



**Patrones de variación en las historias de vida de gaviotas**

**(*Larus* spp.) en América**

**Javier Lenzi**

**5 de julio de 2011**



**Patrones de variación en las historias de vida de gaviotas  
(*Larus spp.*) en América**

Estudiante: Javier Lenzi (jlenzi@fcien.edu.uy)

Asociación Averaves

Orientador: Daniel Naya (dnaya@fcien.edu.uy)

Departamento de Ecología y Evolución, Instituto de Biología, Facultad de Ciencias,  
Universidad de la República

## Resumen

La teoría de historia de vida intenta comprender y explicar el balance en la asignación de recursos entre crecimiento, supervivencia y reproducción, y su efecto sobre la adecuación biológica individual. En este marco, los objetivos de la presente tesis fueron (a) analizar los patrones de co-variación en rasgos de historia de vida de gaviotas (*Larus*) que reproducen en América, (b) evaluar como los rasgos de historia de vida afectan a los parámetros poblacionales de estas especies, y (c) analizar los efectos de la latitud sobre atributos individuales y poblacionales. Se elaboró una base de datos a partir de la información publicada para 77 colonias pertenecientes a 15 especies. Los análisis estuvieron enfocados en los niveles de organización poblacional y específico. Se ajustaron modelos lineales sin los efectos del tamaño corporal (removido mediante GLS) y filogenéticos (removidos mediante análisis de contrastes independientes y PGLS) entre rasgos de historia de vida, rasgos de historia de vida y atributos poblacionales y entre atributos poblacionales. También se ajustaron modelos de regresión múltiple entre los rasgos de historia de vida a nivel específico. Los resultados indicaron que: (a) El tamaño corporal resultó ser un rasgo central que se relaciona con la inversión reproductiva y la fenología; (b) Las gaviotas tendrían la capacidad de desarrollar estrategias de dispersión del riesgo, a través de la modificación del número y el volumen de sus huevos, lo que permitiría reducir la varianza en su adecuación biológica; (c) Los análisis latitudinales muestran un efecto importante del ambiente sobre la historia de vida de las gaviotas, modificando su fenología y afectando el éxito de eclosión.

## Abstract

Life-history Theory aims to understand how energy and nutrients are allocated to different processes –such as development, growth, survival and reproduction– and the consequences of these decisions on organisms' fitness. Within this context, the objectives of the present work were: (a) To analyze the co-variation patterns among life history traits in gulls (*Larus*) breeding in America; (b) To evaluate how life history traits are related with population parameters; and (c) To analyze the latitudinal effects on life-history traits and population parameters. For these proposes a database containing information of 77 breeding colonies (belonging to 15 species) was made. Analyses were done at the population and specific levels, using Generalized Linear Models to remove the effect of body mass and Phylogenetic Independent Contrasts (linear models) and PGLS (multiple regressions) to remove the effect of phylogeny. Principal results suggest that: (a) body size is a fundamental trait that is related with reproductive investment and phenology; (b) gulls appears to have the ability to develop a risk dispersion strategy, changing the number and size of the eggs, in order to reduce fitness variance; (c) latitudinal analysis showed an important effect of the environment over life history traits, affecting phenology and clutching success.

## **Agradecimientos**

A todos los que colaboraron de alguna u otra forma y a los que financiaron este proyecto.

- Maite
- Ilda y Hebert.
- Asociación Averaves.
- Jean-Marc Pons y Simon Blomberg.
- Daniel Naya.
- Comisión Sectorial de Investigación Científica (CSIC – Programa Proyectos de Iniciación a la Investigación)
- Programa de Desarrollo de la Ciencia Básica (PEDECIBA).

# Tabla de contenidos

<b>RESUMEN</b>	<b>III</b>
<b>ABSTRACT</b>	<b>III</b>
<b>INTRODUCCIÓN Y ANTECEDENTES</b>	<b>6</b>
<b>OBJETIVOS E HIPÓTESIS</b>	<b>10</b>
<b>METODOLOGÍA</b>	<b>12</b>
COLECTA DE DATOS	12
ANÁLISIS DE DATOS	13
<i>Consideraciones previas</i>	13
<i>Control del efecto del tamaño corporal</i>	16
<i>Control del efecto de la filogenia</i>	17
<i>Análisis estadísticos y software</i>	18
<b>RESULTADOS</b>	<b>20</b>
RELACIONES ALOMÉTRICAS EN RASGOS DE HISTORIA DE VIDA Y EN ATRIBUTOS POBLACIONALES	20
CO-VARIACIÓN ENTRE RASGOS DE HISTORIA DE VIDA	23
<i>Esfuerzo reproductivo, éxito de eclosión y supervivencia de pichones</i>	23
<i>Fenología, éxito de eclosión y supervivencia de pichones</i>	24
<i>Esfuerzo reproductivo y fenología</i>	24
CO-VARIACIÓN ENTRE RASGOS DE HISTORIA DE VIDA Y ATRIBUTOS POBLACIONALES	25
RELACIÓN ENTRE ATRIBUTOS POBLACIONALES	26
TENDENCIAS LATITUDINALES EN RASGOS DE HISTORIA DE VIDA Y ATRIBUTOS POBLACIONALES	27
<b>DISCUSIÓN</b>	<b>28</b>
RELACIONES ALOMÉTRICAS EN RASGOS DE HISTORIA DE VIDA Y EN ATRIBUTOS POBLACIONALES	29
CO-VARIACIÓN ENTRE RASGOS DE HISTORIA DE VIDA	30
CO-VARIACIÓN ENTRE RASGOS DE HISTORIA DE VIDA Y ATRIBUTOS POBLACIONALES	32
RELACIÓN ENTRE ATRIBUTOS POBLACIONALES	33
TENDENCIAS LATITUDINALES EN RASGOS DE HISTORIA DE VIDA Y ATRIBUTOS POBLACIONALES	34
RELACIÓN ENTRE LOS ANÁLISIS A NIVEL POBLACIONAL Y ESPECÍFICO.	35
PROBLEMAS PARA LA DETECCIÓN DE COMPROMISOS Y PRECISIÓN DE LOS PATRONES DE VARIACIÓN	36
<b>BIBLIOGRAFÍA</b>	<b>40</b>

## Introducción y antecedentes

Todos los organismos, durante su ciclo de vida, enfrentan desafíos comunes, como ser la supervivencia, el crecimiento y la reproducción. La forma en la cual los recursos y la energía se reparten entre estas actividades demandantes es a lo que comúnmente llamamos “historia de vida” (Bennett & Owens, 2002). De esta forma, la teoría de historia de vida estudia el conjunto de reglas de decisión, dependientes del estado individual y del ambiente, que gobiernan la asignación de los recursos por parte de los organismos (Fox *et al.*, 2001; Stearns, 1992). El resultado de dicha asignación se evidencia a través de los atributos o rasgos de historia de vida y en sus patrones de co-variación. Los atributos de historia de vida son rasgos fenotípicos que interactúan de manera compleja entre sí y con el ambiente, determinando la adecuación biológica individual (i.e., fitness); el tamaño corporal, el patrón de crecimiento, la edad y tamaño a la madurez, el número de huevos, la frecuencia de la reproducción y la longevidad, son algunos ejemplos de rasgos de historia de vida (Stearns, 1992). Es interesante notar que un aspecto central de la teoría de historia de vida consiste en entender las causas subyacentes a las diferencias observadas en los rasgos fenotípicos y sus patrones de co-variación a distintos niveles de organización. Por ejemplo, ¿por qué especies que son similares desde un punto de vista anatómico y funcional presentan diferencias marcadas en su inversión reproductiva, cuidado parental o supervivencia? Para dar respuesta a este tipo de preguntas es necesario conocer las causas y los efectos de la variación en aquellos rasgos que influyen el desempeño reproductivo, tales como el comportamiento y la fisiología, la longevidad y la fertilidad de los individuos en sus hábitats naturales (Fox *et al.*, 2001).

Dado que los recursos energéticos suelen ser limitados a nivel individual, a menudo se establecen compromisos entre los distintos rasgos de historia de vida (Ricklefs & Wikelski, 2000; Zera & Harshman, 2001).. En términos generales, los compromisos más estudiados involucran distintos rasgos reproductivos, ya que la reproducción suele implicar un costo energético muy elevado al tiempo que afecta directamente la adecuación biológica. En línea con esto, puede decirse que algunos de los compromisos más estudiados son la supervivencia adulta versus la fecundidad, el número versus el tamaño de los huevos, la fecundidad versus la edad de primera reproducción y el desempeño reproductivo actual versus el desempeño reproductivo futuro. En general, existen dos grandes categorías de compromisos, aquellos que devienen de causas fisiológicas y aquellos que son resultado de cambios microevolutivos (Stearns, 1992). Los primeros son causados por decisiones en la asignación de los recursos

entre dos o más rasgos que “compiten” directamente por el uso de dichos recursos a nivel del individuo. Los segundos, por su parte, ocurren dentro de las poblaciones bajo selección cuando un rasgo que incrementa la adecuación biológica se encuentra conectado con otro rasgo que la reduce.

Por otro lado, los valores observados para un conjunto de rasgos de historia de vida pueden deberse, no sólo a la conexión entre ellos, sino a la imposibilidad de alcanzar ciertos valores en su expresión fenotípica (Ricklefs & Wikelski, 2000). En este sentido, se acepta que todos los organismos se hayan limitados por distintos tipos de restricciones que condicionan las posibilidades de asignación de los recursos (Stearns, 1992). De forma similar que los compromisos, las restricciones pueden clasificarse en funcionales o eco-fisiológicas, genéticas y filogenéticas (Blows & Hoffmann, 2005; Hansen, 2006; McKittrick, 1993). Las restricciones y los compromisos son componentes fundamentales de la teoría de historia de vida, presentes en todas las fases del ciclo vital de los organismos. El balance entre ambos fenómenos influye sobre la relación funcional de los patrones de asignación de los recursos y en última instancia sobre la adecuación biológica individual.

El desarrollo actual de la teoría de historias de vida tiene un fuerte componente histórico. La mayor parte de los trabajos fundacionales fueron desarrollados por ornitólogos, como David Lack, Alexander Skutch y Reginald Moreau durante la década del 40' (Lack, 1947, , 1948; Moreau, 1944; Skutch, 1949). Estos autores fundaron una línea de pensamiento en torno a la explicación de la relación entre el esfuerzo reproductor, la supervivencia y la disponibilidad de alimento, mostrando que la reproducción y la mortalidad de los organismos adultos debieran estar balanceadas en una población de tamaño constante (Ricklefs, 2000). Sin embargo, estos autores divergieron en algunos de sus puntos de vista. Por un lado, en la visión de Lack los individuos ponen tantos huevos como pueden, lo que estaría determinado casi únicamente por la cantidad de alimento que los organismos pueden obtener del ambiente, y ese sería el objeto principal de la selección natural (Ricklefs, 2000). Por otro lado, Moreau proponía la existencia de una conexión entre el esfuerzo reproductor y la regulación poblacional, y que la disponibilidad de alimento no era el único factor determinante del tamaño de nidada óptimo. En línea con esto, Skutch sostuvo que el tamaño de nidada variaba en respuesta a las tasas de mortalidad de adultos - a mayor fecundidad mayor mortalidad - que también se relacionaba con la tasa de depredación de nidos (Ricklefs, 2000). Todas estas ideas fueron redescubiertas en la década de los 60' en un contexto más amplio, en relación a la

optimización de la asignación de los recursos entre varios atributos de la historia de vida que contribuyen a la adecuación biológica individual (Martin, 2004). Un ejemplo notorio de esto lo constituye el trabajo de Cody (1966), quien formuló una teoría general que da cuenta del tamaño de nidada de las Aves en relación a diversos factores ecológicos. En particular, este autor propuso un modelo general para explicar cómo el tamaño de nidada varía en respuesta a la estabilidad ambiental dada por la latitud, la depredación y el sitio de nidificación (continente o islas). Actualmente, la evolución de las historias de vida continúa siendo un campo de investigación activa dentro de la ornitología. Sin embargo, el progreso de la teoría se ha visto limitado debido a que la mayor parte de la investigación en aves continúa girando en torno a unos pocos temas históricos - como por ejemplo la evolución del tamaño de nidada en relación a la disponibilidad de alimento -, estando además acotada a ciertos rangos geográficos (Martin, 2004). En este sentido, sería muy importante obtener una visión más amplia de las historias de vida de los organismos a fin de explicar como se han generado las estrategias que observamos en el presente; por ejemplo, sería muy relevante avanzar en nuestro entendimiento sobre la conexión entre un conjunto amplio de atributos de historia de vida, el comportamiento y la fisiología, y presiones ambientales de selección (Martin, 2004).

Una de las hipótesis que motivó el desarrollo de esta teoría, y que aún hoy es motivo de investigación (e.g., Weimerskirch, 2007), propone que la historia de vida de las aves marinas evolucionó en respuesta a la distribución del alimento y a la disponibilidad de sitios para establecer las colonias de reproducción (Ashmole, 1971; Hunt *et al.*, 1986; Ricklefs, 1990; Weimerskirch, 2002). Las aves marinas que reproducen en el ambiente pelágico (e.g., Procellariiformes) y aquellas que reproducen en la costa (e.g. Charadriiformes) difieren marcadamente en varios rasgos de historia de vida como ser el tamaño de la camada, la tasa de crecimiento y la tasa de alimentación de pichones (Ricklefs, 1990). Reproducirse en tierra (ya sea en islas o en el continente) y alimentarse en el mar, supone que los adultos reproductores realicen viajes de alimentación más o menos extensos, dependiendo de los requerimientos ecológicos de las especies y de la disponibilidad de recursos en el ambiente. Por ejemplo, según Ricklefs (1990) las aves marinas pelágicas presentan tasas de alimentación normalizadas de entre 1 y 1,5, mientras que en las aves marinas costeras generalmente excede el valor de 3. Este atributo es en general utilizado para explicar esta dicotomía en las historias de vida de las aves marinas (Haney & Lee, 1994; Hunt *et al.*, 1986), debido a que en el mar el alimento se encuentra distribuido en parches, siendo altamente

impredecible en el espacio y en el tiempo (Ashmole, 1971; Ricklefs, 1990), al menos a ciertas escalas (Weimerskirch, 2007).

Las gaviotas son aves marinas predominantemente costeras que nidifican en colonias que pueden llegar a presentar densidades altas (Crochet *et al.*, 2000; Chu, 1998; Escalante, 1970). A diferencia de algunas aves marinas (e.g., albatros y petreles), las gaviotas presentan un nivel importante de plasticidad en diversos rasgos fenotípicos. Por ejemplo, tienen el potencial de poner varios huevos, los cuales pueden ser variables en tamaño y número entre individuos y dentro de cada individuo a través del tiempo. A nivel mundial existen 44 especies del género *Larus*, que representan casi la totalidad de las 50 especies de la familia Laridae (Harrison, 1983). La mayor parte de estas especies se distribuyen en el hemisferio norte (Pierotti & Annet, 1991). Treinta y dos especies de *Larus* se reproducen regularmente en el continente americano, 22 en Norteamérica y 10 en Sudamérica (Howell & Dunn, 2007). Una de las características particulares que distingue a este grupo de otras aves marinas es la amplitud en el uso de los recursos. Por ejemplo, el hábitat de nidificación de estas especies puede comprender acantilados, bañados, rocas, playas, vegetación arbustiva y no arbustiva, entre otros (e.g., Burger, 1974a; Burger, 1974b; García-Borboroglu & Yorio, 2004; Pierotti, 1982; Robertson *et al.*, 2001). En relación a su ecología trófica las gaviotas se alimentan tanto de peces, invertebrados marinos y terrestres, así como de huevos, pichones e incluso adultos de otras especies, basura de origen antrópico, descartes de la pesca y carroña; presentan también interacciones de cleptoparasitismo e incluso “cosechan” frutos de los árboles (Howell & Dunn, 2007). Esta plasticidad en el uso de los recursos tróficos, especialmente de la basura y de los descartes pesqueros, ha motivado diversos estudios que intentan evaluar sus consecuencias a nivel individual y poblacional (e.g., Oro & Furness, 2002; Oro *et al.*, 1996; Yorio & Caille, 2004; Yorio & Giaccardi, 2002). En general se postula que la utilización de estos subsidios energéticos liberados por el hombre podría tener un efecto significativo sobre la inversión reproductiva, el desarrollo y la supervivencia (e.g., Brown, 1967; Howes & Montevecchi, 1993; Kilpi & Öst, 1998), promoviendo el incremento y la expansión geográfica de las poblaciones (Coulson & Coulson, 1998; Giaccardi *et al.*, 1997; Yorio *et al.*, 1998).

## Objetivos e hipótesis

Las gaviotas son quizás uno de los grupos de aves más estudiados a nivel mundial, y su biología ha sido extensamente analizada en relación a su ecología reproductiva (e.g., Behle & Goates, 1957; Brown, 1967; Burger, 1974b; Coulson *et al.*, 1982; Dexheimer & Southern, 1974; García-Borboroglu *et al.*, 2008; Harris, 1970; Kilpi & Öst, 1998; Kitaysky *et al.*, 1999; Schreiber & Schreiber, 1980; Schreiber *et al.*, 1979; Schreiber, 1970; Snow & Snow, 1967; Velarde, 1999; Verbeek, 1986; Yorio *et al.*, 1998; Yorio *et al.*, 1996a; Yorio & García-Borboroglu, 2002), alimentación (e.g., Annett & Pierotti, 1989; Bertellotti & Yorio, 1999; Coulson & Coulson, 1993; Chudzik *et al.*, 1994; Knoff *et al.*, 2002; Murphy *et al.*, 1984; Pierotti & Annet, 1991; Samelius & Alisauskas, 1999; Silva *et al.*, 2000; Smith & Carlile, 1993; Watanuki, 1992), distribución (e.g., Burger, 1983; Burger & Galli, 1987; Hand *et al.*, 1981; Hunt, 1972; Kubetzki & Garthe, 2003; Ramos, 2003; Raven & Coulson, 1997; Schwemmer & Garthe, 2005; Sibly & McCleery, 1983; Sol *et al.*, 1995) y comportamiento (e.g., Bertellotti & Yorio, 2000a; Bukacinski & Bukacinska, 2000; Burger & Gochfeld, 1983; Butler & Janes-Butler, 1982; Butler & Janes-Butler, 1983; Hand *et al.*, 1987; Montevecchi, 1978; Nelson, 1968; Schwemmer & Garthe, 2005; Snow & Snow, 1968). Sin embargo, una síntesis de la información disponible, que permita comenzar a entender la diversidad de las historias de vida (y su posible evolución por selección natural) en este grupo de organismos aún no ha sido abordada. Con la intención de dar un primer paso en esta dirección, el presente trabajo tiene como objetivo fundamental poner a prueba diversas predicciones de la teoría de historia de vida para este grupo de organismos.

La primera hipótesis a ser evaluada propone que los organismos asignan los recursos que adquieren del ambiente a distintas actividades que tienen que ver con su supervivencia y reproducción y que compiten entre sí por el uso de estos recursos. De esta forma el incremento en algunas de estas actividades determina una reducción en otras (Cody, 1966; Roff, 1992; Stearns, 1992). Diversas predicciones de esta hipótesis han sido evaluadas durante décadas. En diversas ocasiones se ha reportado que estas predicciones son soportadas por los datos empíricos; sin embargo, en diversas ocasiones ocurre que los patrones esperados de variación no son detectados en la naturaleza (Glazier, 1999; vanNoordwijk & deJong, 1986). Es por eso que fue de interés evaluar algunas de las predicciones de esta hipótesis que tienen que ver con la existencia de compromisos entre distintos rasgos de historia de vida, tales como el tamaño de nidada vs. el éxito de eclosión, el tamaño de nidada vs. la

supervivencia de pichones, la fecha de inicio de puesta vs. el éxito de eclosión, la fecha de inicio de puesta vs. la supervivencia de pichones, la duración del periodo de incubación vs. la supervivencia de pichones, etcétera.

La segunda hipótesis de este trabajo plantea que, dado que diversos atributos poblacionales son el resultado de cambios en los rasgos de historias de vida de los individuos que las componen es esperable que exista una relación entre ambos tipos de rasgos (Cole, 1954). Diversos estudios a nivel intra-específico (e.g., Coulson *et al.*, 1982; Hunt *et al.*, 1986) proponen que la competencia por alimento podría generar que el desempeño reproductivo en aquellas colonias más grandes y más densas sea menor. En este sentido, este estudio predice la existencia de correlaciones negativas entre la fecundidad y la supervivencia de pichones y entre el tamaño de las colonias y su densidad poblacional.

La tercera hipótesis se refiere al efecto del ambiente sobre la evolución de las historias de vida y propone que los organismos responden a la variación en el ambiente modificando sus patrones de asignación de recursos (vanNoordwijk & deJong, 1986; Veeroja *et al.*, 2008). Por un lado, Lack (1947) propuso que hacia altas latitudes los individuos ponen una mayor cantidad de huevos. El mecanismo propuesto por Lack fue que dado que el largo del día es mayor en altas latitudes los individuos pueden dedicar una mayor cantidad de tiempo a su alimentación. Otros mecanismos proponen que la mortalidad de adultos hacia altas latitudes tendería a ser mayor dada la marcada estacionalidad en esas regiones, conduciendo a la evolución de una mayor inversión reproductiva (i.e., compromiso entre supervivencia y fecundidad; Jetz *et al.*, 2008; Martin, 2004). Alternativamente, una mayor mortalidad de adultos podría reducir la densidad poblacional incrementando la disponibilidad de recursos por individuo, permitiendo incrementar su esfuerzo reproductor (Jetz *et al.*, 2008). En particular, dada la asociación entre diversas variables ambientales con la latitud, se predice que (a) la latitud se correlaciona con la inversión reproductiva, de forma tal que un menor número de huevos y/o huevos de menor tamaño son esperados a bajas latitudes (i.e., “the Tropical Clutch Reduction Paradigm”; Cooper *et al.*, 2005; Jetz *et al.*, 2008). (b) Dado que los períodos climáticamente favorables ocurrirían hacia altas latitudes (Hansen, 1987), se espera que la latitud se correlaciona con la fenología de la reproducción, de forma tal que un inicio más tardío de los eventos reproductivos es esperado hacia altas latitudes. Por otro lado, se espera una duración menor de los eventos reproductivos hacia altas latitudes debido a que la duración de los períodos climáticamente favorables y la disponibilidad de alimento tienden a

ser más cortos hacia altas latitudes (Hansen, 1987; Laidre *et al.*, 2008; Wilks, 2006). (c) Debido a los mecanismos mencionados en (b), predecimos además que la latitud se correlaciona con el éxito de eclosión, siendo esperable una relación negativa entre ambas variables.

De acuerdo con las predicciones arriba planteadas, los objetivos específicos de este trabajo son: (a) estudiar los patrones de co-variación entre rasgos de historia de vida de las especies del género *Larus* que reproducen en el continente americano, (b) evaluar cómo los rasgos de historia de vida se relacionan con los parámetros poblacionales de las colonias reproductivas, (c) analizar los cambios latitudinales en los rasgos de historia de vida y en los atributos poblacionales de las colonias reproductivas de este género.

## **Metodología**

### Colecta de datos

Se realizó una búsqueda de artículos científicos con la palabra clave “Larus” en las bases de datos “ISI Web of Knowledge” y “The Searchable Ornithological Research Archive (SORA)”, la cual resultó en un total de 2,500 referencias. A partir de la lectura del título se seleccionaron 490 estudios, los cuales fueron descargados y revisados. La base de datos final se elaboró a partir de 73 artículos que contenían información relevante sobre los rasgos de historia de vida y atributos poblacionales, para un total de 15 especies del género *Larus*.

Los rasgos de historia de vida fueron clasificados en: (a) medidas de inversión reproductiva pre-eclosión: tamaño de nidada (número de huevos por nido) y volumen promedio de huevo ( $\text{Largo} \times \text{Ancho}^2 / \Pi \times 6.6$ ); (b) medidas de inversión reproductiva post-eclosión: tasa de crecimiento de pichones (g/día), éxito de eclosión (número de pichones por huevo) y supervivencia de pichones (número de volantones por huevo y número de volantones por pichón nacido); y (c) fenología: fecha de inicio de la puesta (día juliano) y largo del período de incubación (en días). Con el fin de tomar en cuenta las diferencias entre hemisferios en la fecha de postura de huevos, la fecha de inicio de la puesta fue re-calculada (estandarizada) como el número de días a partir del comienzo del último invierno (i.e., 21 de junio en el

hemisferio sur y 21 de diciembre en el hemisferio norte). Debido a que la masa corporal no es frecuentemente reportada en la literatura, se revisó un atlas de tamaños corporales (Dunning, 2008) y para algunas especies se revisaron artículos científicos, de donde dicha información fue extraída.

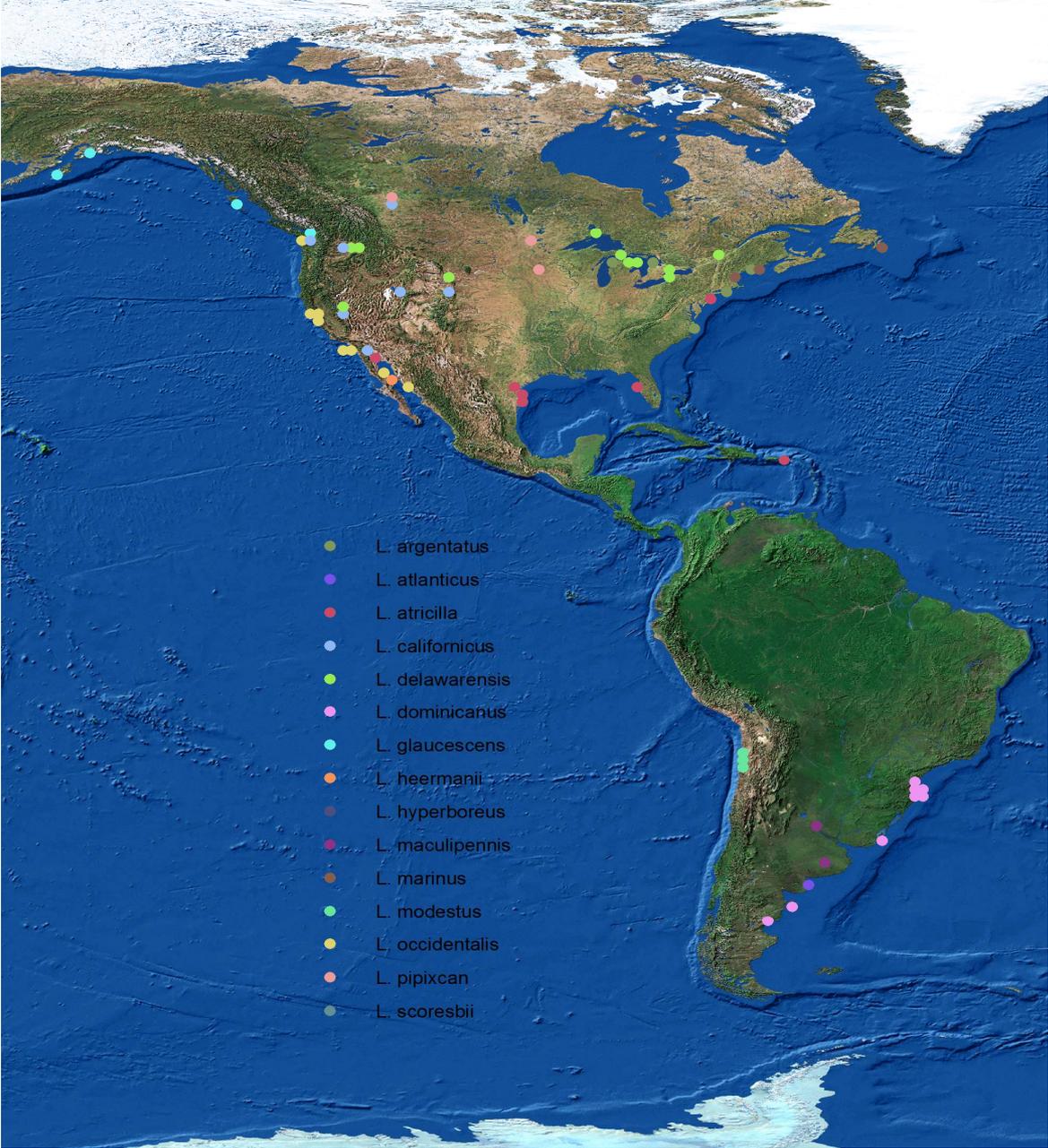
Por otro lado, dado que los atributos de historia de vida suelen tener una importante influencia sobre los parámetros poblacionales, se ingresaron a la base de datos los siguientes atributos de las poblaciones: tamaño de la colonia (número de parejas reproductoras), densidad de nidos (nidos/m<sup>2</sup>), posición geográfica de cada colonia (latitud y longitud geográfica) y rango de distribución reproductiva de la especie (en Km<sup>2</sup>). Esta última variable fue tomada de “BirdLife’s species datasheets” (<http://www.birdlife.org/>).

## Análisis de datos

### *Consideraciones previas*

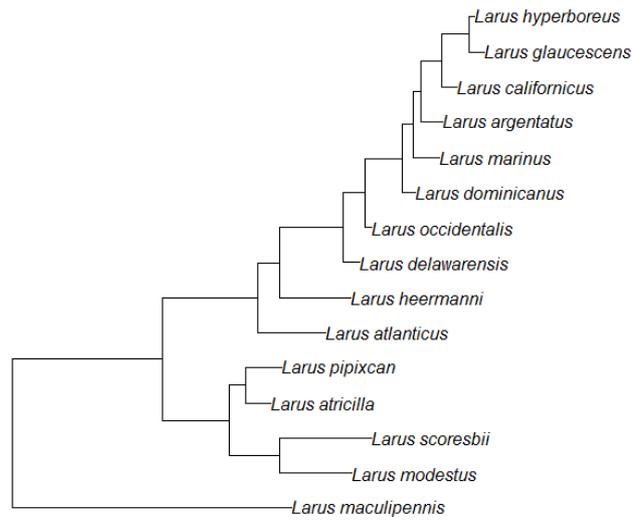
Los estudios en biología comparativa basados en información filogenética a nivel de especie son los más frecuentes debido principalmente a que la reconstrucción de las relaciones evolutivas a este nivel también son las más frecuentes. Sin embargo, estudios recientes sugieren que evaluar la información filogenética a nivel poblacional podría aportar en gran medida al estudio de la evolución fenotípica (Niewiarowski *et al.*, 2004). Esto podría ser muy relevante en aquellos casos -como en el presente estudio- en los cuales la información a nivel poblacional constituye la mayor proporción de toda la información disponible. Por lo tanto, los análisis estuvieron enfocados en el estudio de los patrones de co-variación entre distintos componentes de la historia de vida de los individuos y en los atributos de sus poblaciones a dos niveles de organización diferentes: a nivel específico y a nivel poblacional. En total se colectó información de 77 colonias reproductivas de *Larus* en América (**Fig. 1**) que corresponden a 15 especies (**Fig. 2a**).

**Figura 1.** Mapa que muestra la posición geográfica de las colonias agrupadas por especie que fueron analizadas en este trabajo.

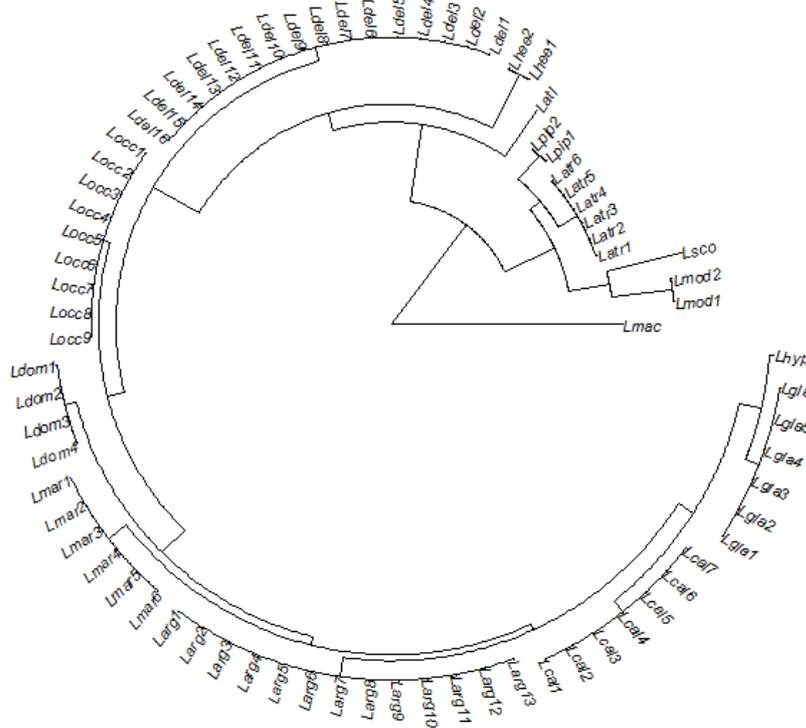


**Figura 2.** Hipótesis filogenéticas de las especies **(a)** y de las poblaciones **(b)** obtenidas de Pons *et al.* (2005) y editadas tomando en cuenta la identidad de las especies y poblaciones. Las poblaciones en la filogenia **b** fueron abreviadas de la siguiente manera: Lmac: *Larus maculipennis*, Lmod: *L. modestus*, Lsco: *L. scoresbii*, Latr: *L. atricilla*, Lpip: *L. pipixcan*, Latl: *L. atianticus*, Lhee: *L. heermanii*, Ldel: *L. delawarensis*, Locc: *L. occidentalis*, Ldom: *L. dominicanus*, Lmar: *L. marinus*, Larg: *L. argentatus*, Lcal: *L. californicus*, Lgla: *L. glaucescens* y Lhyp: *L. hyperboreus*. Los números al final de cada abreviatura fueron puestos arbitrariamente para identificar a cada población.

**(a)**



**(b)**



Antes de realizar los análisis estadísticos que se detallan más adelante, todos los datos fueron transformados por el método de Box-Cox (1964) con el fin de mejorar la linealidad, normalidad y homogeneidad de varianzas. Esta transformación busca una solución general para una familia de transformaciones comúnmente utilizadas (entre las que se encuentran,  $\text{Log}_{(x)}$ ,  $x^{1/2}$ ,  $x^{1/4}$ , entre otras) que consiste en calcular un parámetro lambda ( $\lambda$ ) que maximiza la estimación por máximo de verosimilitud de la función  $(Y^\lambda - 1)/\lambda$  para valores de  $\lambda \neq 0$  o  $\text{Log}_{(Y)}$  para valores de  $\lambda = 0$ .

### *Control del efecto del tamaño corporal*

Dado que la masa corporal es una variable que afecta prácticamente todos los atributos de un organismo, desde su bioquímica hasta su ecología (Schmidt-Nielsen, 1984) es importante controlar su efecto, particularmente en estudios de carácter comparativo. Para remover el efecto del tamaño corporal se calcularon los residuos de una regresión generalizada por mínimos cuadrados (“generalized least squares”, GLS) entre los rasgos de interés y el tamaño corporal, mientras se controla la no independencia estadística en la masa corporal dada por la historia evolutiva (Pagel, 1999).

Es importante notar que esto último no implica que los residuos que se computan sean filogenéticamente independientes. Revell (2009) describe este procedimiento estadístico para corregir por el tamaño corporal en estudios comparativos de la siguiente manera: primero se calcula la matriz  $C$  (matriz de varianza-covarianza filogenética), que describe las covarianzas esperadas y que provee la estructura del error para la masa corporal en el modelo lineal. Esta matriz fue estimada a partir de nuestra hipótesis filogenética bajo un modelo Browniano de evolución (i.e., bajo una tasa constante de evolución). Posteriormente se estiman los coeficientes de regresión entre el rasgo de interés y el tamaño corporal de la siguiente forma:

$$r = y - Xb$$

donde  $b$  es un vector que contiene las estimaciones por mínimos cuadrados de la pendiente y el intercepto e  $y$  es el vector del rasgo de interés para todas las poblaciones (o especies).  $X$  es una matriz de  $n \times 2$  que contiene una columna de unos y otra columna con los datos de tamaño corporal. Finalmente se calcula el vector de residuos  $r$ :

$$b = (X' C^{-1} X)^{-1} X' C^{-1} y$$

Estos residuos fueron posteriormente utilizados en un método filogenéticamente informativo para eliminar el efecto de las relaciones evolutivas, tanto a nivel de las poblaciones como de las especies, como se describe más adelante.

### *Control del efecto de la filogenia*

La información de la historia evolutiva de las especies de *Larus* en América proviene de una hipótesis filogenética realizada a partir de un análisis Bayesiano de ADN mitocondrial publicado por Pons *et al.* (2005). El largo de rama de esta filogenia, en formato Newick, fue obtenido directamente del primero de estos autores. Para tomar en cuenta las poblaciones como unidad muestral (en el análisis a nivel poblacional) se editó el árbol filogenético incorporando cada población de la siguiente manera: (a) para representar en una filogenia el tiempo de divergencia entre poblaciones, se tomó de manera arbitraria la cuarta parte del tiempo de divergencia entre el ancestro común las dos especies filogenéticamente más próximas (*L. hyperboreus* - *L. glaucescens*: 0.0033); (b) con esta información (0.0008 como el tiempo de divergencia entre poblaciones) se reconstruyó la hipótesis filogenética de Pons *et al.* (2005) agrupando a las poblaciones como politomías en su correspondiente rama específica (**Fig. 2b**). Las politomías fueron resueltas mediante un método aleatorio descrito en Paradis *et al.* (2004). De esta manera se pudo representar en una filogenia toda la información a escala poblacional.

Para incorporar la información filogenética en el análisis de los patrones de co-variación entre rasgos de historia de vida se utilizó un método filogenéticamente informativo. Este tipo de métodos son una poderosa herramienta para testear la generalización de hipótesis en ecología evolutiva (Felsenstein, 1985). Las especies descienden de un ancestro común lo que determina la existencia de una estructura jerárquica en dicha relación. Por lo tanto, si se toma al azar un par de especies de una filogenia, éstas no serán independientes. Es decir, la naturaleza jerárquica de las relaciones evolutivas presupone la existencia de no independencia estadística, incrementando la tasa de error de Tipo I (Felsenstein, 1985; Garland *et al.*, 1992; Niewiarowski *et al.*, 2004; Stearns, 1992). Este problema fue por primera vez analizado en profundidad por Felsenstein (1985) quien propuso el método de contrastes independientes para tomar en cuenta las relaciones entre las especies en estudios comparativos. El análisis consta de cuatro pasos: (a) encontrar en la filogenia dos especies que comparten un ancestro común, (b) computar el contraste como la diferencia en el valor del rasgo entre las dos especies, (c) remover ambas especies del árbol dejando a su ancestro común  $k$  como una

especie asignándole un nuevo valor del carácter (por detalles sobre el cálculo del valor del carácter para el ancestro común  $k$  consultar Felsenstein, 1985), (*d*) prolongar el largo de rama en el ancestro común  $k$ , añadiendo el largo de rama de las especies que fueron removidas en (*c*). Estos pasos se repiten hasta que el número de especies en el árbol sea uno. Este procedimiento produce  $n-1$  contrastes si el número de especies (o poblaciones) original es  $n$ .

Desde el desarrollo del método de contrastes independientes ha habido un gran esfuerzo por desarrollar nuevos métodos y mejorar los ya existentes. Hoy en día hay numerosos procedimientos disponibles para eliminar los efectos filogenéticos: modelos lineales generalizados (Martins & Hansen, 1997), estimación de ecuaciones generalizadas ("generalized estimating equations, GEE", Paradis & Claude, 2002), simulaciones Monte Carlo (Martins & Garland, 1991), modelos mixtos bayesianos (Lynch, 1991), entre otros. En el presente estudio, sin embargo, se escogió el método de contrastes independientes (Felsenstein, 1985) para tomar en cuenta el efecto de la historia evolutiva, debido a que es estadísticamente muy robusto y es el mejor comprendido de todos los métodos existentes (Clobert *et al.*, 1998; Garland *et al.*, 1992; Harvey & Pagel, 1991). Además, cuando la topología y el largo de rama están disponibles el método de contrastes independientes es con el que se obtiene el mejor desempeño, mayor poder estadístico y mejores estimaciones (Martins & Garland, 1991).

Es esperable que la diferencia entre los rasgos de especies hermanas sea proporcional al tiempo de divergencia, lo que sugiere que la magnitud de los contrastes es proporcional al largo de las ramas (Garland *et al.*, 1992). Por lo tanto los contrastes fueron obtenidos estandarizando el largo de rama mediante el método de Grafen (1989). Este método utiliza técnicas de máximo de verosimilitud para estimar un parámetro ( $\rho$ ) que indica la potencia a la cual debería ser elevado el largo de todas las ramas (Garland *et al.*, 1991). Esta estandarización fue realizada en el momento de calcular los contrastes independientes. Los contrastes independientes carecen de dimensionalidad y su signo es arbitrario, lo cual pone restricciones al momento de correlacionar pares de contrastes, por lo cual las regresiones fueron hechas "desde el origen" (Garland *et al.*, 1992).

#### *Análisis estadísticos y software*

El análisis de los patrones de co-variación a nivel de especie y a nivel poblacional fue similar. Todas las variables en la base de datos fueron resumidas mediante la media por especie en el

caso del análisis a nivel específico, y del mismo modo para cada colonia reproductiva en el análisis a nivel poblacional. Para evaluar la co-variación entre (a) rasgos de historia de vida, (b) rasgos de historia de vida y atributos poblacionales y (c) atributos poblacionales, se ajustaron modelos lineales (MLs) entre pares de variables, removiendo el efecto de la masa (mediante GLS) y de la filogenia (mediante análisis de contrastes independientes). Utilizamos MLs ya que son una herramienta corriente a la hora de estudiar patrones de variación entre atributos fenotípicos (ver Pagel, 1999).

Por otro lado, es importante tomar en cuenta que la relación entre los atributos fenotípicos también podría afectar la evolución de las historias de vida. Para ello se utilizó el método filogenético por mínimos cuadrados generalizados (PGLS) mediante el cual se evaluaron modelos de regresión múltiple. El método PGLS es una alternativa al uso de contrastes independientes (Pagel, 1999) dado que, entre otras ventajas, permite incorporar otros modelos de evolución a través de la estructura de correlación filogenética (matriz de varianza-covarianza) (Paradis, 2006). Debido a que la base de datos presenta algunos vacíos de información, sólo fue posible analizar los patrones de co-variación sólo entre rasgos de historia de vida a nivel específico. Los modelos de regresión fueron calculados separadamente para cada rasgo de historia de vida como la variable dependiente y el resto de los rasgos de historia de vida como las variables independientes, siempre y cuando los modelos analizados tuvieran sentido biológico.

Para escoger el modelo de regresión que mejor describe las observaciones se utilizó el procedimiento de *backward stepwise*. Este método consiste en construir un modelo completo y paso a paso reducir el número de variables hasta quedarnos con el mejor modelo. Para ello, se utilizó el Criterio de Información de Akaike o AIC (Akaike, 1973). De manera complementaria se utilizó el método de  $\Delta AIC$  donde se compararon los valores de AIC de cada modelo con aquel que presentó menor valor de AIC (Burnham & Anderson, 2002):  $\Delta AIC = AIC_i - AIC_{min}$ , donde  $AIC_i$  es el valor de AIC para el modelo  $i$  y  $AIC_{min}$  es el valor de AIC del modelo que presentó el menor valor de AIC.

Si bien las variables ambientales no son heredables en el sentido genético convencional, los organismos nacen en un contexto de condiciones ambientales que fueron experimentadas por sus padres (Garland *et al.*, 1992). Esto podría ocasionar que las variables ambientales co-varíen con los atributos fenotípicos, por lo cual los efectos filogenéticos también fueron removidos de la latitud (Garland *et al.*, 1992; Rezende *et al.*, 2004).

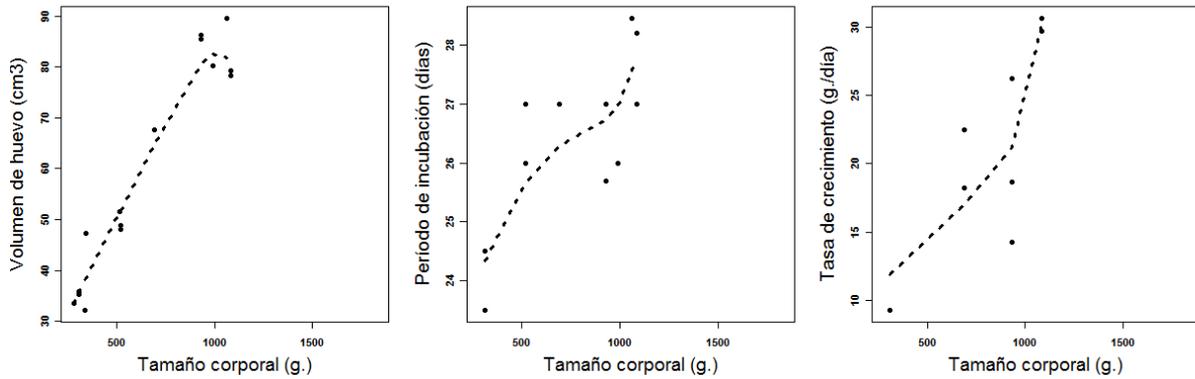
Para una mayor claridad en la visualización e interpretación de los resultados de manera gráfica, y con la intención de visualizar la relación real entre las variables, los datos son presentados sin transformar. Además fue ajustada una curva suavizada (“smoothing”) para observar patrones generales de asociación entre las variables. Por otro lado, los resultados de los modelos lineales: pendiente,  $R^2$  y  $p$ -valor, son presentados a partir de los datos transformados. El análisis de los datos fue realizado con el software R (R, Development Core Team 2010). Para calcular los residuos y así filtrar el tamaño corporal mediante GLS se utilizó una modificación del código provisto por Revell (2009) para tomar en cuenta los datos no disponibles (“NA”) en la base de datos. Para realizar el análisis filogenético se utilizó el paquete específico “ape” -análisis de contrastes independientes, cálculo de matriz  $C$  y PGLS- (Paradis *et al.*, 2004). Para evaluar la significancia estadística de los modelos lineales, la probabilidad de error de tipo I se fijó arbitrariamente en 5% y se interpreta como marginalmente significativa hasta el 10%.

## Resultados

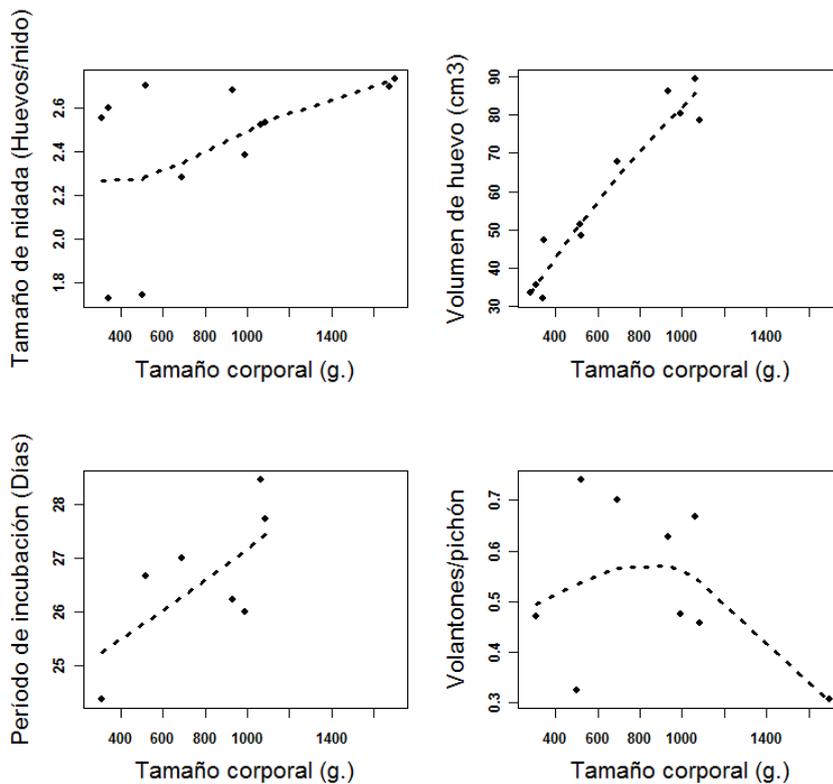
### Relaciones alométricas en rasgos de historia de vida y en atributos poblacionales

El tamaño corporal presentó una correlación positiva y significativa con rasgos de inversión reproductiva y fenología, tanto al nivel poblacional como específico. Aquellos individuos con mayor tamaño corporal mostraron una tendencia a poner más huevos y de mayor tamaño, a presentar un período de incubación más largo y a que sus pichones crezcan más rápidamente (**Figs. 3 y 4, Tabla 1**). Sin embargo, cuando se remueve el efecto de las relaciones filogenéticas, se observa que sólo el volumen promedio de huevo varió positivamente con el tamaño corporal a nivel poblacional, mientras que al nivel de especie tanto el volumen promedio de huevo como el tamaño de nidada variaron positivamente con el tamaño corporal (**Tabla 1**). Además, a este último nivel se encontró una relación negativa entre la supervivencia de pichones, medida como el número de volantones por pichón, y el tamaño corporal (**Tabla 1**).

**Figura 3.** Relación entre el volumen promedio de huevo, el período de incubación y la tasa de crecimiento de pichones con el tamaño corporal, al nivel poblacional (análisis convencionales).



**Figura 4.** Relación entre el tamaño de nidada, el volumen promedio de huevo, el período de incubación, y el número de volantones por pichón con el tamaño corporal, al nivel de especie (análisis convencionales).

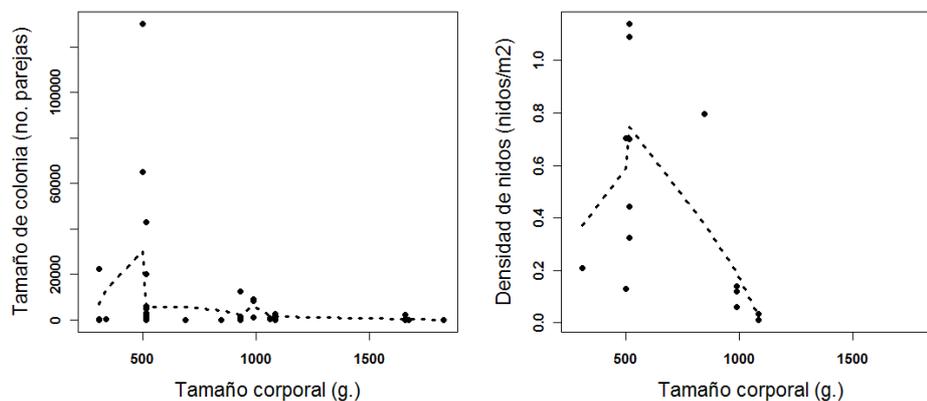


Por otra parte, el tamaño corporal también se correlacionó con algunos atributos poblacionales, pero estas correlaciones fueron sólo detectadas en los análisis convencionales y al nivel de organización poblacional. En particular, se observó que tanto el tamaño de las colonias como la densidad de las mismas varían negativamente con el tamaño corporal (**Fig. 5, Tabla 1**).

**Tabla 1.** Patrones de variación entre el tamaño corporal y rasgos de historia de vida y atributos poblacionales en ambos niveles.

	<i>Análisis a nivel poblacional</i>				<i>Análisis a nivel específico</i>			
	pendiente	R2	p-valor	N	pendiente	R2	p-valor	N
<b>Rasgos de historia de vida (análisis convencionales)</b>								
Tamaño de nidada	+	0.005	0.589	62	+	0.212	0.132	12
Volumen promedio de huevo	+	0.940	<0.001	15	+	0.938	<0.001	11
Fecha de inicio de puesta	+	-0	0.986	24	-0	0.071	0.489	9
Período de incubación	+	0.557	0.008	11	+	0.517	0.069	7
Tasa de crecimiento de pichones	+	0.577	0.029	8				
Pichones por huevo	-	0.012	0.596	26	-	0.002	0.909	9
Volantones por huevo	-	0.022	0.646	12	+	0.005	0.865	8
Volantones por pichón	-	0.055	0.348	18	-	0.026	0.678	9
<b>Rasgos de historia de vida (análisis filogenéticos)</b>								
Tamaño de nidada	+	0.001	0.786	61	+	0.333	0.049	11
Volumen promedio de huevo	+	0.826	<0.001	14	+	0.849	<0.001	10
Fecha de inicio de puesta	-0	0.001	0.864	23	+	0.186	0.246	8
Período de incubación	-0	0.009	0.785	10	-0	0.075	0.552	6
Tasa de crecimiento de pichones	+	0.028	0.694	7				
Pichones por huevo	-	0.012	0.598	25	-	0.178	0.259	8
Volantones por huevo	-	-0	0.956	11	-	0.030	0.680	7
Volantones por pichón	-	0.039	0.429	17	-	0.411	0.063	8
<b>Atributos poblacionales (análisis convencionales)</b>								
Tamaño de colonia	-	0.098	0.027	50	-	0.171	0.181	12
Densidad de nidos	-	0.371	0.021	14	-	0.109	0.523	6
Rango de distribución					+	0.016	0.789	7
<b>Atributos poblacionales (análisis filogenéticos)</b>								
Tamaño de colonia	-	0.02	0.331	49	-	0.167	0.187	11
Densidad de nidos	-	0.006	0.799	13	-	0.110	0.521	5
Rango de distribución					-	0.116	0.456	6

**Figura 5.** Relación entre el tamaño de la colonia y la densidad de nidos con el tamaño corporal, a nivel poblacional (análisis convencionales).



### Co-variación entre rasgos de historia de vida

En la literatura revisada en este trabajo la tasa de crecimiento de pichones fue raramente reportada, por lo que este rasgo no pudo ser considerado en los análisis de los patrones de co-variación entre rasgos de historia de vida.

#### *Esfuerzo reproductivo, éxito de eclosión y supervivencia de pichones*

Al nivel de especie se detectó que aquellas parejas reproductivas que ponen más huevos presentan un menor éxito de eclosión (**Tabla 2**). Sin embargo, el éxito de eclosión de los individuos que ponen huevos de mayor tamaño tendió a ser mayor (**Tablas 2, 3 y 4**). Es decir, el éxito de eclosión tiende a incrementarse cuando las nidadas son más pequeñas y cuando el volumen de huevos es más grande. Por otra parte, en ambos niveles el tamaño de la nidada presentó una relación positiva con la supervivencia de pichones medida como el número de volantones por huevo (**Tabla 2**).

**Tabla 2.** Patrones de co-variación entre rasgos de historia de vida en ambos niveles.

	<i>Análisis a nivel poblacional</i>				<i>Análisis a nivel específico</i>			
	pendiente	R2	p-valor	N	pendiente	R2	p-valor	N
<b>Esfuerzo reproductivo y supervivencia</b>								
Tamaño de nidada vs. Pichones por huevo	-	0.026	0.470	21	-	0.748	<b>0.006</b>	7
Tamaño de nidada vs. Volantones por huevo	+	0.494	<b>0.035</b>	8	+	0.623	<b>0.035</b>	6
Tamaño de nidada vs. Volantones por pichón	-	0.102	0.246	14	+	0.086	0.444	8
Volumen promedio de huevo vs. Pichones por huevo	-	0.197	0.270	7	+	0.483	<b>0.083</b>	6
Volumen promedio huevo vs. Volantones por huevo					+	-0	0.989	5
Volumen promedio huevo vs. Volantones por pichón					+	0.003	0.914	6
<b>Fenología y supervivencia</b>								
Fecha de inicio de puesta vs. Pichones por huevo	-	0.011	0.747	11	-	0.462	<b>0.093</b>	6
Fecha de inicio de puesta vs. Volantones por huevo					-	0.157	0.437	5
Fecha de inicio de puesta vs. Volantones por pichón	+	0.001	0.954	5	-	0.083	0.490	7
Período de incubación vs. Pichones por huevo					+	0.197	0.378	5
Período de incubación vs. Volantones por pichón					+	0.599	<b>0.041</b>	6
<b>Esfuerzo reproductivo y fenología</b>								
Tamaño de nidada vs. Fecha de inicio de puesta	-	0.081	0.198	21	+	0.450	<b>0.069</b>	7
Tamaño de nidada vs. Período de incubación	+	0.075	0.445	9	-	0.119	0.450	6
Volumen promedio de huevo vs. Fecha de inicio de puesta	-	0.510	<b>0.071</b>	6	+	0.076	0.509	7
Volumen promedio de huevo vs. Período de incubación	-	0.161	0.431	5	-	0.002	0.926	6

### *Fenología, éxito de eclosión y supervivencia de pichones*

Al nivel específico, aquellas parejas reproductoras que iniciaron más tarde la puesta de los huevos tendieron a presentar un menor éxito de eclosión (**Tablas 2, 3 y 4**). Además, aquellas especies cuyo período de incubación es más prolongado presentaron una mayor supervivencia de pichones (medida como número de volantones por pichón) que las especies con períodos de incubación más cortos (**Tablas 2, 3 y 4**).

### *Esfuerzo reproductivo y fenología*

Los análisis a nivel poblacional sugieren una correlación negativa entre la fecha de inicio de puesta de huevos y su volumen, es decir, que cuanto más tarde comienza el período de puesta menor es el volumen de los huevos (**Tabla 2**). A nivel específico, los análisis sugieren una correlación positiva entre la fecha de inicio y el tamaño de la puesta, es decir, cuanto más tarde comienza el período de puesta mayor es el tamaño de la nidada (**Tabla 2**).

**Tabla 3.** Modelos para explicar los patrones de variación en rasgos de historia de vida que presentaron mejor ajuste durante el proceso de *Stepwise*. Los modelos son presentados ordenados de acuerdo a los valores de AIC. Se destacan en negrita aquellos valores de  $\Delta AIC$  menores a 2. Con \* se muestran los modelos seleccionados según el criterio de AIC. No fueron tomados en cuenta aquellos modelos nulos seleccionados por el criterio de AIC. Abreviaturas: L1: pichones por huevo; P2: volantones por pichón; vprom: volumen promedio de huevo; tnid: tamaño de nidada; perin: período de incubación; inip: fecha de inicio de puesta.

Modelos	AIC	$\Delta AIC$
<b>SUPERVIVENCIA</b>		
L1 ~ vprom + tnid + inip*	-26.22	<b>0</b>
L1 ~ vprom + tnid + inip + perin	-25.07	<b>1.15</b>
P2 ~ vprom + perin*	-10.48	<b>0</b>
P2 ~ vprom + inip + perin	-8.72	<b>1.76</b>
P2 ~ vprom + tnid + inip + perin	-6.76	3.72
<b>FENOLOGÍA</b>		
perin ~ vprom + inip*	182.62	<b>0</b>
perin ~ vprom + tnid + inip	184.61	<b>1.99</b>
inip ~ 1	-80.68	<b>0</b>
inip ~ tnid	-80.59	<b>0.09</b>
inip ~ vprom + tnid	-79.14	<b>1.54</b>
<b>ESFUERZO REPRODUCTIVO</b>		
tnid ~ 1	31.02	<b>0</b>
tnid ~ inip	31.10	<b>0.08</b>
tnid ~ inip + vprom	32.62	<b>1.60</b>
vprom ~ 1	11.07	<b>0</b>
vprom ~ inip	12.86	<b>1.79</b>
vprom ~ inip + tnid	14.38	3.31

#### Co-variación entre rasgos de historia de vida y atributos poblacionales

A nivel poblacional, se observó que las parejas reproductivas de las colonias más grandes y más densas tienden a poner una mayor cantidad de huevos por nido que aquellas parejas de colonias más pequeñas o menos densas (**Tabla 5**). Además, las colonias más grandes tienden a presentar un éxito de eclosión mayor que las colonias más pequeñas (**Tabla 5**). A nivel específico, se observó que el volumen promedio de huevo se correlacionó negativamente con el rango de distribución (**Tabla 5**).

**Tabla 4.** Parámetros estimados de los modelos seleccionados. En aquellos modelos donde el criterio de AIC seleccionó el modelo nulo se muestran los coeficientes del segundo mejor modelo.

	Coeficientes	p-valor	N
<b>SUPERVIVENCIA</b>			
<b>Éxito de eclosión</b>			6
Intercepto	0.006	0.815	
Volumen de huevo	0.141	<b>0.018</b>	
Tamaño de nidada	-0.013	0.154	
Fecha inicio de puesta	-62.583	<b>0.053</b>	
<b>Volantones por pichón</b>			7
Intercepto	0.132	0.284	
Volumen de huevo	0.260	<b>0.040</b>	
Período de incubación	0.000	<b>0.054</b>	
<b>FENOLOGÍA</b>			
<b>Período de incubación</b>			7
Intercepto	56761.000	0.613	
Volumen de huevo	-92231.000	0.313	
Fecha inicio de puesta	83510251.000	0.211	
<b>Inicio de fecha de puesta</b>			7
Intercepto	0.000	0.817	
Tamaño de nidada	0.000	<b>0.266</b>	

### Relación entre atributos poblacionales

Al nivel poblacional se observó que las colonias más grandes presentaron mayores densidades de nidos (Pendiente: +,  $R^2 = 0.220$ , p-valor= 0.091, n= 13), mientras que al nivel específico no se detectó ninguna esta relación entre atributos poblacionales.

**Tabla 5.** Patrones de co-variación entre rasgos de historia de vida y atributos poblacionales en ambos niveles de organización.

	pendiente	R2	p-valor	N
<b><i>Nivel poblacional</i></b>				
Tamaño de nidada vs. tamaño de colonia	+	0.083	<b>0.069</b>	40
Volumen promedio de huevo vs. tamaño de colonia	+	0.076	0.509	7
Fecha de inicio de puesta vs. tamaño de colonia	+	-0	0.975	17
Período de incubación vs. tamaño de colonia	-	-0	0.978	6
Pichones por huevo vs. tamaño de colonia	+	0.188	<b>0.073</b>	17
Volantones por huevo vs. tamaño de colonia	+	0.001	0.939	9
Volantones por pichón vs. tamaño de colonia	-	0.004	0.832	14
Tamaño de nidada vs. densidad de nidos	+	0.316	<b>0.072</b>	10
<b><i>Nivel específico</i></b>				
Tamaño de nidada vs. tamaño de colonia	-	0.089	0.374	10
Volumen promedio de huevo vs. tamaño de colonia	-	0.003	0.896	7
Fecha de inicio de puesta vs. tamaño de colonia	-0	0.150	0.343	7
Período de incubación vs. tamaño de colonia	-	0.038	0.675	6
Pichones por huevo vs. tamaño de colonia	-	0.022	0.724	7
Volantones por huevo vs. tamaño de colonia	+	0.101	0.487	6
Volantones por pichón vs. tamaño de colonia	-	0.050	0.563	8
Volumen promedio de huevo vs. rango de distribución	-	0.914	<b>0.001</b>	6
Fecha de inicio de puesta vs. rango de distribución	-	0.104	0.533	5
Pichones por huevo vs. rango de distribución	-	0.501	0.115	5

### Tendencias latitudinales en rasgos de historia de vida y atributos poblacionales

La fenología de la reproducción varió con la latitud, tanto a nivel poblacional como específico. A nivel poblacional, se observó que aquellas colonias que habitan en latitudes más altas tienden a iniciar el período de puesta de huevos más tardíamente (**Tabla 6**). A nivel específico, se observó que las especies que ocurren a latitudes mayores tienden a presentar períodos de incubación más prolongados y un menor éxito de eclosión (**Tabla 6**). Los atributos poblacionales no mostraron ninguna relación significativa con la latitud a ninguno de los dos niveles analizados (**Tabla 6**).

**Tabla 6.** Patrones latitudinales en rasgos de historia de vida y atributos poblacionales una vez removidos los efectos filogenéticos y el tamaño corporal.

	<i>Análisis a nivel poblacional</i>				<i>Análisis a nivel específico</i>			
	pendiente	R <sup>2</sup>	p-valor	No. Pob.	pendiente	R <sup>2</sup>	p-valor	No. Spp.
<b>Rasgos de historia de vida</b>								
Tamaño de nidada	-	0.007	0.533	61	+	0.154	0.206	11
Volumen promedio de huevo	-	0.096	0.261	14	-	0.221	0.145	10
Fecha de inicio de puesta	+	0.572	<0.001	23	-0	0.095	0.421	8
Período de incubación	-	0.002	0.902	10	+	0.868	0.002	6
Tasa de crecimiento	-	0.062	0.552	7				
Pichones por huevo	-	0.001	0.869	25	-	0.621	0.012	8
Volantones por huevo	+	-0	0.973	11	-	0.271	0.186	7
Volantones por pichón	-	0.003	0.833	17	+	0.078	0.467	8
<b>Atributos poblacionales</b>								
Tamaño de la colonia	+	0.033	0.205	49	-	0.242	0.104	11
Densidad de nidos	+	0.019	0.636	13	+	0.024	0.769	5
Rango de distribución					+	0.280	0.222	6

## Discusión

Este trabajo analizó cómo un grupo de organismos que mayormente presenta hábitos de vida generalistas y oportunistas asigna sus recursos energéticos, que en muchos casos están influenciados por actividades humanas, entre distintos rasgos de historia de vida. De esta forma, se pretende avanzar en la comprensión de la evolución de un género sumamente particular de aves, a través de la evaluación de varias predicciones de la teoría de historias de vida. Específicamente, se evaluó la variación en la inversión parental, la fenología reproductiva, el desarrollo de las crías, el éxito de eclosión y la supervivencia de pichones. También se exploró la relación entre todos estos rasgos y diversos atributos poblacionales, así como la presencia de patrones latitudinales en ambos conjuntos de datos.

## Relaciones alométricas en rasgos de historia de vida y en atributos poblacionales

El tamaño corporal está estrechamente relacionado con distintos rasgos de historia de vida como ser la supervivencia adulta y la fecundidad, la fenología de la reproducción, la supervivencia y el desarrollo de las crías, entre otros (Bennett & Owens, 2002; Blueweiss *et al.*, 1978; Hone & Benton, 2005; Rahn *et al.*, 1975; Saether, 1989; Sagar & Horning Jr, 1998; Stearns, 1992). Por lo tanto, el tamaño corporal puede ser considerado una variable fundamental para entender la variación en los rasgos de historia de vida (Fox *et al.*, 2001; Wikelski, 2005). A manera de ejemplo, ser grande puede incrementar la defensa contra depredadores, el éxito de depredación, el rango potencial de tamaño de presas, y la habilidad competitiva intra e inter-específica, entre otras ventajas (Hone & Benton, 2005). Sin embargo, ser grande también puede presentar desventajas, como ser un incremento en el tiempo de desarrollo (y por tanto en la probabilidad de depredación de pichones), un aumento en los requerimientos alimenticios y una menor capacidad de respuesta adaptativa a cambios repentinos en el ambiente debido a los mayores tiempos generacionales (Ballance *et al.*, 1997; Hone & Benton, 2005). La economía entre estos costos y beneficios determina en que medida el tamaño corporal afecta la evolución de las historias de vida de los organismos.

Dentro de este contexto, es de esperar que los individuos más grandes tengan una mayor capacidad de adquirir y almacenar nutrientes que los individuos más pequeños, y que por tanto, puedan destinar más recursos a la producción de una mayor cantidad de huevos (e.g., Bennett & Owens, 2002; Bonnet *et al.*, 2003; Camargo *et al.*, 2005; Lack, 1947, , 1948; Lüddecke, 2002). En este sentido, los análisis filogenéticamente informados mostraron que para el género *Larus* existe una correlación positiva entre el tamaño de nidada y el volumen promedio de los huevos con el tamaño corporal. Por otro lado, se detectó una relación negativa entre la supervivencia de pichones y el tamaño corporal al nivel específico, lo cual podría deberse a un incremento en la duración de las etapas tempranas del desarrollo al aumentar el tamaño corporal. Es decir, individuos más grandes producirían pichones de mayor tamaño al nacer lo cual implica un mayor tiempo de desarrollo de dichos pichones. La probabilidad de depredación intra y/o inter-específica y la mortalidad por factores climáticos adversos (e.g., tormentas, altos niveles de marea, entre otros) podrían incrementarse conduciendo a una disminución de la supervivencia de pichones. En línea con esto, los análisis convencionales a ambos niveles de organización indicaron la existencia de una correlación positiva entre la duración del periodo de incubación y el tamaño corporal.

La variación entre el tamaño corporal y la supervivencia de pichones (volantones) ha sido estudiada por Saether (1989), quien analizó cómo varía la supervivencia adulta y de juveniles de las aves de Europa. Aunque este autor no consideró los efectos filogenéticos, sus resultados indicaron que tanto la supervivencia de individuos juveniles como adultos presenta una relación positiva con el tamaño corporal. El análisis de Saether (1989) fue realizado en una amplitud taxonómica más importante que la del presente estudio, lo cual podría explicar las diferencias con nuestros resultados. Es esperable que algunos patrones de co-variación entre rasgos de historia de vida se expresen de manera más marcada a ciertos niveles y además pueden ser diferentes dependiendo del grupo taxonómico (Bennett & Owens, 2002).

En referencia a los atributos poblacionales, la relación entre densidad poblacional y el tamaño corporal ha sido explorada para varios grupos de animales por Damuth (1981; 1987). Este autor observó que la densidad ( $D$ ) se relaciona negativamente con el tamaño corporal ( $W$ ) de la siguiente forma:  $D \cdot W^{0.75}$ . Sin embargo, Brown & Maurer (1987) y Marquet *et al.* (1995) analizaron datos empíricos de aves, y de mamíferos e invertebrados marinos, respectivamente, y notaron que las especies de tamaño intermedio presentarían mayores densidades poblacionales. En este trabajo se observó que, de acuerdo a lo predicho por Damuth (1981; 1987), tanto el tamaño de las colonias como su densidad se relacionaron negativamente con la masa corporal. Sin embargo, más allá del ajuste significativo del modelo lineal, la inspección visual de los datos no transformados (ver curva suavizada en la **Fig. 5**) sugiere que, de acuerdo a lo planteado por Brown & Maurer (1987), la densidad de nidos presentaría un máximo hacia tamaños corporales intermedios.

#### Co-variación entre rasgos de historia de vida

En general, los estudios de historia de vida en gaviotas postulan que el tamaño de nidada para estas especies es de 3 huevos (Monaghan *et al.*, 1998; Nager *et al.*, 2001), lo que parece confirmarse en el presente estudio ( $2.58 \pm 0.32$ ,  $n = 62$  colonias). No obstante, existe cierto grado de variación inter-específico en este atributo, ya que el mismo osciló entre 1.73 (*L. modestus*) y 2.74 (*L. marinus*) huevos por nido. Además, los resultados obtenidos en este trabajo sugieren que la reducción en el éxito de eclosión al incrementarse el tamaño de nidada podría ser una consecuencia del incremento en esta última variable, debido a que la calidad de los huevos y/o la habilidad para su cuidado pueden verse afectados (Benton *et al.*, 2005;

Gillespie *et al.*, 2008; Nager *et al.*, 2001). En este trabajo el éxito de eclosión de huevos tiende a ser menor en nidadas más grandes, sin embargo, la supervivencia de pichones tiende a incrementarse. Una posible explicación para este resultado es que exista una marcada diferencia en la obtención de recursos del ambiente entre parejas reproductivas. Aquellas parejas que tienen mayor capacidad para conseguir alimento, podrían ser capaces de producir más huevos y también lograr mayores valores de supervivencia de los pichones que nacen.

La disponibilidad de alimento ha sido uno de los factores más aceptados para explicar la fecha de comienzo de la temporada de reproducción en las aves marinas y el desempeño reproductivo en general (e.g., Hunt & Hunt, 1976; Lack, 1947; Martin, 1987; Schroeder *et al.*, 2009). A nivel intra-poblacional generalmente se observa un declive del desempeño reproductivo conforme avanza la temporada. Por ejemplo, algunos rasgos como el tamaño de nidada y el éxito de eclosión decrecen en aquellas parejas que comienzan más tarde su reproducción (e.g., García-Borboroglu *et al.*, 2008; Hiom *et al.*, 1991; Sydeman *et al.*, 1991). Sin embargo, para nuestro conocimiento, a la fecha no existe ningún análisis desarrollado en aves marinas que haya evaluado la relación entre estos rasgos a los niveles de organización abordados en el presente trabajo. En este sentido, si se combinan los resultados a nivel poblacional y específico, se observa que los organismos que se reproducen más tardíamente producen más huevos (nivel específico) pero de menor tamaño (nivel poblacional), y por tanto presentan una menor tasa de eclosión (nivel específico). En línea con esto, se observó que los huevos más pequeños presentan una menor tasa de eclosión (nivel específico). Estos resultados concuerdan con lo que se denomina “estrategia de dispersión del riesgo” (Boer, 1968). Esta estrategia implica que al aumentar la variabilidad ambiental (e.g., disponibilidad de alimento o condiciones climáticas) y/o el riesgo de depredación, los organismos regulan el esfuerzo reproductor con el fin de disminuir la varianza en su adecuación biológica (Lampert & Linsenmair, 2002; Nielsen *et al.*, 2008; Olsen & Vøllestad, 2003; Stearns, 1992, , 2000). En el caso particular del presente estudio, se podría proponer que un retraso en el comienzo de la temporada reproductiva (debido a condiciones ambientales adversas) podría producir un incremento en el tamaño de nidada pero reduciendo el volumen de los huevos, lo que si bien disminuye el éxito de eclosión, podría aumentar la probabilidad de que alguno de los descendientes llegue al estado adulto. Además, la reducción del tamaño de huevo supone el nacimiento de pichones con menor tamaño corporal, los cuales necesitarían menor cantidad de recursos y tiempo para crecer y desarrollarse, lo cual podría ser también ventajoso cuando la temporada reproductiva comienza más tardíamente.

Finalmente, períodos de incubación más prolongados podrían dar lugar a una mayor supervivencia de pichones debido a que en general la longitud de este período está asociada positivamente con el grado de madurez al nacer (Nice, 1954). Según postula Hötter (1998) un mayor riesgo de mortalidad en la fase de huevo, debido a un período de incubación más prolongado, podría ser compensado con un desarrollo más rápido del neonato, conduciendo a los individuos a una disminución en la mortalidad diaria de pichones (i.e., mayor supervivencia). Los resultados de este trabajo indican que a nivel de especie existe una relación positiva entre el periodo de incubación y la supervivencia, medida como el número de volantones por pichón. Este resultado permite apoyar en parte lo predicho por Hötter (1998). Sin embargo, el mecanismo planteado por este autor para explicar la relación entre tiempo de incubación y mortalidad diaria de pichones no pudo ser evaluado en este estudio por falta de datos sobre la tasa de desarrollo de pichones.

#### Co-variación entre rasgos de historia de vida y atributos poblacionales

El número de descendientes que se producen en cada evento reproductivo debiera tener un efecto sobre la cantidad total de descendencia dejada por los individuos y por tanto sobre los parámetros poblacionales (Mysterud *et al.*, 2003; Yoccoz *et al.*, 2002). Sin embargo, la relación entre el tamaño y la densidad de las colonias y el tamaño de nidada ha sido un tema poco abordado en estudios de aves (Brown & Brown, 1996). Algunos estudios indican una falta de correlación entre el tamaño de la nidada y el tamaño de las colonias (Brown & Brown, 1996; Kasprzykowski, 2007), en tanto otros han detectado una correlación positiva (Václav & Hoi, 2002). Para el caso particular de las aves marinas, Hunt *et al.* (1986) observaron que la supervivencia de pichones se reduce con el incremento del tamaño poblacional. Esta observación sugiere que incrementos en el tamaño poblacional desencadenan un aumento en la competencia por el alimento cercano a las colonias, por espacio para nidificar y/o por algún otro recurso limitante, disminuyendo los niveles de inversión pre y post-reproductiva (Coulson *et al.*, 1982; Hunt *et al.*, 1986). Los resultados obtenidos en el presente trabajo no apoyan dicha predicción, ya que el tamaño de puesta se incrementó, tanto con el tamaño de la colonia como con la densidad de individuos que ocurren en las mismas. Varias de las poblaciones de gaviotas se alimentan de recursos de origen humano que podrían eliminar los efectos de la competencia por alimento en torno a las colonias. Incluso, la tasa de eclosión de huevos también se incrementó con el tamaño de la

colonia lo que apoyaría la hipótesis de ausencia de competencia por recursos tróficos. Por otro lado, esta observación podría indicar que las colonias más grandes pueden ofrecer una mayor protección contra posibles depredadores en aquellas colonias que sufren depredación (Danchin & Wagner, 1997) o un mayor éxito en el escape de los depredadores (e.g., comportamiento de "mobbing"; Nelson & Baird, 2002), o ser menos afectadas por los disturbios antropogénicos, o presentar una mayor capacidad de detección del alimento conforme se incrementa el número de individuos en las áreas de alimentación. No obstante, debe ser notado que una mayor cantidad de huevos producidos, así como una mayor tasa de eclosión, no garantiza que los valores de supervivencia hasta el estado adulto sean mayores.

### Relación entre atributos poblacionales

En el presente trabajo se encontró una correlación positiva entre la densidad de las colonias y el tamaño de las mismas a nivel poblacional. Las especies del género *Larus* presentan una marcada asociación con fuentes de alimento proveniente de actividades antrópicas como ser la basura y los descartes de la pesca (e.g., Bertellotti & Yorio, 2000b; González-Zevallos & Yorio, 2006; Oro *et al.*, 1996; Yorio *et al.*, 1996b; Yorio & Giaccardi, 2002). Diversos estudios han sugerido que estas fuentes de alimento tienen un efecto positivo sobre la inversión parental, el éxito de eclosión y la supervivencia de pichones, promoviendo el crecimiento de las poblaciones (e.g., Brown, 1967; Howes & Montevecchi, 1993; Kilpi & Öst, 1998). Por otro lado, el incremento en la densidad de nidos con el tamaño de las colonias podría estar dado en un contexto donde el hábitat disponible para nidificar sería un recurso limitante. Si bien las gaviotas son especies generalistas, debe ser notado que la selección del hábitat reproductivo involucra dos elecciones diferentes: la elección sobre donde establecer las colonias y el sitio donde establecer el nido dentro de una colonia (Hamer *et al.*, 2002). Proponemos que la elección de sitios donde establecer nuevas colonias sería el factor limitante generando el patrón observado, ya que las gaviotas generalmente seleccionan lugares libres de depredadores como por ejemplo las islas costeras o lugares poco accesibles en el continente (Burger & Gochfeld, 1987; García-Borboroglu & Yorio, 2004).

## Tendencias latitudinales en rasgos de historia de vida y atributos poblacionales

Existen numerosos determinantes ambientales que co-varían con la latitud y que dan origen a diversos patrones latitudinales observados en la naturaleza. Algunos de estos determinantes son la disponibilidad de alimento, la disponibilidad de hábitat y los factores climáticos (e.g., temperatura). Todos estos factores presentan la característica de que fluctúan de manera más marcada al incrementarse la latitud. Por ejemplo, (a) la disponibilidad de hábitat para la nidificación varía estacionalmente de manera más acentuada en áreas sub-antárticas y sub-árticas (Schreiber, 2002), (b) los pulsos de productividad primaria son más marcados hacia latitudes altas (Laidre *et al.*, 2008), y (c) la variación intra-anual en la temperatura (estacionalidad) también se acentúa hacia latitudes altas (Hansen, 1987; Wilks, 2006). Esta variación latitudinal en el ambiente puede tener profundas implicancias en la evolución de las historias de vida de los organismos.

En este estudio el inicio de la puesta de huevos estuvo positivamente correlacionado con la latitud, como es esperable, dado que los periodos climáticamente favorables ocurren más tardíamente a mayores latitudes (Schreiber, 2002). Por otro lado, y contrariamente a lo esperado, se registró que hacia latitudes altas los períodos de incubación son más prolongados. En altas latitudes el alimento natural se encuentra distribuido menos uniformemente (espacio-temporalmente) durante la estación reproductiva y además los períodos climáticamente favorables son más cortos a altas latitudes, por lo que se esperaría que la duración del período reproductivo sea menor, coincidiendo con los momentos de mayor abundancia de alimento. Una posible explicación para nuestras observaciones podría estar dada por los patrones de adquisición de recursos: una alta disponibilidad permanente de alimento durante la estación reproductiva, producto de los subsidios energéticos liberados por las actividades humanas, eliminaría los efectos de las fluctuaciones en la disponibilidad de recursos a altas latitudes. Además, esto podría permitir la reproducción de aquellos individuos que arriban tardíamente a las colonias o que por interacciones de competencia por espacio y/o factores demográficos (e.g., aves jóvenes) quedaran excluidos de la colonia al inicio de la temporada.

En cuanto a los patrones latitudinales en la inversión reproductiva, no se registró una asociación significativa entre la latitud y el tamaño de la puesta o el volumen promedio de huevo. Estos resultados son contrarios a lo esperado por el “Paradigma de Reducción del Tamaño de Puesta hacia el Ecuador”, uno de patrones mejor documentados en el contexto de

la variación en la historia de vida en las aves (Cooper *et al.*, 2005; Jetz *et al.*, 2008). Asimismo, un estudio recientemente realizado en aves acuáticas precociales (Anseriformes) tampoco ha detectado este patrón esperado (Musvuugwa & Hockey, 2011). Esto ha sido relacionado con la ausencia de variación latitudinal en la presión de depredación dada por el modo de desarrollo precocial, y con la ocurrencia de sequías en bajas latitudes y congelamiento en altas latitudes (dada su dependencia de la disponibilidad de agua para la reproducción; Musvuugwa & Hockey, 2011). En este sentido, las gaviotas son organismos marinos semi-precociales que sufren de baja presión de depredación independientemente de la latitud debido a que generalmente nidifican en sitios libres de depredadores (e.g., Southern *et al.*, 1985). Además, el efecto de la estacionalidad en la disponibilidad alimento podría ser poco importante debido al uso de subsidios energéticos provenientes de actividades antrópicas. Finalmente, se registró una correlación negativa entre la tasa de eclosión y la latitud, lo que podría deberse al aumento de la variabilidad climática a mayores latitudes (Schreiber, 2002).

#### Relación entre los análisis a nivel poblacional y específico.

La mayoría de las correlaciones significativas entre rasgos de historia de vida fueron observadas a nivel específico (5 de 7), mientras que la mayor cantidad de correlaciones significativas entre atributos poblacionales y geográficos fueron observadas a nivel poblacional (3 de 4). Una posible explicación para esta diferencia podría deberse a que los rasgos de historia de vida varían poco entre poblaciones y por tanto al remover el efecto de la filogenia se pierde la correlación entre pares de rasgos (**Fig. 6**). A su vez, si los atributos poblacionales fueran altamente variables entre colonias reproductivas, un análisis a nivel específico, donde estas diferencias son promediadas, podría no detectar asociaciones significativas entre dichos atributos (**Fig. 6**). Por otro lado, la elección arbitraria del largo de rama para los análisis filogenéticos a nivel poblacional también puede ser un factor subyacente a las diferencias observadas. Sin embargo, más allá de estas diferencias, es remarcable la congruencia en los resultados obtenidos por ambos tipos de análisis. En los cuatro casos donde los MLs fueron significativos en los dos niveles de organización la pendiente de los mismos fue congruente. Por lo tanto, los dos conjuntos de datos parecen estar dando información complementaria sobre los patrones de variación en la historia de vida. En cierta medida este resultado es esperable, ya que los posibles procesos microevolutivos

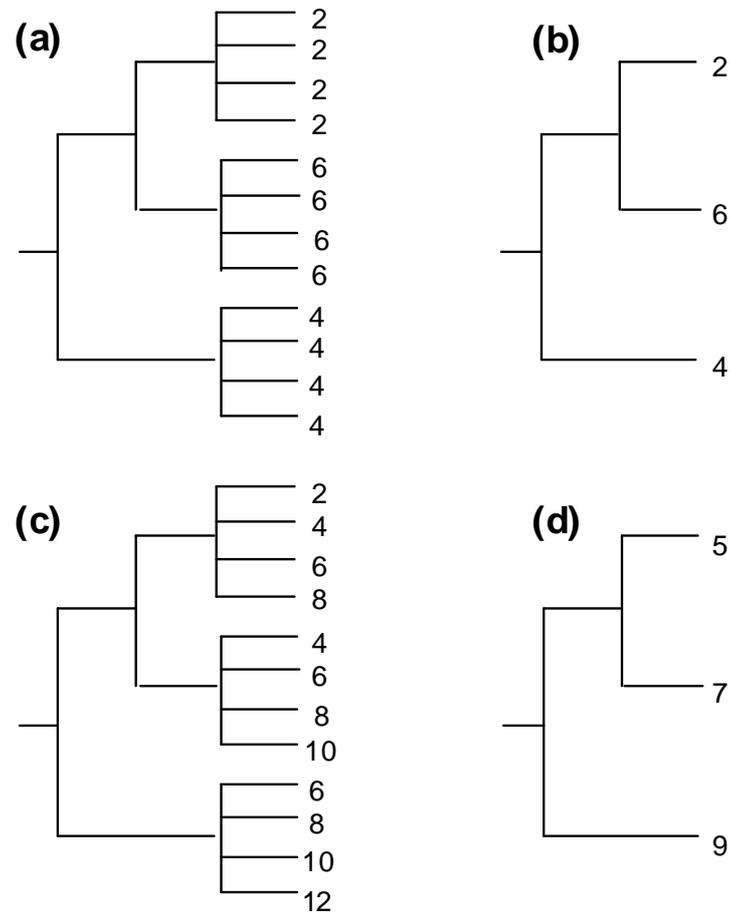
subyacentes a la variación en los rasgos de historia de vida debieran ser los mismos a ambas escalas de análisis.

### Problemas para la detección de compromisos y precisión de los patrones de variación

La detección de correlaciones entre pares de variables podría estar influenciada por el tamaño de muestra considerado en este estudio, sobre todo a nivel de especie. No obstante, existen problemas intrínsecos a la detección de compromisos entre pares de rasgos que son independientes de la cantidad de datos disponibles. Por ejemplo, según Glazier (1999), la ausencia de compromisos entre rasgos puede deberse a distintos factores, tales como: (a) diferencias fenotípicas influenciadas por el ambiente, que podrían enmascarar compromisos genéticos; (b) los organismos pueden incrementar su esfuerzo reproductor en condiciones favorables sin costos de supervivencia; (c) no siempre hay un compromiso entre cada par de rasgos debido a que los organismos están integrados en un sistema multi-rasgo y en varios casos ocurre que dos rasgos co-varían con otro(s) rasgo(s); (d) los compromisos podrían estar enmascarados por variación individual en la adquisición de los recursos (i.e., aquellos individuos capaces de adquirir más recursos podrían asignar más energía a la reproducción, el crecimiento y la supervivencia). Este último punto es de particular relevancia para las especies analizadas en este trabajo, ya que, como hemos mencionado anteriormente, utilizan fuentes antrópicas de alimento. En este contexto, las diferencias entre individuos en los procesos de adquisición de recursos podrían ser suficientemente grandes como para generar la ausencia de compromisos e inclusive correlaciones positivas entre pares de rasgos (Naya *et al.*, 2007; Zera & Harshman, 2001).

Por otro lado, algunos autores postulan que los compromisos que ocurren dentro de individuos serían difíciles de detectar en los análisis comparativos (Niewiarowski *et al.*, 2004; vanNoordwijk & deJong, 1986). Un ejemplo clásico de estos compromisos funcionales es el esperado entre el tamaño de la nidada y el volumen de los huevos (Lüddecke, 2002; pero ver también Fisher *et al.* 2006) el cual no fue detectado a ninguno de los dos niveles de organización analizados en este estudio (pendiente= 0.916,  $R^2= 0.221$ , p-valor= 0.144, No. Pob.= 11; pendiente= 0.056,  $R^2= 0.001$ , p-valor= 0.923, No. Spp.= 9).

**Figura 6.** Ejemplo hipotético de variación en un rasgo de historia de vida a nivel poblacional **(a)** y a nivel de especie **(b)**, y de un atributo poblacional a nivel poblacional **(c)** y a nivel de especie **(d)**. Para el rasgo de historia de vida la filogenia explica la mayor parte de la varianza a nivel poblacional pero no a nivel específico. Para el atributo poblacional ocurre lo contrario: la filogenia explica la mayor parte de la varianza a nivel específico pero no a nivel poblacional.



## Conclusiones

Este trabajo analizó, a nivel poblacional y específico, como las gaviotas del género *Larus* asignan los recursos que obtienen del ambiente. Para ello se evaluó una serie de predicciones de la teoría de historia de vida para un total de 77 colonias reproductivas y 15 especies del mencionado género. Las conclusiones de este estudio son presentadas a continuación.

1. El análisis de las relaciones alométricas de los rasgos de historia de vida y atributos poblacionales mostró que el tamaño corporal es un rasgo sumamente importante en la evolución de las historias de vida de estas aves. Por un lado, las especies y colonias reproductivas de gaviotas (*Larus*) que presentan mayores tamaños corporales tendrían la capacidad de adquirir y asignar una mayor cantidad de recursos hacia la reproducción. Por otro lado, habría un costo asociado a un mayor tamaño corporal, el cual se refleja en la reducción de la supervivencia de pichones, a través de un incremento en el tiempo de incubación. Este hecho sugiere un balance entre las ventajas y las desventajas ecológicas y evolutivas asociadas al incremento en el tamaño corporal, que sugerimos podrían haber influido en la evolución de las historias de vida de las gaviotas.

2. De acuerdo a lo predicho por la primera hipótesis, en el presente trabajo se encontraron compromisos entre algunos pares de rasgos, i.e., el tamaño de la nidada y el éxito de eclosión, la fecha de inicio de puesta y el éxito de eclosión y la fecha de inicio de puesta y el volumen promedio de huevo. Sin embargo, otros compromisos usualmente reportados en la literatura no fueron detectados (e.g., el tamaño de la nidada y el volumen de huevo). Más allá de que algunas de estas relaciones fueron evaluadas con un bajo tamaño de muestra, la biología del grupo estudiado (i.e., especies generalistas que aprovechan diversos recursos liberados por las actividades humanas) podría estar determinando la ausencia de compromisos entre ciertos rasgos.

3. El análisis de los patrones de variación entre los rasgos de historia de vida y los atributos poblacionales mostró que las colonias reproductivas son influenciadas por los rasgos fenotípicos de los individuos que las componen. Sin embargo, el alcance del efecto individual sobre los atributos poblacionales no parece ser muy importante cuando los efectos del tamaño corporal y de la historia evolutiva son removidos. En este contexto las predicciones de la segunda hipótesis no fueron apoyadas por los datos, por el contrario, las relaciones predichas fueron todas positivas (i.e., densidad y tamaño poblacional vs. inversión reproductiva y

supervivencia). Estos resultados permitieron sugerir la no existencia de competencia por recursos tróficos entre la inversión reproductiva, el tamaño de la colonia y el éxito de eclosión.

4. En relación a la tercera hipótesis, el análisis de los patrones latitudinales mostró que la variabilidad ambiental, dada por la disponibilidad de alimento (natural y artificial), hábitat o la variabilidad climática no afectó negativamente la inversión reproductiva como predice el “Paradigma de la reducción del tamaño de la nidada hacia el Ecuador”. Sin embargo, de acuerdo con el resto de las predicciones de la tercer hipótesis, las variables ambientales asociadas con la latitud parecen tener implicancias en la evolución de las historias de vida de estas especies a través de un retraso en el comienzo de la temporada reproductiva, un incremento en el tiempo de incubación y una disminución del éxito de eclosión. A su vez, el período de incubación co-varió negativamente con el éxito de eclosión y positivamente con la supervivencia de pichones a nivel específico. Aunque el número de especies analizadas fue bajo, los resultados sugieren que el período de incubación sería un rasgo clave para la historia de vida de las gaviotas, respondiendo a cambios ambientales y con consecuencias directas en la supervivencia de pichones y el éxito de eclosión. Además, los resultados obtenidos permiten formular la hipótesis de que estas especies tendrían la capacidad de desarrollar estrategias de dispersión del riesgo, modulando el número y el volumen de sus huevos. En particular, se observó que al aumentar la latitud (i.e., mayor variabilidad ambiental) ocurre una tendencia hacia mayores tamaños de puesta, pero con menor volumen promedio de huevo.

5. Aunque de manera indirecta, los resultados de los patrones de variación en las historias de vida, atributos poblacionales y patrones latitudinales permiten proponer la hipótesis de que los subsidios energéticos provenientes de actividades humanas disminuyen la estocasticidad ambiental a través de la eliminación de los efectos de la variabilidad en la disponibilidad de alimento.

## Bibliografia

- Akaike, H. (1973). Information theory as an extension of the maximum likelihood principle. In *Proceedings of the Second International Symposium on Information Theory* (eds B.N. Petrov & F. Csaki), pp. 267–281, Akademiai Kiado, Budapest.
- Annett, C.A. & Pierotti, R. (1989) Chick hatching as a trigger for dietary swithching in the Western Gull *Colonial Waterbirds*, **12**, 4-11.
- Ashmole, N.P. (1971) *Seabird ecology and the marine environment* Academic Press. , New York.
- Ballance, L.T., Pitman, R.I., & Reilly, S.B. (1997) Seabird community structure along a productivity gradient: importance of competition and energetic constraint. *Ecology*, **78**, 1502-1518.
- Behle, W.H. & Goates, W.A. (1957) Breeding biology of the California Gull. *The Condor*, **59**, 235-246.
- Bennett, P.M. & Owens, I.P.F. (2002) *Evolutionary ecology of birds. Life histories, mating systems and extinction* Oxford University Press, New York.
- Benton, T.G., Plaistow, S.J., Beckerman, A.P., Lapsley, C.T., & Littlejohns, S. (2005) Changes in maternal investment in eggs can affect population dynamics. *Proc. R. Soc. B*, **272**, 1351-1356.
- Bertellotti, M. & Yorio, P. (1999) Spatial and temporal patterns in the diet of the Kelp Gull in Patagonia *The Condor*, **101**, 790-798.
- Bertellotti, M. & Yorio, P. (2000a) Age-related feeding behaviour and foraging efficiency in Kelp Gulls *Larus dominicanus* attending coastal trawlers in Argentina. *Ardea*, **88**, 207-214.
- Bertellotti, M. & Yorio, P. (2000b) Utilization of fishery waste by Kelp Gulls attending coastal trawl and longline vessels in northern Patagonia, Argentina. *Ornis Fenica* **77**, 105-115.
- Blows, M. & Hoffmann, A.A. (2005) A reassessment of genetic limits to evolutionary change. *Ecology*, **86**, 1371–1384.
- Blueweiss, L., Fox, H., Kudzma, V., Nakashima, D., Peters, R., & Sams, S. (1978) Relationships between body size and some Life History parameters. *Oecologia*, **37**, 257-272.
- Boer, P.J.D. (1968) Spreading the risk and stabilization of animal numbers. *Acta Biotheoretica*, **18**, 165-194.
- Bonnet, X., Shine, R., Lourdais, O., & Naulleau, G. (2003) Measures of reproductive allometry are sensitive to sampling bias. *Functional Ecology*, **17**, 39-49.

- Box, G.E.P. & Cox, D.R. (1964) An Analysis of Transformations. *Journal of the Royal Statistical Society. Series B (Methodological)*, **26**, 211-252.
- Brown, C.R. & Brown, M.B. (1996) *Coloniality in the Cliff Swallow. The effect of group size on social behavior* The University of Chicago Press. , Chicago.
- Brown, J., H. & Maurer, B., A. (1987) Evolution of Species Assemblages: effects of energetic constraints and species dynamics on the diversification of the North American avifauna. *The American Naturalist*, **130**, 1-17.
- Brown, R.G.B. (1967) Breeding success and population growth in a colony of Herring and Lesser Black-backed gulls *Larus argentatus* and *L. fuscus*. *The Ibis*, **109**, 502–515.
- Bukacinski, D. & Bukacinska, M. (2000) The impact of mass outbreaks of black flies (Simuliidae) on the parental behaviour and breeding output of colonial common gulls (*Larus canus*). *Ann. Zool. Fennici*, **37**, 43-49.
- Burger, J. (1974a) Breeding adaptations of Franklin's Gull (*Larus pipixcan*) to a marsh habitat. *Animal Behavior*, **22**, 521-567.
- Burger, J. (1974b) Breeding biology and ecology of the Brown-hooded Gull in Argentina. *The Auk*, **91**, 601-613.
- Burger, J. (1983) Jamaica Bay studies III: Abiotic determinants of distribution and abundance of gulls (*Larus*). *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, **16**, 191-216.
- Burger, J. & Galli, J. (1987) Factors affecting distribution of Gulls (*Larus* spp.) on two New Jersey coastal bays. *Environmental Conservation*, **14**, 59-65.
- Burger, J. & Gochfeld, M. (1983) Feeding behavior in Laughing gulls: compensatory site selection by young. *The Condor*, **85**, 467-473.
- Burger, J. & Gochfeld, M. (1987) Nest-site selection by Mew Gulls (*Larus canus*): a comparison of marsh and dry-land colonies. *The Wilson Bulletin*, **99**, 673-687.
- Burnham, K. & Anderson, D. (2002) *Modelos Selection and Multi-Model Inference* Springer, Berlín.
- Butler, R.G. & Janes-Butler, S. (1982) Territoriality and behavioral correlates of reproductive success of Great Black-backed gulls. *The Auk*, **99**, 58-66.
- Butler, R.G. & Janes-Butler, S. (1983) Sexual differences in the behavior of adult Great Black-backed gulls (*Larus marinus*) during the pre- and post-hatch periods. *The Auk*, **100**, 63-75.
- Camargo, A., Naya, D.E., Canavero, A., Rosa, I.d., & Maneyro, R. (2005) Sasonal activity and the body-size fecundity relationship in a population of *Physalaemus gracilis* (Boulenger, 1883) (Anura, Leptodactylidae) from Uruguay. *Ann. Zool. Fennici*, **42**, 513-521.

- Clobert, J., Garland, T., & Barbault, R. (1998) The evolution of demographic tactics in lizards: a test of some hypotheses concerning life history evolution. *Journal of Evolutionary Biology*, **11**, 329-364.
- Cody, M.L. (1966) A General Theory of Clutch Size. *Evolution*, **20**, 174-184.
- Cole, L.C. (1954) The Population Consequences of Life History Phenomena. *The Quarterly Review of Biology*, **29**, 103-137.
- Cooper, C.B., Hochachka, W.M., Butcher, G., & Dhondt, A.A. (2005) Seasonal and latitudinal trends in clutch size: Thermal constraints during laying and incubation. *Ecology*, **86**, 2018-2031.
- Coulson, J.C., Duncan, N., & Thomas, C. (1982) Changes in the breeding biology of the Herring Gull (*Larus argentatus*) induced by reduction in the size and density of the colony. *Journal of Animal Ecology*, **51**, 739-756.
- Coulson, R. & Coulson, G. (1993) Diets of the Pacific Gull *Larus pacificus* and the Kelp Gull *Larus dominicanus* in Tasmania *Emu*, **93**, 50-53.
- Coulson, R. & Coulson, G. (1998) Population change among Pacific, kelp and Silver gulls using natural and artificial feeding sites in south-eastern Tasmania. *Wildlife Research*, **25**, 183-198.
- Crochet, P.A., Bonhomme, F., & Lebreton, J.D. (2000) Molecular phylogeny and plumage evolution in gulls (Larini). *J. Evol. Biol.*, **13**, 47-57.
- Chu, P.C. (1998) A phylogeny of the Gulls (Aves: Larinae) inferred from osteological and integumentary characters. *Cladistics*, **14**, 1-43.
- Chudzik, J.M., Graham, K.D., & Morris, R.D. (1994) Comparative breeding success and diet of Ring-billed and Herring gulls on South Limestone Island, Georgian Bay. *Colonial Waterbirds*, **17**, 18-27.
- Damuth, J. (1981) Population density and body size in mammals. *Nature*, **290**, 699-700.
- Damuth, J. (1987) Interspecific allometry of population density in mammals and other animals: the independence of body mass and population energy-use. *Biological Journal of the Linnean Society*, **31**, 193-246.
- Danchin, E. & Wagner, R.H. (1997) The evolution of coloniality: the emergence of new perspectives *Trends in Ecology and Evolution*, **12**, 342-347.
- Dexheimer, M. & Southern, W.E. (1974) Breeding success relative to nest location and density in Ring-billed Gull colonies. *The Wilson Bulletin*, **86**, 288-290.
- Dunning, J.B. (2008) *CRC Handbook of avian body masses*, 2nd edn. CRC Press, Taylor & Francis Group, Boca Raton.
- Escalante, R. (1970) *Aves marinas del Río de la Plata y aguas vecinas del Océano Atlántico* Barreiro y Ramos S.A. , Montevideo.

- Felsenstein, J. (1985) Phylogenies and the comparative method. *American Naturalist*, **125**, 1-15.
- Fisher, K., Bot, N.M., Brakefield, P.M., & Zwaan, B.J. (2006) Do mothers producing large offspring have to sacrifice fecundity? *Journal of Evolutionary Biology*, **19**, 380-391.
- Fox, C.W., Roff, D.A., & Fairbairn, D.J. (2001) *Evolutionary Ecology. Concepts and Case Studies* Oxford University Press, New York.
- García-Borboroglu, P. & Yorio, P. (2004) Habitat requirements and selection by Kelp Gulls (*Larus dominicanus*) in central and northern Patagonia, Argentina. *The Auk*, **121**, 243-252.
- García-Borboroglu, P., Yorio, P., Moreno, J., & Potti, J. (2008) Seasonal decline in breeding performance of the Kelp Gull *Larus dominicanus*. *Marine Ornithology*, **36**, 153-157.
- Garland, T., Harvery, P.H., & Ives, A.R. (1992) Procedures for the analysis of comparative data using phylogenetically independent contrasts. *Systematics Biology*, **41**, 18-32.
- Garland, T., Huey, R.B., & Bennett, A.F. (1991) Phylogeny and coadaptation of thermal physiology in Lizards: a reanalysis. *Evolution*, **45**, 1969-1975.
- Giaccardi, M., Yorio, P., & Lizurume, M.E. (1997) Patrones estacionales de abundancia de la Gaviota Cocinera (*Larus dominicanus*) en un basural patagónico y sus relaciones con el manejo de residuos urbanos y pesqueros. *Ornitología Neotropical*, **8**, 77-84.
- Gillespie, D.O.S., Russell, A.F., & Lummaa, V. (2008) When fecundity does not equal fitness: evidence of an offspring quantity versus quality trade-off in pre-industrial humans. *Proc. R. Soc. B*, **275**, 713-722.
- Glazier, D.S. (1999) Trade-offs between reproductive and somatic (storage) investments in animals: a comparative test of the Van Noordwijk and De Jong model. *Evolutionary Ecology*, **13**, 539-555.
- González-Zevallos, D. & Yorio, P. (2006) Seabird use of discards and incidental captures at the Argentine Hake trawl fishery in the Golfo San Jorge, Argentina. *Marine Ecology Progress Series*, **316**, 175-183.
- Grafen, A. (1989) The phylogenetic regression. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Series B. Biological Sciences*, **326**, 119-157.
- Hamer, K.C., Schreiber, E.A., & Burger, J. (2002). Breeding biology, life-histories, and life history-environment interactions in seabirds. In *Biology of Marine Birds* (eds E.A. Schreiber & J. Burger), pp. 722. CRC Press, Boca Raton.
- Hand, J.L., Hunt, G.L., & Warner, M. (1981) Thermal stress and predation: influences on the structure of a gull colony and possibly on breeding distributions. *The Condor*, **83**, 193-203.
- Hand, J.L., Southern, W.E., & Vermeer, K. (1987) Ecology and behavior of gulls *Studies in Avian Biology*, **10**, 140 pp.

- Haney, J.C. & Lee, D.S. (1994) Air-sea heat flux, ocean wind fields, and offshore dispersal of gulls. *The Auk*, **111**, 427-440.
- Hansen, J. (1987) Global trends of measured surface air temperature. *Journal of Geophysical Research*, **92**, 13345-13372.
- Hansen, T.F. (2006) The evolution of genetic architecture. *Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst.*, **37**, 123-157.
- Harris, M.P. (1970) Breeding ecology of the Swallow-tailed Gull, *Creagrus furcatus*. *The Auk*, **87**, 215-243.
- Harrison, P. (1983) *Seabirds, an identification guide* Houghton Mifflin Company, Boston.
- Harvey, P.H. & Pagel, M.D. (1991) *The comparative method in evolutionary biology* Oxford University Press.
- Hiom, L., Bolton, M., Monaghan, P., & Worrall, D. (1991) Experimental evidence for food limitation of egg production in gulls. *Ornis Scandinavica*, **22**, 94-97.
- Hone, D.W.E. & Benton, M.J. (2005) The evolution of large size: how does Cope's Rule work? *Trends in Ecology and Evolution*, **20**, 4-6.
- Hötker, H. (1998) Intraspecific variation in length of incubation period in Avocets *Recurvirostra avosetta*. *Ardea*, **86**, 33-41.
- Howell, S., N., G. & Dunn, J. (2007) *A reference guide to Gulls of the Americas* Houghton Mifflin Company, New York.
- Howes, L. & Montevecchi, W.A. (1993) Population trends and interactions among terns and gulls in Gros Mome National Park, Newfoundland. *Canadian Journal of Zoology*, **71**, 1516-1520.
- Hunt, G.L. (1972) Influence of food distribution and human disturbance on the reproductive success of Herring Gulls. *Ecology*, **53**, 1051-1061.
- Hunt, G.L., Eppley, Z.A., & Schneider, D.C. (1986) Reproductive performance of seabirds: the importance of population and colony size. *The Auk*, **103**, 306-317.
- Hunt, G.L. & Hunt, M.W. (1976) Gull Chick Survival: The Significance of Growth Rates, Timing of Breeding and Territory Size. *Ecology*, **57**, 62-75.
- Jetz, W., Sekercioglu, C.H., & Böhning-Gaese, K. (2008) The worldwide variation in avian clutch size across species and space. *Plos Biology*, **6**, 2650-2657.
- Kasprzykowski, Z. (2007) Reproduction of the rook, *Corvus frugilegus* in relation to the colony size and foraging habitats. *Folia Zoologica*, **56**, 186-193.
- Kilpi, M. & Öst, M. (1998) Reduced availability of refuse and breeding output in a Herring gull (*Larus argentatus*) colony *Ann. Zool. Fennici*, **35**, 37-42.

- Kitaysky, A.S., Wingfield, J.C., & Piatt, J.F. (1999) Dynamics of food availability, body condition and physiological stress response in breeding Black-legged Kittiwakes. *Functional Ecology*, **13**, 577-584.
- Knoff, A.J., Macko, S.A., Erwin, R.M., & Brown, K.M. (2002) Stable isotope analysis of temporal variation in the diets of pre-fledged Laughing gulls. *Waterbirds*, **25**, 142-148.
- Kubetzki, U. & Garthe, S. (2003) Distribution, diet and habitat selection by four sympatrically breeding gull species in the South-eastern North Sea. *Marine Biology*, **143**, 199-207.
- Lack, D. (1947) The significance of clutch size. Part I: Intraspecific variations. *Ibis*, **89**, 302-352.
- Lack, D. (1948) The significance of clutch size. Part III. Some interspecific comparisons. *The Ibis*, **90**, 25-45.
- Laidre, K.L., Heide-Jørgensen, M.P., Nyeland, J., Mosbech, A., & Boertman, D. (2008) Latitudinal gradients in sea ice and primary production determine Arctic seabird colony size in Greenland. *Proc. R. Soc. B*, **275**, 2695-2702.
- Lampert, K.P. & Linsenmair, K.E. (2002) Alternative life cycle strategies in the West African reed frog *Hyperolius nitidulus*: the answer to an unpredictable environment? *Oecologia*, **130**, 364-372.
- Lüddecke, H. (2002) Variation and trade-off in reproductive output of the Andean frog *Hyla labialis*. *Oecologia*, **130**, 403-410.
- Lynch, M. (1991) Methods for the Analysis of Comparative Data in Evolutionary Biology. *Evolution*, **45**, 1065-1080.
- Marquet, P.A., Navarrete, S.A., & Castilla, J.C. (1995) Body size, population density, and the Energetic Equivalence Rule. *Journal of Animal Ecology*, **64**, 325-332.
- Martin, T.R. (1987) Food as a limit of breeding birds: a life-history perspective. *Ann. Rev. Ecol. Syst.*, **18**, 453-487.
- Martin, T.R. (2004) Avian life-history evolution has an eminent past: Does have a bright future? *The Auk*, **121**, 289-301.
- Martins, E.P. & Garland, T. (1991) Phylogenetic analyses of the correlated evolution of continuous characters: a simulation study. *Evolution*, **45**, 534-557.
- Martins, E.P. & Hansen, T.F. (1997) Phylogenies and the Comparative Method: A general approach to incorporating phylogenetic information into the analysis of interspecific data. *The American Naturalist*, **119**, 646-667.
- McKittrick, M.C. (1993) Phylogenetic constraint in evolutionary theory. *Annu. Rev. Ecol. Syst.*, **24**, 307-330.

- Monaghan, P., Nager, R.G., & Houston, D.C. (1998) The price of eggs: increased investment in egg production reduces the offspring rearing capacity of parents. *Proc. R. Soc. Lond. B*, **265**, 1731-1735.
- Montevecchi, W.A. (1978) Nest site selection and its survival value among Laughing Gulls. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, **4**, 143-161.
- Moreau, R.E. (1944) Clutch size: a comparative study, with reference to African birds. *Ibis*, **86**, 286-347.
- Murphy, E.C., Day, R.H., Oakley, K.L., & Hoover, A.A. (1984) Dietary changes and poor reproductive performance in Glaucous-Winged Gulls. *The Auk*, **101**, 532-541.
- Musvuugwa, T. & Hockey, P.A.R. (2011) Latitudinal patterns of reproductive effort in gamebirds and waterfowl: bucking the trend? *The Ibis*, **153**, 165-169.
- Mysterud, A., Holand, Ø., Røed, K.H., Gjøstein, H., Kumpula, J., & Nieminen, M. (2003) Effects of age, density and sex ratio on reproductive effort in male reindeer (*Rangifer tarandus*). *J. Zool., Lond.*, **261**, 341-344.
- Nager, R.G., Monaghan, P., & Houston, D.C. (2001) The cost of egg production: increased egg production reduces future fitness in gulls. *Journal of Avian Biology*, **32**, 159-166.
- Naya, D.E., Lardies, M.A., & Bozinovic, F. (2007) The effect of diet quality on physiological and life-history traits in the harvestman *Pachylus paessleri*. *Journal of Insect Physiology*, **53**, 132-138.
- Nelson, J.B. (1968) Breeding behaviour of the Swallow-tailed Gull in the Galapagos. *Behaviour*, **30**, 146-174.
- Nelson, J.B. & Baird, P.H. (2002). Seabird communication and displays. In *Biology of Marine Birds* (eds E.A. Schreiber & J. Burger), pp. 722. CRC Press, Boca Raton.
- Nice, M.M. (1954) Problems of incubation periods in North American birds. *The Condor*, **56**, 173-197.
- Nielsen, C.L.R., Parker, P.G., & Gates, R.J. (2008) Partial clutch predation, dilution of predation risk, and the evolution of intraspecific nest parasitism. *The Auk*, **125**, 679-686.
- Niewiarowski, P.H., Jr., M.J.A., & Leache, A.D. (2004) Phylogenetic comparative analysis of the life-history variation among populations of the lizard *Sceloporus undulatus*: an example and prognosis. *Evolution*, **58**, 619-633.
- Olsen, E.M. & Vøllestad, L.A. (2003) Microgeographical variation in Brown Trout reproductive traits: possible effects of biotic interactions. *Oikos*, **100**, 483-492.
- Oro, D. & Furness, R.W. (2002) Influences of food availability and predation on survival of Kittiwakes. *Ecology*, **83**, 2516-2528.

- Oro, D., Jover, L., & Ruiz, X. (1996) Influence of trawling activity on the breeding ecology of a threatened seabird, Audouin's gull *Larus audouinii*. *Marine Ecology Progress Series*, **139**, 19-29.
- Pagel, M.D. (1999) Inferring the historical patterns of biological evolution. *Nature*, **401**, 877-884.
- Paradis, E. (2006) *Analysis of phylogenetics and evolution with R* Springer.
- Paradis, E. & Claude, J. (2002) Analysis of comparative data using generalized estimating equations. *Journal of Theoretical Biology*, **218**, 175-185.
- Paradis, E., Claude, J., & Strimmer, K. (2004) APE: analyses of phylogenetics and evolution in R language. *Bioinformatics*, **20**, 289-290.
- Pierotti, R. (1982) Habitat selection and Its effect on reproductive output in the Herring Gull in Newfoundland. *Ecology*, **63**, 854-868.
- Pierotti, R. & Annet, C.A. (1991) Diet choice in the Herring Gull: Constraints imposed by reproductive and ecological factors. *Ecology*, **72** 319-328.
- Pons, J.-M., Hassanin, A., & Crochet, P.-A. (2005) Phylogenetic relationships within the Laridae (Charadriiformes: Aves) inferred from mitochondrial markers. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, **37**, 686-699.
- R Development Core Team (2010). R: A Language and Environment for Statistical Computing
- Rahn, H., Paganelli, C.V., & Ar, A. (1975) Relation of avian egg weight to body weight. *The Auk*, **92**, 750-765.
- Ramos, J.J. (2003) Censo, distribución y evolución de la población de Gaviota Patiamarilla (*Larus cachinnans*) en La Palma, islas Canarias (Aves, Laridae). *Vieraea*, **31**, 191-196.
- Raven, S.J. & Coulson, J.C. (1997) The distribution and abundance of Larus gulls nesting on buildings in Britain and Ireland. *Bird Study*, 1.
- Revell, L.J. (2009) Size-correction and principal components for interspecific comparative studies. *Evolution*, **63**, 3258-3268.
- Rezende, E.L., Bozinovic, F., & Garland, T. (2004) Climatic adaptation and the evolution of basal and maximum rates of metabolism in Rodents. *Evolution*, **58**, 1361-1374.
- Ricklefs, R.E. (1990) Seabird life histories and the marine environment: some especulations. *Colonial Waterbirds*, **13**, 1-6.
- Ricklefs, R.E. (2000) Lack, Skutch, and Moreau: the early development of life-history thinking. *The Condor*, **102**, 3-8.
- Ricklefs, R.E. & Wikelski, M. (2000) The physiology/lifehistory nexus. *Trends in Ecology & Evolution*, **17**, 462-468.

- Robertson, G.J., Fifield, D., Massaro, M., & Chardine, J.W. (2001) Changes in nesting-habitat use of large gulls breeding in Witless Bay, Newfoundland. *Canadian Journal of Zoology*, **79**, 2159-2167.
- Roff, D. (1992) *The evolution of life histories, theory and analysis* Chapman & Hall, New York.
- Saether, B.E. (1989) Survival rates in relation to body weight in European birds. *Ornis Scandinavica*, **20**, 13-21.
- Sagar, P.M. & Horning Jr, D.S. (1998) Mass-related survival of fledgling Sooty Searwaters *Puffinus griseus* at The Snares, New Zealand. *The Ibis*, **140**, 329-331.
- Samelius, G. & Alisauskas, R.T. (1999) Diet and growth of glaucous gulls at a large Arctic goose colony *Canadian Journal of Zoology*, **77**, 1327-1331.
- Schmidt-Nielsen, K. (1984) *Scaling: why is animal size so important?* Cambridge University Press., Cambridge.
- Schreiber, E.A. (2002). Climate and weather effects on seabirds. In *Biology of Marine Birds* (eds E.A. Schreiber & J. Burger), pp. 722. CRC Press, Boca Raton.
- Schreiber, E.A. & Schreiber, R.W. (1980) Breeding biology of Laughing gulls in Florida. Part II: nestling parameters. *Journal of Field Ornithology*, **51**, 340-355.
- Schreiber, E.A., Schreiber, R.W., & Dinsmore, J.J. (1979) Breeding biology of Laughing gulls in Florida. Part I: nesting, egg, and incubation parameters. *Bird Banding*, **50**, 304-321.
- Schreiber, R.W. (1970) Breeding biology of Western Gulls (*Larus occidentalis*) on San Nicolas Island, California, 1968. *The Condor*, **72**, 133-140.
- Schroeder, I.D., Sydeman, W.J., Sarkar, N., Thompson, S.A., Bograd, S.J., & Schwing, F.B. (2009) Winter pre-conditioning of seabird phenology in the California Current. *Marine Ecology Progress Series*, **393**, 211-223.
- Schwemmer, P. & Garthe, S. (2005) At-sea distribution and behaviour of a surfacefeeding seabird, the lesser Black-backed gull *Larus fuscus*, and its association with different prey. *Marine Ecology Progress Series*, **285**, 245-258.
- Sibly, R.M. & McCleery, R.H. (1983) The distribution between feeding sites of Herring gulls breeding at Walney Island, U.K. *Journal of Animal Ecology*, **52**, 51-68.
- Silva, M.P., Bastida, R., & Darrieu, C. (2000) Dieta de la Gaviota Cocinera (*Larus dominicanus*) en zonas costeras de la Provincia de Buenos Aires, Argentina *Ornitología Neotropical*, **11**, 331-339.
- Skutch, A.F. (1949) Do tropical birds rear as many young as they can nourish? *Ibis*, **91**, 430-455.
- Smith, G.C. & Carlile, N. (1993) Food and feeding ecology of breeding Silver Gulls (*Larus novaehollandiae*) in urban Australia. *Colonial Waterbirds*, **16**, 9-16.

- Snow, B.K. & Snow, D.W. (1968) Behavior of the Swallow-tailed Gull of the Galapagos. *The Condor*, **70**, 252-264.
- Snow, D.W. & Snow, B.K. (1967) The breeding cycle of the Swallow-tailed Gull *Creagrus furcatus*. *The Ibis*, **109**, 14-24.
- Sol, D., Arcos, J.M., Senar, J.C., & A., B.P. (1995) The influence of refuse tips on the winter distribution of Yellow-legged Gulls *Larus cachinnans*. *Bird Study*, **42**, 216-221.
- Southern, W.E., Patton, S.R., Southern, L.K., & Hanners, L.A. (1985) Effects of nine years of fox predation on two species of breeding gulls. *The Auk*, **102**, 827-833.
- Stearns, S.C. (1992) *The evolution of life histories* Oxford University Press, New York.
- Stearns, S.C. (2000) Life history evolution: successes, limitations, and prospects. *Naturwissenschaften*, **87**, 476-486.
- Sydeman, W.J., Penniman, J.F., Penniman, T.M., Pyle, P., & Ainley, D.G. (1991) Breeding performance in the Western Gull: effects of parental age, timing of breeding and year in relation to food availability. *Journal of Animal Ecology*, **60**, 135-149.
- Václav, R. & Hoi, H. (2002) Importance of colony size and breeding synchrony on behaviour, reproductive success and paternity in house sparrows *Passer domesticus*. *Folia Zoologica*, **51**, 35-48.
- vanNoordwijk, A.J. & deJong, G. (1986) Acquisition and allocation of resources: their influence on variation in life history tactics. *The American Naturalist*, **128**, 137-142.
- Veeroja, R., Tilgar, V., Kirk, A., & Tõnisson, J. (2008) Climatic effects on life-history traits of moose in Estonia. *Oecologia*, **154**, 703-713.
- Velarde, E. (1999) Breeding Biology of Heermann's Gulls on Isla Rasa, Gulf of California, Mexico. *The Auk*, **116**, 513-519.
- Verbeek, N.A.M. (1986) Aspects of the breeding biology of an expanded population of Glaucous-winged gulls in British Columbia. *Journal of Field Ornithology*, **57**, 22-33.
- Watanuki, Y. (1992) Individual diet difference, parental care and reproductive success in Slaty-backed gulls. *The Condor*, **94**, 159-171.
- Weimerskirch, H. (2002). Seabird demography and its relationship with the marine environment. In *Biology of Marine Birds* (eds E.A. Schreiber & J. Burger), pp. 722. CRC Press, Boca Raton.
- Weimerskirch, H. (2007) Are seabirds foraging for unpredictable resources? *Deep-Sea Research II*, **54**, 211-223.
- Wikelski, M. (2005) Evolution of body size in Galapagosmarine iguanas. *Proc. R. Soc. B*, **272**, 1895-1993.
- Wilks, D. (2006) *Statistical Methods in the Atmospheric Sciences*, 2 edn. Elsevier, San Diego.

- Yoccoz, N.G., Mysterud, A., Langvatn, R., & Stenseth, N.C. (2002) Age- and density-dependent reproductive effort in male red deer. *Proc. R. Soc. Lond. B*, **269**, 1523-1528.
- Yorio, P., Bertellotti, M., Gandini, P., & Frere, E. (1998) Kelp Gull *Larus dominicanus* breeding on the argentine coast: population status and relationship with coastal management and conservation. *Marine Ornithology*, **26**, 11-18.
- Yorio, P., Boersma, D., & Swann, S. (1996a) Breeding biology of Dolphin Gull at Punta Tombo, Argentina. *The Condor*, **98**, 208-215.
- Yorio, P. & Caille, G. (2004) Fish waste as an alternative resource for gulls along the Patagonian coast: availability, use and potential consequences. *Marine Pollution Bulletin*, **48**, 778-783.
- Yorio, P., Frere, E., Gandini, P., & Giaccardi, M. (1996b). Uso de basurales urbanos por gaviotas: magnitud del problema y metodologías para su evaluación, Puerto Madryn, Argentina.
- Yorio, P. & García-Borboroglu, P. (2002) Breeding biology of Kelp Gull (*Larus dominicanus*) at Golfo San Jorge, Patagonia, Argentina. *Emu*, **102**, 257-263.
- Yorio, P. & Giaccardi, M. (2002) Urban and fishery waste tips as food sources for birds in northern coastal Patagonia, Argentina. *Ornitología Neotropical*, **13**, 283-292.
- Zera, A.J. & Harshman, L.G. (2001) The physiology of life history trade-offs in animals *Annu. Rev. Ecol. Syst.*, **32**, 95-126.