva 2004-2005.

| | Abundan | | Frec. | | Longitud total | | Longitud estándar | | Altura del cuerpo | |
|----------------------------------|-----------|-----------|-----------|-----------|-------------------|-------------------|-------------------|-------------------|-------------------|-----------------|
| | ♀ | ♂ | ♀ | ♂ | ♀ | ♂ | ♀ | ♂ | ♀ | ♂ |
| Especies pelágicas | | | | | | | | | | |
| Peces | | | | | | | | | | |
| Fam. Atherinopsidae | | | | | | | | | | |
| <i>Colpichthys regis</i> | 0 | 4 | 0 | 3 | 20.82±0.97 | | 17.60±0.96 | | 3.77±0.1 | |
| Fam. Clupeidae | | | | | | | | | | |
| <i>Leuresthes sardina</i> | 2 | 9 | 1 | 2 | 16.55±1.15 | 18.75±0.82 | 14.4±1 | 16.00±0.92 | 1.55±0.05 | 2.22±0.1 |
| <i>Sardinops caeruleus</i> | 5 | 1 | 2 | 1 | 17.16±0.33 | | 14.56±0.38 | | | |
| <i>Sardina sp.</i> | 0 | 1 | 0 | 1 | | | | | | |
| Fam. Engraulidae | | | | | | | | | | |
| <i>Anchoa argentivittata</i> | 0 | 2 | 0 | 1 | 14.60 | | 12.50 | | 2.1 | |
| <i>Anchoa scofieldi</i> | 6 | 1 | 1 | 1 | 13.98±0.24 | 14.60 | 11.82±0.22 | 11.10 | 2.15±0.064 | 2.1 |
| <i>Anchoa sp.</i> | 6 | 4 | 1 | 1 | | | | | | |
| <i>Cetengraulis mysticetus</i> | 3 | 1 | 2 | 1 | 17.10±0.50 | 18.60 | 14.4±0.4 | 15.70 | 3.2 | 3.3 |
| No identificado | 0 | 10 | 0 | 2 | | | | | | |
| Fam. Exocoetidae | | | | | | | | | | |
| <i>Fodiator acutus</i> | 5 | 14 | 2 | 4 | 14.64±0.96 | 17.63±0.32 | 11.6±0.90 | 14.36±0.23 | 2.40±0.07 | 2.48±0.1 |
| Fam. Mugilidae | | | | | | | | | | |
| <i>Mugil cephalus</i> | 0 | 7 | 0 | 3 | 13.87±1.37 | | 11.06±0.90 | | 2.40±0.19 | |
| Fam. Scombridae | | | | | | | | | | |
| No identificado | 1 | 0 | 1 | 0 | | | | | | |
| Calamar | | | | | | | | | | |
| Fam. Loliginidae | | | | | | | | | | |
| <i>Loliolopsis diomedea</i> | 0 | 8 | 0 | 1 | | | 5.56±0.55 | | 1.70±0.1 | |
| No identificado | 0 | 1 | 0 | 1 | | | | | | |
| Especies bentónicas | | | | | | | | | | |
| Peces | | | | | | | | | | |
| Fam. Hemiramphidae | | | | | | | | | | |
| <i>Hyporhamphus unifasciatus</i> | 1 | 0 | 1 | 0 | | | | | | |
| <i>Hyporhamphus rosae</i> | 0 | 4 | 0 | 2 | 16.50±1.58 | | 14.37±1.38 | | 1.76±0.2 | |
| Fam. Batrachoidae | | | | | | | | | | |
| <i>Porichthys analis</i> | 4 | 0 | 1 | 0 | 16.32±2.09 | | 14.52±1.94 | | 2.25±0.27 | |
| Fam. Argentinidae | | | | | | | | | | |
| <i>Argentina sialis</i> | 5 | 0 | 3 | 0 | 25.50 | | 21.00 | | 4 | |
| Fam. Scianidae | | | | | | | | | | |
| <i>Cynoscion reticulatus</i> | 1 | 0 | 1 | 0 | 17.80 | | 15.30 | | 2.6 | |
| No identificados | 19 | 9 | 4 | 2 | | | | | | |
| Total | 58 | 76 | 20 | 26 | 16.89±0.63 | 17.52±0.71 | 14.26±0.56 | 14.37±0.82 | 2.70±0.17 | 2.70±0.1 |

Variaciones ambientales y su relación con la ecología de alimentación

Las condiciones oceanográficas locales variaron entre años. La temperatura superficial del océano en la temporada 2003 (noviembre 2002 a marzo 2003) fue de 19.72 (± 2.14) °C, en 2004 de 18.39 (± 2.87) °C y en 2005 de 18.83 (± 2.10) °C. Estas medias se calcularon con los promedios mensuales de noviembre a marzo, cubriendo el comienzo de la temporada reproductiva. La productividad primaria tuvo un promedio de 2303.11 (± 547.86) mg C m⁻² día⁻¹ en la temporada 2003, 1964.02 (± 386.14) en 2004 y 1955.54 (± 578.32) en 2005 (Figura 19).

La profundidad máxima de buceo estuvo influenciada por el año de muestreo ($F_{2,270} = 22.760$, $P < 0.001$), por el periodo reproductivo del nido ($F_{1,270} = 18.912$, $P < 0.001$), la interacción entre ambos factores (periodo*año, $F_{2,270} = 8.65$, $P < 0.001$) y la productividad primaria ($F_{1,270} = 4.67$, $P = 0.03$). No hubo diferencias entre sexos ($F_{1,270} = 2.25$, $P = 0.13$). De manera general, los adultos alcanzaron profundidades mayores en 2005 que en 2003 y 2004 (Figura 20). Los adultos cuidando pollos alcanzaron profundidades mayores que aquellos que incubaban huevos, excepto en 2004 (Figura 20). Las variaciones en la profundidad de buceo se relacionaron de manera inversa con la productividad primaria, al disminuir la productividad primaria bucearon a profundidades mayores (Figura 21).

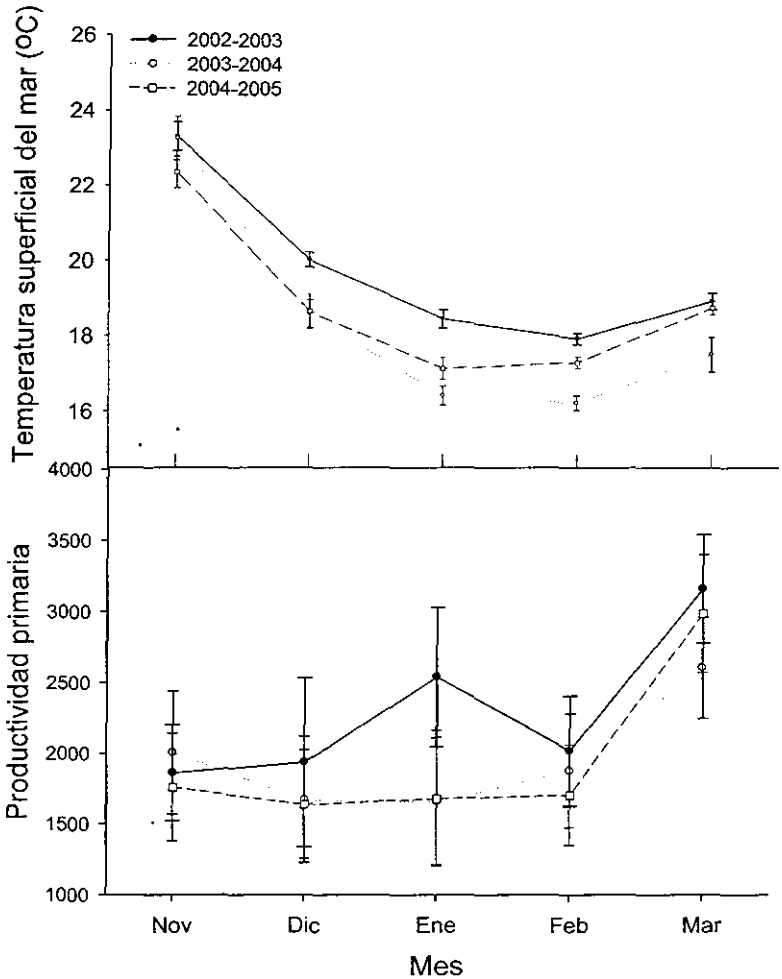


Figura 19. Promedios mensuales (\pm error estándar) de noviembre a marzo de la temperatura superficial del océano (arriba) y la productividad primaria (abajo) durante las temporadas reproductivas 2002-2003, 2003-2004 y 2004-2005 en Isla San Jorge.

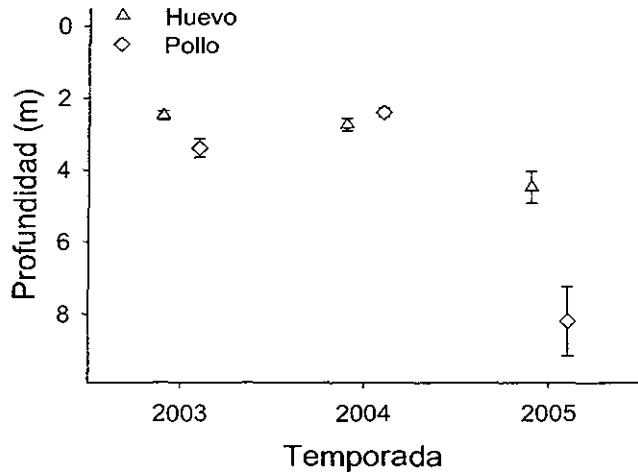


Figura 20. Promedios anuales (\pm error estándar) de las profundidades alcanzadas por individuos del bobo café con contenido de nido: huevo o pollo, en Isla San Jorge para las temporadas 2003, 2004 y 2005.

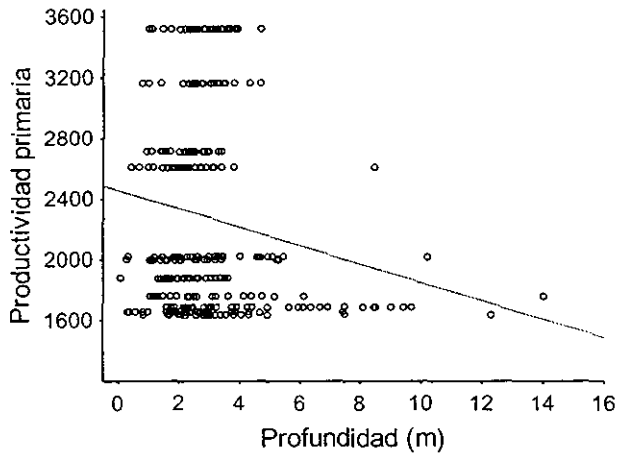


Figura 21. Profundidades máximas alcanzadas por el pájaro bobo café en relación con la productividad primaria en Isla San Jorge. Cada punto indica una lectura de profundidad máxima (O). La línea de tendencia está descrita por la fórmula de regresión: $2453.09 - 60.28 * x$.

El número de especies en la dieta exhibió variaciones entre años. En 2004 la dieta fue menos diversa que durante 2003 y 2005. En 2003 y 2004 la dieta de las hembras incluyó un mayor número de especies que la de los machos (Tabla VII).

Tabla VII. Predicciones del total de especies en la dieta con base en la curva de acumulación de especies, esfuerzo de muestreo y su ajuste a la curva de Clench para cada sexo en las temporadas reproductivas 2003, 2004 y 2005 para el pájaro bobo café de Isla San Jorge.

| Año | Sexo | R | a/b | Intervalo de confianza al 95% |
|------|---------|--------|-------|-------------------------------|
| 2003 | Ambos | 0.9991 | 36.83 | 34.81 - 39.01 |
| | Hembras | 0.9991 | 42.56 | 38.66 - 47.08 |
| | Machos | 0.9992 | 26.30 | 24.13 - 28.75 |
| 2004 | Ambos | 0.9976 | 26.76 | 25.62 - 27.97 |
| | Hembras | 0.9995 | 24.46 | 23.73 - 25.22 |
| | Machos | 0.9834 | 13.08 | 11.15 - 15.42 |
| 2005 | Ambos | 0.9999 | 34.21 | 33.19 - 35.27 |
| | Hembras | 1.0000 | 31.38 | 30.26 - 32.57 |
| | Machos | 1.0000 | 30.99 | 30.55 - 31.43 |

Hubo variaciones interanuales en las presas capturadas. En la temporada 2003 la presa más frecuente fue *Sardinops caeruleus*, que apareció en el 50% de los regurgitados obtenidos para ese año, mientras que en 2004, la presa más común fue *Cetengraulis mysticetus* con un 34%, y en 2005, lo fue *Fodiator acutus* con un 18% (Tabla VIII).

Tabla VIII. Porcentaje de diferentes presas en la dieta de hembras y machos del bobo café (*Sula leucogaster*) en Isla San Jorge durante las temporadas reproductivas 2003, 2004 y 2005. Con negritas se demarcan las de mayor presencia.

| | <u>2003</u> | | | <u>2004</u> | | | <u>2005</u> | | |
|--------------------------------|--------------|--------------|--------------|--------------|--------------|--------------|--------------|--------------|--------------|
| | Ambos | ♀ | ♂ | Ambos | ♀ | ♂ | Ambos | ♀ | ♂ |
| Especies Pelágicas | | | | | | | | | |
| Peces | | | | | | | | | |
| Fam. Atherinopsidae | | | | | | | | | |
| <i>Colpichthys regis</i> | | | | | | | 9.09 | | 16.67 |
| Fam. Chanidae | | | | | | | | | |
| <i>Chanos chanos</i> | | | | 0.50 | 0.97 | | | | |
| Fam. Clupeidae | | | | | | | | | |
| <i>Etrumeus teres</i> | 1.37 | 2.38 | | | | | | | |
| <i>Leuresthes sardina</i> | 6.85 | 4.76 | 9.68 | 2.48 | 3.88 | 1.01 | 9.09 | 6.67 | 11.11 |
| <i>Ophistonema libertate</i> | 5.48 | 4.76 | 6.45 | 1.98 | 2.91 | 1.01 | | | |
| <i>Sardina sp.</i> | | | | | | | 3.03 | | 5.56 |
| <i>Sardinops caeruleus</i> | 50.68 | 61.90 | 35.48 | 3.96 | 5.83 | 2.02 | 9.09 | 13.33 | 5.56 |
| Fam. Engraulidae | | | | | | | | | |
| <i>Anchoa argentivittata</i> | | | | | | | 3.03 | | 5.56 |
| <i>Anchoa helleri</i> | 1.37 | 2.38 | | | | | | | |
| <i>Anchoa ischana</i> | 6.85 | 2.38 | 12.90 | | | | | | |
| <i>Anchoa mundeoloides</i> | 1.37 | 2.38 | | | | | | | |
| <i>Anchoa scofieldi</i> | | | | | | | 6.06 | 6.67 | 5.56 |
| <i>Anchoa sp.</i> | 4.11 | 2.38 | 6.45 | 11.88 | 6.80 | 17.17 | 6.06 | 6.67 | 5.56 |
| <i>Cetengraulis mysticetus</i> | 10.96 | 4.76 | 19.35 | 34.16 | 32.04 | 36.36 | 9.09 | 13.33 | 5.56 |
| <i>No identificado</i> | | | | 1.98 | 1.94 | 2.02 | 6.06 | | 11.11 |
| Fam. Exocoetidae | | | | | | | | | |
| <i>Fodiator acutus</i> | 2.74 | 4.76 | | 3.47 | 4.85 | 2.02 | 18.18 | 13.33 | 22.22 |
| Fam. Scombridae | | | | | | | | | |
| <i>No identificado</i> | | | | | | | 3.03 | 6.67 | |
| <i>Scomber japonicus</i> | 1.37 | 2.38 | | 22.77 | 26.21 | 19.19 | | | |
| <i>Synodus sechurae</i> | | | | 2.97 | 5.83 | | | | |
| Calamar | | | | | | | | | |
| Fam. Loliiginidae | | | | | | | | | |
| <i>Loliolopsis diomedea</i> | | | | | | | 3.03 | | 5.56 |
| <i>No identificado</i> | 1.37 | | 3.23 | 1.49 | 2.91 | | 3.03 | | 5.56 |
| Especies Bentónicas | | | | | | | | | |
| Peces | | | | | | | | | |
| Fam. Argentinidae | | | | | | | | | |
| <i>Argentina sialis</i> | | | | | | | 9.09 | 20.00 | |
| Fam. Batracoidae | | | | | | | | | |
| <i>Porichthys analis</i> | 2.74 | 2.38 | 3.23 | 0.99 | 1.94 | | 3.03 | 6.67 | |

| | | | | | | | | | |
|----------------------------------|------|------|------|------|------|-------|------|------|-------|
| <i>Porichthys notatus</i> | 2.74 | 2.38 | 3.23 | 1.98 | 3.88 | | | | |
| Fam. Carragidae | | | | | | | | | |
| <i>Oligoplites refulgens</i> | | | | 0.50 | | 1.01 | | | |
| Fam. Gerridae | | | | | | | | | |
| <i>No identificado</i> | | | | 0.99 | 1.94 | | | | |
| <i>Eucinostomus sp.</i> | 1.37 | 2.38 | | | | | | | |
| Fam. Haemulidae | | | | | | | | | |
| <i>Conodon serrifer</i> | 1.37 | 2.38 | | | | | | | |
| <i>No identificado</i> | 4.11 | 4.76 | 3.23 | 0.50 | 0.97 | | | | |
| Fam. Hemiramphidae | | | | | | | | | |
| <i>Hyporhamphus rosae</i> | | | | 0.50 | | 1.01 | 6.06 | | 11.11 |
| <i>Hyporhamphus unifasciatus</i> | | | | | | | 3.03 | 6.67 | |
| Fam. Lutjanidae | | | | | | | | | |
| <i>No identificado</i> | 1.37 | | 3.23 | 0.99 | 1.94 | | | | |
| Fam. Mugilidae | | | | | | | | | |
| <i>Mugil cephalus</i> | | | | | | | 9.09 | | 16.67 |
| <i>Mugil curema</i> | | | | 5.94 | | 12.12 | | | |
| Fam. Paralichthyidae | | | | | | | | | |
| <i>No identificado</i> | 1.37 | | 3.23 | 0.99 | 1.94 | | | | |
| Fam. Scianidae | | | | | | | | | |
| <i>Cynoscion reticulatus</i> | | | | | | | 3.03 | 6.67 | |
| <i>No identificado</i> | 2.74 | | 6.45 | 1.49 | 2.91 | | | | |
| Fam. Serrinidae | | | | | | | | | |
| <i>Diplectrum eumelum</i> | 1.37 | | 3.23 | 0.50 | 0.97 | | | | |
| <i>Diplectrum macrura</i> | 1.37 | 2.38 | | | | | | | |
| Fam. Synodontidae | | | | | | | | | |
| <i>Synodus sp.</i> | 5.48 | 7.14 | 3.23 | | | | | | |

La longitud promedio de las presas capturadas en San Jorge por los bobos cafés no tuvo relación con el mes de colecta ($F_{2,184} = 0.82$, $P = 0.44$), el sexo del individuo ($F_{1,184} = 2.80$, $P = 0.09$), las variaciones de la temperatura superficial del mar ($F_1 = 2.39$, $P = 0.12$), ni con la productividad primaria ($F_1 = 0.025$, $P = 0.87$). La interacción sexo*año tuvo una relación significativa con la longitud de las presas ($F_{2,184} = 3.41$, $P = 0.03$), en la que las hembras en 2004 se alimentaron de presas de mayor longitud que los machos (Fig. 22).

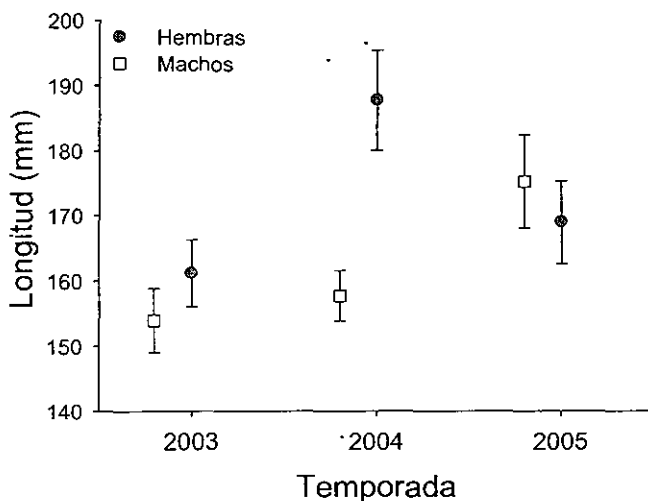


Figura 22. Promedio de longitudes totales medidas a partir de presas identificadas en regurgitados del pájaro bobo café en Isla San Jorge. Se muestran los promedios por sexo.

El número de presas por regurgitado se relacionó significativamente con el año ($F_{2,184} = 4.46$, $P = 0.01$), y con la interacción sexo*año ($F_{2,184} = 4.42$, $P = 0.01$). En 2004 los regurgitados de los machos contenían más presas por muestra que los de las hembras, mientras que en 2003 y 2005 no se detectaron diferencias (Figura 23). Hubo una relación

positiva entre la productividad primaria y el número de presas ($F_1 = 7.73$, $P = 0.006$). El resto de los factores y sus interacciones no tuvieron una relación significativa: sexo ($F_{1,184} = 0.0002$, $P = 0.989$), temperatura superficial del mar ($F_1 = 0.56$, $P = 0.45$).

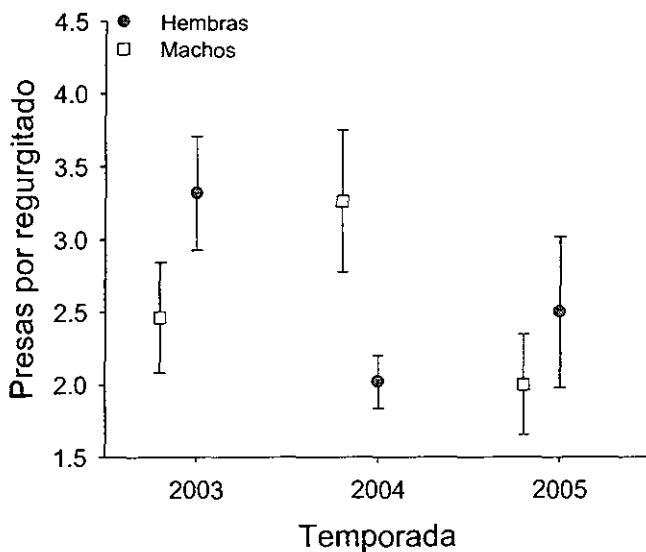


Figura 23. Número de presas promedio encontradas por regurgitado. Se muestran datos de hembras y machos.

Comparación con estudios previos

Al comparar con estudios anteriores sobre ecología de alimentación del bobo café los patrones fueron muy variables. El dimorfismo calculado ha sido de 10% más masa corporal en las hembras que en los machos (Nelson, 1978), 22% (Weimerkirch et al., 2009), 24% (este estudio), 28% (Schreiber y Norton, 2002) y 38% (Lewis et al., 2005).

Solo un estudio previo menciona la hora de partida hacia los viajes de alimentación. En San Jorge y San Ildefonso la hora de salida fue preferentemente matutina (antes de las 1200 horas), aunque en promedio salieron una hora antes en San Jorge que en San Ildefonso (Tabla IX). En ninguno de los diferentes estudios se detectaron diferencias entre machos y hembras en la hora de salida.

La duración promedio de los viajes fue muy variable entre localidades, de 2 h en San Ildefonso a un poco mas de 8 h en el Atolón de Johnston. De los cuatro estudios que han comparado la duración de los viajes entre machos y hembras, en San Ildefonso las hembras duraron más tiempo en sus viajes de alimentación, mientras que en Farallón de San Ignacio ambos sexos tuvieron la misma duración de los viajes y en el Atolón de Johnston los machos realizaron viajes más largos. En San Jorge las diferencias en la duración de los viajes entre hembras y machos no mostraron significancia estadística (Fig.24).

VOCAL/SIGEL

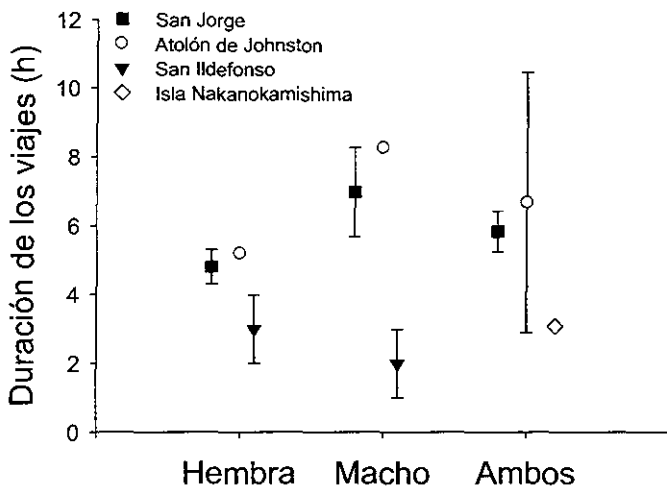


Figura 24. Duración de los viajes de alimentación en: ■ Este estudio; ○ Lewis et al., 2005; ◇ Yoda et al., 2008 y ▼ Weimerskirch et al., 2009a

La proporción de tiempo que las aves dedicaron durante los viajes de alimentación a volar y estar posados sobre el mar exhibió un patrón similar en el Atolón de Johnston y en San Jorge (Tabla X). En estos 2 estudios las aves dedicaron la mayor parte del tiempo a volar, sin que hubiera diferencias entre sexos en el reparto de tiempo a las diferentes actividades (Fig. 25).

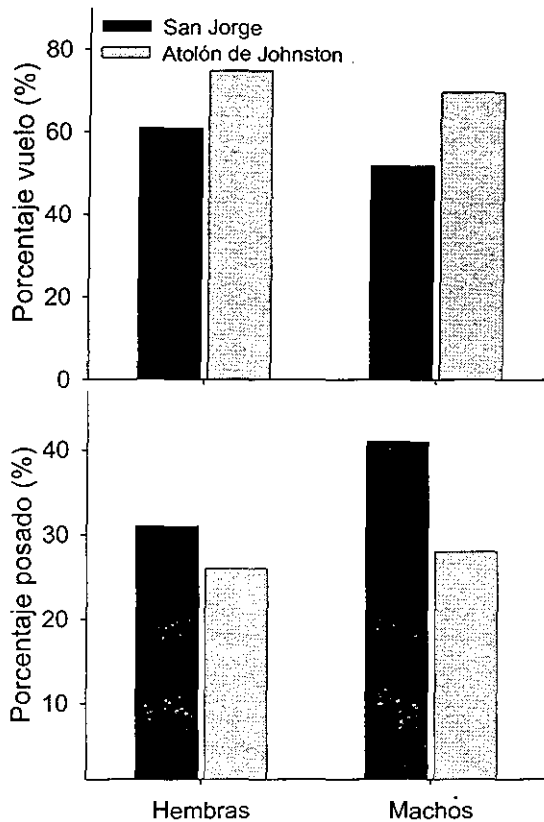


Figura 25. Porcentaje de tiempo dedicado a volar (arriba) y posarse sobre el mar (abajo) en San Jorge (este estudio) y Atolón de Johnston (Lewis et al., 2005).

Existen datos sobre la profundidad de buceo de 4 colonias de bobo café (San Jorge, Farallón de San Ignacio, San Ildefonso e Islas Nakanokamishima). Aunque el intervalo de profundidades reportado es estrecho (aproximadamente entre 2 y 4 m), no hay un patrón homogéneo (Fig. 26). Se detectaron diferencias entre sexos en solo uno de los estudios (Tabla IX). Las diferencias no fueron consistentes para cada localidad: en San Jorge se

observaron diferencias entre sexos en las temporadas 2003 y 2004, pero no durante el presente estudio (2005). En el Farallón de San Ignacio, Atolón de Johnston y San Ildefonso no se reportaron diferencias entre sexos.

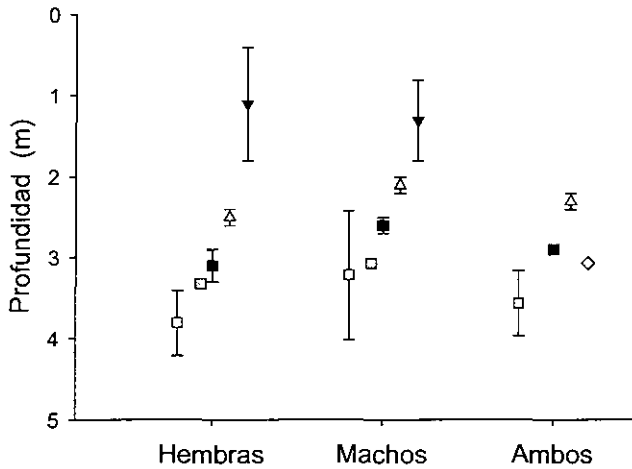


Figura 26. Profundidades máximas registradas en □ San Jorge 2003 (Suazo-Guillen, 2004); ▣ San Jorge 2004 (Suazo-Guillen, 2004); ■ San Jorge 2005 (este estudio); △ Farallón de San Ignacio 2004 (Peñaloza-Padilla, 2006); ◇ Islas Nakanokamishima 2004 (Yoda et al., 2008); ▼ San Ildefonso 2006 (Weimerskirch et al., 2009a).

La tasa de buceo se comparó en 3 estudios, en Atolón de Johnston la tasa de buceo fue mayor en machos que en hembras, mientras que en San Ildefonso y San Jorge no se encontraron diferencias significativas entre sexos (Fig. 27).

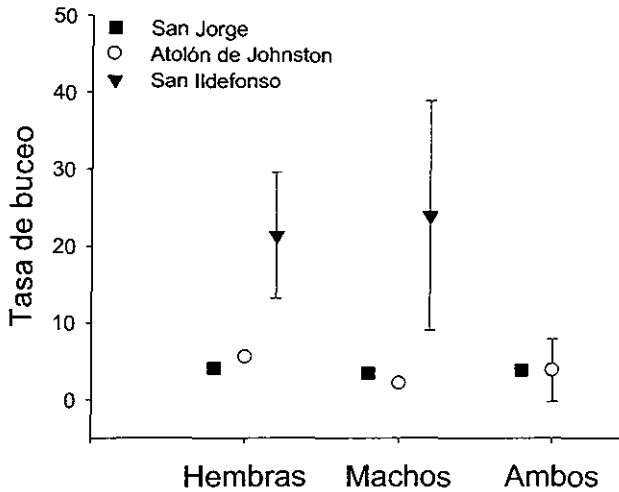


Figura 27. Tasa de buceo de bobos cafés en Isla San Jorge (este estudio), el Atolón de Johnston (Lewis et al., 2005) e Isla San Ildefonso (Weimerskirch et al., 2009a).

La composición de la dieta del pájaro bobo café ha sido documentada en 6 estudios: en San Jorge la presa principal fue anchoveta del pacífico *Cetengraulis mysticetus* en 1998-2000 y en 2004; *Sardinops caeruleus* en 2003; y *Fodiator acutus* y *Leuresthes sardina* en 2005. En Farallón de San Ignacio las presas más importantes fueron *Cetengraulis mysticetus* y *Fistularia corneta* en la temporada 2004. En San Pedro Mártir consumieron más sardina (*Sardinops caeruleus*), anchoveta (*Engraulis mordax*) y pez volador (*Atherinopsis californensis*) en la temporada reproductiva de 1990. Por último en San Ildefonso *Sardinops caeruleus* fue la presa más consumida en la temporada 2006.

De los 4 estudios que compararon la dieta entre sexos, los resultados fueron una composición de la dieta similar entre sexos en la temporada 2003, 2004 y 2005 en San Jorge, Farallón de San Ignacio y San Ildefonso, aunque el tamaño de las presas fue mayor

en hembras que en machos en San Pedro Mártir, San Jorge y Farallón de San Ignacio. En el presente estudio no se detectaron diferencias significativas.

Tabla IX. Promedios encontrados en estudios anteriores respecto a las horas de partida; duración de los viajes; tasa de buceo; proporción de actividades en los viajes; profundidad y duración de los buceos; y tipo de buceo utilizado durante los viajes de alimentación del bobo café, promedios de hembras y machos y agrupados. En negritas se remarcan los casos en que hubo diferencias significativas entre sexos.

| Sexo | ♀ | ♂ | Ambos | Localidad | Referencia |
|--|----------------|----------------|-----------------------|---------------------------|--------------|
| Dimorfismo de masa | | | 24% | San Jorge | Este estudio |
| | | | ~10% | | 1 |
| | | | 38% | Atolón de Johnston | 5 |
| | | | 21% | San Ildefonso | 8 |
| | | | | | 2 |
| Hora de partida | | | 9.5±0.7 | San Jorge | Este estudio |
| | 11.8±3.4 | 10.9±3.6 | | San Ildefonso | 8 |
| Duración de los viajes (h) | 4.81±0.5 | 7.0±1.3 | 5.68±0.6 | San Jorge | Este estudio |
| | ~5.2 | ~8.3 | | Atolón de Johnston | 5 |
| | 3.0±1.3 | 2.0±1.0 | | San Ildefonso | 8 |
| | | | 6.7±3.8 | Atolón de Johnston | 4 |
| | | ~3.1 | Islas Nakanokamishima | 7 | |
| Tasa de buceo | 4.11±0.7 | 3.46±0.4 | 3.85±0.04 | San Jorge | Este estudio |
| | ~5.5 | ~2.1 | | Atolón de Johnston | 5 |
| | 21.4±8.2 | 24.0±15.0 | | San Ildefonso | 8 |
| | | | 3.8±4.1 | Atolón de Johnston | 4 |
| % volando | 61% | 52% | 58% | San Jorge | Este estudio |
| | ~75% | ~70% | | Atolón de Johnston | 5 |
| | | | 78% | Atolón de Johnston | 4 |
| % posado | 31% | 41% | 35% | San Jorge | Este estudio |
| | ~26% | ~28% | | Atolón de Johnston | 5 |
| Profundidad máxima de los buceos (m) | 3.81±0.4 | 3.22±0.8 | 3.57±0.4 | San Jorge | Este estudio |
| | 3.32 | 3.07 | | Farallón de San Ignacio | 6 |
| | 3.1±0.2 | 2.6±0.1 | 2.9±0.1 | San Jorge | 3, 2003 |
| | 2.5±0.1 | 2.1±0.1 | 2.3±0.1 | San Jorge | 3, 2004 |
| | 1.1±0.7 | 1.3±0.5 | | San Ildefonso | 8 |
| | | | ~3.07 | Nakanokamishima | 7 |
| Profundidad promedio de los buceos (m) | 1.67±0.1 | 1.45±0.2 | 1.58±0.1 | San Jorge | Este estudio |
| | ~.8 | ~.91 | | Atolón de Johnston | 5 |
| | | | 1.03±0.7 | Isla Nakanokamishima | 7 |
| Duración promedio de los buceos (s) | 3.78±0.4 | 3.16±0.5 | 3.53±0.3 | San Jorge | Este estudio |
| | 1.9±1.3 | 2.0±0.8 | | San Ildefonso | 8 |
| | | | 1.83±1.5 | Isla Nakanokamishima | 7 |
| Buceos en solitario | | | 27.2% | San Jorge | Este estudio |
| | | | ~48.9% | Isla Nakanokamishima | 7 |

¹Nelson, 1978; ²Schreiber y Norton, 2002; ³Suazo-Guillen, 2004; ⁴Lewis et al., 2004;

⁵Lewis et al., 2005; ⁶Peñaloza-Padilla, 2006; ⁷Yoda et al. 2008; ⁸Weimerskirch et al. 2009a.

DISCUSIÓN

Ecología de alimentación

El bobo café es un depredador diurno. En San Jorge, hubo dos picos en las salidas de los viajes de alimentación, alrededor de las 0600 y de las 1300 hrs, y tras un ligero desfase coincidió con la mayor cantidad de buceos, pues el número de inmersiones se incremento a las 0700 y a las 1500 hrs. La relación entre la tasa de buceo y la hora del día podría indicar que ciertas presas están más disponibles a determinadas horas (Lewis et al., 2004), ya que los peces tienden a distribuirse de manera diferente en la columna del agua (Jordan, 1971; Garthe et al., 2000). Respuestas de este tipo se han observado en otras aves marinas que ajustan su técnica de buceo en respuesta a cambios de sus presas dentro de la columna del agua (Piersma et al., 1988, Zavalaga et al., 2007, Baptist et al., 2010). Así, el patrón de actividad observado en San Jorge parece relacionarse con la mayor disponibilidad o detectabilidad de las presas a ciertas horas.

Durante sus viajes de alimentación, el bobo café en isla San Jorge dedicó una gran parte de su tiempo a volar. En los ambientes marinos tropicales la distribución de las presas ocurre en parches dinámicos y poco predecibles y los depredadores necesitan cubrir áreas extensas para alimentarse (Weimerskirch et al., 2004). El hecho de que aproximadamente el 60% del tiempo de los viajes sea dedicado al vuelo sugiere que la mayor parte del tiempo los bobos cafés lo dedican a la búsqueda de presas.

En San Jorge, el pájaro bobo café se alimentó principalmente entre los 0 y 4 metros de profundidad, utilizando buceos cortos en forma de V, lo que indica una predominancia de buceos pasivos centrados en la captura de peces pelágicos y calamares cerca de la superficie. Los Sulidos se consideran buceadores por clavado que explotan los primeros

metros de la columna de agua (Lewis et al., 2004). El buceo por clavado limita su capacidad pues solo se valen de la inercia con la que caen (Nelson, 1978), por lo que tienden a alimentarse por medio de buceos cortos y poco profundos, lo que se denomina buceo pasivo (Le Corre, 1997). Estos buceos en forma de V para capturar peces pelágicos y calamares cerca de la superficie son los más ventajosos ya que pueden utilizar el elemento sorpresa, el cual es importante debido a que la velocidad máxima de sus presas puede exceder sus velocidades máximas de buceo (Garthe et al., 2000). Aun así, algunas de las profundidades registradas difícilmente son alcanzadas solo por este tipo de buceo, lo que sugiere el uso ocasional de buceo activo, empleando sus patas y/o alas para impulsarse como se ha registrado en otras especies de Sulidos (*Sula variegata*, *S. sula* y *S. bassanus*; Nelson, 1978; Le Corre, 1997; Garthe et al., 2000). El uso de buceo activo implica persecución de presas (Le Corre, 1997), posiblemente dirigidos a cardúmenes más profundos y peces pelágicos pequeños (Garthe et al., 2000).

El hecho de que el 70% de los buceos se realizaron en series, indica la importancia de los cardúmenes para esta especie. Usualmente los cardúmenes se asocian a depredadores sub-superficiales como atunes y delfines que empujan a las presas a la superficie haciéndolas disponibles para las aves marinas (Jaquement et al., 2004). Estas asociaciones pueden ser consideradas como claves, y podría indicar que las especies que explotan cardúmenes invierten menos tiempo en actividades de alimentación que especies que se alimentan de presas solitarias (Garthe et al., 2002).

La dieta del bobo café fue variada aunque con preferencia por especies de pelágicos menores. En la isla San Jorge la dieta de los bobos es diversa, lo cual se atribuye a que las características físicas del lugar permiten el aprovechamiento de especies pelágicas y bentónicas (Mellink et al., 2001). La isla se encuentra a tan solo 10 km de la costa y su

amplitud de marea de 7 m (Álvarez-Borrego, 2002) facilita el acceso a presas de fondo, traduciéndose en que en San Jorge los bobos cafés pueden explotar sitios en zonas costeras someras (Mellink et al. 2001). Sin embargo parece haber preferencia por especies de pelágicos menores, al igual que la misma especie en colonias sin acceso a hábitat bentónicos (Mellink et al., 2001) y otros Sulidos como *Sula sula*, *S. bassanus* y *S. nebowxii* (Le Corre, 1997, Garthe et al. 2000, Castillo-Guerrero, 2009) posiblemente porque son formadores de cardúmenes, y permiten la explotación continua por gran número de aves (Peñaloza-Padilla, 2006).

En suma el bobo café en isla San Jorge se comporta como un depredador diurno, que explota principalmente los primeros metros de la columna de agua, donde es capaz de capturar peces pelágicos menores que suelen encontrarse en cardúmenes que los depredadores sub-superficiales pueden hacer disponibles para las aves, pero también de presas pelágicas solitarias y presas bentónicas.

Comparación entre sexos y ecología de alimentación

El bobo café en Isla San Jorge exhibe un dimorfismo de talla inverso acentuado, en el que la masa de las hembras es 24% mayor que la de los machos. Con base en el patrón de dimorfismo se esperaban diferencias en la ecología de alimentación entre hembras y machos (Lewis et al., 2005), sin embargo se detectaron diferencias significativas solo en 2 parámetros de 13 medidos (la profundidad de buceos en solitario y la proporción de tiempo dedicada a volar y posarse sobre el mar cuando tenían pollos).

La duración de los viajes de alimentación fue similar entre hembras y machos por lo que puede inferirse que se alejaron distancias similares. Sin embargo, la falta de información sobre las áreas en las que se alimentaban los individuos de cada sexo impide determinar si hubo un reparto de áreas de alimentación (Weimerskirch et al., 2008). No obstante, ello parece poco probable para *S. leucogaster* en San Jorge, dadas las pocas diferencias en su ecología de alimentación.

En *Sula nebouxii* (Zavalaga et al., 2006) y *Sula sula* (Weimerskirch et al., 2006) se han detectado diferencias entre sexos en el comportamiento de alimentación pese a no detectar diferencias en la duración de los viajes. En San Jorge no hay evidencia que sugiera que hay diferencias entre sexos consistentes en el comportamiento de alimentación; ambos sexos explotaban los primeros metros de la columna de agua con buceos cortos y someros, la mayoría de los buceos se realizaron en series, y la dieta y tamaño de presas no fueron diferentes entre sexos.

Una evidencia de diferencias entre sexos fue al comparar las profundidades de buceo alcanzadas durante las series y en buceos solitarios. El hecho de que las hembras alcanzaran mayores profundidades en los buceos en solitario podría indicar que en las

series la explotación continúa de un mismo parche de alimento, con una distribución vertical de presas somera y relativamente homogénea (cardúmenes de peces pelágicos menores), una segregación sexual sería innecesaria. Sin embargo en los buceos en solitario el esfuerzo se concentra en una sola presa y los individuos deben seleccionar la presa y ajustar la profundidad de buceo de acuerdo con sus capacidades, de manera que toma relevancia la magnitud del momentum en función de la masa corporal. Esto puede estar relacionado más con mecanismos pasivos mediados por la aceleración gravitacional que por interferencia competitiva entre sexos (Weimerskirch et al., 2006).

Aun así, la importancia de las series de buceo radica en que son responsables de la mayor parte de las presas consumidas. Los buceos en solitario podrían permitir una diversificación en la alimentación y facilitar un suministro de alimento más regular a las crías, pues la estrategia incrementaría la probabilidad de que al menos uno de los padres sea capaz de capturar alimento para las crías bajo una amplia gama de condiciones ambientales (Castillo-Guerrero, 2009). Bajo ese supuesto, esta única diferencia podría tener importancia para el mantenimiento del dimorfismo sexual.

La diferencia entre sexos en el reparto de actividades durante el viaje de alimentación se relacionó con la etapa del periodo reproductivo, indicando que el costo de crianza puede provocar una respuesta sexo dependiente. El hecho de que solo en el periodo de crianza de pollos los adultos repartieron su tiempo de manera diferente respalda la idea de que las diferencias entre sexos aparecen o se acentúan bajo escenarios de alta demanda para maximizar el éxito de crianza (Castillo-Guerrero y Mellink 2010). Sin embargo hacen falta estudios que relacionen la diversificación en el comportamiento de la pareja con un mayor éxito de crianza.

En el bobo café la hembra es la principal abastecedora de alimento para las crías (Tershy y Croll 2000), de manera que dedicar más tiempo al vuelo (búsqueda de alimento) cuando tenían pollo parece indicar que éstas ajustan su comportamiento para satisfacer las demandas del pollo.

El aumento en la profundidad máxima de buceo de las hembras durante el transcurso de la temporada indica también que estas son flexibles y pueden ajustar su comportamiento. Este patrón ha sido documentado con anterioridad (Peñaloza-padilla, 2006) y se le ha relacionado con un decremento en la disponibilidad de presas que obliga a las aves a bucear más profundo o bien a que las hembras que tienen pollos grandes tienden a bucear más profundo que los machos por ser las que abastecen al pollo.

Es así como el bobo café de Isla San Jorge en general no exhibe diferencias intersexuales y en apariencia ambos sexos se dedican a explotar nichos similares. Sin embargo, en condiciones de alta demanda de alimento aparecen ciertas diferencias sexo-dependientes que parecen ser consecuencia del dimorfismo sexual inverso y pueden optimizar de cierta manera el éxito de crianza.

El reporte de diferencias intersexuales en aves marinas con dimorfismo de tamaño se ha atribuido a una separación de nichos para explotar diferentes recursos cuando estos son limitados, lo que pudo originar o mantener el dimorfismo (Hedrick y Temeless, 1989; Suazo-Guillen, 2004; Lewis et al., 2005; Peñaloza-Padilla, 2006; Castillo-Guerrero, 2009; Weimerskirch et al., 2009a; Castillo-Guerrero y Mellink, 2010). Sin embargo, la variabilidad en el comportamiento de alimentación a lo largo de la temporada o en función de las etapas reproductivas puede estar relacionado con otro tipo de situaciones como las condiciones climáticas y las actividades pesqueras (Weimerskirch et al., 2008), ya que estas pueden cambiar la disponibilidad de alimento.

Estos ajustes en la ecología de alimentación muestran que el pájaro bobo café cuenta con cierta plasticidad que le ayuda a sobrellevar cambios en la disponibilidad de alimento dentro de un sistema poco predecible a escala interanual, como es el ambiente marino tropical. Conocer estos ajustes aporta datos para el entendimiento de la dinámica general de los procesos ecológicos que prevalecen en los sitios y permite predecir como las variaciones en el ambiente afectar la dinámica poblacional. Es por esto que las aves pueden ser útiles como indicadores del estado y salud de los ecosistemas marinos (Piatt et al., 2007) y podrían ofrecer una visión más amplia de los efectos climáticos sobre estos.

Comparación con estudios previos

El índice de dimorfismo en masa corporal varió fuertemente entre localidades (10%-38%). Parte de esta variación puede deberse al estado taxonómico de la colonia, pues en San Ildefonso y San Jorge (22 y 24% índice de dimorfismo, respectivamente) habita la subespecie *S.l. brewsterii*, mientras que en el Atolón de Johnston habita la subespecie *S. l. plotus*, con un 38% de dimorfismo (Schreiber y Norton, 2002).

Hubo pocas diferencias entre sexos y no fueron consistentes entre localidades. Las diferencias en la ecología de alimentación de esta especie más evidentes y de mayor magnitud fueron entre localidades y no entre sexos. El hecho de que entre localidades varié mas la ecología de alimentación indica que existen diferentes características ambientales que modifican los patrones del comportamiento alimenticio de las aves para que estas puedan adaptarse a las características locales. Las pocas diferencias en la ecología de alimentación entre sexos pueden deberse a que hubo pocos periodos de escasez de alimento, en los que los sexos tuvieran que forzar sus capacidades y/o diversificar sus estrategias de uso de recursos.

A pesar de que se ha buscado una relación entre el dimorfismo sexual en el bobo café y su ecología de alimentación en diversas ocasiones (Gilardi, 1992, Lewis et al., 2002; Suazo-Guillen, 2004, Lewis et al., 2005, Peñaloza-padilla, 2006, Weimerskirch et al., 2009a), estas diferencias son inconsistentes y contrastantes entre estudios. Por ello, una diferencia encontrada durante una temporada no es suficiente para explicar el dimorfismo inverso de talla en la especie, considerando la flexibilidad que muestran los pájaros bobos en las diferentes localidades donde se han estudiado. De hecho, las pruebas que se han realizado en la familia Sulidae han evidenciado que las diferencias intersexuales detectadas

en la ecología de alimentación son más bien una consecuencia y no la causa del dimorfismo de talla (Castillo-Guerrero, 2009). Por lo que los ajustes en el comportamiento alimenticio están más sujetos a características locales que a diferencias intersexuales.

Todo esto indica que el pájaro bobo café es una especie que tiene una capacidad de respuesta ante cambios, comportándose como una especie con gran plasticidad, y donde las diferencias intersexuales solo actúan bajo condiciones particulares, posiblemente escases de alimento o maximización reproductiva.

CONCLUSIONES

- En la colonia de Isla San Jorge el bobo café se comporta como un depredador diurno que se alimenta en los primeros metros de la columna de agua por medio de buceos cortos y someros. Realiza preferentemente buceo pasivo sin embargo también hace uso ocasional del buceo activo.
- El bobo café captura preferentemente peces pelágicos menores formadores de cardúmenes que permiten una explotación continúa por medio de buceos en serie y reducen el tiempo de búsqueda durante los viajes de alimentación. Sin embargo, la dieta del bobo café de Isla San Jorge muestra que tienen acceso a peces bentónicos que las características físicas locales hacen disponibles para las aves.
- La ecología de alimentación tuvo poca relación con el dimorfismo sexual de tamaño. Las diferencias intersexuales fueron pocas e inconsistentes y es poco probable una separación de nichos. Además, los machos y las hembras consumen especies de presas similares lo que contradice la hipótesis de que separan nichos de acuerdo con diferentes requerimientos energéticos o para evitar competencia entre ellos.
- En general, las diferencias intersexuales parecen ser más una consecuencia que un mecanismo causal del dimorfismo sexual de tamaño de la especie. No obstante las pocas diferencias pueden ser importantes bajo ciertos escenarios asegurando que alguno de los sexos pueda tener éxito en la captura de presas.

- El pájaro bobo café puede ajustar su comportamiento de alimentación y dieta en respuesta a la variabilidad en el ambiente marino. Hubo claras diferencias entre años que fueron explicadas, al menos de manera parcial, por las condiciones ambientales locales (productividad primaria).
- Al comparar con estudios previos se observó una gran variabilidad entre sitios y pocas diferencias entre sexos, lo que sugiere que las diferencias entre sexos son poco importantes en comparación con los ajustes que se tienen que hacer para lidiar con aspectos ambientales de escala local.
- El bobo café es una especie con plasticidad en su ecología de alimentación, lo cual le permite vivir en sitios con variaciones ambientales amplias de escala interanual y estacional (como sucede con variaciones en la productividad primaria y temperatura superficial del océano). Al modificarse la disponibilidad y predictibilidad de sus recursos alimenticios las aves responden ajustando su comportamiento de alimentación y dieta.

LITERATURA CITADA

- Anderson D. 1983. The seabirds. En T. J. Case y M. L. Cody (eds) *The Island of Biogeography in the Sea of Cortez*, University of California Press, London pp. 246-248
- Angeles-Perez, A., R. Carmona, B. Tershy. 1991. Hábitos alimenticios de dos especies simpátricas del género *Sula* (*S. nebouxii* y *S. leucogaster*), anidantes en la isla San Pedro Mártir, Golfo de California. Resúmenes de Simposio Internacional de Biología Marina, La Paz, México, 1:18-22.
- Alvarez- Borrego S. 2002. Physical Oceanography. En: T. Case, M. L. Cody y E. Ezcurra (eds). *A new Island Biogeography of the Sea of Cortes*. Oxford University Press, New York. pp. 41-59
- Baptist M. J., M. F. Leopold. 2010. Prey capture success of Sandwich Terns *Sterna sandvicensis* varies non-linearly with water transparency. *Ibis* 152: 815-825
- Burger A. E., R. P. Wilson. 1988. Capillary-tube depth gauges for diving animals an assessment of their accuracy and applicability. *Journal of Field Ornithology* 59: 345-354
- Castillo-Guerrero J. A., E. Mellink, A. Aguilar. 2005. Bigamy in the Blue-footed Booby and the Brown Booby? *Waterbirds* 28-3: 399-401
- Castillo-Guerrero A. 2009. Variación intercolonial en la reproducción del bobo de patas azules *Sula nebouxii* en el Golfo de California: Probando las hipótesis sobre el dimorfismo de talla en la familia Sulidae. Tesis de Doctorado. Centro de Investigación Científica y de Educación Superior de Ensenada. Ensenada, B.C. 92 pp.

- Castillo-Guerrero A, E. Mellink. 2011. Occasional inter-sex differences in diet and foraging behavior of Blue-footed Booby: maximizing chick rearing in a variable environment?. *Journal of Ornithology*. En prensa.
- Catry T, J. A. Ramos, S. Jaquemet, L. Faulquier, M. Berlincourt, A. Hauselmann, P. Pinet, M. Le Corre. 2009. Comparative foraging ecology of a tropical seabird community of Seychelles, western Indian Ocean. *Marine Ecology Progress Series* 374:259-272
- Devney C.A., M. Short, B. Congdon. 2009. Sensitivity of tropical seabirds to El Niño precursors. *Ecology* 90-5: 1175-1183
- Fisher W, F. Krupp, W. Schneider, C. Somer, K E. Carpenter y V H Niem. 1995. Guía FAO para la identificación de especies para los fines de la pesca. Pacífico, centro-oriental. Volumen II. Vertebrados-parte 1. FAO. Roma.
- Garthe S., S. Benvenuti, W. A. Montevecchi. 2000. Pursuit plunging by Northern Gannets (*Sula bassana*) feeding on capelin (*Mallotus villosus*). *Proceedings of the Royal Society: Biological Sciences* 267: 1717-1722
- Gonzalez-Solis, J., J. P. Croxall, A. G. Wood. 2000. Sexual dimorphism and sexual segregation in foraging strategies of northern giant petrels, *Macronectes halli*, during incubation. *Oikos* 90: 390-398
- Gonzalez-Solis J., J. P. Croxall. 2005. Differences in foraging behaviour and feeding ecology in giant petrels. En K. E. Ruckstuhl y P. Neuhaus eds. *Sexual Segregation in Vertebrates: Ecology of the Two Sexes*. Cambridge University Press pp. 92-111
- Gilardi J. D. 1992. Sex-specific foraging distribution of Brown Boobies in the Eastern Tropical Pacific. *Colonial Waterbirds* 15: 148-151
- Hedrick, A. V., E. J. Temeless. 1989. The evolution of sexual dimorphism in animals: Hypotheses and test. *Trends in Ecology and Evolution* 4: 136-138

- Le Corre, M. 2003. Seasonal and inter-annual variation in the feeding ecology of a tropical oceanic seabird, the red-tailed tropicbird *Phaethon rubricauda*. *Marine Ecology Progress Series* 255: 289-301
- Lewis S., S. Benvenuti, L. Dall-Antonia, R. Griffiths, L. Money, T.N. Sherratt, S. Wanless, K.C. Hammer. 2002. Sex-specific foraging behavior in a monomorphic seabird. *Proceedings of The Royal Society B: Biological Sciences* 269: 1687-1693
- Lewis S., A. Schreiber, F. Daunt, G.A. Schenk, S. Wanless, K. C. Hammer. 2004. Flexible foraging patterns under different time constraints in tropical boobies. *Animal Behavior* 68: 1331-1337.
- Lewis, S., E. A. Schreiber, F. Daunt, G.A. Schenk, K. Orr, A. Adams, S. Wanless, K. C. Hammer. 2005. Sex-specific foraging behavior in tropical boobies: Does size matter? *Ibis* 147: 408-414
- Maluf L. Y. 1983 *Physical oceanography* En: T. J. Case y M. L. Cody (eds.), *Island biogeography in the Sea of Cortez*. University of California Press, London, pp. 26-44.
- Mellink, E. 2000. Breeding of Brown Boobies in the Gulf of California: Seasonality and apparent Effects of El Niño. *Waterbirds* 23: 494-499
- Mellink E., J. Dominguez y J. Luevano. 2001. Diet of Eastern Pacific Brown Boobies *Sula leucogaster brewsteri* on Isla San Jorge, north-eastern Gulf of California, and an April comparison with diets in the middle Gulf of California. *Marine Ornithology* 29: 23-28.
- Mellink E. 2003. Effects of the 1997-1998 El Niño and 1998-1999 La Niña Events on breeding waterbirds and sea lions in the upper gulfs of California, Mexico. *Geofísica internacional* 43: 539-546

- Spear L. B., L. T. Balance, D.G. Ainley. 2001. Response of seabirds to thermal boundaries in the tropical Pacific: the thermocline versus the Equatorial Front. *Marine Ecology Progress Series* 219: 275-289
- Suazo-Guillen, E. 2004. Biología reproductiva y hábitos de forrajeo del bobo café *Sula leucogaster* en dos islas del golfo de California, 2003-2004. Tesis de maestría. Centro de Investigación Científica y de Educación Superior de Ensenada. Ensenada B.C. Pp. 74.
- Tershy B., D. Bresse. 1997. The birds of San Pedro Mártir Island. Gulf of California, Mexico. *Western Birds* 28: 96-107.
- Tershy B. R., D. A. Croll. 2000. Parental investment, adult sex ratios, and sexual selection in a socially monogamous seabird. *Behavior Ecology and Sociobiology* 48: 52-60
- Vilchis L. I., L. T. Balance, P. C. Fiedler. 2006. Pelagic habitat of seabirds in the eastern tropical Pacific: effects of foraging ecology on habitat selection. *Marine Ecology Progress Series* 315: 279-292.
- Weimerskirch H., M. Le Corre, S. Jaquemont, M. Potier, F. Marsac. 2004. Foraging strategy of top predator in tropical water: the great frigatebirds in the Mozambique Channel. *Marine Ecology Progress Series* 275: 297-308.
- Weimerskirch, H. M. Le Corre, Y. Roper-Coudert, A. Kato, F. Marsac. 2006. Sex-specific foraging behavior in a seabird with reversed sexual dimorphism: the red-footed bobby. *Oecologia* 146: 681-691
- Weimerkirch H., M. Le Corre, C. A. Bost. 2008. Foraging strategy of masked boobies from the largest colony in the world: relationship to environmental conditions and fisheries. *Marine Ecology Progress Series*: 362: 291-302

- Weimerskirch, H., S. Shaffer, Y. Tremblay, D. Costa, H. Gadenne, A. Kato, Y. Ropert-Coudert, K. Sato, D. Aurioles. 2009a. Species- and sex-specific differences in foraging behavior and foraging zones in blue-footed and brown boobies in the Gulf of California. *Marine Ecology Progress Series* 391: 267-278.
- Weimerskirch H., M. Le Corre, H. Gadenne, D. Pinaud, A. Kato, Y. Ropert-Coudert, C. Bost. 2009b. Relationship between reversed sexual dimorphism, breeding investment and foraging ecology in a pelagic seabird, the masked booby. *Oceanologia* 161: 637-649.
- Wolf S. G., W. J. Sydeman, J. M. Hipfner, C.L Abraham, B.R Tershy, D. A. Croll. 2009. Range-wide reproductive consequences of ocean climate variability for the seabird Cassin's Auklet. *Ecology* 90-3: 742-753.
- Yoda K., H. Kohno, Y. Naito. 2004. Development of flight performance in the Brown booby. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 271: S240-S242
- Yoda K., H. Kohno. 2008. Plunging Behavior in Chick-rearing Brown Boobies. *Ornithological Science* 7: 5-13
- Young H. S., S. A. Shaffer, D.J McCauley, D.G. Foley, R. Dirzo, B.A. Block. 2010. Resource partitioning by species but not sex in sympatric boobies in the central Pacific Ocean. *Marine Ecology Progress Series* 403: 291- 301
- Zavalaga C.B., S. Benvenuti, L. Dall'Antonia, SD Emslie. 2007. Diving behavior of blue-footed boobies *Sula nebouxi* in northern Peru in relation to sex body size and prey type. *Marine Ecology Progress Series* 336:291-303
- Zavalaga C.B., J. Halls, F. Mori, S. Taylor, G. Dell'Omo. 2010. At-sea movement patterns and diving behavior of Peruvian boobies *Sula variegata* in northern Peru. *Marine Ecology Progress Series* 404: 259-274.

1800001070