



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTONOMA DE MEXICO

FACULTAD DE CIENCIAS

**ANALISIS EXPERIMENTAL DEL CONTROL DE LA
AGRESION EN UN AVE INFANTICIDA, EL BOBO
DE PATAS AZULES Sula nebouxii, EN LA ISLA
ISABEL, NAYARIT, MEXICO**



T E S I S

QUE PARA OBTENER EL TITULO DE

B I O L O G O

P R E S E N T A :

CECILIA GARCIA CHAVELAS

MEXICO, D. F.

1988

A la memoria de mi padre, con admiración y respeto

A mi madre, con inmenso cariño

A Delfy, Judith y Raúl, con enorme agradecimiento

A Alejandra, por la alegría de su presencia

INDICE

RESUMEN

I.	INTRODUCCION	1
	1) Reducción de la nidada	1
	2) Papel social de los miembros de la familia en la reducción de la nidada	6
	3) Hipótesis sobre la cantidad de alimento y su influencia en la reducción de la nidada	11
II.	<u>Sula nebouxii</u> : HISTORIA NATURAL, BIOLOGIA Y REPRODUCCION	17
	1) Morfología	17
	2) Distribución geográfica	17
	3) Alimentación	18
	4) Habitat	19
	5) Tamaño y densidad de las colonias	19
	6) Epoca de reproducción	19
	7) Territorio	20
	8) Formación del nido	20
	9) Huevos	21
	10) Crías	21
	11) Cuidado de las crías	22
	12) Reducción de la nidada	22
III.	ZONA DE ESTUDIO Y METODOLOGIA	25
	1) Zona de estudio	25
	2) Objetivos	26
	3) Sujetos	27
	4) Técnica de observación y método de registro	28
	5) Diseño experimental	30
	6) Sobrevivencia de las crías experimentales y control	32
	7) Movilidad de las crías según su edad	33
	8) Categorías de conducta	34
	9) Análisis de datos	35
IV.	RESULTADOS	36
	1) Peso de las crías	36
	2) Agresión entre hermanos	36
	3) Alimentación por los padres	40
	4) Solicitud de alimento	43
	5) Efecto de la edad de las crías	45
	6) Movilidad de las crías	47

7) Recuperación en la conducta de las crías experimentales	48
8) Diferencias entre los padres macho y hembra en la alimentación	49
V. DISCUSION	52
1) Agresión entre las crías	52
2) Distribución de alimentaciones paternas a las crías	54
3) Solicitud de alimento de las crías	56
4) Aumento de las frecuencias conductuales asociado a la edad de las crías	56
5) Movilidad de las crías según su edad	57
6) Recuperación en la conducta de las crías experimentales	58
7) Cooperación conductual padre-hijo	58
8) Justificación al método	59
9) Importancia del estudio	61
10) Sugerencias	62
VI. CONCLUSIONES	63
AGRADECIMIENTOS	66
LITERATURA CITADA	68

RESUMEN

Se ha reportado que en el bobo de patas azules se presenta la reducción facultativa de la nidada por medio del fratricidio. De acuerdo a la hipótesis, en épocas favorables de alimento la nidada total es criada exitosamente pero cuando el alimento escasea la cría mayor elimina a su hermano menor mediante conductas agresivas. Además se ha propuesto que el fratricidio está relacionado con un crecimiento pobre de la cría mayor y no con el de la víctima; y los padres aparentemente no intervienen en las peleas de sus hijos.

Con la finalidad de esclarecer los factores próximos que determinan la reducción de la nidada, durante 1984 y 1985 (de abril a junio) se analizó experimentalmente el efecto de la escasez de alimento sobre la agresión entre las crías del bobo de patas azules.

En 33 nidos experimentales (18 de crías chicas menores de 43 días de edad y 15 de crías grandes mayores de 43 días), la ingestión de alimento por parte de las crías fué frustrada artificialmente durante varios días. La comparación con 8 nidos control demostró que la escasez de alimento y pérdida de peso estuvieron asociados con: 1) un aumento significativo en la agresión de la cría mayor hacia su hermano; y en el caso de crías chicas, 2) una tendencia de los padres de favorecer significativamente más a la cría mayor en la repartición del alimento, y 3) un incremento significativo en la solicitud de alimento de las dos crías.

Al desaparecer la escasez artificial de alimento, las conductas presentaron significativamente una tendencia de regresar al nivel de línea base (observaciones registradas antes de la manipulación experimental).

El efecto de la escasez de alimento sobre las conductas de solicitud, alimentación y picotazos parece haber sido mayor en crías chicas. Un análisis de la velocidad de desplazamiento de las crías reveló que crías chicas y grandes se comportan como dos categorías diferentes.

Se demostró que la escasez de alimento es un factor que controla a nivel próximo la agresión entre las crías del bobo de patas azules.

En ningún caso se observó que los padres intervinieran para mitigar la hostilidad entre sus hijos, aún cuando en algunas ocasiones se llegaron a alcanzar niveles severos de agresión.

I. INTRODUCCION

1) Reducción de la nidada

Un aspecto importante dentro de la ecología reproductiva de un ave es el número de huevos que pone. Se ha reportado que el tamaño de la nidada varía con las diferencias estacionales, la disponibilidad de alimento, la edad de los adultos que se reproducen, la altitud, la latitud, etc. (Lack 1947, 1954).

Se ha propuesto, desde el punto de vista evolutivo, que el tamaño de la nidada está adaptado para corresponder al número máximo de hijos que los padres pueden criar exitosamente (Lack 1947, 1954). Charnov y Krebs (1974) desarrollaron un modelo en el que se demuestra que el tamaño óptimo de la nidada de una especie no es necesariamente el que produce el mayor número de crías, ya que la mortalidad de los adultos puede incrementarse al aumentar el tamaño de la nidada.

Algunos autores que no están de acuerdo con la hipótesis de Lack, han sugerido que el tamaño óptimo de la nidada es determinado por la depredación (Skutch 1949 en Ricklefs 1977); o bien, que el tamaño de la nidada es ajustado por selección natural para balancear la mortalidad de la especie, controlando de ésta manera el número de individuos en la población (Wynne-Edwards 1962 en Ricklefs 1977). Las evidencias de estudios experimentales y observaciones en el campo se inclinan a favor de una versión con modificaciones de la teoría de Lack (Klomp 1970).

Lack (1954) también propuso que el tamaño de la nidada puede, en algunas especies de aves, ser ajustado después de la eclosión a las condiciones prevalecientes de alimento en la

temporada de anidación, eliminando algunas crías para asegurar la sobrevivencia de sus hermanos. Esta reducción de la nidada funciona como un mecanismo desarrollado para ajustar el tamaño de la nidada a las condiciones prevalecientes de alimento en un lugar y época determinada (Lack 1947, 1954, 1968; Ricklefs 1965, 1977). La pérdida de prole podría parecer un mecanismo que disminuye la adecuación de los padres, pero en teoría resulta más redituable para su adecuación producir pocas crías con altas probabilidades de sobrevivir y reproducirse más adelante, que perder la nidada entera o sacar a todas sus crías en estado de desnutrición. La pareja obtiene además la ventaja de que en épocas favorables puede producir el mayor número de crías (Drummond et al. 1986).

Se esperaría que la reducción de la nidada ocurriera principalmente en las especies donde la disponibilidad de alimento durante la etapa de alimentación de las crías es impredecible en la fecha de la puesta (Ricklefs 1965; Howe 1976; Mock 1984a).

La reducción de nidada puede considerarse como manipulación paternal. Alexander (1974) ha definido la manipulación paternal como una estrategia en la cual los padres inclinan la inversión en una de sus crías a expensas de la(s) otra(s) .

En algunas especies los padres empiezan la incubación hasta que termina la puesta de huevos estableciendo así una eclosión sincrónica de la nidada.

En otras especies, principalmente aquellas que presentan periodos largos de anidación, una estrategia paternal es la producción de uno o más huevos "extra" con un intervalo de puesta

y comenzar la incubación desde que es puesto el primer huevo. Con esta estrategia, se establece una eclosión asincrónica de la nidada, produciéndose dos crías de diferente tamaño y por lo tanto con diferentes habilidades competitivas desde el inicio de su desarrollo. La eclosión asincrónica facilita la reducción de la nidada ya que se establece una jerarquía social dentro de ella (Lack 1947, 1954, 1968; Ricklefs 1965; Safriel 1981; Braun y Hunt 1983; Mock 1984a; Cash y Evans 1986).

Teóricamente estas diferencias en las habilidades competitivas entre las crías pueden afectar su sobrevivencia y se han propuesto varias hipótesis para explicar la asincronía:

- 1) Lack (1954) propuso que el intervalo de eclosión entre las crías ha sido seleccionado porque crea asimetrías competitivas entre los hermanos, las cuales facilitan la reducción de la nidada cuando los recursos alimenticios se vuelven escasos.
- 2) Clark & Wilson (1981) sugirieron que la eclosión asincrónica es una adaptación contra la depredación. Los padres incuban de inmediato los primeros huevos porque así sacan más rápido del nido a las crías que eclosionan de éstos; la diferencia de tamaño entre las crías asociado a veces con la pérdida de la cría menor representa un costo y no la finalidad del intervalo de eclosión.
- 3) Hussell (1972) ha sugerido que la eclosión asincrónica ayuda a reducir el esfuerzo paternal cuando se alcanza el pico máximo en las demandas de las crías.
- 4) Hamilton (1964) sugirió la "hipótesis de la reducción de la rivalidad entre los hermanos" argumentando que los padres pueden beneficiarse de las asimetrías competitivas dentro de la nidada

porque ello ayuda a reducir los costos potenciales de rivalidad entre los hermanos, los cuales pueden tener un efecto significativo en la adecuación paternal. Además, la productividad de las nidadas asincrónicas puede incrementarse cuando no se presenta reducción de la nidada.

Estudios en Casmerodius albus y Ardea herodias han demostrado que la asincronía funciona facilitando la formación de una jerarquía estable relacionada con la edad, lo cual influye sobre la oportunidad de sobrevivencia de las crías (Mock & Parker 1986). En Bubulcus ibis se ha encontrado que reduce la rivalidad entre los hermanos, disminuyendo peleas que son innecesarias ya que se logra tener un efectivo control del rival (Fujioka 1985a; Mock & Ploger 1987). En los paserinos del ártico los resultados indican que la asincronía posiblemente reduce la pérdida total del nido, especialmente por la depredación de las crías pequeñas y además posiblemente reduce el pico de demanda de esfuerzo paternal (Hussell 1972).

Se ha reportado que la eclosión asincrónica promueve la adecuación directa de los padres, ya que pueden tener más de una ventaja. Sin embargo sería erróneo asumir que la reducción de la nidada es la única ventaja de la eclosión asincrónica para todas las aves, aunque es la hipótesis que ha sido más ampliamente apoyada y aceptada (Lack 1954; Clark & Wilson 1981; Mock 1984a).

Hahn (1981) sugirió que los padres pueden controlar el grado de eclosión asincrónica de tal manera que se maximice su eficiencia y por lo tanto su adecuación inclusiva. De esta forma la asimetría natural de cada especie puede permitir tener un uso más eficiente de los recursos paternos.

En nidadas experimentales de Bubulcus ibis donde se aumentó o eliminó el intervalo de eclosión se presentó una mayor reducción de nidada o bien tuvieron un menor número de hijos voladores que las nidadas control, apoyando la sugerencia de que la asincronía natural es la más productiva para los padres (Fujioka 1985a; Mock & Ploger 1987).

La reducción de la nidada parece involucrar dos formas básicas de eliminación de las crías:

1) Reducción obligada: se presenta en especies que ponen 2 huevos y donde el segundo huevo funciona como un "seguro" contra la pérdida o fracaso del primero. Si las dos crías eclosionan, la menor siempre es eliminada en estados tempranos de su desarrollo, ya que éstas especies aparentemente solo pueden criar un hijo.

2) Reducción facultativa: se presenta en especies con un tamaño de nidada igual al número máximo de crías que los padres pueden sacar adelante en condiciones favorables de alimento. Bajo condiciones desfavorables, las crías más pequeñas son eliminadas en estados tempranos de su desarrollo garantizando así la sobrevivencia del resto de la nidada original (Lack 1947, 1954, 1968; Ricklefs 1965).

La reducción obligada de la nidada es un mecanismo altamente desarrollado en águilas (Accipitridae) y bobos (Sulidae). En las águilas ha sido reportado principalmente en el género Aquila (Meyburg 1974; Brown et al. 1977; Edwards & Collopy 1983; Collopy 1984); también existen reportes para el bobo blanco y el bobo café (Sula dactylatra y S. leucogaster; Dorward 1962), la gaviota

tridáctila de patas negras (Rissa tridactyla; Braun & Hunt 1983), el pelicano blanco (Pelecanus onocrotalus; Vasey-Fitzgerald 1957 en Mock 1984a) y el pelicano blanco americano (P. erythrorhynchus; Cash & Evans 1986).

La reducción facultativa de la nidada se ha reportado en el águila pescadora (Pandion haliaetus; Jamieson et al. 1983), en la "skua" del Polo Sur (Catharacta maccormicki; Procter 1975), en el bobo de patas azules (S. neboxii; Nelson 1978; Drummond et al. 1986), y en varios ardeidos (Mock 1984a, 1984b, 1985, Mock & Ploger 1987, Mock et al. 1987).

2) Papel social de los miembros de la familia en la reducción de la nidada.

En la reducción de la nidada padres e hijos juegan diferentes papeles, y aunque existen muchos reportes de éste fenómeno en especies nidícolas, son pocos los que proporcionan información sobre la forma en que la conducta social afecta o no la mortalidad diferencial de las crías. Aparentemente, la conducta social que determina la mortalidad dentro de la nidada se lleva a cabo en su mayor parte por las crías, aunque los padres juegan también un importante papel (O'Connor 1978; Hahn 1981; Mock 1984a).

O'Connor (1978) ha generado un modelo en el que propone tres mecanismos por los que se puede llevar a cabo la reducción de la nidada: infanticidio, fratricidio y suicidio. El infanticidio es un mecanismo pasivo de reducción de nidada en donde los padres y los hermanos no intervienen activamente en la muerte del individuo; el fratricidio involucra que una cría mate

a otra; y el suicidio teóricamente es posible pero no existen evidencias de que se presente en la naturaleza (O'Connor 1978).

Mock (1984a) ha definido el infanticidio como "la conducta que hace una contribución directa y significativa de muerte inmediata sobre un embrión o un miembro recién nacido de la propia especie del ejecutor". Los datos de campo parecen indicar que ésta es la fuente más importante de la mortalidad de crías en algunas especies de aves.

Se ha propuesto que los individuos que realizan infanticidio pueden beneficiarse de situaciones como: 1) explotación de la víctima, especialmente como alimento (canibalismo), 2) competencia por los recursos con el infante, 3) manipulación paternal, y 4) selección sexual, donde la eliminación de una cría ajena incrementa el éxito de su ejecutor en la competencia intrasexual (Hrdy 1979). En aves el infanticidio involucra principalmente las tres primeras situaciones.

Mock (1984a) ha propuesto una serie de subcategorías de infanticidio basándose en la identidad del ejecutor: infanticidio sin parentesco y entre parientes. Dentro de ésta última subcategoría incluye además la división del infanticidio paternal y fratricidio.

El infanticidio paternal implica en la mayoría de las aves un papel pasivo e indirecto de los padres, quienes inclinan su inversión hacia la cría más activa, que generalmente es la que pide alimento con mayor intensidad o es la más grande y fuerte. El resultado de esto es que las crías menores o más débiles mueren de inanición y/o exposición. Mediante la distribución

diferencial de cuidado paterno después de la eclosión, se logra un ajuste secundario de las asimetrías competitivas de las crías (Howe 1976; Brown et al. 1977; Hahn 1981; Groves 1984; Mock 1984a; Drummond et al. 1986; Drummond 1987).

En otras especies de aves, sin embargo, el papel de los padres en la reducción de la nidada es más activo o directo, manifestándose como ataque físico o deserción de huevos y/o crías (Mock 1984a).

El fratricidio, que puede ser obligado o facultativo, involucra el hecho de que una cría elimine a otra mediante la intimidación agresiva y/u hostigamiento. El papel activo de las crías en ésta forma de reducción de la nidada varía de una especie a otra pero generalmente se manifiesta como: 1) la dominancia agresiva de un hermano (Meyburg 1974; Gargett 1978; Fujioka 1985a; Cash y Evans 1986), 2) el monopolio del alimento por parte de una cría (Procter 1975; Drummond et al. 1986; Ploger & Mock 1986; Mock & Ploger 1987), 3) la expulsión de una cría del nido (Dorward 1962; Meyburg 1974; Braun & Hunt 1983; Mock 1984a; Cash & Evans 1986) o 4) matar a una cría dentro del nido (Dorward 1962; Meyburg 1974; Brown et al. 1978; Nelson 1978; Cash & Evans 1986).

En el fratricidio las crías mayores pueden incrementar sus oportunidades de sobrevivencia utilizando además de la agresión, sus ventajas de tamaño y habilidad motora. Los padres tienen la opción de intervenir directamente en las peleas de sus hijos para mantener la "armonía" dentro del nido (Mock 1984a; Drummond 1987).

En muchas especies que practican el fratricidio facultativo hay una disminución en la intensidad de las peleas entre hermanos si la probable víctima logra sobrevivir más allá de cierta edad (Ingram 1959 en Mock 1984a). En éstas especies la cría mayor puede algunas veces incrementar su propia sobrevivencia sin matar necesariamente a sus hermanos, tomando todo el alimento que necesita y dejando a sus hermanos que se las arreglen con lo que queda (Drummond et al. 1986, Drummond 1987, Drummond en prensa).

En cambio, las especies con fratricidio obligado parecen nunca mostrar una disminución de la agresión, normalmente porque éste estado nunca se alcanza, ya que al parecer la estrategia no es la producción de dos crías sino asegurar la producción de un hijo (Dorward 1962; Mock 1984a; Drummond 1987).

En el fratricidio, el atacante obtiene más recursos al eliminar a su hermano y así mejora sus propias oportunidades de sobrevivencia y reproducción. Debido a que los padres y su progenie no comparten intereses genéticos iguales, teóricamente se ha predicho que en todas las especies que se reproducen sexualmente, la selección natural debe conducir a un conflicto entre los padres y sus hijos sobre la distribución de la inversión paterna (Trivers 1974).

Una cría tratará de obtener más inversión de la que le corresponde con algún costo para sus hermanos, debido a que solo comparte la mitad de sus genes con su hermano completo, mientras que ella está dos veces relacionada consigo misma. Los padres por su parte, valoran igualmente a todos sus hijos porque comparten con cada uno ellos la mitad de sus genes y por lo tanto se espera que inviertan igual entre ellos (Trivers 1974).

Aplicando las ideas de Trivers (1974) sobre el conflicto padre-hijo dentro del contexto de reducción de la nidada, O'Connor (1978) predijo que debería haber situaciones en las cuales los padres y la cría mayor están en "desacuerdo" sobre el tiempo de reducción de la nidada. Existe un conflicto entre los padres y la cría mayor en determinar cuando sacrificar una cría menor porque sus intereses genéticos no son los mismos. El modelo de O'Connor sugiere además la posibilidad de que el conflicto de intereses genéticos puede reflejarse en un conflicto conductual. Según la teoría, la cría mayor debería promover la muerte inmediata de su hermano menor, mientras que los padres intentarían prolongar la vida de su hijo menor, al menos temporalmente. La cría "egoísta" al eliminar a su hermano mejora sus oportunidades de sobrevivencia, y aumenta su adecuación directa (Mock & Parker 1986).

Los padres dejarán morir una cría solo cuando su eliminación aumente las oportunidades de sobrevivencia de las demás crías, ya que de otra forma ésta estrategia puede disminuir el éxito reproductivo de los padres (O'Connor 1978).

Stamps & Metcalf (1980) y Parker (1985) desarrollaron modelos genéticos que confirman las predicciones del conflicto padre-hijo, pero en los casos de las aves donde se reporta la reducción de la nidada (obligada o facultativa) no hay datos claros que apoyen la teoría del conflicto padre-hijo.

En una revisión sobre la teoría del conflicto padre-hijo en Pelecaniformes, Drummond (1987) señala que a pesar de que la reducción de nidada parece ser común en éste orden, no hay

evidencias fuertes que apoyen el conflicto conductual entre los padres y la cría mayor sobre la eliminación de la cría menor. Lo que parece presentarse en algunas especies del orden es una cooperación conductual padre-hijo, que se manifiesta a través de la diferencia de tamaño de las crías desde eclosión, la alimentación preferencial y la no intervención de los padres en las peleas de las crías. En el bobo de patas azules (S. neboxii) Drummond et al. (1986) reportan un caso claro de cooperación conductual entre los padres y el hijo mayor. Sin embargo, este tipo de cooperación conductual puede reconciliarse con la existencia del conflicto padre-hijo genético (Drummond en prensa).

La única especie de ave donde se ha reportado una intervención paterna directa durante las peleas de las crías, es en la "skua" del Polo Sur (C. maccormicki; Spellerberg 1971 en Mock 1984a).

3) Hipótesis sobre la cantidad de alimento y su influencia en la reducción de la nidada

Se ha propuesto que el factor último responsable de la evolución del fratricidio es la competencia por el alimento paterno (Stinson 1979), aunque una limitación en la cantidad de alimento puede no ser necesariamente la causa a nivel próximo, ya que las peleas entre los hermanos no parecen estar restringidas únicamente a los eventos de alimentación paterna (Meyburg 1974; Drummond et al. 1986; Mock & Ploger 1987).

Diversos estudios de campo han esclarecido algunos factores que afectan a nivel próximo la conducta fratricida. En algunas

especies, como en la gaviota tridáctila de patas negras y en el águila pescadora, se han reportado peleas fraticidas asociadas a los eventos de alimentación (Braun & Hunt 1983; Jamieson et al. 1983). En otras especies, se ha encontrado que las crías recién alimentadas presentan una disminución temporal de ataques (Lack 1954; Nuechterlein 1981; Fujioka 1985b).

En períodos desfavorables, cuando la tasa de alimentación paterna se reduce, la mortalidad diferencial de los hermanos pequeños tiende a incrementarse, aunque se desconoce si durante éstas temporadas aumenta la agresión (Nelson 1978; Braun & Hunt 1983; Mock 1984a).

También se ha propuesto que el tamaño del alimento repartido a las crías es un factor que afecta la agresión fraticida. La hipótesis sobre el tamaño de presa plantea que el alimento presentado a las crías en unidades pequeñas que pueden monopolizarse, induce una fuerte competencia agresiva; mientras que el alimento presentado en piezas grandes no puede ser monopolizado y por lo tanto no resulta económico defenderlo por medio de la agresión (Mock 1984b, 1985; Mock et al. 1987).

En Ardea herodias se ha demostrado que la agresión fraticida está modificada facultativamente. Esta agresión se desarrolla solo cuando el alimento es lo suficientemente pequeño para ser monopolizado, ya que las peleas pueden proporcionar ventajas importantes en la competencia por el alimento (Mock et al. 1987).

En las especies que practican fraticidio facultativo se ha propuesto que la cantidad de alimento repartido por los padres a

sus hijos es un importante factor causal a nivel próximo y último. La hipótesis sobre la cantidad de alimento se refiere a una relación causal entre una insuficiente cantidad de alimento y un aumento de agresión fratricida (Mock et al. en prensa).

En el nivel último se espera que la cantidad de alimento influya solo si los efectos combinados de agresión y escasez de alimento resultan fatales. En el nivel próximo se espera que la agresión fratricida varíe con la cantidad de alimento disponible (Mock et al. en prensa).

Se ha intentado probar la hipótesis de la cantidad de alimento, pero no todos los estudios han sido exitosos. Procter (1975) reportó un caso de aumento en la agresión fratricida de las crías de Catharacta maccormicki después de un periodo de escasez artificial de alimento. Sin embargo, este estudio tiene problemas de diseño, ya que carece de controles adecuados, las muestras son pequeñas y hay una falta de resultados significativos, por lo que su reporte solo puede tomarse como anecdótico.

En los ostreros (Haematopus ostralegus), las crías fueron más agresivas en habitats cerrados (nidos con un cerco de lona alrededor de cada uno de ellos) donde los padres daban menos alimento, que en los habitats abiertos donde los nidos permanecieron sin cerco (Safriel 1981). Sin embargo, este estudio también tiene fallas porque no se cuantificó ni la cantidad de alimento ni la tasa de agresión fratricida. Los resultados encontrados pueden deberse quizá a la restricción de espacio y no a la baja cantidad de alimento.

En dos especies de Ardeidos que presentan fraticidio facultativo (C. albus y A. herodias) se diseñaron varios experimentos para probar la relación entre cantidad de alimento y agresión fraticida (Mock et al. en prensa). Utilizando nidadas naturales de tres crías (cría a, b y c, respectivamente según su orden de eclosión), se reportan datos que abarcan el periodo de 0 a 25 días de edad de las crías. En un estudio descriptivo de campo, se analizó la relación entre la cantidad de alimento repartido a las crías y su conducta agresiva. No se encontró una relación inversa entre la tasa de peleas y la cantidad de alimento.

En un experimento de aprovisionamiento de alimento en el campo en el cual se introducía el alimento al nido con la ayuda de un tubo de plástico, Mock et al. (en prensa) encontraron que las nidadas de C. albus que se manipularon aumentando al doble la cantidad de alimento, presentaron menor incidencia de reducción de nidada que los nidos control, donde las crías recibían la cantidad que normalmente es proporcionada por los padres de ésta especie. La cría c de los nidos experimentales ganó significativamente más masa durante los primeros 10 días que la cría c de los nidos control. Aunque en los nidos experimentales no disminuyeron las peleas, la reducción de nidada sí disminuyó significativamente.

En un estudio de dieta controlada en el laboratorio, se asignaron azarosamente los nidos de garzas a 4 tratamientos con dos variables independientes, cantidad de alimento y tamaño del bolo de alimento. Las 4 dietas que se proporcionaron fueron: a)

alta cantidad y bolos pequeños; b) baja cantidad y bolos pequeños; c) alta cantidad y bolos grandes; y d) baja cantidad y bolos grandes (Mock et al. en prensa). La tasa de peleas entre los 4 tratamientos experimentales no difirió significativamente. El éxito de las nidadas estuvo significativamente influenciado por la cantidad de alimento recibido, especialmente a través del impacto de esta variable en la sobrevivencia de la cría b. En todas las nidadas se perdió al menos un miembro, pero a las que se les dió menos alimento estuvieron significativamente más expuestas a tener segundas pérdidas.

También se examinó la estabilidad del alimento a corto plazo, pero los resultados no apoyan la suposición de que la cantidad de alimento diaria disponible para las crías de las garzas es estable a través de intervalos cortos (Mock et al. en prensa). En el campo, la cantidad de alimento parece no ser un parámetro lo suficientemente estable sobre el cual basar las estrategias de agresión fraticida.

Con los resultados anteriores, Mock et al. (en prensa) concluyen que en C. albus y A. herodias la cantidad de alimento tiene poca influencia en la agresión fraticida, aunque es un factor que influye significativamente en la sobrevivencia de las crías.

En el bobo de patas azules (S. neboxii) Drummond et al. (1986) encontraron que la pérdida diferencial de la cría menor ocurre cuando el peso de la cría mayor disminuye abajo de un umbral de 80-75% del peso normal para su edad en un buen año de crecimiento. Cuando se llega a este umbral, la agresión resulta fatal para el hermano menor, presentándose así una mortalidad

diferencial de crías pequeñas.

En base a los resultados previos de Drummond et al. (1986) y dado que no existe ningún trabajo que demuestre en forma clara la relación entre escasez de alimento y agresión; se pretende analizar con un diseño experimental la conducta agresiva en el bobo de patas azules cuando el peso de la cría mayor disminuye al umbral hipotético de 80-75% de peso durante condiciones de escasez de alimento.

II. Sula neboxii: HISTORIA NATURAL, BIOLOGIA Y REPRODUCCION

El presente capítulo está basado principalmente en el trabajo de Nelson (1978), excepto cuando se indique otra fuente.

Sula neboxii (Milne Edwards 1882) es un ave perteneciente al orden de los Pelecaniformes y la familia Sulidae; ésta especie se encuentra dividida en dos subespecies: S. n. neboxii (Milne Edwards 1882) que se localiza en California y la costa oeste de Sudamérica, y S. n. excisa (Todd 1939) en las Galápagos. Comúnmente se le conoce con el nombre de bobo de patas azules.

1) Morfología

El bobo de patas azules es un ave marina relativamente grande (80 - 85 cm de largo), posee un pico alargado y puntiagudo, alas angostas y largas (92 - 106 cm de envergadura), cola larga y en forma de cuña, y patas palmeadas de color azul brillante. Por lo que respecta al plumaje los sexos son similares; en la hembra la pupila aparente tiene forma irregular o a veces parecida a una estrella y en el macho ésta se encuentra bien delimitada en forma circular; el macho emite un ligero silbido gutural y la hembra posee una voz grave y fuerte, ésta diferencia sexual en la voz es debido a diferencias estructurales en la siringe (Murphy 1936, en Nelson 1970).

2) Distribución geográfica

El bobo de patas azules tiene una distribución geográfica limitada, y es el segundo bobo más raro en el mundo. Se presenta

solo en el Océano Pacífico y su distribución a lo largo de ésta enorme longitud de la línea costera es marcadamente discontinua. Sus focos principales de anidación son tres áreas: a) islas y cabos de la costa oeste de Sudamérica (principalmente entre el norte de Perú y Ecuador), b) las Islas Galápagos (las cuales están aproximadamente a 960 km al oeste del Ecuador), y c) las islas del Golfo de California. Esta especie está, por lo tanto, confinada a la zona tropical entre la parte sur de la corriente de California y la extremidad norte de la corriente de Perú.

En el Pacífico de México el bobo de patas azules se presenta en las Islas Marietas, Islas Revillagigedo, Islas Mariás e Isla Isabel, además se puede encontrar también en el Golfo de California (Bahía Magdalena, San Pedro Mártir, Bahía de San Sebastián Vizcaíno, etc), las cuales son áreas muy ricas en peces.

3) Alimentación

El bobo de patas azules está asociado con una combinación de islas áridas y la relativa proximidad a aguas frías, debido a que esto favorece una gran producción de diatomeas, y la elevada productividad mantiene una rica pesca, particularmente de sardinas. Al parecer captura una variedad de especies, de las cuales algunas no figuran significativamente en la dieta de la mayoría de los bobos oceánicos. Se sabe que se alimenta de peces voladores (Exocoetus spp.), sardinas y varias especies de anchovetas y macarelas del Pacífico, pero ésta lista es incompleta y todas las especies de que se alimenta el bobo peruano (Sula variegata) probablemente figuran también en la

dieta del bobo de patas azules.

4) Habitat

Esta especie anida en suelos planos o laderas moderadas. Tolera una variedad de sustratos : completamente descubiertos o cubiertos con una cantidad variable de arbustos y/o vegetación xerofítica. A menudo selecciona terrenos de material suave, aunque también puede escoger un suelo rocoso. Evita las repisas de los acantilados como sitios de anidación pero los utiliza para descansar.

5) Tamaño y densidad de las colonias

Anida en colonias verdaderas de tamaño y densidad altamente variables. El tamaño promedio de las colonias es menor a mil individuos, y la densidad máxima alcanzada es de un metro del centro de un nido a otro, aunque en general, la especie anida en grupos pequeños y los individuos pueden estar mucho más ampliamente dispersados o incluso algunas veces se encuentran solitarios.

En la Isla Isabel, en la temporada de anidación de 1981, 82 y 83, se encontró que el promedio de la distancia entre nidos vecinos más cercanos, en un área con alta densidad, fué de 2.11 metros (Castillo y Chávez-Peón 1983; González y Osorno 1987).

6) Epoca de reproducción

Aparentemente en todo su rango de distribución produce huevos en cualquier mes pero la puesta es más intensa de

noviembre a marzo o abril. El ciclo completo de anidación toma aproximadamente de 32 a 34 semanas, y la periodicidad (intervalo entre una y otra temporada de anidación) de este ciclo es de 8 a 9 meses en las Islas Galápagos y Perú. En la Isla Isabel, se encontró que la periodicidad promedio del ciclo es de 11 meses (Castillo y Chávez- Peón 1983).

7) Territorio

Esta especie ritualiza su conducta de anidación, la cual está basada en la locomoción. Establece alrededor del nido un territorio que es defendido por la pareja con despliegues de amenaza, pero raramente llega a pelear. La defensa del territorio comienza desde antes de la puesta de los huevos. Algunas parejas tienen 2 ó 3 territorios, atendiendo exclusivamente uno de ellos cuando la puesta de huevos se aproxima.

La movilidad de las crías está también relacionada con el tamaño del territorio, ya que a medida que éstas empiezan a desplazarse, el territorio abarca un área mayor y las crías también participan en su defensa (Gonzalez y Osorno 1987).

8) Formación del nido

El nido es tan solo una depresión en la tierra y algunos materiales depositados durante la construcción simbólica del nido rodean el sitio sobre el cual son puestos los huevos y un anillo de guano rodea el sitio.

9) Huevos

Los huevos poseen un cascarrón azul-verdoso y son de forma elíptica (Palmer 1962). En la Isla Isabel, el peso promedio de los huevos es de 57.15 gr, el largo promedio de 60.9 mm y el volumen promedio de 12.08 cm^3 (Castillo y Chávez-Peón 1983).

El bobo de patas azules pone entre 1 y 3 huevos (usualmente 2) por nidada, las nidadas de 4 huevos raramente se presentan. En la Isla Isabel, la nidada modal consiste en 2 huevos que son puestos con un intervalo de 5.1 días, y un intervalo de eclosión de 4.0 días, después de 40 días de incubación; de esta manera las crías son de diferente tamaño a través de su crecimiento (Drummond, et al 1986).

En la Isla Isabel, en la temporada de 1981-82, no se encontraron diferencias entre el tiempo invertido por el macho y por la hembra en la incubación (Castillo y Chávez-Peón 1983).

10) Crías

Las crías de esta especie son nidícolas, nacen desnudas, y solo presentan un plumón blanco corto en el dorso y en el margen posterior de las alas y álula; tienen una piel morada y los ojos permanecen cerrados durante el primer día de vida (Palmer 1962).

El bobo de patas azules requiere sustancialmente menos tiempo de crecimiento que otros Sólidos, a excepción del bobo peruano. Las crías pueden alcanzar rápidamente el peso adulto; a los 65 días algunas crías pesan 2000 gr. A las 13 semanas las crías están a punto de volar, y a las 15 semanas han adquirido ya completamente el plumaje juvenil; son capaces de volar a los 102

días. Para la Isla Isabel se ha reportado que el rango de edad en que comienzan a volar las crías es de 101 a 121 días (Castillo y Chávez-Peón 1983).

11) Cuidado de las crías

En la Isla Isabel, en 1981-82, no se encontraron diferencias significativas entre el tiempo que invierten macho y hembra en el cuidado de las crías (Castillo y Chávez-Peón 1983); pero, para la temporada de anidación de 1985, se ha encontrado que en los primeros 4 días después del nacimiento, ambos sexos invierten el mismo tiempo en el cuidado de sus crías, y entre el 5o. y 11o. día es la hembra quien permanece más tiempo en el nido (Guerra en prep.).

12) Reducción de la nidada

Los Súlidos ponen desde 1 hasta 4 huevos. La nidada de 2 ó 3 crías introduce factores complicados de competencia potencial entre hermanos por el alimento. La conducta entre hermanos en el bobo de patas azules y en el bobo peruano es de gran interés porque estas dos especies son los únicos Súlidos que pueden criar más de un hijo. Aunque el bobo blanco (Sula dactylatra) y el bobo café (S. leucogaster) a menudo ponen 2 huevos, la cría mayor aparentemente siempre excluye activamente al más joven en una edad muy temprana, produciendo reducción obligada de la nidada. En el bobo de patas azules existen evidencias de que este fratricidio es facultativo, presentándose aparentemente solo en condiciones de escasez de alimento.

En el bobo de patas azules, debido al intervalo de puesta de los huevos, la inmediata incubación y el consecuente intervalo de eclosión entre las crías, se establece una dominancia agresiva por parte de la cría mayor sobre la menor a través de su desarrollo. Esta dominancia podría funcionar para facilitar la reducción de la nidada en el caso de una severa disminución del alimento, y/o influenciar la prioridad de alimentación en condiciones menos extremas. Además, ésta desigualdad inicial entre las crías es mantenida y promovida con la distribución desigual del alimento entre ellas (Drummond et al, 1986).

En la Isla Isabel el patrón de crecimiento y mortalidad de las crías es consistente con la reducción social de la nidada en condiciones de escasez de alimento. Al comparar el crecimiento de las dos crías en 4 temporadas, se encontró que en promedio las crías mayores crecieron más rápido que sus hermanos, y que ésta diferencia estaba presente desde el nacimiento y era particularmente evidente durante las primeras 3 semanas (Drummond et al. 1986). Comparando el número de nidos en los que la cría mayor moría primero, con el número de nidos en donde la cría menor moría primero, se encontró que en cada año la muerte del hijo menor fué más frecuente; y además se observó que ésta eliminación del hijo menor estaba asociada con un pobre crecimiento del hijo mayor y no con el de la víctima. Se observó también que la desaparición de la cría menor ocurría cuando el peso del hijo mayor era de un 20-25% por debajo del peso potencial (peso promedio de las crías mayores en el año con el máximo crecimiento que se ha registrado), de manera que la cría

menor aparentemente desaparecía cuando el peso de su hermano mayor caía por debajo del límite. En la mayoría de los casos este sacrificio ocurrió casi al principio del desarrollo de las crías (la edad promedio de las crías menores que se perdieron fué de 18 días), pero unas cuantas crías menores sobrevivieron varias semanas antes de la eliminación (Drummond et al. 1986).

Estas observaciones no aportan evidencia de un conflicto conductual entre los padres y la cría mayor sobre la sobrevivencia de la cría menor, sino que demuestran una cooperación conductual compleja con los siguientes elementos: los padres crean una diferencia inicial de tamaño entre sus hijos por medio de la inmediata incubación y el consecuente intervalo de eclosión; los padres también establecen una diferencia en la alimentación; la cría mayor utiliza la diferencia de talla para dominar a su hermano, pero se abstiene de suprimir sustancialmente la alimentación de éste; bajo buenas o malas condiciones de crecimiento los padres distribuyen el alimento de manera que se mantengan dos crías de diferente tamaño; la cría dominante tolera el lento crecimiento sin suprimir sustancialmente a su hermano, a menos que su propio crecimiento (peso) caiga por debajo del límite, entonces es cuando aparentemente elimina agresivamente a su hermano; sin que los padres intervengan para mitigar la hostilidad entre sus hijos (Drummond et al. 1986).

III. ZONA DE ESTUDIO Y METODOLOGIA

1) Zona de estudio

La Isla Isabel se encuentra a 28 km. de la costa de Nayarit, en las coordenadas 21° 52' N y 105° 54' O, cerca de las Islas Marias. Es una pequeña (1.3 x 1.7 km.) isla volcánica con una orientación general NO-SE (Figura 1), y una elevación máxima de 80 m. En el extremo noreste, cerca de la isla hay dos rocas que sobresalen del mar unos 40 m (Las Monas), las cuales son restos de un edificio volcánico ya erosionado. Al noroeste existe un gran semicírculo de material volcánico (Cerro Pelón) separado de la isla (Ruiz 1977).

Las principales planicies se encuentran en el extremo norte, noreste y centro de la isla. Hay tres playas en la vertiente del este y una al oeste (Ruiz 1977). Las zonas donde se acumula el agua son: un Lago Cráter hacia el sureste de la isla, una charca de agua alcalina y somera en el extremo sur, y un pozo cavado por los pescadores en la Planicie norte. Presenta un clima cálido húmedo con lluvias en verano (Aw), según la clasificación de Köppen modificada por García (1973 en Gavilón y Uribe 1978).

La vegetación dominante de la isla es un bosque de tipo tropical deciduo (Rzedowski & Mc Vaughn 1966, en Ruiz 1977), constituido por solo dos especies, Crataeva tapia y Euphorbia schlechtendalii (Ruiz 1977). También se encuentran manchones de pastizal y en algunas zonas pequeñas la vegetación original ha sido sustituida por cultivos de caña de azúcar, plátanos, limones, pifias y papayas (Ruiz 1977).

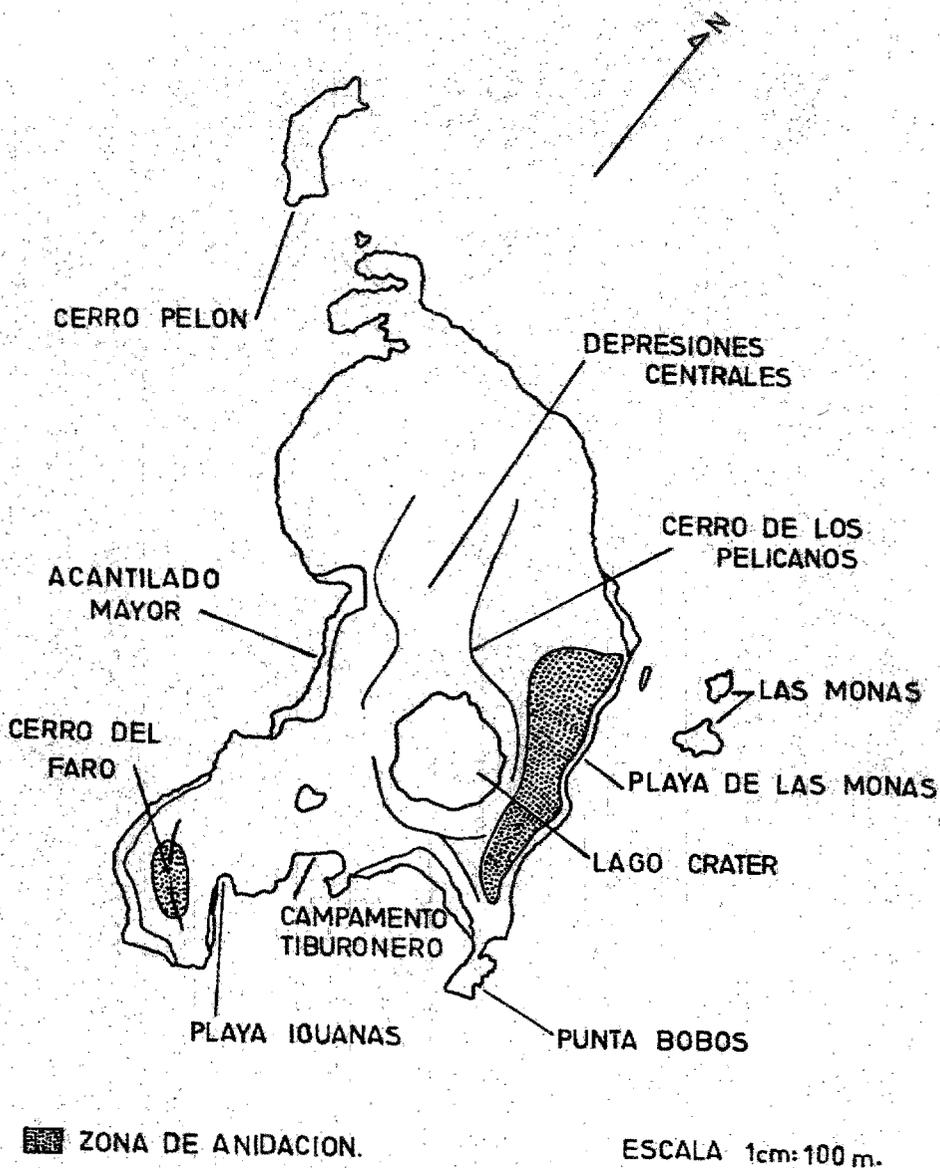


FIGURA 1.- ISLA ISABEL, NAYARIT. Tomado de Gaviño y Uribe 1978.

La avifauna de la Isla Isabel está constituida principalmente por especies marinas: Phaethon aethereus (ave del trópico), Pelecanus occidentalis (pelicano café), Sula nebouxii (bobo de patas azules), S. leucogaster (bobo café), Fregata magnificens (tijerata, fragata), Larus heermanni (gaviota parda), como especies residentes. Como migratorias están: Sterna fuscata (golondrina de mar, pericota) y Anous stolidus (golondrina café), que solo ocupan la isla durante su época reproductiva. Además se encuentran algunas especies casuales o accidentales que llegan a la isla por un período reducido de tiempo (Ruiz-López 1976 en Ruiz 1977; Gaviffo y Uribe 1978)). Desde 1984 se han observado varias parejas de S. sula (bobo de patas rojas, morfo blanco y café) anidando en la isla.

La herpetofauna de la isla está formada por : Ctenosaura pectinata (iguana café), Iguana iguana (iguana verde), Sceloporus clarki (lagartija espinosa), Cnemidophorus costatus (lagartija rayada), y Lampropeltis triangulum (falso coralillo). Entre las especies residentes también se encuentran los mamíferos Felis catus (el gato común) y Rattus rattus (la rata casera), que fueron introducidas por el hombre (Gaviffo y Uribe 1978).

La isla es una base de operaciones de pescadores y es constantemente visitada por turismo extranjero y nacional por lo que su población es flotante.

2) Objetivos

Ningún trabajo ha demostrado claramente que la mortalidad diferencial de la segunda cría se debe al fratricidio. Las evidencias sobre crecimiento y mortalidad apoyan esta

interpretación pero no aclaran las conductas sociales involucradas en la desaparición de la cría menor. No se sabe si efectivamente es la primera cría quien elimina a su hermano, cual es el papel de los padres, y tampoco se conocen los efectos de la escasez de alimento sobre la conducta social de padres e hijos.

Además la propuesta de Drummond et al. (1986) de que en el bobo de patas azules la cría mayor elimina a su hermano cuando su propio peso cae por debajo de un umbral de 80-75% de peso potencial, y de que los padres no se oponen al fratricidio, requiere de una comprobación experimental.

Por este motivo, se decidió manipular el alimento recibido por las crías del bobo de patas azules para probar las siguientes predicciones:

- I) La escasez de alimento provoca un aumento significativo en la frecuencia de picotazos de la cría mayor hacia su hermano.
- II) La frecuencia de picotazos se incrementa súbitamente cuando el peso de la cría mayor cae por debajo del 20-25% de peso potencial.
- III) La escasez de alimento está asociada con un aumento en la alimentación preferencial de la cría mayor.

3) Sujetos

Los datos se obtuvieron durante la temporada de anidación del bobo de patas azules en 1984 (de abril a julio), y 1985 (de abril a junio), en nidos frente a la playa de las Monas y en los pastizales cercanos a Punta Bobos (Figura 1).

Se observaron nidos con dos crías que preferentemente se encontraran en grupos y en lugares accesibles para observar simultáneamente las interacciones que ocurrían en ellos. En 1984 se obtuvo una muestra de 23 nidos y en 1985 fueron 18 nidos, haciendo un total de 41 nidos.

En los nidos donde no se tenía registro de eclosión, se identificó a una como cría mayor en base a su peso y medidas de largo de pico y ulna, ya que debido al intervalo de eclosión la primera cría que nace es de mayor tamaño que su hermano. En los casos donde no había una marcada diferencia de tamaño, se pudo hacer la distinción basándose en el grado de desarrollo de las plumas. Con el peso y las medidas de pico y ulna se estimó la edad de las crías en base a las curvas de crecimiento de primera y segunda cría del año en que se registró cada nido. De esta forma, la edad de las crías mayores utilizadas en el experimento fue de 8 a 72 días. Solo en 8 nidos se conocía la edad de las crías, por lo que en 33 nidos se tuvo que estimar la edad.

4) Técnica de observación y método de registro

Las observaciones se realizaron sobre un grupo de nidos de las 6:00 a las 11:00 hrs y de las 15:00 a las 18:00 hrs, las horas de mayor actividad, alternándose dos observadores cada dos horas. Al inicio y final de cada día de observación se tomaban los pesos (gr) y medidas de largo de pico y ulna (mm) de las crías, y posteriormente se calculó el peso promedio de cada cría para cada día con base en los dos registros. Para distinguir a las crías, éstas se marcaron a las 6:00 hrs del primer día de registro con pintura en la cabeza y cola (amarillo y azul para

primera y segunda cría respectivamente).

El observador se sentaba a una distancia mayor o igual a 3 metros de los nidos y registraba las conductas en hojas con capacidad de 30 minutos de registro y divididas en períodos de 2 minutos. Los "picotazos" e "intentos de alimentación por los padres" (señalando en este caso el sexo del padre que daba el alimento) se registraron como la frecuencia absoluta durante cada intervalo de 2 minutos; y la "solicitud de alimento" solo se anotaba si se presentaba o no en cada intervalo (muestreo "one-zero"). También se pretendió registrar la conducta de "intervención paterna" durante las peleas de las crías, pero ésta conducta nunca ocurrió.

Con la finalidad de asegurarse que los observadores utilizaran los mismos criterios de observación, se realizaron pruebas de confiabilidad en nidos con 2 crías al inicio y durante el transcurso del estudio. Estas pruebas consistieron en observar, independientemente 2 observadores, los mismos nidos y a la misma hora para comparar posteriormente los registros y así tener la seguridad de que los criterios utilizados por todos fueran similares.

Se utilizaron 22 nidos en los cuales se registraron 48 horas-nido de observación. En cada nido se calculó el porcentaje de discrepancia para cada una de las categorías conductuales en los registros de los 2 observadores y posteriormente se obtuvo el promedio de éstos 22 porcentajes.

Se encontró que el mayor porcentaje promedio de discrepancia correspondió a los registros de las frecuencias de solicitud de

alimento ($\bar{X}=12.60\%$, d.e.=18.31). En los registros de alimentación por el macho el porcentaje promedio de discrepancia fué de 9.09% (d.e.=29.43), y en los de alimentación por la hembra el porcentaje promedio de discrepancia entre los observadores fué de 12.27% (d.e.=25.22). Para el caso de los picotazos, en 20 de los 22 nidos que se observaron los registros de los 2 observadores fueron iguales; en los 2 nidos donde hubo discrepancia, la diferencia mayor entre los 2 observadores fué de 29.41%. El porcentaje promedio de discrepancia para los registros de picotazos fué de 1.72% (d.e.=6.43).

5) Diseño experimental

Se indujo una escasez artificial de alimento en 33 nidos experimentales, evitando la ingestión del alimento por parte de las dos crías.

Para analizar el efecto de la escasez de alimento sobre la distribución del alimento en las crías de Corvus monedula, Lockie (1955) colocó anillos de plástico en los cuellos de las crías, los cuales evitaban que el alimento proporcionado por los padres fuera ingerido. Utilizando este mismo método en el bobo de patas azules, se colocó una cinta adhesiva "Micropore" en el cuello de la cría a la altura de la base del cráneo, procurando que no lastimara a la cría pero que quedara lo suficientemente justa y firme de manera que no pudiera ingerir el alimento proporcionado por los padres.

Las crías no manifestaron ningún comportamiento que revelara que la cinta en el cuello les lastimaba. Cuando recibían el alimento, hacían varios intentos esforzándose en tragarlo sin

éxito, por lo que finalmente el alimento era tirado al suelo donde en algunas ocasiones los padres lo recogían y se lo tragaban y en otras era tomado por lagartijas o gaviotas.

Los nidos experimentales se separaron en 18 nidos de "crias chicas" (menores de 43 días de edad) y 15 nidos de "crias grandes" (mayores o iguales a 43 días de edad), tomando en cuenta la edad de la primera cria. En el grupo control las edades de las primeras crias eran de 23 a 50 días con solo una cria mayor de 43 días, por lo que éste grupo era el control para las crias chicas.

En los nidos experimentales se registró conducta durante un día antes de colocar la cinta, para tomarlo como línea base; al finalizar este día, el observador colocaba la cinta adhesiva en el cuello de las dos crias a las 18:00 hrs y la dejaba ahí durante los siguientes 2 ó 3 días. Los periodos de observación en los que se mantuvo la cinta dependieron de la edad y estado nutricional de las crias, ya que no se quería dejar sin alimento por mucho tiempo a las crias pequeñas. Además resultó que la frecuencia con que se manifestaron las conductas fue diferente de acuerdo a la edad.

En los 8 nidos control también se registró el primer día sin cinta, para tomarlo como línea base; la cinta se colocaba durante todas las horas de observación empezando a las 6:00 hrs del segundo día de registro, y quitándosela a las dos crias cada vez que un padre iba a alimentar a cualquiera de ellas, volviendo a colocarla 10 minutos después de la última alimentación. De esta manera las crias control no padecieron

escasez artificial de alimento pero si sufrieron la presencia de la cinta en el cuello desde las 6:00 a las 11:00 hrs y de las 15:00 a las 18:00 hrs de cada día.

Las crías chicas y control se observaron con cinta durante los días 2 y 3, y solo 10 nidos de crías chicas y 5 nidos control se observaron en el día 4. En crías grandes las observaciones con cinta se realizaron durante los días 3 y 4, y solo en 7 nidos se hicieron observaciones también en el día 2.

Se continuaron registrando las conductas en 6 nidos experimentales (2 de crías chicas y 4 de crías grandes) durante un día después de quitar la cinta, para ver si la conducta regresaba hacia el nivel de línea base después de terminar el tratamiento experimental.

6) Supervivencia de las crías experimentales y control

Se registró la supervivencia de las crías de 21 nidos experimentales y 5 nidos control después del experimento, para detectar posibles efectos a largo plazo de la escasez artificial de comida. La edad de las crías mayores de éstos 26 nidos al inicio del experimento era de 11 a 72 días.

Se formaron parejas comparando la supervivencia de las crías de cada uno de éstos 26 nidos con la supervivencia de las crías de otros 26 nidos más que no sufrieron ningún tratamiento, procurando que en ambos nidos la cría mayor fuera de la misma edad.

La comparación reveló que no hubo un aumento significativo en la frecuencia de mortalidad de crías mayores como resultado del tratamiento experimental o control (crías experimentales,

$\chi^2 = 0.36$, $gl=1$, $p>0.1$; crías control, $\chi^2 = 1.11$, $gl=1$, $p>0.1$). ni en la de las crías menores (crías experimentales, $\chi^2 = 0.00$, $gl=1$, $p>0.1$; crías control, $\chi^2 = 0.00$, $gl=1$, $p>0.1$). Se dedujo que la cinta y las observaciones probablemente no causaron efectos nocivos a largo plazo.

7) Movilidad de las crías

Para comprobar si la movilidad de las crías influye en que crías chicas y crías grandes se comporten como dos categorías diferentes, en 1987 con una muestra de 40 crías se obtuvo información acerca de la relación entre la edad de las crías y su velocidad de desplazamiento. Se utilizaron solo nidos con 2 crías que se encontraban en la Playa de Las Monas.

En 7 nidos se conocía la edad de ambas crías, y en los 13 nidos restantes, con los pesos y medidas de largo de pico y uña de cada una de las crías se calculó la edad de los dos hermanos con base a las curvas de crecimiento de este año. La edad de las crías de los 20 nidos fué de 8 a 57 días.

Se cuantificó el tiempo que cada una de las crías tardaba en recorrer cierta distancia hacia su nido. Nunca se mantuvo a los 2 hermanos fuera del nido simultáneamente. En crías menores de 13 días la distancia de recorrido fué un metro junto al nido, para evitar el efecto de que las crías no se desplazaran si se colocaban a una distancia mas lejana de los padres; y en crías mayores de 13 días, éstas se alejaban 3 metros del nido y solo se tomaba el tiempo que tardaban en recorrer los primeros 2 metros para eliminar el efecto que pudiera presentarse de que al

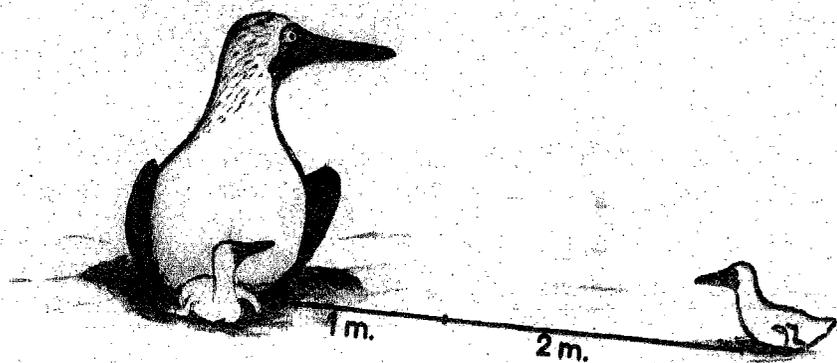


FIGURA 2.- MOVILIDAD DE LAS CRIAS. En crías menores de 13 días se cuantificó el tiempo que tardaban en recorrer la distancia de un metro junto al nido. Las crías mayores de 13 días se sacaban tres metros del nido y se cuantificaba el tiempo que tardaban en recorrer los dos primeros metros.

acercarse al nido éstas crías ya no siguieran desplazándose por la proximidad a sus padres. Cuando una cría no se desplazaba, se tomaba un límite de 3 minutos y entonces era devuelta a su nido. El observador se alejaba 2 metros después de colocar a la cría en el punto de partida de la distancia a recorrer (Figura 2).

8) Categorías de conducta

Las conductas de solicitud de alimento, alimentación y agresión entre las crías fueron definidas por Castillo y Chávez-Peón (1983) con base a las descripciones conductuales hechas por Nelson (1978). Las definiciones son:

a) Solicitud de alimento por la cría. Movimientos verticales (rítmicos y oscilatorios) de la cabeza con el cuello encogido o alargado y acompañado de un sonido que se produce abriendo o sin abrir el pico. Tanto el movimiento vertical de la cabeza sin el sonido, como éste último sin el movimiento vertical fueron registrados como solicitud de alimento en las observaciones (Figura 3a).

b) Alimentación de la cría por el padre. El padre acomoda su pico sobre el pico de la cría y ésta introduce la cabeza en la boca del padre. En crías de tres semanas de edad o más, la cabeza no es introducida completamente, sino que los picos embonan formando un "tubo" por donde pasa el alimento (Figura 3b).

c) Picotazo. Movimiento rápido de la cabeza con el pico cerrado o abierto de una cría hacia la otra, haciendo contacto con ésta y a veces sujetando alguna parte de su cuerpo (Figura 3c).



(a)

(b)



(c)

FIGURA 3.- CATEGORIAS DE CONDUCTA. a) solicitud de alimento, b) alimentación, y c) picotazo.

9) Análisis de datos

Para analizar el efecto de la cinta sobre las frecuencias conductuales, se comparó la frecuencia absoluta en línea base ("antes" de poner la cinta) con la frecuencia absoluta promedio durante los días con la cinta colocada ("después" de poner la cinta), promediando los días 2 y 3 para crías chicas y control, y los días 3 y 4 para crías grandes.

Se aplicó la prueba de rangos señalados y pares igualados de Wilcoxon para comparar : a) las frecuencias de las conductas de la cría 1 obtenidas "antes" con las que se registraron "después" de poner la cinta, se hizo lo mismo para la cría 2; b) las frecuencias conductuales de la cría 1 obtenidas "antes" con las frecuencias registradas este mismo día para la cría 2, se hizo lo mismo con las frecuencias de cría 1 y 2 registradas "después" de poner la cinta; y c) la diferencia de las frecuencias conductuales de ambas crías "antes" con la diferencia obtenida para "después" de poner la cinta.

Por medio de la prueba U de Mann-Whitney se comparó el aumento de cada una de las frecuencias conductuales en las crías mayores control después de poner la cinta con el aumento de los hermanos mayores de crías chicas.

IV. RESULTADOS

1) Peso de las crías

La cinta en el cuello provocó una disminución en el peso de ambas crías de todos los nidos experimentales (Figura 4). Tomando como un 100% el peso registrado en línea base, en crías grandes la mayor perdió en promedio 16.9% de peso (d.e.=5.14, n=14) y la menor un promedio de 14.06% (d.e.=4.44, n=14) al cuarto día. En crías chicas, el porcentaje promedio de pérdida de peso al cuarto día fué de 10.95% (d.e.=13.02, n=10) para la cría mayor y de 11.30% (d.e.=21.64, n=10) para la cría menor (Figura 4). Las crías chicas perdieron menos peso que las crías grandes debido probablemente a que el alimento que reciben las crías jóvenes está muy digerido y líquido por lo que algo pudo pasar por el cuello constreñido por la cinta.

Contrariamente, el peso de las crías control fué aumentando progresivamente, de manera que al cuarto día la cría mayor había ganado un 10.73% (d.e.=8.21, n=5) y la cría menor un 11.89% (d.e.=9.26, n=5) de peso (Figura 4).

2) Agresión entre hermanos

En todos los nidos de los tres grupos, la cría mayor picóteo a su hermano menor durante todos los días de observación reflejando una clara dominancia agresiva (Figura 5), sin que aparentemente hubiera intervención de los padres para mitigar la hostilidad entre sus hijos. En muchas ocasiones los picotazos o gritos fueron dirigidos hacia el hermano menor cuando este solicitaba alimento, se acercaba a alguno de los padres o cuando

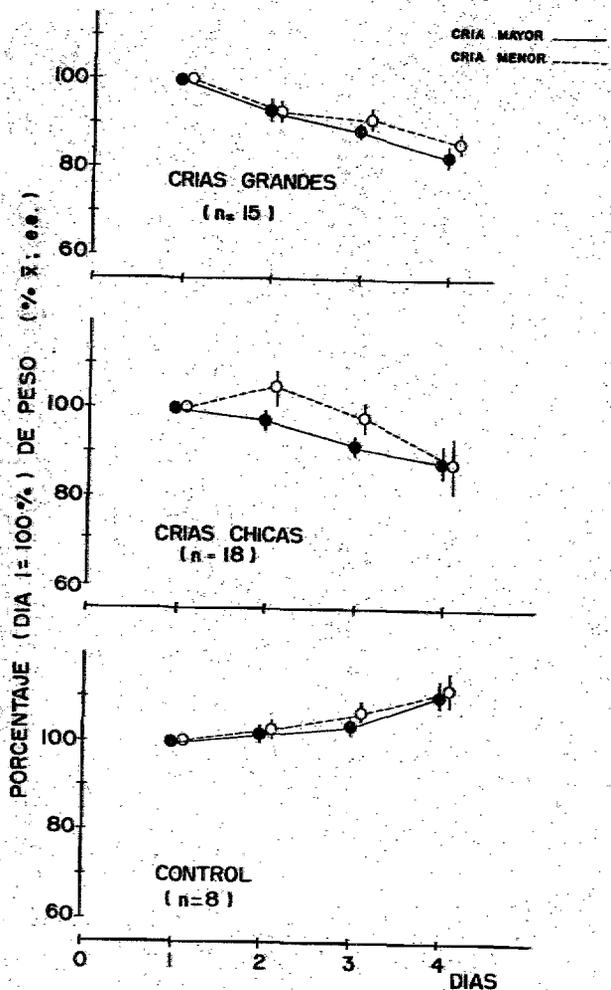


FIGURA 4.- EFECTO DE LA ESCASEZ DE ALIMENTO EN EL PESO DE LAS CRIAS. En las crias experimentales (grandes y chicas) se colocó la cinta (para inhibir la ingestión de alimento) a las 18:00 hrs del primer día.

iba a ser alimentado; aunque también se observó ésta conducta aún cuando no ocurriera ningún evento relacionado con la alimentación.

Tanto en crías grandes como en crías chicas la frecuencia de picotazos por parte de la cría mayor se incrementó significativamente después de colocar la cinta (crías grandes, $T=1$, $p<0.01$, $n=13$; crías chicas, $T=12$, $Z=-3.22$, $p<0.001$, $n=18$; prueba Wilcoxon). En crías grandes la frecuencia promedio de picotazos de la cría mayor al cuarto día fue 4.8 veces más alta que la del primer día (primer día: $\bar{X}=4.75$, e.e.=1.98, $n=15$; cuarto día: $\bar{X}=22.92$, e.e.=9.95, $n=14$), y en crías chicas la frecuencia promedio del cuarto día fue 3.5 veces más alta que la del día de línea base (primer día: $\bar{X}=26.97$, e.e.=8.03, $n=18$; cuarto día: $\bar{X}=94$, e.e.=42.73, $n=10$). Fue notable que el aumento de picotazos se presentó más rápido en las crías chicas (al segundo día) que en las crías grandes (al tercer día, Figura 5). En el grupo control, aunque las crías mayores siempre fueron dominantes no incrementaron significativamente su agresión con el transcurso del tiempo ($T=-11$, $p<0.2$, $n=8$; prueba Wilcoxon).

La frecuencia de agresiones fue mayor en crías chicas que en crías grandes, debido a que en crías grandes, la cría menor en algunas ocasiones corría alejándose de su hermano cuando éste intentaba agredirla, manteniéndose alejada de sus padres. En cambio, en las crías chicas a los hermanos menores les era más difícil alejarse de la cría dominante debido aparentemente a su escasa o nula movilidad. Además, en crías grandes a veces era suficiente un grito de la cría dominante para que su hermano

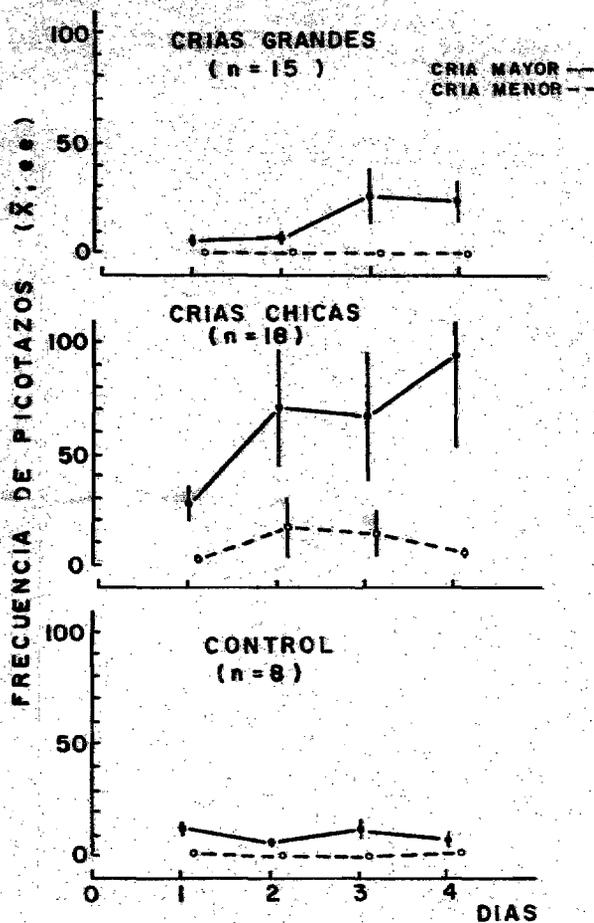


FIGURA 5.- EFECTO DE LA ESCASEZ DE ALIMENTO EN LA AGRESION ENTRE HERMANOS. En las crias experimentales (grandes y chicas) se colocó la cinta (para inhibir la ingestión de alimento) a las 18:00 hrs del primer día. Las frecuencias corresponden a los picotazos proporcionados por cada cria.

adoptara una posición de sumisión, sin necesidad de que llegara a ocurrir contacto físico entre ellos.

Las crías menores en ningún grupo incrementaron significativamente su agresión (crías grandes, $T=1$, $p>0.10$, $n=4$; crías chicas, $T=26$, $p>0.09$, $n=13$; prueba Wilcoxon), puesto que una cría más grande y fuerte las agredía frecuentemente. Además de que a medida que pasaba el tiempo, las crías menores posiblemente se encontraban con menos posibilidades de picotear, puesto que los picotazos que recibían y la falta de alimento aparentemente las debilitaba cada vez más.

Se comparó el cambio en la agresión de las crías chicas, asociado a la colocación de la cinta, con el cambio en la agresión de las crías control. Para cada cría se restó la frecuencia de picotazos "antes" de la frecuencia "después". En crías chicas el cambio fué significativamente mayor que en las crías control (control vs crías chicas: primera cría, $U=126.5$, $Z=3.02$, $p<0.01$, $n_1=18$, $n_2=18$; segunda cría, $U=112.5$, $Z=2.28$, $p<0.02$, $n_1=8$, $n_2=18$; prueba de Mann-Whitney).

Para comprobar que el aumento súbito de la frecuencia de picotazos se presenta cuando el peso de la cría mayor cae por debajo del umbral hipotético (20-25%) señalado por Drummond et al. (1986), se calculó el porcentaje de peso potencial de cada cría mayor durante cada uno de los cuatro días del experimento en base al peso promedio de las crías mayores en 1981, el año de máximo crecimiento registrado para esta población. Para trazar el cambio de un día a otro en la frecuencia de picotazos de la cría mayor, se calculó el porcentaje de picotazos en cada día de registro, tomando como un 100% su frecuencia registrada "antes"

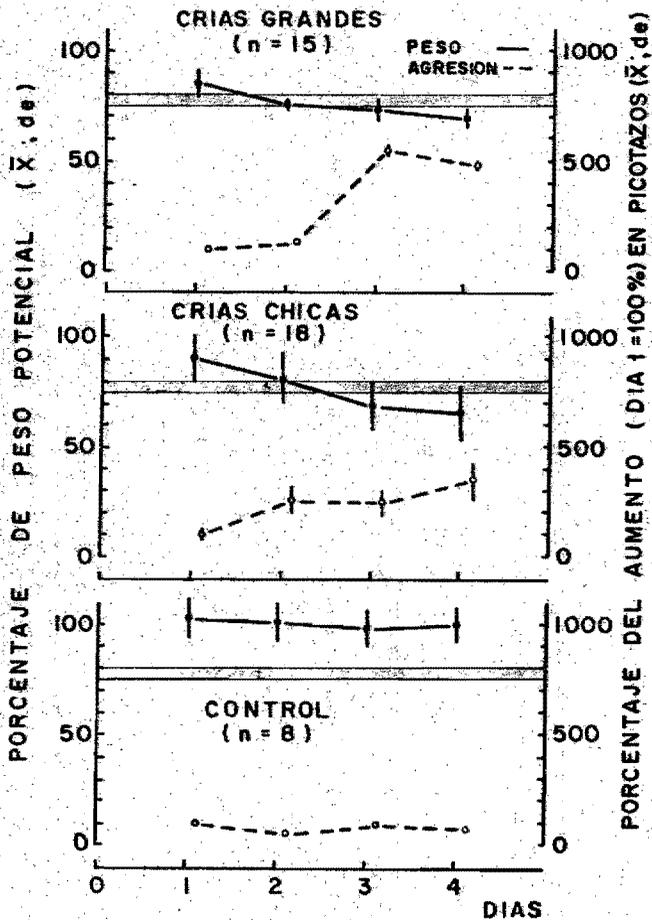


FIGURA 6.- RELACION ENTRE LA PÉRDIDA DE PESO Y EL AUMENTO DE AGRESION DE LA CRIA MAYOR. En las crías experimentales (grandes y chicas) se colocó la cinta (para inhibir la ingestión de alimento) a las 18:00 hrs del primer día. La barra horizontal señala el umbral hipotético de pérdida de peso potencial propuesto por Drummond et al. (1986).

(en línea base).

El análisis reveló una correlación cuya interpretación es complicada. En el día de línea base las crías grandes en promedio pesaron 85.5% del peso potencial y el aumento sustancial de agresión de la cría mayor se dió después de que su peso disminuyó en un 24.3% (Figura 6). En crías chicas la agresión aumentó cuando el peso de la primera cría disminuyó en un 18.6% (Figura 6). Su peso en el día de línea base fué de 90.3% del peso potencial. Contrariamente, en el grupo control el peso de la cría mayor no disminuyó hasta el umbral hipotético, y no hubo un incremento en su agresión (Figura 6).

En crías grandes, los datos no concuerdan exactamente con la predicción del aumento súbito de picotazos cuando el peso potencial disminuye en un 20-25% , ya que éste incremento ocurrió hasta el tercer día, cuando las crías habían perdido un 26.4% de peso potencial. En crías chicas el aumento sustancial de picotazos ocurrió cuando el peso potencial de las crías disminuyó en un 18.6%, sin embargo la forma de la curva no es exactamente como se había predicho, ya que el aumento de picotazos aunque significativo fué paulatino y no súbito después de que se colocó la cinta. Por lo tanto, éstos resultados proporcionan un apoyo limitado a la hipótesis del "umbral" señalado por Drummond et al. (1986).

Se investigó con una prueba de correlación el grado de asociación entre la deficiencia porcentual de peso potencial y el incremento en la frecuencia de picotazos de la cría mayor después de poner la cinta.

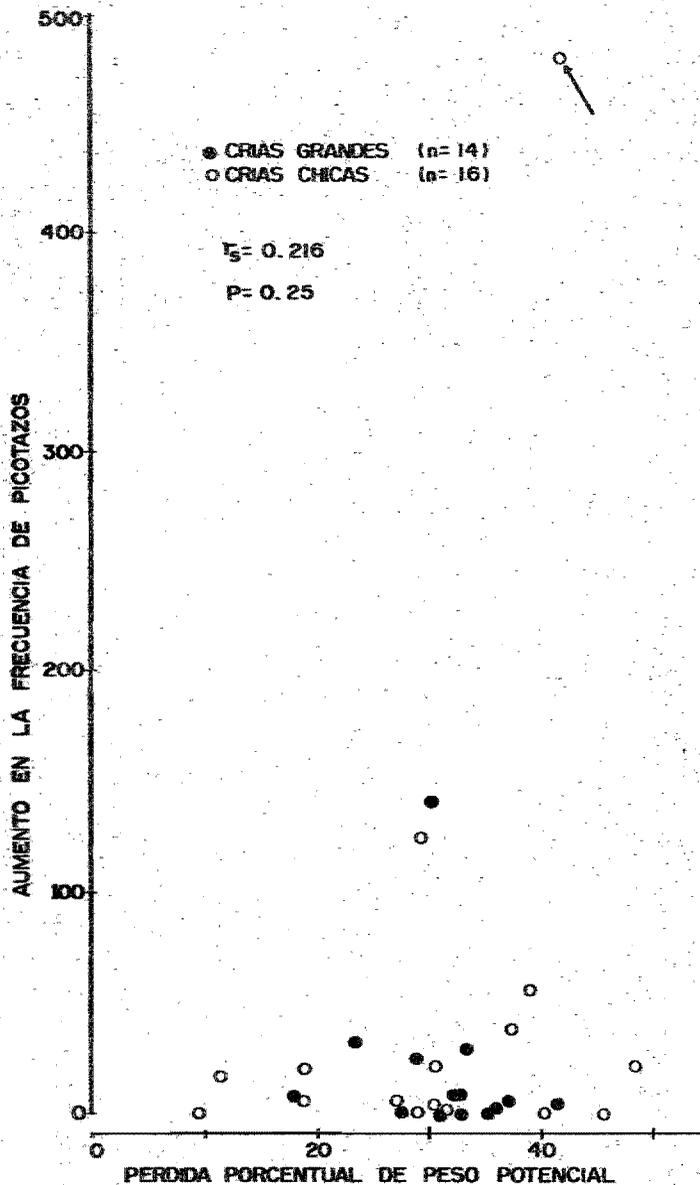


FIGURA 7.- CRIAS EXPERIMENTALES: RELACIONES ENTRE LA PERDIDA DE PESO DEL HERMANO MAYOR Y EL INCREMENTO EN SU AGRESION. Se utilizó la pérdida de peso al tercer día en crías chicas y al cuarto día en crías grandes. El aumento de picotazos corresponde a la frecuencia "después" menos la frecuencia de "antes" de poner la cista.

En crías grandes y chicas el incremento de picotazos se obtuvo restando la frecuencia "antes" de la frecuencia "después", y se tomó la pérdida de peso al cuarto día para crías grandes, y al tercer día para crías chicas. Tanto en crías grandes; crías chicas y en crías grandes más chicas, la correlación fué baja y no significativa (crías grandes: $r = -0.14$, $n=14$, $p>0.6$; crías chicas, $r = 0.28$, $n=16$, $p>0.2$; crías grandes más chicas, $r = 0.216$, $n=30$, $p=0.25$; coeficiente de correlación de Spearman; Figura 7). Esto sugiere que el aumento de picotazos no dependió de la pérdida de peso, pudiendo estar involucradas otras variables, como por ejemplo, el "hambre" o la "frecuencia de ingestión de alimento".

3) Alimentación por los padres

Aunque se llame "alimentación" a ésta categoría conductual, debe considerarse que después de que se colocó la cinta a las crías experimentales eran solo "intentos de alimentación", mientras que en las crías control eran verdaderas alimentaciones ya que se les quitaba la cinta a las dos crías para que pudieran ingerir el alimento.

En crías grandes hubo un incremento en la frecuencia de alimentaciones paternas hacia las dos crías después de que se colocó la cinta (Figura 8), el cual solo fué significativo para la cría mayor (primera cría, $T=19.5$, $p<0.04$, $n=13$; segunda cría, $T=19$, $p>0.05$, $n=12$; prueba Wilcoxon). Además, la diferencia entre las crías no aumentó y no fué significativa ni antes ni después de poner la cinta ("antes", $T=26$, $p>0.4$, $n=10$; "después", $T=-27$, $p>0.1$, $n=13$; prueba Wilcoxon). Esto indica que en crías grandes

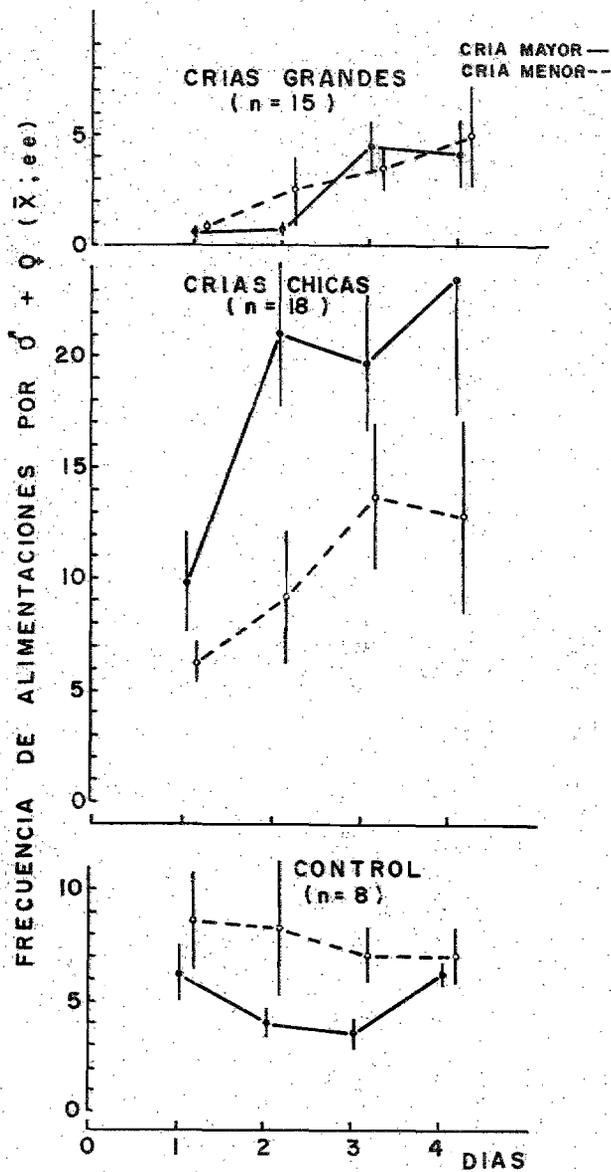


FIGURA 8.- RELACION ENTRE LA PRIVACION DE COMIDA Y LA REPARTICION DE ALIMENTO A LAS DOS CRIAS POR LOS PADRES. En las crias experimentales (grandes y chicas) se colocó la cinta (para inhibir la ingestión de alimento) a las 18:00 hrs del primer día.

no hubo un incremento de alimentación preferencial por parte de los padres hacia la primera cría.

En crías chicas fueron los hermanos mayores quienes desde el día de línea base recibieron una mayor frecuencia de alimentaciones que sus hermanos. La frecuencia se incrementó para las dos crías con un incremento promedio de 113.63% para la primera cría (d.e.=12.19, n=13) y de 47.1% para la segunda cría (d.e.=11.05, n=13), al segundo día (Figura 8). Este incremento solo fué significativo para la cría mayor (primera cría, $T=41$, $Z=-1.704$, $p<0.05$, n=17; segunda cría, $T=72$, $Z=-0.236$, $p>0.4$, n=17; prueba Wilcoxon). El sesgo hacia la primera cría aumentó con el tiempo en que tuvieron colocada la cinta: la diferencia entre los hermanos de 36.7% en promedio antes de poner la cinta aumentó a 56.4% al segundo día, revelando que hubo un detrimento del 20% en las alimentaciones para la cría menor después de que se colocó la cinta ($T=73.5$, $Z=-2.928$, $p<0.01$, n=18; prueba Wilcoxon).

En el grupo control la frecuencia de alimentaciones de la primera y segunda cría no aumentó significativamente (Figura 9), y la cría mayor presentó una disminución en su frecuencia de alimentaciones (primera cría, $T=-1$, $p<0.02$, n=7; segunda cría, $T=-12$, $p>0.4$, n=7; prueba Wilcoxon). La diferencia significativa entre los hermanos se mantuvo después de colocar la cinta ("antes", $T=1$, $p<0.04$, n=6; "después", $T=1$, $p<0.02$, n=7; prueba Wilcoxon). Es curioso que en este caso haya sido la segunda cría quien recibió más alimentaciones durante todos los días, ya que resultados previos con esta población demuestran que en general

la primera cría recibe alimento con mayor frecuencia y mayor masa (Castillo y Chávez-Peón 1983; Drummond et al. 1986; Guerra en prep.). Tampoco se sabe porque disminuyó la frecuencia de alimentaciones de la primera cría, aunque es posible que haya sido un efecto de la manipulación de las crías.

Se comparó el cambio en la frecuencia de alimentaciones para las crías chicas, asociado a la colocación de la cinta, con el cambio en la frecuencia de alimentaciones para las crías control. Para cada cría se restó la frecuencia "antes" de la frecuencia "después". Este cambio solo fué significativo para la cría mayor (crías chicas vs control: primera cría, $U=125.5$, $Z=2.97$, $p<0.02$, $n_1=8$, $n_2=18$; segunda cría, $U=83$, $Z=0.619$, $p>0.2$, $n_1=8$, $n_2=18$; prueba de Mann-Whitney). Este resultado reafirma el hecho de que la cinta condujo a una repartición desigual de alimento que favoreció a la cría mayor en el caso de crías chicas.

Probablemente en crías grandes, la diferencia en la frecuencia de alimentaciones entre los hermanos "después" fué equivalente a la que existía "antes" de poner la cinta, porque la capacidad locomotora de la cría menor le permitía en algunas ocasiones esquivar a su hermano, si este intentaba agredirla cuando iba a ser alimentada. En crías chicas, la dominancia agresiva de la primera cría hacía difícil que la cría menor obtuviera alimento, por lo que esto se reflejó en una alimentación desigual favoreciendo a la cría mayor.

En algunas ocasiones se observó que cuando un padre intentaba dar alimento y ambas crías se aproximaban para obtenerlo, la primera cría picoteaba a su hermano de manera que éste adoptaba una posición sumisa y así el alimento era obtenido

por el hijo mayor. También se observó que cuando ambas crías querían alimentarse y no había (en ese momento) agresión por parte de la cría mayor, era ésta quien obtenía el alimento dado que su tamaño más grande le permitía alcanzar primero el pico del padre que daba el alimento.

4) Solicitud de alimento

En crías grandes la frecuencia de solicitudes de alimento de las dos crías se incrementó significativamente (Figura 9) después de colocar la cinta (primera cría, $T=7$, $p<0.01$, $n=15$; segunda cría, $T=1$, $p<0.001$, $n=14$; prueba Wilcoxon), pero no hubo una diferencia significativa entre los hermanos antes ni después de poner la cinta ("antes", $T=41$, $p>0.2$, $n=14$; "después", $T=39$, $p>0.1$, $n=15$; prueba Wilcoxon), lo cual indica que las dos crías incrementaron su frecuencia en forma parecida.

En cambio en crías chicas, las 2 crías aumentaron significativamente su frecuencia de solicitud (Figura 9) después de colocar la cinta (primera cría, $T=1$, $Z=-3.70$, $p<0.001$, $n=18$; segunda cría, $T=1$, $Z=-3.70$, $p<0.001$, $n=18$; prueba Wilcoxon), pero la diferencia entre los hermanos fue significativa antes y después de poner la cinta ("antes", $T=-40$, $Z=-5.48$, $p<0.001$, $n=18$; "después", $T=-30$, $Z=-5.05$, $p<0.001$, $n=18$; prueba Wilcoxon), lo cual indica que las dos crías aumentaron significativamente su frecuencia de solicitudes en forma diferente, siendo la primera cría quien solicitó alimento con mayor frecuencia.

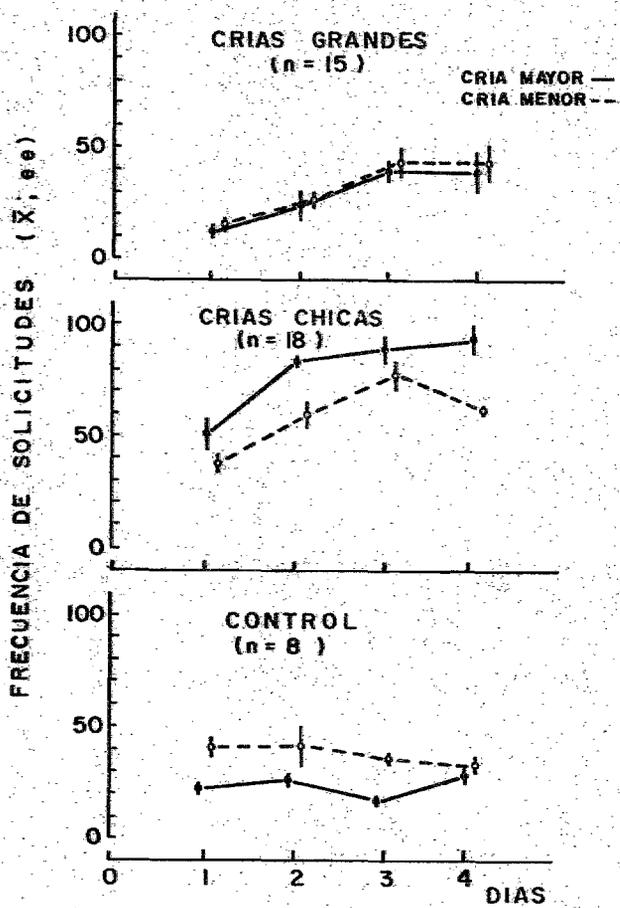


FIGURA 9.- EFECTO DE LA ESCASEZ DE ALIMENTO EN LA SOLICITUD DE ALIMENTACIONES. En las crías experimentales (grandes y chicas) se colocó la cinta (para inhibir la ingestión de alimento) a las 18:00 hrs del primer día.

En crías grandes el hermano menor probablemente pudo incrementar su frecuencia de solicitudes a pesar de su condición de subordinado, ya que su capacidad locomotora le permitía esquivar a su hermano y acercarse a alguno de los padres para solicitar alimento. En cambio, en crías chicas debido a la poca o nula facilidad de la cría menor para desplazarse y esquivar a la cría mayor, su frecuencia de solicitudes se mantuvo por debajo del nivel de su hermano, ya que era agresivamente dominada. En algunos casos se observó que la cría menor no podía ni siquiera acercarse a los padres o levantar el pico hacia ellos sin que su hermano la agrediera.

En los nidos control la frecuencia de solicitud no aumentó significativamente en ninguna de las dos crías (primera cría, $T=15$, $p>0.3$, $n=8$; segunda cría, $T=17$, $p=0.88$, $n=8$; prueba Wilcoxon; Figura 9). La diferencia entre los hermanos antes y después de poner la cinta fue significativa, siendo la cría menor quien solicitó alimento con mayor frecuencia ("antes", $T=1$, $p<0.01$, $n=8$; "después", $T=0$, $p<0.01$, $n=8$; prueba Wilcoxon), lo cual es consistente con otros trabajos realizados con esta población (Castillo y Chávez-Peón 1983; Drummond et al. 1986; Guerra en prep.)

La comparación del control con crías chicas parece demostrar que la inhibición de la ingestión del alimento está asociada con el incremento en la solicitud de alimentaciones en ambas crías, ya que el aumento en crías chicas fue significativamente mayor que el "aumento" en las crías control (crías chicas vs control: primera cría, $U=126$, $Z=3.00$, $p<0.01$, $n_1=8$, $n_2=18$; segunda cría, $U=115.5$, $Z=2.41$, $p<0.01$, $n_1=8$, $n_2=18$ prueba de Mann-Whitney).

5) Efecto de la edad de las crías

Los resultados parecen indicar que crías "grandes" y "chicas" son categorías discretas con respecto a su conducta, pero podría existir un continuo entre la conducta de crías recién eclosionadas y juveniles. Para ver el efecto de la edad de las crías mayores experimentales sobre el cambio porcentual en la frecuencia de solicitudes, alimentaciones y picotazos, se realizaron unos análisis de correlación usando (1) crías grandes, (2) crías chicas y (3) crías grandes y chicas (todas las experimentales).

Para obtener el incremento porcentual en las frecuencias de solicitud de alimento y alimentaciones, se tomó la frecuencia total diaria de las dos crías de cada nido como un 100%; una vez calculado el porcentaje que le correspondía a cada cría, se restó el porcentaje de la cría mayor "antes" de su porcentaje "después" de poner la cinta. En el caso del incremento de los picotazos de la cría mayor, se tomaron sus frecuencias de "antes" y "después" como un 100%, y su incremento porcentual se calculó restando el porcentaje de "antes" del porcentaje "después" de poner la cinta.

El incremento porcentual en la frecuencia de las solicitudes de alimento de la primera cría, tomando en cuenta todas las nidadas experimentales, estuvo asociado con la edad, ya que la correlación aunque baja fué significativa ($r = 0.4177$, $n = 33$, $Z = 2.363$, $p < 0.01$; coeficiente de correlación de Spearman). Sin embargo, ésta correlación realizada independientemente para crías chicas y crías grandes, solo fué significativa en las chicas (crías chicas, $r = 0.5826$, $n = 18$, $p < 0.01$; crías grandes,

$r = 0.2649$, $n = 15$, $p > 0.1$), por lo que se puede concluir que solo hubo asociación entre el cambio de solicitud de alimento y la edad durante las primeras seis semanas de desarrollo de las crías.

El incremento porcentual de la frecuencia de alimentaciones por los padres en todas las primeras crías experimentales también estuvo asociado con la edad, ya que la correlación aunque baja fue significativa ($r = 0.496$, $n = 33$, $Z = 2.8109$, $p < 0.0025$). No obstante, tanto crías chicas como crías grandes por separado no revelaron asociación significativa entre el cambio de la conducta y la edad, e incluso en crías grandes la correlación no significativa que se obtuvo fue negativa (Crías chicas, $r = 0.196$, $n = 18$, $p > 0.1$; crías grandes, $r = -0.403$, $n = 15$, $p > 0.05$).

El incremento porcentual de picotazos de la primera cría en todas las nidadas experimentales parece no estar asociado con la edad ($r = 0.173$, $n = 33$, $Z = 0.979$, $p > 0.1$). Sin embargo, el análisis independiente de crías chicas y crías grandes indica que el incremento que se presentó en los picotazos si está asociado con la edad, ya que en ambos casos, la correlación aunque baja fue significativa; y en crías grandes, ésta correlación además fue negativa (Crías chicas, $r = 0.5018$, $n = 18$, $p < 0.025$; crías grandes, $r = -0.5681$, $n = 15$, $p < 0.05$). La diferencia entre el resultado de todas las crías experimentales con el de las crías chicas y grandes por separado, se debe a que efectivamente son dos grupos en los que la edad tiene un efecto distinto sobre la agresión. En el grupo de crías chicas la capacidad locomotora de los hermanos menores parece ser escasa o nula por lo que el contacto físico entre los hermanos resultó mayor. En las crías

grandes el incremento de agresiones se manifestó como un patrón diferente, ya que en este grupo las crías presentan una mayor capacidad de locomoción con lo cual evitan en muchas ocasiones los ataques físicos de sus hermanos mayores, y además las observaciones en el campo indican que como en éste grupo la dominancia está perfectamente establecida, es suficiente un grito de la cría mayor para mantener a su hermano en posición de sumisión o alejado del nido.

6) Movilidad de las crías

Para analizar la relación entre la velocidad de desplazamiento y la edad de las crías, se realizó un ajuste exponencial, exponencial-sigmoide y sigmoide, logrando un mejor ajuste de los puntos con la curva sigmoide. Se encontró que en crías menores de 40 días su desplazamiento va aumentando lentamente y a partir de éste punto la locomoción de las crías se incrementa súbitamente hasta alcanzar un punto estable; de manera que la curva obtenida es de forma sigmoide ($r = 0.8317$, e.e.=13.73, $F=92$, $p<0.001$, $n=40$; Figura 10).

Este resultado indica que las crías grandes tienen una mayor habilidad locomotora, lo cual apoya la separación de crías chicas y grandes como dos categorías diferentes. Esto puede explicar el hecho de que se presentó una mayor agresión física entre las crías con escasa movilidad.

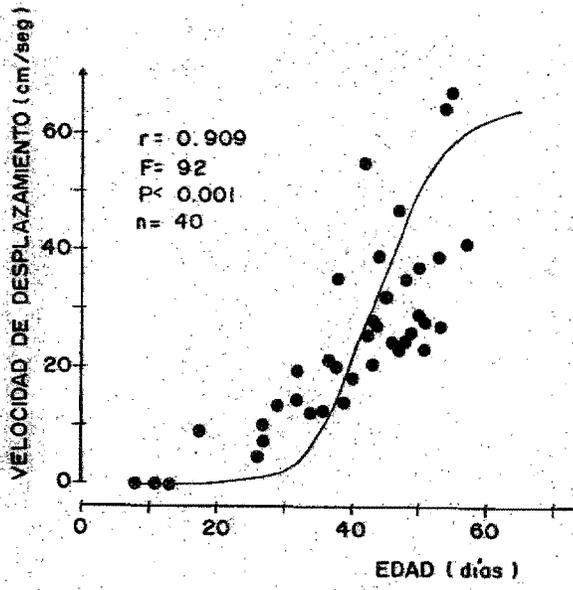


FIGURA 10.- RELACION ENTRE EDAD Y MOVILIDAD DE LAS CRIAS. Se realizó un ajuste exponencial, exponencial-sigmoide y sigmoide, logrando un mejor ajuste de los puntos en la curva sigmoide. Ecuación de la curva: $Y=A/(1+B \cdot E^N)$.

7) Recuperación en la conducta de las crías experimentales

En los 6 nidos donde se continuó registrando la conducta durante un día después de quitar la cinta, la frecuencia de picotazos de la cría mayor bajó significativamente de un promedio de 828.1% (d.e.=102.25) en el último día con cinta (siendo 100% el valor de línea base), a un 210.7% (d.e.=35.83) al siguiente día. La frecuencia de alimentaciones también disminuyó significativamente de un promedio de 272.22% (d.e.=5.85) en el último día con cinta a un promedio de 116.6% (d.e.=5.43) después de quitar la cinta. Y para la frecuencia de solicitudes de alimento, se encontró también que disminuyó significativamente de un promedio de 192.7% (d.e.=20.57) en el último día con cinta, a un 75.6% en promedio (d.e.=25.97) al día siguiente. Estos resultados revelan una cierta tendencia de las conductas a regresar al nivel de línea base al quitar la cinta.

En los seis nidos que se mantuvieron con cinta por un día más para utilizarlos como control, también se encontró una tendencia de regresar al nivel de línea base en las tres medidas conductuales, lo cual posiblemente se debió al cansancio y debilidad de las crías. Sin embargo, las disminuciones de las frecuencias fueron significativamente más grandes en las crías donde se quitó la cinta que en aquellas que se mantuvieron con ella por un día más (picotazos, $p < 0.04$; alimentaciones, $p < 0.02$; solicitudes, $p < 0.02$; prueba del signo).

8) Diferencias entre los padres macho y hembra en la alimentación.

Aunque se hable de "alimentaciones", debe considerarse que después de colocar la cinta a las crías experimentales eran solo "intentos de alimentación", mientras que en las crías control eran efectivamente alimentaciones ya que se les quitaba la cinta a las dos crías cuando un padre iba a alimentarlas.

En crías grandes las alimentaciones por el macho incrementaron significativamente solo para la cría mayor (primera cría, $T=1$, $p=0.004$, $n=9$; segunda cría, $T=-24$, $p=0.38$, $n=10$; prueba Wilcoxon; Figura 11), mientras que las alimentaciones por la hembra aumentaron significativamente para ambas crías (primera cría, $T=1$, $p=0.004$, $n=9$; segunda cría, $T=1$, $p<0.001$, $n=13$; prueba Wilcoxon; Figura 11). Tanto en las alimentaciones realizadas por el macho como en las realizadas por la hembra, la diferencia entre los hermanos no fué significativa ni "antes" ni "después" (macho: "antes", $T=1$, $p=0.062$, $n=5$; "después", $T=-17.5$, $p<0.188$, $n=10$; hembra: "antes", $T=-7$, $p=0.148$, $n=7$; "después", $T=-20$, $p=0.076$, $n=12$; prueba Wilcoxon; Figura 11). Esto indica que aunque la cinta en el cuello provocó que se incrementaran las alimentaciones por parte de la hembra hacia las dos crías, ésta no favoreció a ninguno de sus hijos; mientras que el macho aparentemente presentó una desigualdad de alimentación en favor de su hijo mayor.

En crías chicas, la frecuencia de alimentaciones por el macho solo aumentó significativamente para la cría menor (primera cría, $T=69$, $Z=0.378$, $p<0.35$, $n=17$; segunda cría, $T=-59.5$, $Z=-6.61$, $p<0.001$, $n=16$; prueba Wilcoxon; Figura 11), y la

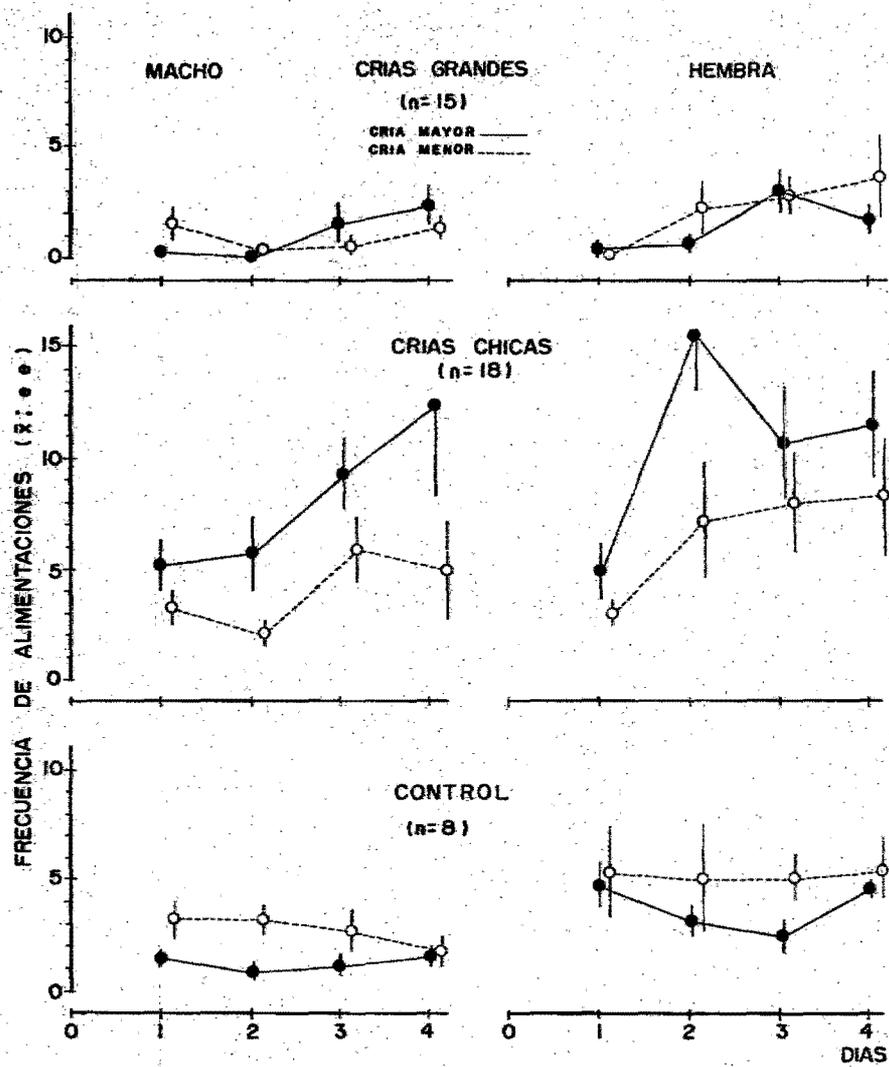


FIGURA 11.- COMPARACION ENTRE PADRES MACHO Y HEMBRA; REPARTICION DE ALIMENTO ENTRE LAS DOS CRIAS. En las crias experimentales (grandes y chicas) se colocó la cinta (para inhibir la ingestión de alimento) a las 18:00 hrs -- del primer día.

frecuencia de alimentación de ésta cría se mantuvo en todos los días del experimento por debajo del nivel de frecuencia de su hermano mayor. Las alimentaciones por la hembra se incrementaron solo significativamente para la cría mayor (primera cría, $T=9$, $Z=-3.35$, $p<0.001$, $n=18$; segunda cría, $T=66$, $Z=-0.129$, $p<0.448$, $n=16$; prueba Wilcoxon; Figura 11). En las alimentaciones realizadas por el macho y en las de la hembra, la diferencia entre los hermanos fué significativa "antes" y "después" (macho: "antes", $T=-8$, $p=0.012$, $n=11$; "después", $T=-7.5$, $Z=-3.92$, $p<0.001$, $n=16$; hembras: "antes", $T=-30$, $Z=-5.09$, $p<0.001$, $n=16$; "después", $T=-35$, $Z=-5.26$, $p<0.001$, $n=18$; prueba Wilcoxon; Figura 11). Esto revela que tanto el macho como la hembra aparentemente mantuvieron una repartición desigual del alimento en favor de su hijo mayor.

En el grupo control, tanto en las alimentaciones del macho como en las de la hembra, la frecuencia de ninguna de las dos crías presentó un aumento significativo (macho: primera cría, $T=-9$, $p=0.234$, $n=7$; segunda cría, $T=-6$, $p=0.219$, $n=6$; hembras: primera cría, $T=-7$, $p=0.074$, $n=8$; segunda cría, $T=14$, $p=0.32$, $n=8$; prueba Wilcoxon; Figura 11). En las alimentaciones recibidas del macho, la diferencia entre los hermanos fué significativa "antes" y "después" ("antes", $T=1$, $p=0.031$, $n=6$; "después", $T=1$, $p=0.008$, $n=8$; prueba Wilcoxon; Figura 11); y en las alimentaciones recibidas de la hembra la diferencia solo fué significativa "después" ("antes", $T=-10.5$, $p=0.316$, $n=7$; "después", $T=1$, $p=0.008$, $n=8$; prueba Wilcoxon; Figura 11). En ambos casos ésta diferencia indica un beneficio en favor de la

cría menor, resultado que no es consistente con otros trabajos que se han realizado con esta población (Castillo y Chávez-Peón 1983; Drummond et al. 1986; Guerra en prep.).

V. DISCUSION

En el bobo de patas azules el mecanismo de la reducción facultativa de la nidada involucra una violenta agresión entre las crías, que de manera directa o indirecta parece conducir a la muerte de una de ellas (fratricidio).

1) Agresión entre las crías

En este experimento se encontró que las crías mayores de las nidadas experimentales aumentaron significativamente su frecuencia de picotazos después de que se les colocó la cinta. Las crías menores experimentales no presentaron un aumento significativo de picotazos. Las crías chicas presentaron una mayor frecuencia de agresiones que las crías grandes. En los nidos control aunque la cría mayor fué dominante no aumentó significativamente su agresión después de colocar la cinta.

Estos resultados revelan que bajo condiciones de escasez de alimento la agresión entre los hermanos se eleva considerablemente alcanzando niveles que podrían resultar fatales para la víctima.

Los datos proporcionan un cierto apoyo a la sugerencia de Drummond et al. (1986), acerca de que en el bobo de patas azules se presenta una elevada frecuencia de picotazos cuando el peso de la cría mayor disminuye en un 20-25% de peso potencial. Se encontró que en crías grandes el aumento súbito de picotazos se dió hasta el tercer día, cuando la cría mayor había disminuido un 26.4% de peso. En crías chicas el aumento pronunciado de agresión de la cría mayor se dió al segundo día, cuando su peso disminuyó

en un 18.6%. Sin embargo, la correlación entre pérdida de peso e incremento de agresiones de la cría mayor no fué significativa en crías grandes, crías chicas y crías grandes y chicas (todas las experimentales). En los nidos control el peso de la cría mayor no disminuyó al umbral hipotético y no hubo un aumento súbito de picotazos.

Estos resultados además apoyan la hipótesis de que la frecuencia de agresiones entre las crías varía inversamente con la cantidad de alimento. Aunque en éste experimento no se cuantificó la cantidad de alimento que recibía cada cría, es claro que se encontraban bajo condiciones de escasez de alimento al limitarles la ingestión de comida. Se encontró que bajo condiciones de escasez de alimento se dispara una elevada agresión, que en algunas ocasiones podría conducir a la muerte de una de las crías. Así, se demuestra que en Sula nebouxii un estímulo que controla en un nivel próximo la agresión entre los hermanos es la escasez de alimento.

Los resultados proporcionan un apoyo limitado a la sugerencia de Drummond et al. (1986) sobre el umbral hipotético de peso potencial, ya que en crías chicas aunque aumentó la frecuencia de picotazos de la cría mayor, la forma de la curva obtenida no fué precisamente como se había predicho. Además, en crías grandes aunque se presentó el incremento de picotazos, éste no ocurrió precisamente en el peso que se había predicho. El hecho de que la correlación entre pérdida de peso y aumento de picotazos de la cría mayor no fuera significativa, sugiere que el estado nutricional de la cría mayor (estimado en base a su peso)

no está controlando la agresión entre las crías de este bobo. Es posible que otros factores tales como el hambre, la frecuencia de ingestión de alimento o el aumento de solicitudes de la cría menor estén también involucrados en el control de la agresión fraticida.

2) Distribución de alimentaciones paternas a las crías

Al analizar la frecuencia de distribución de alimento paterno a las crías, se encontró que en crías grandes no hubo alimentación preferencial por alguna de las crías, ya que los dos hermanos aumentaron significativamente su frecuencia de alimentaciones y la diferencia entre ellos no fué significativa ni antes ni después de colocar la cinta. En crías chicas la diferencia entre las crías fué significativa y solo la cría mayor aumentó significativamente su frecuencia de alimentaciones, lo cual indica que en crías chicas la escasez de alimento conduce a un incremento en la alimentación preferencial de la cría mayor. En los nidos control la frecuencia de alimentaciones de la cría 1 y la cría 2 no se incrementó significativamente y se mantuvo la misma diferencia entre los hermanos antes y después de poner la cinta.

Los resultados sobre la distribución del alimento paterno a las crías, son consistentes con otros trabajos en los que se señala que la alimentación preferencial es una forma de manipulación paternal que permite hacer un ajuste secundario a las diferencias competitivas iniciales de las crías (Howe 1976; Brown et al. 1977; Hahn 1981; Mock 1984a; Drummond et al. 1986).

El hecho de que la alimentación preferencial solo se incrementó en el grupo de crías chicas, probablemente se debe a que en condiciones críticas de alimento los padres están siguiendo la estrategia de inclinar su inversión hacia la cría que tiene mayores probabilidades de sobrevivir, en éste caso, la cría dominante, que es la más grande y activa del nido. Es posible también que en crías chicas el hermano dominante haya logrado monopolizar el alimento dado que la frecuencia de agresiones hacia la cría menor fué más alta que en crías grandes, esto sugiere que quizás no son los padres quienes controlan la distribución del alimento sino son las crías. En crías grandes es posible que si falta poco tiempo de inversión en el periodo de crianza, y si las probabilidades de sobrevivencia de los dos hermanos son similares, aún en condiciones de escasez de alimento, los padres sigan la estrategia de invertir de manera similar en sus hijos para así sacar adelante a las dos crías.

El hecho de que en el grupo control la segunda cría recibió más alimentaciones que su hermano mayor es un resultado anómalo que posiblemente se debe a la manipulación que se hizo en las crías. Los resultados de Drummond et al. (1986) acerca de que hay alimentación preferencial hacia la primera cría han sido confirmados por Guerra (en prep.), demostrando que la segunda cría recibe una frecuencia y masa de alimento menor que la que recibe la primera cría.

3) Solicitud de alimento de las crías

En crías grandes las dos crías aumentaron significativamente su frecuencia de solicitudes en forma parecida. En crías chicas las dos crías presentaron un incremento significativo de solicitudes, pero fue la cría mayor quien logró un mayor aumento en su frecuencia de solicitudes. En las crías control ninguna de las crías aumentó significativamente su frecuencia de solicitudes, pero fue la segunda cría quien solicitó alimento con mayor frecuencia.

Los resultados de solicitud de alimento bajo condiciones de escasez artificial de alimento indican que en crías chicas la cría dominante probablemente estaba inhibiendo la conducta de solicitud de su hermano pequeño. La cría menor era severamente hostigada y aparentemente debido a su limitada movilidad no podía esquivar los ataques agresivos de su hermano mayor cuando se acercaba a alguno de sus padres o cuando intentaba solicitar alimento.

4) Aumento de las frecuencias conductuales asociado a la edad de las crías

Se encontró que el aumento porcentual de solicitudes solo estuvo asociado a la edad durante las primeras seis semanas (en crías chicas). El aumento porcentual de alimentaciones estuvo asociado con la edad de todas las crías experimentales (crías chicas más crías grandes). El incremento porcentual de picotazos reveló una asociación positiva con la edad en crías chicas y una asociación negativa con la edad en crías grandes, sugiriendo que las crías chicas y crías grandes son dos grupos en los que la

edad tiene un efecto diferente sobre la agresión.

El efecto de la variable independiente (escasez de alimento) sobre las variables dependientes (solicitud, alimentación y picotazos) parece haber sido mayor en las crías chicas, que es el grupo con crías de edades en las que se ha reportado la ocurrencia de la reducción de la nidada en el bobo de patas azules. Drummond et al. (1986) reportan que en Sula nebouxii la edad promedio de las crías menores que se perdieron fué de 18 días. Aunque en este experimento no se registró reducción de nidada, los resultados indican que crías chicas y crías grandes se manifiestan como dos grupos diferentes, sugiriendo que en condiciones naturales de escasez de alimento, los elevados cambios en la conducta de las crías chicas puede conducir a la muerte de uno de los hermanos.

5) Movilidad de las crías según su edad

La curva sigmoide obtenida en el análisis de movilidad de las crías indica que en crías menores de 40 días su desplazamiento va aumentando lentamente por lo que la movilidad es escasa o nula. Es posible que la tasa de agresiones de las crías chicas haya sido más alta que en las crías grandes, debido a que en las crías chicas los hermanos pequeños no podían evitar los ataques de sus hermanos mayores.

En crías mayores de 40 días su desplazamiento se incrementa súbitamente hasta alcanzar un punto más o menos estable. El hecho de que las crías grandes hayan presentado mayor movilidad hace posible suponer que la baja frecuencia de picotazos de éstas

crias posiblemente se debió en parte a que los hermanos pequeños lograron esquivar los ataques agresivos de sus hermanos mayores.

6) Recuperación de las crías experimentales

Al desaparecer la escasez artificial de alimento se encontró que las conductas de solicitud, alimentación y picotazos presentaron una tendencia a regresar al nivel de línea base.

Este efecto reversible en la conducta de las crías experimentales reafirma que las variables dependientes (solicitud, alimentación y picotazos) son controladas en un nivel próximo por la variable manipulada (escasez de alimento). Los resultados además indican que la respuesta del bobo de patas azules frente a condiciones de escasez de alimento puede ser reversible si tales condiciones dejan de ser críticas.

7) Cooperación conductual padre-hijo

Finalmente, cabe señalar que en este experimento no se encontró alguna evidencia que dé apoyo a la hipótesis de O'Connor (1978) sobre el conflicto conductual padre-hijo en la eliminación de una de las crías. En ningún caso se observó intervención de los padres durante las peleas de sus hijos, aún cuando en algunas ocasiones se alcanzaron niveles severos de agresión. Los datos en realidad, parecen apoyar la propuesta de Drummond et al. (1986) acerca de que en ésta especie se presenta una cooperación conductual entre los padres y la cría mayor y no el conflicto conductual predicho en algunos modelos. En este caso, se encontró que además de la agresión de las crías, los padres

promueven asimetrías secundarias entre sus hijos mediante una inversión diferencial en las crías y la no intervención durante las peleas de sus hijos.

Para comprobar en forma definitiva si hay un conflicto conductual padre-hijo, habría que analizar todas las vías por las que se puede dar conflicto o cooperación. Para comprobar si existe un conflicto de intereses genéticos es necesario investigar si la eliminación de la segunda cría favorece los intereses de adecuación de los padres, de la cría mayor o de ambos.

B) Justificación al método

El método de limitar la ingestión de alimento colocando la cinta adhesiva en el cuello de las crías es algo muy llamativo que puede conducir erróneamente a pensar que tal manipulación causó efectos nocivos en las crías a corto o largo plazo. Debido a esto se hace necesario aclarar algunos puntos para evitar malinterpretaciones sobre el método y los resultados.

La cinta adhesiva que se colocó a las crías no les produjo ningún daño físico, dicha cinta no dañó el plumón, la piel ni la garganta de las crías por lo que jamás presentaron heridas.

A través de varios años de estudio con esta especie, se ha observado que en condiciones naturales, los bobos adultos en muchas ocasiones dan a sus crías trozos de alimento o peces enteros muy grandes que ellas no pueden tragar a pesar de hacer varios intentos por lograrlo, con el resultado final de que el alimento es tirado al suelo. En éstas situaciones las crías experimentan una frustración similar a la que se presentó cuando

el alimento no pudo ser tragado por tener la cinta en el cuello. Esta frustración parece ser menor que el estrés que se causa en un ave o mamífero adulto cuando se captura en el campo.

Por otra parte, la manipulación de las crías probablemente no afectó su desarrollo porque el tiempo que se mantuvieron bajo condiciones de escasez de alimento fué tan solo 2 ó 3 días de un período total de casi 4 meses de crianza.

Al final del estudio se comparó la sobrevivencia de las crías de 26 nidos utilizados en el experimento (21 nidos experimentales y 5 nidos control) con la sobrevivencia de las crías de 26 nidos que no sufrieron ningún tratamiento, y se encontró que ni en la cría mayor ni en la cría menor hubo un aumento significativo en la frecuencia de mortalidad como resultado del tratamiento experimental o control. Sin embargo, hubiera sido muy útil pesar las crías experimentales a la edad de emplumar para comparar su peso con el de crías que no se manipularon. También hubiera sido adecuado registrar la sobrevivencia de las crías experimentales a largo plazo, pero no fué posible hacer esto debido a que la muestra es pequeña y datos de esta población indican que del total de juveniles que se producen en la colonia, solo aproximadamente el 15% regresa a la isla como adulto a anidar y esto ocurre después de un período de 1 a 4 años (Osorio en prep).

Otro punto importante es que los bobos son aves muy tolerantes a la presencia del hombre por lo que esto facilitó la aplicación del método sin causar perturbación en la colonia o deserción de los nidos. En otras especies, tales como garzas o

pelicanos este método no podría aplicarse debido a que son individuos muy sensibles a la presencia humana.

Esta técnica ha sido usada en varios estudios para analizar el efecto de la escasez de alimento sobre la distribución del alimento a las crías, o bien en estudios que determinan el tipo y tamaño de presa que forragea una determinada especie (Lockie 1955; Liffjeld 1988).

9) Importancia del estudio

Los resultados obtenidos son sustancialmente importantes a la teoría de la reducción de la nidada porque este es el primer trabajo experimental que demuestra en forma contundente la existencia de una relación positiva entre la escasez de alimento y la conducta agresiva de las crías en un ave. A partir de los resultados de este experimento se puede suponer que en otras especies de aves funciona un sistema fratricida similar al de S. neboxii. Sin embargo, aunque en muchas especies de aves existen datos descriptivos que apoyan la interpretación de que la escasez de alimento es el estímulo que provoca la agresión entre las crías, sería erróneo hacer generalizaciones por lo que se hace necesario el estudio de especie por especie.

Los resultados obtenidos son también importantes para la biología de la especie porque ponen en evidencia cual es la respuesta de los padres e hijos frente a fluctuaciones en la disponibilidad de alimento.

10) Sugerencias

Se necesita de apoyo experimental que ayude a esclarecer los efectos del "hambre", la "frecuencia de ingestión de alimento" o la "frecuencia de solicitudes de la cría menor" en la agresión fratricida de S. nebouxii. También se necesita de estudios experimentales que ayuden a esclarecer los factores que determinan a nivel próximo la agresión fratricida en otras especies de aves que reducen facultativamente su nidada.

Debido a que existe la posibilidad de que los padres pueden determinar la cantidad de alimento que otorgan a cada cría, es indispensable realizar estudios en los que se cuantifique la masa de alimento, ya que la frecuencia de alimentaciones no es un buen indicador de las proporciones que realmente están recibiendo las crías. En el bobo de patas azules Guerra (en prep.) realizó un estudio en el que cuantificó la masa de alimento repartida a cada cría, encontrando que la cría mayor durante todo su desarrollo recibe una masa de alimento mayor a la que recibe su hermano.

VI. CONCLUSIONES

El experimento ha permitido poner en evidencia la conducta social de los miembros de la nidada del bobo de patas azules en el fenómeno del fratricidio bajo condiciones de escasez artificial de alimento, encontrando los siguientes elementos:

1) En crías chicas y grandes se presentó un aumento significativo en la frecuencia de agresiones de la cría mayor hacia su hermano.

2) El aumento de picotazos de la cría mayor en los nidos experimentales aparentemente está relacionado con su pérdida de peso, pero cabe la posibilidad de que otras variables tales como el hambre, la frecuencia de ingestión de alimento o la frecuencia de solicitudes de la cría menor estén también involucradas en el control de la agresión en el bobo de patas azules. Este es un resultado que debe tomarse con cautela ya que existe una diferencia sustancial en el peso de crías machos y crías hembras y el análisis no toma en cuenta ésta diferencia. Además, en la mayoría de los nidos la edad de las crías fué estimada, por lo que el peso potencial obtenido para las crías experimentales puede estar desviado de su peso real. Por lo anterior, aunque los datos no concuerdan exactamente con la predicción del aumento súbito de picotazos de la cría mayor cuando su peso disminuye a un umbral hipotético de 80-75% de peso potencial, es una posibilidad que no puede ser rechazada con los resultados obtenidos en este experimento y que por lo tanto requiere más investigación.

3) En crías chicas (menores de 43 días) hubo un incremento en la alimentación preferencial de la primera cría, y además la cría mayor presentó una frecuencia de solicitud de alimento más alta que su hermano. Esto sugiere que probablemente la cría dominante logró monopolizar parte del alimento ofrecido por los padres y que además inhibió la frecuencia de solicitud de alimento de su hermano menor.

4) Crías chicas y grandes se manifestaron como dos grupos diferentes con respecto a su conducta, debido en parte al efecto de la edad y habilidad locomotora de las crías. El aumento en las frecuencias de solicitud de alimento, alimentación y picotazos fué mayor en el grupo de crías chicas que en el de crías grandes. El grupo de crías chicas incluye crías con edades en las que se ha reportado la ocurrencia de la reducción de la nidada en el bobo de patas azules (ver Drummond et al. 1966), y aunque en este experimento no se registró reducción de nidada, los resultados sugieren que en condiciones naturales de escasez de alimento los elevados cambios en la conducta de las crías chicas puede conducir a la muerte de uno de los hermanos.

5) Al desaparecer los efectos de la escasez de alimento hubo en las conductas de las crías experimentales una tendencia a regresar al nivel de línea base, lo cual indica que la respuesta del bobo de patas azules frente a condiciones de escasez de alimento puede ser reversible si tales condiciones dejan de ser críticas.

6) Los padres nunca intervinieron en las peleas de las crías, lo cual aunado a la alimentación preferencial del hijo mayor refleja

una cooperación conductual entre ellos y la cría mayor sobre quien debe obtener la ventaja en condiciones críticas de escasez de alimento, y que en la naturaleza puede conducir a la muerte de la cría más pequeña. Tal cooperación conductual no excluye la posibilidad de que exista un conflicto de intereses de adecuación entre los padres y la cría mayor.

7) La escasez de alimento es el estímulo que controla a nivel próximo la agresión fraticida en el bobo de patas azules, y posiblemente puede ser también el factor que controla el fraticidio a nivel último.

AGRADECIMIENTOS

Esta tesis se realizó bajo la dirección del Dr. Hugh Drummond quien concibió la idea original del proyecto y a quien agradezco la orientación y apoyo constante que me ha brindado durante todo este tiempo.

El trabajo de campo se realizó gracias a la colaboración de Marcela Osorio, Edda Gonzales, Juan Carlos Camacho, José Luis Osorno, María Guerra y Jorge Canela. Su entusiasta participación fué clave para formar un excelente equipo de trabajo.

El Dr. Jorge Soberón accedió amablemente a ayudarme en una parte del análisis de datos. Constantino Macías y José Luis Osorno hicieron valiosas aportaciones durante la redacción del manuscrito. Jaime Ramírez ayudó en la elaboración de las figuras 1, 2 y 3.

Los Biólogos Carlos Cordero y Luis Eguiarte, la Maestra en Ciencias Irene Pisanty y el Doctor John E. Fa hicieron valiosas sugerencias para la versión final de la tesis.

El proyecto se realizó gracias al apoyo otorgado al Dr. Hugh Drummond por la SEDUE, el Instituto de Biología, UNAM, y The Conservation and Research Foundation.

De manera muy especial quiero agradecer a Marcela y Carmen la ayuda incondicional que han brindado desde el principio.

Los pescadores de San Blas, Nay. y Boca de Camichín, Nay. con su invaluable ayuda y amistad contribuyeron a hacer más agradable nuestra estancia en la isla.

Finalmente, quiero agradecer a quienes compartieron conmigo todo este tiempo y que me apoyaron en diversas formas: José Antonio, Lena, Pedro, Héctor, Javier, Sergio, Roxana, Mónica, Dalila, Estela, Alejandro, Rafael, Martha, Gely, Ilse, Mary, Liliana, Malicha, Alejandra, Adriana, Aida, Ana María, Luis, Raúl, Pepe, Luisa, Norma, Arturo, José Luis, Fernando, Rosendo, Carolina, Juan Carlos, Francisco y a quien haya olvidado mencionar.

A todos ellos muchas gracias.

LITERATURA CITADA

- Alexander, R. D. 1974. The evolution of social behavior. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 5: 325-383.
- Braun, B. M. & Hunt, G. L., Jr. 1983. Brood reduction in black-legged kittiwakes. *Auk* 100: 469-476.
- Brown, L. H., Gargett, V. & Steyn, P. 1977. Breeding success in some African eagles related to theories about sibling aggression and its effects. *Ostrich* 48: 65-71.
- Cash, K. J. & Evans, R. M. 1986. Brood reduction in the American White Pelican (*Pelecanus erythrorhynchos*). *Behav. Ecol. Sociobiol.* 18: 413-418.
- Castillo, A. y Chávez-Peón, C. 1983. Ecología reproductiva e influencia del comportamiento en el control del número de crías en el bobo de patas azules *Sula nebouxii* en la Isla Isabel, Nayarit. Tesis de licenciatura, Facultad de Ciencias, UNAM.
- Charnov, E. L. & Krebs, J. R. 1974. On clutch-size and fitness. *Ibis* 116: 217-219.
- Clark, A. B. & Wilson, D. S. 1981. Avian breeding adaptations: hatching asynchrony, brood reduction, and nest failure. *Q. Rev. of Biol.* 56: 253-277.
- Collopy, M. W. 1984. Parental care and feeding ecology of golden eagle nestlings. *Auk* 101: 753-760.
- Dorward, D. F. 1962. Comparative biology of the white booby and the brown booby *Sula* spp. at Ascension. *Ibis* 103: 174-220.

Drummond, H. 1987. A review of parent-offspring conflict and brood reduction in the Pelecaniformes. Jour. Colonial Waterbirds 10: 1-15.

_____. En prensa. Parent-offspring conflict and siblicidal brood reduction in boobies. Proc. XIX Int. Ornith. Con., Ottawa, Canadá.

Drummond, H., Gonzalez, E. & Osorno, J.-L. 1986. Parent-offspring cooperation in the blue-footed booby (Sula nebouxii): social roles in infanticidal brood reduction. Behav. Ecol. Sociobiol. 19: 365-372.

Edwards, T. C., Jr. & Collopy, M. W. 1983. Obligate and facultative brood reduction in eagles: an examination of factors that influence fratricide. Auk 100: 630-635.

Fujioka, M. 1985a. Food delivery and sibling competition in experimentally even-aged broods of the cattle egret. Behav. Ecol. Sociobiol. 17: 67-74.

_____. 1985b. Feeding behaviour, sibling competition and siblicide in asynchronous hatching broods of the cattle egret, Bubulcus ibis. Anim. Behav. 33: 1228-1242.

Gargett, V. 1978. Sibling aggression in the black eagle in the Matopos, Rhodesia. Ostrich 49: 57-63.

Gaviffo, G. y Uribe, Z. 1978. Algunas observaciones ecológicas en la Isla Isabel, Nayarit con sugerencias para el establecimiento de un parque nacional. Instituto de Biología, UNAM.

Gonzalez, E. y Osorno, J.-L. 1987. Dinámica de la territorialidad en una colonia de bobo de patas azules Sula nebouxii en Isla

- Isabel, Nayarit, México. Tesis de licenciatura, Facultad de Ciencias, UNAM.
- Groves, S. 1984. Chick growth, sibling rivalry, and chick production in American black oystercatchers. *Auk* 101: 525-531.
- Guerra, M. En prep. Diferencias en el cuidado paterno y en la inversión hacia cada cría en el bobo de patas azules *Sula nebouxii* en la Isla Isabel, Nayarit, México. Tesis de licenciatura, Facultad de Ciencias, UNAM.
- Hahn, D. C. 1981. Asynchronous hatching in the laughing gull: cutting losses and reducing rivalry. *Anim. Behav.* 29: 421-427.
- Hamilton, W. D. 1964. The genetical evolution of social behaviour II. *J. Theoret. Biol.* 7: 17-52.
- Howe, H. E. 1976. Egg size, hatching asynchrony, sex and brood reduction in the common grackle. *Ecology* 57: 1195-1207.
- Hrdy, S. B. 1979. Infanticide among animals: a review, classification and axamination of the implications for reproductive strategies of females. *Ethol. Sociobiol.* 1: 13-40.
- Hussell, D. J. T. 1972. Factors affecting clutch size in Arctic passerines. *Ecol. Monog.* 42: 317-364.
- Jamieson, I. G., Seymour, N. R., Brancroft, R. P. & Sullivan, R. 1983. Sibling aggression in nestling ospreys in Nova Scotia. *Can. J. Zool.* 61: 466-469.
- Klomp, H. 1970. The determination of clutch-size in birds. A review. *Ardea* 58: 1-124.

- Lack, D. 1947. The significance of clutch size. *Ibis* 89: 303-352.
- _____ 1954. *The Natural Regulation of Animal Numbers*. Clarendon. Oxford.
- _____ 1968. *Ecological Adaptations for Breeding in Birds*. Methuen. London.
- Liffjeld, J. 1988. Prey choice and nestling hunger: an experiment with pied flycatchers, *Ficedula hypoleuca*. *Anim. Behav.* 36: 134-139.
- Lockie, J. D. 1955. The breeding and feeding of jackdaws and rooks with notes on carrion crows and other corvidae. *Ibis* 97: 341-369.
- Meyburg, B.-U. 1974. Sibling aggression and mortality among nestling eagles. *Ibis* 116: 217-219.
- Mock, D. W. 1984a. Infanticide, siblicide and avian nestling mortality. pp. 3-30. En: *Infanticide: Comparative and Evolutionary Perspectives* (Ed. by G. Hausfater & S. B. Hrdy). Aldine. New York.
- _____ 1984b. Siblicidal aggression and resource monopolization in birds. *Science* 225: 731-733.
- _____ 1985. Siblicidal brood reduction: the prey-size hypothesis. *Amer. Nat.* 125: 327-343.
- Mock, D. W. & Parker, G. A. 1986. Advantages and disadvantages of egret and heron brood reduction. *Evolution* 40: 459-470.
- Mock, D. W. & Ploger, B. J. 1987. Parental manipulation of optimal hatch asynchrony in cattle egrets: an experimental study. *Anim. Behav.* 35: 150-160.

- Mock, D. W., Lamey, T. C., Williams, C. F. & Pelletier, A. 1987. Flexibility in the development of heron sibling aggression: an intraspecific test of the prey-size hypothesis. *Anim. Behav.* 35: 1386-1393.
- Mock, D. W., Lamey, T. C. & Ploger, B. J. En prensa. Proximate and ultimate roles of food amount in regulating egret sibling aggression. *Ecology*.
- Nelson, J. B. 1970. The relationship between behaviour and ecology in the Sulidae with reference to others seabirds. *Oceanogr. Mar. Biol. Ann. Rev.* 8: 501-574.
- _____ 1978. *The Sulidae: Gannets and Boobies*. Oxford Univ. P. London.
- Nuechterlein, G. L. 1981. Asynchronous hatching and sibling competition in western grebes broods. *Can. J. Zool.* 59: 994-998.
- O'Connor, R. J. 1978. Brood reduction in birds: selection for fratricide, infanticide and suicide? *Anim. Behav.* 26: 79-96.
- Osorio, M. En prep. Filopatría y reproducción temprana en el pájaro bobo de patas azules *Sula nebouxii*. Un estudio de cuatro años. Tesis de licenciatura. Facultad de Ciencias, UNAM.
- Palmer, R. S. 1962. *Handbook of North American Birds*. Vol. I. Yale Univ. P. New Haven.
- Parker, G. A. 1985. Models of parent-offspring conflict V. Effects of the behavior of the two parents. *Anim. Behav.* 33: 519-533.

- Ploger, B. J. & Mock, D. W. 1986. Role of sibling aggression in distribution of food to nestling cattle egrets (Bubulcus ibis). Auk 103: 768-776.
- Procter, D. L. C. 1975. The problem of chick loss in the south polar skua Catharacta maccormicki. Ibis 117: 452-459.
- Ricklefs, R. E. 1965. Brood reduction in the curve-billed thrasher. Condor 67: 505-510.
- _____ 1977. A note on the evolution of clutch size in altricial birds. pp. 193-212. En: Evolutionary Ecology (Ed. by B. Stonehouse & Perrins, C. M.). Macmillan. London.
- Ruiz, A. 1977. Algunos aspectos ecológicos de la Isla Isabel, Nayarit. Tesis de licenciatura, Facultad de Ciencias, UNAM.
- Safriel, U. N. 1981. Social hierarchy among siblings in broods of the oystercatcher Haematopus ostralegus. Behav. Ecol. Sociobiol. 9: 59-63.
- Stamps, J. A. & Metcalf, R. A. 1980. Parent-offspring conflict. pp. 589-618. En: Sociobiology: Beyond Nature-Nurture? (Ed. by G.W. Barlow & J. Silverberg). Westview. Boulder, Colo.
- Stinson, C. H. 1979. On the selective advantage of fratricide in raptors. Evolution 33: 1219-1225.
- Trivers, R. L. 1974. Parent-offspring conflict. Amer. Zool. 14: 249-264.