

DIFERENCIAS ENTRE SEXOS EN EL TAMAÑO CORPORAL Y LA DIETA EN EL PIQUERO DE NAZCA (*SULA GRANTI*)**Sexual differences in body size and diet in the Nazca Booby (*Sula granti*)****Silvana García-R.**

Departamento de Ciencias Biológicas, Universidad de Los Andes, Bogotá, Colombia.
s.garcia73@uniandes.edu.co

Mateo López-Victoria¹

Instituto de Investigaciones Marinas y Costeras – INVEMAR, Santa Marta, Colombia.
sv6682@uni-giessen.de

RESUMEN

Las diferencias en la dieta entre individuos en aves marinas con dimorfismo sexual han sido atribuidas a las diferencias en tamaño corporal y se ha postulado que el sexo de mayor tamaño consume una mayor cantidad de alimento y presas más grandes. Para examinar esta hipótesis, estudiamos la ecología trófica del Piquero de Nazca (*Sula granti*) en la Isla Malpelo (Pacífico colombiano), cuyas hembras son aproximadamente un 13% más grandes que los machos. Recolectamos regurgitaciones de individuos de ambos sexos y medimos y comparamos su peso total, así como también la longitud y el peso de cada ítem alimentario. Las hembras presentaron regurgitaciones más pesadas que los machos y consumieron presas más grandes. Hubo una ligera asociación positiva entre las variables relacionadas con el tamaño de las presas y el tamaño corporal de las aves, independientemente del sexo. Estos resultados proveen evidencia a favor de la hipótesis de que existe una relación entre la dieta y el tamaño corporal, pero es necesario realizar más estudios para determinar si las diferencias entre sexos en la dieta pueden explicarse sólo por las diferencias en tamaño corporal, o si éstas reflejan otras características específicas de cada sexo.

Palabras clave: dieta, dimorfismo sexual, Isla Malpelo, tamaño de las presas.

ABSTRACT

Differences in diet between individuals in sexually dimorphic seabirds have been attributed to differences in body size, and it has been stated that the sex with larger size consumes a greater amount of food as well as larger prey. To examine this hypothesis, we studied the trophic ecology of Nazca Boobies (*Sula granti*) on Malpelo Island (Colombian Pacific), where females are approximately 13% heavier than males. We collected regurgitation samples from individuals of both sexes and we measured and compared their total weights, as well as the size and weights of each of the items ingested by males and females. Females showed heavier regurgitations and consumed larger prey than males. There was a slight positive association between variables related to prey size and the body size of birds, regardless of sex. These results support the hypothesis that there is a relationship between diet and body size, but additional studies are necessary to determine whether differences in diet between sexes can be explained solely by differences in body size, or if they reflect other sex-specific characteristics.

Key words: diet, Malpelo Island, Nazca booby, prey size, sexual dimorphism.

¹Dirección actual: Departamento de Ecología Animal, Universidad Justus-Liebig de Giessen, Alemania.

INTRODUCCIÓN

Varios estudios sobre la ecología trófica de aves marinas a nivel de comunidades han mostrado que existe una relación directa entre el tamaño de las aves y el tamaño de las presas consumidas, y sugieren que ésta es una de las formas en que ellas se reparten los recursos (Ashmole & Ashmole 1967, Schreiber & Hensley 1976, Zavalaga et al. 2007). Además, el dimorfismo sexual en el tamaño corporal ha sido frecuentemente asociado con diferencias en los comportamientos tróficos de las aves marinas (Nelson 1978, Anderson 1989, Angeles-Pérez et al. 1991, Anderson & Ricklefs 1992, Gilardi 1992, Anderson 1993, Lewis et al. 2005). En algunos estudios sobre piqueros (Sulidae) se han encontrado diferencias entre sexos en la tasa y profundidad de los clavados de captura (Simmons 1970, Nelson 1978, Zavalaga et al. 2007), en la distribución de zonas de alimentación (Gilardi 1992, Lewis et al. 2005), y en la cantidad de alimento consumido (Anderson 1989, Angeles-Pérez et al. 1991, Anderson 1993, Zavalaga et al. 2007). Por ejemplo, en la colonia del Piquero de Nazca (*Sula granti*) que habita en una de las islas Galápagos, las hembras son más grandes y pesadas que los machos, y consumen una mayor cantidad de alimento, así como presas de mayor tamaño (Anderson & Ricklefs 1992, Anderson 1993).

En este estudio relacionamos el tamaño corporal del Piquero de Nazca con la cantidad de alimento ingerida y el tamaño de las presas consumidas en la isla Malpelo (Pacífico colombiano), examinando estas relaciones entre individuos del mismo sexo, así como entre sexos. Aunque estudios similares sobre este piquero ya habían sido realizados en las Galápagos (Anderson & Ricklefs 1992, Anderson 1993), hasta ahora se conoce muy poco sobre la ecología trófica de la especie en Malpelo, a pesar de que esta isla alberga la colonia de anidación más grande del mundo, con cerca de 80 000 individuos (López-Victoria & Rozo 2007). En otro artículo abordamos en detalle la composición y las variaciones en otros aspectos de la dieta de esta colonia de aves marinas (García & López-Victoria 2007).

MATERIALES Y MÉTODOS

Malpelo y los 11 islotes aledaños son las únicas

islas oceánicas del Pacífico colombiano y se encuentran a 380 km del punto más cercano en territorio continental colombiano (4°00'00''N y 81°36'30''W). La superficie emergida de la isla es de 1.2 km² y posee cerros de hasta 300 m de altura (López-Victoria & Rozo 2006). Presenta altas precipitaciones y humedad, y entre la fauna terrestre se destacan tres especies endémicas de lagartos, un cangrejo terrestre endémico y más de 60 especies de aves, entre residentes y visitantes (Graham 1975, von Prah 1990, Álvarez-Rebolledo 2000, López-Victoria & Estela 2007).

Durante cinco visitas de entre 8 y 10 días de duración realizadas a la colonia, recolectamos contenidos estomacales de piqueros de Nazca en el sector oriental de Malpelo. Las visitas tuvieron lugar en septiembre de 2004 y en febrero, abril, junio y julio de 2005. Obtuvimos las muestras entre las 16:00 y las 20:00 horas, a partir de 109 individuos adultos, de los cuales 47 eran hembras y 62 machos. Determinamos el sexo de cada una de las aves de acuerdo a sus vocalizaciones y a la coloración de las patas. Las vocalizaciones permiten determinar el sexo con facilidad, pues los machos emiten silbidos y las hembras graznidos (similares a los de un pato). Las patas de los machos son moradas con un tinte verde oliva, mientras que las de las hembras son de un color morado más definido y oscuro (Nelson 1978, Harrison 1985; Fig. 1). Para provocar la regurgitación del alimento, sacudimos suavemente a cada piquero capturado durante 1–2 min, en posición diagonal (i.e., con el pico hacia abajo). Consideramos que los piqueros que no vomitaron nada después de 2 min tenían el estómago vacío (D. Anderson, com. pers.). Después de obtener la muestra de alimento, pesamos cada piquero con una balanza digital de péndulo (precisión 5 g).

Cada muestra de contenido estomacal fue fijada y preservada en alcohol al 96%, para luego procesar e identificar los restos de peces y calamares que contenía. Pesamos cada ítem con una balanza digital (precisión 0.1 g), y medimos en milímetros la longitud estándar de los peces y la longitud del manto de los calamares que estaban completos. Para obtener el peso total de cada muestra, pesamos juntos los ítems completos y aquellos que estaban en avanzado estado de digestión. Debido a que algunos ítems estaban parcialmente digeridos, y a que



Figura 1. Hembra (izquierda) y macho (derecha) del Piquero de Nazca (*Sula granti*) fotografiados en la isla Malpelo, Pacífico colombiano. Nótese que la hembra presenta patas de un color morado más definido en comparación con el macho, que presenta patas verdosas. Fotografía: J.C. Botello.

es probable que los regurgitados no correspondieran al total del alimento presente en el estómago de las aves, los valores pueden estar subestimados. Esta limitación es frecuente en este tipo de estudios (Ashmole & Ashmole 1967, Schreiber & Hensley 1976), pero no debería sesgar nuestros análisis en una dirección particular.

Para comparar los pesos corporales de hembras y machos, usamos una prueba T de Student. Para comparar el peso de los contenidos estomacales, el peso y longitud de las presas consumidas y el número promedio de ítems por contenido estomacal entre sexos, usamos pruebas U de Mann-Whitney, ya que estas variables no estuvieron distribuidas normalmente de acuerdo a pruebas de Shapiro-Wilk ($p < 0.05$). Con base en seis categorías de tamaño, comparamos la distribución de las frecuencias de tamaños de los ítems ingeridos por hembras y por machos, utilizando una prueba de Kolmogorov-Smirnov (K-S) para dos muestras. En aquellos casos en los que los contenidos estomacales consistían de masas compuestas por peces pequeños parcialmente digeridos, tomamos cada masa como

un ítem. Para explorar posibles diferencias entre hembras y machos en la composición cualitativa de la dieta, comparamos las familias taxonómicas de peces consumidas por hembras y machos, y el número de ítems consumidos de cada familia, mediante una prueba G. Por último, evaluamos la relación entre el tamaño corporal de los piqueros y las variables de la dieta estudiadas, tanto para los individuos de cada sexo por separado como para todos los individuos juntos, mediante correlaciones de Spearman (r_s).

Debido al bajo número de muestras de contenidos estomacales obtenidas durante algunas de las visitas a la colonia, no pudimos realizar comparaciones entre sexos en distintas épocas (i.e., distinguiendo la época reproductiva de la no reproductiva). No obstante, algunos detalles generales sobre diferencias en la dieta de ambos sexos con respecto a la época del año (e.g. composición y peso de las presas discriminado por familia de peces) se pueden consultar en García & López-Victoria (2007).

RESULTADOS

Las hembras capturadas (peso promedio $1914.6 \text{ g} \pm 129.2$ desviación estándar, $n = 42$) fueron un 13.5% más pesadas que los machos ($1655.9 \text{ g} \pm 107.1$, $n = 58$), y esta diferencia fue estadísticamente significativa ($t = 10.92$, $n = 100$, $p < 0.01$). Los contenidos estomacales de las hembras pesaron un 34.1% más que los de los machos (U hembras = 1989.5, U machos = 924.5, $n = 109$, $p < 0.01$; Tabla 1). El peso de las presas ingeridas por las hembras fue significativamente mayor que el de los machos (U = 16612.5, $p < 0.01$); sin embargo, el rango del peso de las presas fue amplio para ambos sexos y mostró una marcada superposición entre sexos, que pudo verse influenciada por la presencia de presas incompletas (Tabla 1). Comparativamente, el peso promedio de los contenidos estomacales de los machos representó el 7.5% de su tamaño corporal (peso promedio), mientras que en el caso de las hembras éste representó el 9.9%. En cuanto a la longitud de las presas, las ingeridas por las hembras fueron un 15.7% más grandes que las consumidas por los machos (U = 8727.0, $p < 0.01$; Tabla 1). Sin embargo, no encontramos diferencias significativas entre sexos en el número de ítems contenidos en las muestras estomacales (U = 1432.5, $p > 0.05$).

Tabla 1. Diferencias entre sexos en la cantidad y el tamaño de las presas consumidas por *Sula granti* en la Isla Malpelo. Para las diferencias en el número de ítems cada masa se contó como una unidad. Para el peso y longitud de la presa no se tuvieron en cuenta las masas. Los promedios van acompañados de su correspondiente desviación estándar (\pm DE).

Variable	Hembras	Machos
Peso contenido estomacal (g)		
n	47	62
Promedio	189.8 \pm 110.5	125.0 \pm 88.5
Mínimo – máximo	38.6 – 556.2	18.0 – 397.1
Peso de presa (g)		
n	195	218
Promedio	43.7 \pm 42.4	30.5 \pm 32.2
Mínimo – máximo	1.5 – 243.6	0.7 – 249.0
Longitud de presa (cm)		
n	137	184
Promedio	15.3 \pm 4.6	12.9 \pm 4.4
Mínimo – máximo	3.5 – 26.8	3.4 – 26.0
Número de ítems		
n	223	281
Promedio	4.6 \pm 3.8	4.5 \pm 3.8
Mínimo – máximo	1 – 19	1 – 18

Pese a que en ambos sexos más del 60% de los peces presentaron tamaños de entre 11 y 15 cm de longitud, la distribución de frecuencias de los tamaños de peces ingeridos fue diferente entre hembras y machos ($K-S = 2.38$, $p < 0.01$). En las hembras, los peces de mayor tamaño aparecieron con mayor frecuencia, mientras que en los machos fueron ligeramente más frecuentes los peces pequeños. Los calamares de distintos tamaños se hallaron en proporciones similares en machos y hembras (Tabla 2; ver Fig. 3 en García & López-Victoria 2007). También encontramos algunas diferencias en la composición de la dieta, particularmente en cuanto al

número de ítems consumidos de cada familia taxonómica de peces ($G = 31.96$, $p < 0.001$). Las hembras consumieron peces de las familias Exocoetidae y Scombridae (compuestas por ítems grandes) en mayores proporciones que los machos, mientras que éstos consumieron en mayor proporción peces de las familias Hemiramphidae y Carangidae, que son de menor tamaño. Además, los machos se alimentaron de alevinos de peces de varias familias que no encontramos en los contenidos estomacales de las hembras.

Dentro de cada sexo, el peso de las aves no mostró una correlación significativa con el peso de los contenidos estomacales (r_s hembras = 0.13, $n = 41$, $p > 0.05$; r_s machos = -0.09, $n = 58$, $p > 0.05$), ni con el peso promedio de las presas (r_s hembras = 0.18, $n = 39$, $p > 0.05$; r_s machos = -0.078, $n = 48$, $p > 0.05$), ni con la longitud promedio de las presas (r_s hembras = 0.18, $n = 39$, $p > 0.05$; r_s machos = -0.11, $n = 48$, $p > 0.05$). No obstante, al agrupar a todos los individuos de ambos sexos (incrementando así el tamaño de la muestra en el análisis), el peso de las aves mostró una correlación significativa pero débil con el peso de los contenidos estomacales ($r_s = 0.24$, $n = 99$, $p < 0.05$), y con la longitud promedio de las presas ingeridas ($r_s = 0.21$, $n = 90$, $p < 0.05$).

DISCUSIÓN

Nuestro estudio indica que existen diferencias entre sexos en la cantidad de alimento consumida y en el tamaño e identidad de las presas que componen la

Tabla 2. Distribución de los tamaños de presas de los contenidos estomacales de hembras y machos de *Sula granti* en la Isla Malpelo. Los valores de los rangos son porcentajes. Los ítems no identificados también fueron incluidos. El total corresponde al número de ítems con datos de longitud.

	Rangos (cm)						Total ítems
	0 a 5	6 a 10	11 a 15	16 a 20	21 a 25	≥ 26	
Hembras							
Peces	0	8.5	57.7	21.5	10.8	1.5	130
Calamares	100	0	0	0	0	0	7
Masas	100	0	0	0	0	0	3
Machos							
Peces	5.8	15.6	64.2	9.8	4.0	0.6	173
Calamares	100	0	0	0	0	0	12
Masas	100	0	0	0	0	0	7

dieta de *S. granti* en Malpelo, y sugiere que estas diferencias podrían estar relacionadas con el dimorfismo sexual en el tamaño corporal (ver también Lewis et al. 2005, Zavalaga et al. 2007). Al igual que en la colonia de *S. granti* de Galápagos (Anderson & Ricklefs 1992), las hembras en Malpelo son más grandes que los machos, presentan contenidos estomacales con pesos significativamente mayores e ingieren presas más grandes y con mayor frecuencia. En este sentido, aunque no encontramos correlaciones significativas dentro de cada sexo entre el peso de las aves y el de sus contenidos estomacales, sí encontramos que, al agrupar ambos sexos, el tamaño corporal de las aves tuvo una correlación débil pero significativa con el peso de sus contenidos estomacales y con los tamaños de las presas. Estos resultados coinciden con los de estudios previos sobre la dieta de otras aves marinas, que han mostrado una relación directa entre el tamaño del depredador y el tamaño de la presa (Ashmole & Ashmole 1967, Schreiber & Hensley 1976, Zavalaga et al. 2007). La ausencia de correlación entre el peso de las aves y los pesos promedio y máximo de las presas ingeridas puede ser atribuida a que no siempre se pudo obtener el peso individual de las presas, debido al avanzado estado de digestión de algunos contenidos y a que algunos de los pesos registrados provenían de presas incompletas.

Aunque nuestros resultados son consistentes con la hipótesis de que las diferencias en la dieta entre sexos podrían ser el resultado de las diferencias en tamaño entre machos y hembras, es importante tener en cuenta que varios estudios en aves marinas han mostrado diferencias entre los sexos en términos de variables como la eficiencia del vuelo, la tasa y profundidad de los clavados, la distribución de los lugares de forrajeo y la frecuencia de visitas al sitio de anidación (Gilardi 1992, Lewis et al. 2005, Zavalaga et al. 2007). Por lo tanto, una explicación alternativa de las diferencias entre sexos en la dieta de *S. granti* halladas en Malpelo podría ser la existencia de variación entre sexos en el comportamiento de caza o en los sitios de forrajeo, particularmente si esta variación está relacionada con el dimorfismo sexual en el tamaño corporal. Por ejemplo, al ser más grandes, las hembras podrían sumergirse a mayores profundidades que los machos (Nelson 1978, Mori 1998), lo que les permitir-

ía explotar diferentes espacios de la columna de agua, donde la disponibilidad de presas podría ser distinta (Zavalaga et al. 2007). Además, en otras especies de piqueros con este tipo de dimorfismo sexual (e.g. *Sula leucogaster*), existen diferencias entre sexos en las distancias recorridas hasta los lugares de alimentación (Gilardi 1992, Lewis et al. 2005), lo que podría exponer a las aves de ambos sexos a comunidades de presas diferentes. La distribución en el mar de los Piqueros de Nazca de la colonia de Malpelo durante sus faenas de pesca se desconoce, por lo que no es posible discutir con suficientes elementos de juicio esta posibilidad.

Es importante tener en cuenta que muy cerca de Malpelo se presenta con frecuencia un fenómeno conocido como "bolas de peces" (i.e. "fish balls"), que consiste en que grandes cardúmenes de peces son desplazados a la superficie por depredadores de gran tamaño, como atunes y delfines (ver Au & Pitman 1986, Anderson 1993). De estos cardúmenes sacan provecho todas las aves marinas presentes en Malpelo, incluyendo tanto los machos como las hembras de *S. granti* (García & López-Victoria 2007). Es factible que algunos de los contenidos estomacales que evaluamos, en particular aquellos compuestos por peces frescos, hayan provenido de estos cardúmenes. Este hecho podría explicar, en parte, la superposición que existe en los tamaños de las presas capturadas entre sexos; la alta disponibilidad de alimento en estos contextos podría minimizar la posibilidad de competencia por alimento entre sexos. Sin embargo, las hembras en Malpelo mostraron una tendencia clara a consumir presas de mayor tamaño y, considerando que en ambientes marinos la competencia por recursos tiende a ser fuerte (Lewis et al. 2001), las diferencias en el tamaño de las presas consumidas podrían ser importantes para reducir la competencia entre sexos y entre individuos. Este mecanismo de repartición de recursos podría ser particularmente importante debido a que en términos de composición, las dietas tienden a ser similares entre individuos (Ashmole & Ashmole 1967, Zavalaga et al. 2007).

A partir de la información obtenida en este estudio y en el de Anderson & Ricklefs (1992), podemos concluir que en el Piquero de Nazca existen diferencias sutiles pero consistentes entre sexos en la dieta, y que estas diferencias podrían estar relacio-

nadas con las diferencias existentes entre sexos en el tamaño corporal y en variables que posiblemente se relacionan con este dimorfismo, como el uso de hábitat. Sin embargo, es necesario incrementar el número de contenidos estomacales evaluados durante distintas épocas del año, para establecer hasta qué punto otros factores que varían entre sexos (e.g. selección sexual, actividades reproductivas, eficacia en el vuelo; ver Andersson 1994) podrían influenciar la dieta. Un estudio que evalúe el papel que desempeñan los machos y las hembras durante la reproducción, y que tenga en cuenta los sectores en que las aves forrajean (ver Zavalaga et al. 2007), permitiría aclarar si las diferencias en la dieta son una consecuencia directa del dimorfismo sexual en el Piquero de Nazca, o si son el resultado de la influencia de varios factores que difieren entre sexos de forma simultánea. De igual forma, estudios adicionales ayudarían a aclarar hasta qué punto hembras y machos están explotando los mismos recursos (especies de presas y tallas) y en qué sectores.

AGRADECIMIENTOS

El Invemar, Colciencias, la Fundación Malpelo, la Armada Nacional de Colombia, la UAESPNN y Embarcaciones Asturias nos brindaron apoyo financiero y logístico en el marco del proyecto "Esquemas de competencia y uso de recursos en aves marinas de Malpelo" (Proy. # 2105-09-13527). Agradecemos a P. Stevenson, A. Estrada y L. G. Naranjo por sus comentarios y aportes en la presentación y análisis de los resultados; a B. Werding, F. A. Estela y J. C. Botello por su asesoría y apoyo durante las salidas de campo; a S. Bessudo, a la tripulación del María Patricia y a los tenientes, suboficiales e infantes de marina por la colaboración durante los cruceros y por su hospitalidad en la isla; a D. Anderson por compartir información sobre los piqueros de Galápagos y a K. P. Huyvaert, C. D. Cadena y un revisor anónimo por sus comentarios y aportes durante la revisión del manuscrito. MLV agradece al Departamento de Ecología Animal de la Universidad Justus-Liebig de Giessen y al Servicio Alemán de Intercambio Académico (DAAD), por el apoyo financiero y logístico.

LITERATURA CITADA

ÁLVAREZ-REBOLLEDO, M. 2000. Aves de la isla de

- Malpelo. Biota Colombiana 2: 203-207.
- ANDERSON, D. J. 1989. Differential responses of boobies and other seabirds in the Galápagos to the 1986-87 El Niño-Southern oscillation event. *Marine Ecology Progress Series* 52: 209-216.
- ANDERSON, D. J. 1993. Masked booby (*Sula dactylatra*). En: A. Poole y F. Gill (eds.). *The Birds of North America*, No. 73. The Academy of Natural Sciences, Philadelphia and the American Ornithologists' Union, Washington, D.C.
- ANDERSON, D. J. & R. E. RICKLEFS. 1992. Brood size and food provisioning in Masked and Blue-footed boobies (*Sula* spp.). *Ecology* 73: 1363-1374.
- ANDERSSON, M. B. 1994. *Sexual selection*. Princeton University Press, Princeton.
- ANGELES-PÉREZ, A., B. R. TERSHY & D. BREESE. 1991. Diet of male and female Brown Boobies on Isla San Pedro Martir, Gulf of California, Mexico. Abstracts of the Pacific Seabird Group Annual Meeting. Monterey, California.
- ASHMOLE, N. P. & M. J. ASHMOLE. 1967. Comparative feeding ecology of seabirds in a tropical oceanic island. *Yale Peabody Museum of Natural History Bulletin* 24: 1-110.
- AU, D. W. K. & R. L. PITMAN. 1986. Seabird interactions with dolphins and tuna in the Eastern Tropical Pacific. *The Condor* 88: 304-317.
- BEGON, M., J. L. HARPER & C. R. TOWNSEND. 1996. *Ecology: individuals, populations and communities*. Blackwell Science, Oxford.
- GARCÍA-R, S. & M. LÓPEZ-VICTORIA. 2007. Ecología trófica del Piquero de Nazca *Sula granti* (Aves: Sulidae) en la Isla Malpelo, Colombia. *Boletín de Investigaciones Marinas y Costeras* 36: 9-32.
- GILARDI, J. D. 1992. Sex-specific foraging distributions of Brown Boobies in the Eastern Tropical Pacific. *Colonial Waterbirds* 15: 148-151.
- GRAHAM, J. B. 1975. *The biological investigation of Malpelo Island, Colombia*. Smithsonian Contributions to Zoology. 176: 1-8.
- HARRISON, P. 1985. *Seabirds: an identification guide*. Houghton Mifflin Company, Boston.
- LEWIS, S., T. N. SHERRATT, K. C. HAMER & S. WANLESS. 2001. Evidence of intra-specific competition for food in a pelagic seabird. *Nature* 412: 816-819.
- LEWIS, S., E. A. SHREIBER, F. DAUNT, G. A. SCHENK, K. ORR, A. ADAMS, S. WANLESS & K.

- C. HAMER. 2005. Sex-specific foraging behaviour in tropical boobies: does size matter? *Ibis* 147: 408-414.
- LÓPEZ-VICTORIA, M. & F. A. ESTELA. 2007. Lista anotada de las aves de la Isla Malpelo. *Ornitología Colombiana* 5: 40-53.
- LÓPEZ-VICTORIA, M. & D. ROZO. 2006. Model-based geomorphology of Malpelo Island and spatial distribution of breeding seabirds. *Boletín de Investigaciones Marinas y Costeras* 35: 111-131.
- LÓPEZ-VICTORIA, M. & D. ROZO. 2007. Wie viele Nazcatölpel *Sula granti* brüten auf der Insel Malpelo? *Vogelwarte* 45: 365-366.
- MORI, Y. 1998. Optimal choice of foraging depth in divers. *Journal of Zoology (London)* 245: 279-283.
- NELSON, J. B. 1978. *The Sulidae*. Oxford University Press, Oxford, UK.
- SCHREIBER, R. W. & D.A. HENSLEY. 1976. The diets of *Sula dactylatra*, *Sula sula* and *Fregata minor* on Christmas Island, Pacific Ocean. *Pacific Science* 30: 241-248.
- SIMMONS, K. E. L. 1970. Ecological determinants of breeding adaptations and social behaviour in two fish-eating birds. Págs 37-77 en: J. H. Cook (ed.). *Social Behavior in birds and mammals*. Academic Press, London.
- VON PRAHL, H. 1990. *Malpelo la roca viviente*. Presencia Ltd, Bogotá.
- ZAVALAGA, C. B., S. BENVENUTI, L. DALL'ANTONIA & S. D. EMSLIE. 2007. Diving behavior of blue-footed boobies *Sula nebouxii* in northern Peru in relation to sex, body size and prey type. *Marine Ecology Progress Series* 336: 291-303.

Recibido: 28 abril 2007

Aceptado: 14 octubre 2008