

Luis Eguiberto



**UNIVERSIDAD NACIONAL AUTONOMA
DE MEXICO**

FACULTAD DE CIENCIAS

**POSIBLE REDUCCION DE LA NIDADA EN LA
GAVIOTA PARDA (*Larus heermanni*), EN
ISLA RASA, BAJA CALIFORNIA**

T E S I S

QUE PARA OBTENER EL TITULO DE

B I O L O G A

P R E S E N T A :

LENA PAULA URRUTIA LAZO

MEXICO, D. F.



1988

**FACULTAD DE CIENCIAS
SECCION ESCOLAR**

POSIBLE REDUCCION DE LA NIDADA EN LA
GAVIOTA PARDA (Larus heermanni)
EN ISLA RASA, BAJA CALIFORNIA.

LENA PAULA URRUTIA

INDICE

RESUMEN	1	
INTRODUCCION	2	
1. Tamaño de la nidada en aves	2	
2. Reducción de la nidada	4	
2.1 Mortalidad inducida por socialidad		8
3. Función del tercer huevo	9	
4. La Gaviota Parda en Isla Rasa	10	
SITIO DE ESTUDIO	12	
OBJETIVOS	15	
METODOS	16	
1. El tamaño y productividad de la puesta		17
2. La reducción de la nidada	18	
2.1 Tamaño de los huevos	18	
2.2 Intervalo de eclosión	19	
2.3 Mortalidad diferencial del tercer pollo		19
3. Las causas próximas de la muerte de las crías		20
3.1 La conducta social	21	
4. La función del tercer huevo	23	
RESULTADOS	25	
1. El tamaño y productividad de la puesta		25
2. La reducción de la nidada	27	
2.1 Tamaño de los huevos	28	
2.2 Intervalo de eclosión	30	
2.3 Mortalidad diferencial del tercer pollo		31

3. Las causas próximas de la muerte de las crías	35
3.1 La conducta social	37
4. La función del tercer huevo	40
DISCUSION	42
1. El tamaño y productividad de la puesta	42
2. La reducción de la nidada	43
2.1 Tamaño de los huevos	43
2.2 Intervalo de eclosión	44
2.3 Mortalidad diferencial del tercer pollo	44
3. Las causas próximas de la muerte de las crías	45
3.1 La conducta social	46
4. La función del tercer huevo	48
CONCLUSIONES	49
AGRADECIMIENTOS	50
LITERATURA CITADA	52

"WE ARE NOT IN PARLIAMENT OR A COURT OF LAW, WITH ADVOCATES OF DARWINISM SCORING DEBATING POINTS AGAINST OPPONENTS, ... WE ARE ALL IN THIS TOGETHER, ALL DARWINIANS WHO SUBSTANTIALLY AGREE ON HOW WE INTERPRET WHAT IS, AFTER ALL, THE ONLY WORKABLE THEORY WE HAVE TO EXPLAIN THE ORGANIZED COMPLEXITY OF LIFE".

R. Dawkins

RESUMEN

Se estudiaron aspectos ecológicos y conductuales de la reproducción de la Gaviota Parda (L. heermanni) para determinar si en esta especie se presentan tales características como la diferencia en el tamaño de los huevos, asincronía en la eclosión y mortalidad diferencial del tercer pollo, para poder establecer provisionalmente que esta especie practica la reducción de la nidada según la hipótesis de Lack (1954). Durante 1984 en la colonia de reproducción de Isla Rasa, en donde la nidada modal fué la de dos huevos, y las nidadas de tres fueron comunes, se registró el desarrollo de 40 nidadas de 3 huevos.

Solamente sobrevivió el 7.1% de los terceros pollos comparado con 64.2% y 57.1% de los primeros y segundos respectivamente.

El tercer huevo fué significativamente más pequeño que los dos primeros, y hubo un intervalo promedio de eclosión entre el primero y segundo pollo de 1.60 días y de 1.86 días entre el segundo y el tercero (n=14). Estas características pueden contribuir a una sobrevivencia menor del tercer pollo.

Además, los padres con frecuencia dejaron de atender al tercer huevo después de la eclosión de los dos primeros, y desatendieron y agredieron al tercer pollo provocando en ocasiones su muerte. La pérdida de huevos y pollos puede estar involucrando reducción facultativa de la nidada debida a la manipulación de los padres.

INTRODUCCION

1. TAMANO DE LA NIDADA EN AVES

El tamaño de la puesta, se ha descrito como una característica fenotípica heredable que puede ser afectada por las condiciones ambientales prevalécientes, y que presenta una variabilidad natural (Cody 1966).

Si definimos la adecuación, como una medida de la eficacia reproductiva de los individuos (Dobzhansky et al 1977), es decir, de la representación de sus genes en la población a través de las generaciones, y sabemos que el tamaño de la puesta en general se mantiene constante para toda una especie, aunque presente cierta varianza; una medida aproximada de la adecuación de los individuos en especies de aves, sería el tamaño de la nidada (número de crías que produce un individuo).

Dada la importancia del tamaño de la nidada (puesta) se han estudiado a fondo los posibles factores que influyen en el tamaño de la misma y las tendencias que presenta dependiendo de estos factores (por ejemplo Cody 1966, Perrins y Birkhead 1983) y se han generado explicaciones en dos niveles: las causas próximas, que resultan de las condiciones inmediatas del medio y las causas últimas, que son presiones de selección que han "moldeado" la evolución del tamaño de la nidada.

Entre las causas próximas están la latitud (Lack 1947, 1954), la estacionalidad (Lack 1947), el habitat (Lack 1954), la fecha de puesta con respecto a la temporada de reproducción (Lack 1947, 1954, Coulson & White 1961, Parsons 1976, Moss et al 1981),

la densidad de la población (Lack 1954, Cody 1966), la calidad del territorio (Hogstedt 1980), la edad y tamaño de la hembra (Lack 1947, 1954, 1968, Coulson & White 1961) y la disponibilidad del alimento durante el año (Lack 1947), entre otras. Y entre las causas últimas, el número de huevos que la hembra fisiológicamente es capaz de poner (Lack 1954, Parsons 1976, Meathrel et al 1987), el número de huevos que los padres pueden cubrir para incubarlos (Lack 1954), la tasa de remplazamiento de la población (Lack 1954, Fretwell 1969, Hogstedt 1981), la depredación (Lack 1954, Klomp 1970), la capacidad de los padres para alimentar a sus crías (Lack 1954), y otras.

Se han generado varias hipótesis a partir de estas ideas. La más general y aceptada es la hipótesis de Lack (1947) en la que propone que "el tamaño de la nidada ha evolucionado a través de la selección natural en favor del máximo número de crías que los padres pueden alimentar". Esto predice que en una población la nidada más productiva, es la más común, suponiendo que el ambiente es "constante".

En la naturaleza, sin embargo, se han encontrado algunas discrepancias con respecto a la hipótesis de Lack. Entre estas, Klomp (1970) en una revisión sobre la determinación del tamaño de la nidada en aves, concluyó que en la mayoría de los casos la nidada más común es más chica que la más productiva.

Ademas, Cody (1966), Williams (1966), Charnov y Krebs (1973), Stearns (1976) y Ricklefs (1977) han hecho predicciones con modelos que muestran que el tamaño de la nidada debería de ser menor que el máximo número de hijos que los padres pueden criar. O sea, que debería de existir un tamaño de nidada óptimo

menor que la nidada más productiva y que maximice la adecuación de los padres a largo plazo.

Estos modelos se han explicado en términos de una mayor sobrevivencia de los padres a largo plazo (a lo largo de su vida), y en términos de la repartición de sus recursos energéticos en otras actividades, además de la reproducción. Las tácticas de historia de vida de los organismos se han usado para sustentar estos modelos (ver también Stearns 1977, Winckler 1985). Sin embargo, casi no hay estudios extensivos de campo, durante años consecutivos, en especies longevas como las aves, que apoyen este punto de vista.

Tomando en cuenta todo lo anterior, y considerando la hipótesis postulada por Lack (1947), que ha sido la más aceptada, se ha planteado una hipótesis alternativa en la que "el tamaño de la nidada es aquel que maximiza la inversión en la reproducción a lo largo de la vida de los padres, aunque no necesariamente cada año" (Furness & Monaghan 1987).

2. REDUCCION DE LA NIDADA

La reducción de la nidada se puede definir como la desaparición o muerte de un huevo o pollo que generalmente es el último en ser puesto o eclosionar, y es algún familiar (padres o hermanos) quien la propicia (Mock 1984). La reducción es adaptativa, según la hipótesis de Lack (1954) cuando la disminución del número de crías en el nido aumenta la adecuación de los padres, aumentando además la probabilidad de sobrevivencia de las demás crías, quienes recibirán la parte de inversión

parental destinada a la última.

En aves que reducen el tamaño de su nidada, el número de huevos es mayor que el número de hijos que los padres pueden criar en un año promedio, siendo el último huevo una reserva que puede utilizarse en años favorables (Lack 1954).

Se ha sugerido que las especies que presentan reducción de la nidada dependen de una fuente de alimento impredecible y tienen bajos costos en la producción de huevos. Algunas presentan una disminución en el tamaño de los huevos y consecuentemente de los pollos, con el orden de puesta (Parsons 1970, 1975; Moss et al 1981; pero ver también Shaw 1985; Meathrel et al 1987). En algunas especies la mortalidad diferencial del último pollo en eclosionar parece ser resultado de una desventaja de tamaño, movilidad, habilidad competitiva, etc., comparado con sus hermanos (Parsons 1970, 1975, 1976; Graves et al 1984; pero ver también Pierrotti & Belarose 1986).

Otra característica que presentan muchas especies de aves es la asincronía en la eclosión. Los huevos eclosionan con algunos días de diferencia porque la incubación empieza antes de terminar la puesta. Una consecuencia de la asincronía en la eclosión, cuando las condiciones del medio no son favorables, debida a la desigualdad de tamaño que se produce entre los pollos, es la muerte diferencial del último en eclosionar. Aunque esto se ha considerado como una mal-adaptación, muchos autores han interpretado la asincronía en la eclosión como un mecanismo adaptativo para reducir la nidada (Lack 1954, 1966; Ricklefs 1975; Nisbet & Cohen 1975; Parsons 1975; Hussell 1972; Hahn 1981;

Richter 1982; Mock & Ploger 1987; pero ver también Slagsvold 1982). Existen explicaciones alternativas de los mecanismos por los que evolucionó la asincronía en la eclosión, relacionados con la depredación y no con la reducción de la nidada (Clark & Willson 1981).

Se ha visto que en la gaviota Risueña L. atricilla (Hahn 1981) cuando reduce su nidada, la asincronía en la eclosión aumenta el éxito reproductivo de los padres. En ese estudio se encontró que el número de crías que sobrevivió hasta el emplumado fue mayor en nidadas donde se conservó el intervalo de eclosión que en nidadas donde este se eliminó experimentalmente. Esto es cierto cuando la nidada completa no puede sacarse adelante, como por ejemplo en condiciones de poca disponibilidad de alimento.

Si consideramos que la reducción de la nidada sucede temprano en el desarrollo de las nidadas, y es propiciada por los padres; cuando la inversión parental (cuidado, alimentación, etc.) ha sido poca, entonces el costo que significa eliminar una cría es bajo, comparado con el beneficio que se obtiene al aumentar la adecuación de los padres, vía otros hijos.

La reducción de la nidada después de la eclosión se ha reportado para muchas especies de aves (Lack 1954, 1966; Ricklefs 1965; Hussell 1972; Nisbet & Cohen 1975; Howe 1976; Shaw 1985; Husby 1986; Cash & Evans 1986) y en general, los padres ponen más huevos que el número efectivo de hijos que aparentemente pueden criar. Posiblemente la adecuación de los padres se ve incrementada durante la temporada de reproducción, y muy probablemente a lo largo de su vida.

La reducción de la nidada ha sido interpretada como una

forma de manipulación por los padres (Hahn 1981, Mock y Ploger 1987). Alexander (1974) definió la manipulación parental como un ajuste en el número de hijos (como inversión), al reducir la sobrevivencia y reproducción (adecuación) de alguno de ellos, para aumentar la propia adecuación de los padres a través de otros hijos.

Existen varias formas de manipulación parental para reducir el tamaño de la nidada. Hasta aquí se han mencionado dos que se llevan a cabo antes de la eclosión: poner huevos de distintos tamaños (ver también Meathrel et al 1987) y empezar a incubar antes de completar la nidada, produciendo una asincronía en la eclosión y por lo tanto diferencias competitivas entre las crías.

Otra forma de manipulación parental pero después de la eclosión es el infanticidio. Mock (1984) lo define como la muerte de un huevo, embrión o cría propiciada por otro individuo de la misma especie, y dividió al infanticidio entre parientes en infanticidio parental (provocado por los padres) y fratricidio (por los hermanos). El infanticidio a su vez, puede ser facultativo u obligado.

Cuando la nidada se reduce facultativamente por infanticidio, sucede en condiciones ecológicas en las que la cría o crías mayores no pueden sobrevivir si no muere el hermano menor. Cuando la reducción por infanticidio es obligada, independientemente de la condiciones ecológicas siempre muere alguna de las crías y generalmente es la menor (Edwards & Collopy 1983).

El infanticidio parental que más se ha observado es aquel en

el que los padres alimentan preferencialmente a la cría más móvil (generalmente la más grande) y como resultado muere la menor (Horsfall 1984 en Shaw 1985, Ricklefs 1965), o aquel en el que la dejan morir. Parsons (1970) encontró que muchas de las terceras crías de L. argentatus mueren posiblemente de inanición y/o por quedar expuestas (a depredación, insolación, etc.) por falta de cuidado paterno. También se ha reportado (aunque es muy raro) que en algunas aves rapaces (Alexander 1974), los padres eliminan (matan) a través del infanticidio, a la cría menor para utilizarla como fuente de alimento para sus otras crías.

2.1 MORTALIDAD INDUCIDA POR SOCIALIDAD

En algunas poblaciones existe una mortalidad natural densodependiente que regula su tamaño. Esta mortalidad se presenta en distintas etapas del ciclo de vida en diferentes organismos bajo ciertas condiciones ecológicas. En aves marinas se ha visto que hay una gran mortalidad de las crías en las primeras semanas, del periodo de crianza. Mock (1984) mencionó que la mortalidad inducida por socialidad es una causa muy importante de la muerte de las crías de muchas aves coloniales. Pero no existe mucha información sobre como el comportamiento social influye en la mortalidad de las crías. Hunt y Warner-Hunt (1976) reportaron que la principal causa de muerte de las crías de L. glaucescens es por picotazos de los vecinos.

3. FUNCION DEL TERCER HUEVO

De los tipos de reducción de la nidada que se mencionaron: en las especies que presentan reducción obligada, el último pollo no tiene posibilidad de sobrevivir hasta volar, a menos que uno de los otros huevos no eclosionen o algún hermano muera después de eclosionar (Graves et al 1984). En las que presentan reducción facultativa, en los años cuando las condiciones ecológicas son favorables los padres son capaces de criar exitosamente al último pollo junto con sus hermanos (Drummond et al 1986).

En aves, que ponen nidadas más grandes que el número efectivo de hijos que crían, y que reducen sus nidadas al enfrentar las condiciones prevalecientes del medio, se han estudiado las funciones del huevo o huevos extra y se han encontrado principalmente dos razones que explican su existencia: 1) Sirve como seguro contra la infertilidad o la pérdida de los primeros huevos o pollos (Nelson 1964, Jarvis 1974, Graves et al 1984, Shaw 1985, Cash & Evans 1986; Mock & Parker 1986), y 2) sirve como unidad extra de la adecuación de los padres en los años en los que se puede criar (Cash & Evans 1986; Mock & Parker 1986). Mock y Parker (1986) desarrollaron un método para calcular la proporción de cada uno de estos dos componentes del valor reproductivo del huevo o pollo marginal (ver resultados).

Poner un huevo extra no significa un alto costo para la hembra y eliminarlo temprano (al reducir la nidada) tampoco es una gran pérdida ya que el valor reproductivo de un huevo o de un pollo recién nacido es bajo (Williams 1966; Willson 1975; Stearns 1976). Shaw (1985) reportó que en el Cormoran (Phalacrocorax

atriceps), las nidadas de dos y tres huevos representan solamente 4.0% y 5.9% respectivamente, del peso promedio de las hembras reproductivas. Afirma que los huevos representan una pequeña proporción del peso de la hembra y que son energeticamente "baratos" de producir.

4. LA GAVIOTA PARDA EN ISLA RASA

Descripción morfológica

La Gaviota Parda (L. heermanni) pertenece a la familia Laridae, subfamilia Larinae de aves marinas. Tiene una longitud total de 38 cm y una longitud de alas de 114 cm, la cabeza es blanca, el cuerpo gris oscuro y el pico rojo (Robbins et al 1983). No existe dimorfismo sexual y los juveniles son color café oscuro y tienen pico negro. Mudan al plumaje adulto hasta los 3-4 años (Velarde, com. pers.). En invierno la cabeza de los adultos se torna moteada.

Distribución

Habita la costa del Pacífico hasta el norte de E.U.A. Migra al sur durante la primavera, para reproducirse durante el verano (abril-julio) en el Golfo de California.

Alimentación

Explota en grupo su alimento que esta constituido de peces, principalmente sardinas (Sardinops sagax) y anchoas (Anchoa spp.). Su método principal de pesca es sumergirse desde la superficie del agua, mientras nada, pero en ocasiones se clava desde el aire durante el vuelo y otras veces practica cleptoparasitismo (Ashmole 1971, Nelson 1979).

Reproducción

La Gaviota Parda anida en una colonia densa dividida en subcolonias, ocupando casi toda la superficie de Isla Rasa. Es una especie aparentemente monógama y territorial, tiene un cortejo muy ritualizado, pone de 1 a 3 huevos. La incubación y el cuidado paterno es biparental. El periodo de incubación es aproximadamente de 25 días y el periodo de crianza de los polluelos de 45-50 días (Hertzig 1978). Los huevos son blancos con manchas café claro y obscuro y miden 57.6 x 40.9 cm (Vidal 1976).

SITIO DE ESTUDIO

Situación Geográfica

La Isla Rasa se encuentra en Baja California Norte en el Mar de Cortés (Fig. 1). Esta situada a los 28° 53' N y 113° 00' O, a 60 Km al SO de la costa más cercana, donde se encuentra el poblado de Bahía de los Angeles. La isla esta en una de las zonas de mayor productividad del Golfo de California. Lo cual podría ser una razón de que sea el sitio de nidación más importante de la Gaviota Parda. Aquí anidan aproximadamente 300 000 individuos, que son del 90 al 95% de la población mundial (Velarde en prep.).

Origen y Descripción Geográfica

Isla Rasa es una isla de origen volcanico, con una longitud máxima de E a O de 950 mts y un ancho máximo de 700 mts, su superficie total es de 0.55 Km² (Vidal 1976).

Sus costas son rocosas y al O de la isla hay tres lagunas formadas por el aporte de agua de mar. Tiene porciones de terreno en forma de valles, separados por elevaciones rocosas que forman colinas, de las cuales la mayor elevación es de 30 mts sobre el nivel del mar. En la isla no hay agua dulce superficial.

La isla tiene un clima desértico, seco y cálido con una temporada marcada de lluvias en septiembre (García 1964 en Vidal 1974) y vientos constantes del NO y SE.



Fig. 1. Localización de la Isla Rasa.

La vegetación es muy escasa y principalmente de tipo xerófito, con algunas halofitas y pocas herbáceas (Vidal 1967).

La fauna consiste de una población flotante de aves que llegan a reproducirse cada año , formada por la Gaviota Parda (L. heermanni), el Gallito de Mar Elegante (Sterna elegans) y el Gallito Real (S. maxima) principalmente. Además, anidan algunas parejas de otras aves como: Aguila Pescadora (Pandion halietus), Halcon Peregrino (Falco peregrinus), y Cuervo (Corvus corax), entre otras.

Hay dos reptiles en la isla, la lagartija (Uta stansburiana) y una cuija (Phylodactylus sp.), y dos mamíferos introducidos, el ratón Mus musculus y la rata Rattus norvegicus.

OBJETIVOS

Los objetivos fueron:

i) Determinar el tamaño de la puesta más común y el de la puesta más productiva.

ii) Determinar provisionalmente si la reducción de la nidada ocurre en la Gaviota Parda, en nidadas de tres crías.

Específicamente se preguntó si:

a) el tercer huevo es más pequeño que los otros dos,

b) el intervalo de eclosión entre el 2o. y 3er. pollo es mayor que entre el 1o. y 2o.

c) la tercera cría muere más frecuentemente que las otras dos.

iii) Identificar las causas próximas de la muerte de la tercera cría.

iv) Evaluar si el tercer huevo funciona como seguro y/o como unidad extra de la adecuación de los padres.

MÉTODOS

El trabajo de campo se llevó a cabo durante la temporada de reproducción (abril-julio) de 1984. En la zona de valles, donde la anidación es más densa, se seleccionaron dos muestras en la periferia de la colonia: 1) En la primera, en la etapa de nido (somera cavidad en el suelo con algunas ramas) se marcaron con estacas de madera 61 nidos escogidos al azar; 2) en la segunda, en la etapa de nido con huevos se marcaron 40 puestas de tres huevos (una vez que se completaron las puestas).

En la segunda muestra la mitad de los nidos ($n=20$) se usó como control de los posibles efectos de manipulación por pesar y marcar con pintura a los pollos de la otra mitad ($n=20$). Al eclosionar se pintó a los pollos en la cabeza con pintura vinílica de tres colores diferentes para reconocerlos (según su orden de eclosión) durante las dos primeras semanas, que fué cuando ocurrió la reducción. La pintura fué visible como 2 semanas y media y conforme fueron cambiando el plumón, ésta fué desapareciendo. A esa edad, la reducción ya había sucedido (ya no había pollos 3os.) y la diferencia de tamaño entre pollos 1o. y 2o. se mantuvo hasta el final. Los pollos no se anillaron porque a la edad que se pintaron (acabando de eclosionar), los anillos les quedaban muy grandes y después de las dos primeras semanas de vida de los pollos no se podía entrar a la colonia sin causar estragos.

Como no se encontraron diferencias significativas entre los datos de las distintas variables que se midieron, en los nidos control y el resto, indicando que no hubo efectos de la

manipulación en estas variables, entonces se analizaron juntos como una sola muestra.

De los 40 nidos iniciales (20 controles y 20 manipulados) de la segunda muestra, 3 nidadas (dos controles y una manipulada) se perdieron completas en la etapa de huevo y 3 (dos controles y una manipulada) no se utilizaron porque cuando murió alguno de los pollos eran muy grandes (20-25 días) y ya no se pudo establecer su identidad; quedando una muestra de 34 nidadas, que fué la que se usó para el análisis de los datos.

Como el registro de los nidos terminó antes de la independencia de los pollos se usó un criterio de sobrevivencia de 30 días. A esta edad, los pollos están a dos semanas del emplumado (de poder volar), esto ocurre a los 45 días (aproximadamente).

1. El tamaño y productividad de la puesta.

a) Para determinar el tamaño de la puesta se revisó la primera muestra (61 nidos) diariamente durante el periodo de puestas, entrando a la colonia entre los nidos marcados, y registrando el número de huevos en el nido, hasta que se completaron las puestas. Con esto se calculó el porcentaje de cada tamaño de puesta (puestas de 1, 2 y 3 huevos) del total de la muestra. En los casos en los que se encontró que faltaba un huevo con respecto a la revisión anterior, el tamaño de puesta que se consideró, fué el de la puesta completa, incluyendo al huevo perdido cuando solo quedaba uno. Es decir, el número máximo de huevos registrado durante ese periodo.

b) Para obtener el número de crías logradas (que eclosionaron y sobrevivieron) por nido y por huevo, según el tamaño de puesta, se hicieron revisiones diariamente durante la eclosión (del 10 al 19 de mayo) en las dos muestras (61 y 40 nidos), y se registraron nacimientos o desapariciones de los pollos. Posteriormente, en la primera muestra los nidos se registraron cada 2-4 días hasta que los pollos cumplieron 30 días (aproximadamente) de edad, y lo que se registró fué el número de crías que sobrevivió hasta esa edad. En la segunda muestra, las revisiones siguieron siendo diarias alternando un día el lote control y al siguiente en el manipulado, y así sucesivamente. Las revisiones se hicieron desde afuera de la colonia con binoculares 7x35, a 3 m (aproximadamente) del grupo de nidos.

2. La reducción de la nidada.

Para ver si la gaviota parda reduce su nidada de tres huevos se registró lo siguiente:

2.1. Tamaño de los huevos.

Para comparar el tamaño de los huevos según el orden de puesta, se pesaron con una balanza Pesola de 100 gr de capacidad los huevos de las puestas de tres ($n=8$) de la primera de las muestras como fueron apareciendo en el nido. Para distinguir los huevos se marcaron con lapiz.

2.2. Intervalo de eclosión.

Se obtuvo el intervalo de eclosión entre los pollos con base en los registros diarios de nacimientos durante la época de eclosiones en los 34 nidos, y se obtuvo también el peso de los pollos al nacer, en 18 nidadas manipuladas. Los pollos se pesaron con una balanza pesola de 100 gr de capacidad.

2.3. Mortalidad diferencial del tercer pollo.

De las revisiones diarias y registro de nacimientos y desapariciones durante la época de eclosiones, y de los registros posteriores de conducta, cada dos días (ver más adelante) se obtuvo la sobrevivencia y edad alcanzada de las crías, según el orden de eclosión y el número de eclosiones en la segunda muestra (34 nidadas de tres huevos).

Como la mayoría de las muertes de las crías ocurrieron durante la primera semana de vida (ver resultados), la muerte de las 3as. crías fué conspicua y fácil de reconocer (con base en tamaño, la calidad del plumon y la movilidad). En los pollos pintados, las muertes en el nido ocurrieron antes de que se cayera la pintura. En los 3 casos en los que una de las dos crías que quedaban en el nido murió después de las dos primeras semanas de vida y que no se supo su identidad, no se tomó en cuenta esos nidos para los análisis. En las crías que no se marcaron (controles) si alguno de los dos primeros pollos murió durante esa primera semana también se supo sin dificultad su identidad (en base a los mismos criterios).

3. Las causas próximas de la muerte de las crías.

Para identificar las causas de muerte de los pollos se hicieron observaciones diarias de conducta en las 34 nidadas de tres huevos (controles y manipulados), hasta los 30 días (aproximadamente) de edad de los pollos, del 10 de mayo al 16 de junio. Las observaciones se hicieron a una distancia de 3 m de los nidos con binoculares de 7x35, alternando cada día, entre los nidos controles y los manipulados y los nidos se observaron en secuencia, ciclicamente. Es decir, se empezó con el nido #1 y al llegar al #20 se empezaba con el primero otra vez. Se hizo un total de 200 hr de observación desde la eclosión hasta los 30 días (aproximadamente) de edad de los pollos.

Las observaciones se hicieron durante las horas de luz (de 0600 hr a 1900 hr.), con intervalos de dos horas de observación y dos horas de descanso, siguiendo el método de barridos de 10 min y focales de media hora por nido (Altmann 1974). Es decir, cada 10 min se hacía una revisión general del lote (20 nidos controles o manipulados), registrando en cada nido: la presencia o ausencia de los padres y crías, conducta agresiva de padres a crías, descrita como un adulto (padre o madre) sacando del nido o picoteando a alguno de los pollos, y por último, presencia e identidad de pollos muertos en el nido. Después de un barrido se observaba focalmente un nido media hora y se registraba lo mismo que en los barridos. En cada periodo de dos horas se hacían 3 focales y 3 barridos.

3.1. La conducta social.

Se hicieron registros no sistemáticos de la ocurrencia de varias conductas sociales (ver más adelante). Estos registros se hicieron porque las desapariciones de las 1as. y 2as. siempre ocurrieron fuera de los periodos de observación y no se conocía la causa directa, aunque se tenía información de las causas de las muertes de las terceras crías. Además, la ocurrencia de las conductas que se registraron (ver adelante) y la cantidad de pollos muertos fuera de sus nidos era tal, que podía estar relacionada la causa de estas muertes con las conductas sociales. Los registros se hicieron durante las horas de las observaciones de conducta que se mencionaron anteriormente y a lo largo del tiempo en que se hicieron esas observaciones (hasta los 30 días de edad de los pollos). Las conductas se registraron todas las veces que se observaron, y a cualquier edad de los pollos. Los pollos de diferentes edades (1o, 2o y 3o) tenían edades similares ya que el pico de eclosiones es bastante sincrónico en toda la colonia.

Las frecuencias de conductas como la depredación (ver más adelante) se obtuvieron en toda la colonia, pero el resto de las conductas se obtuvieron de las zonas más cercanas al lote (control o manipulado) que se estaba observando.

Las conductas se registraron en una grabadora, y todos los registros fueron hechos por la misma persona.

Las conductas y eventos que se registraron fueron los siguientes:

a) Depredación interespecifica: La entrada a la colonia de una

gaviota de patas amarillas (L. livens) en vuelo razante que se dirige a un nido, del cual obtiene un pollo (Velarde en prep.). Esta conducta es muy conspicua debido al ruido (llamadas de alarma) que producen las gaviotas cercanas al lugar donde ocurrió la depredación.

b) Canibalismo: La depredación intraespecífica en la que se engulle un pollo vivo que no sea propio pero de la misma especie. Generalmente ocurre muy temprano en la época de eclosiones.

c) Levantamientos masivos: El evento en el que grandes parvadas de gaviotas al vuelo, dejan sus nidos y salen de la colonia para regresar, poco después, al sitio de nidación. Esto ocurre al principio de la temporada, cuando se empiezan a establecer los territorios y a formar las colonias. También ocurren como respuesta de alarma ocasionando pérdidas de huevos y pollos por abandono y pleitos entre los vecinos, cuando aterrizan al regresar a sus nidos.

d) Pleitos: aunque Velarde (en prep.) lo describe para esta especie como un componente o resultado directo de la conducta que denomina "carga". en este trabajo se utilizó el criterio de Tinbergen (1953) que lo define como una contienda entre conspecíficos en la que se amenazan y lanzan picotazos hasta atrapar al otro por algún miembro. Casi siempre los individuos se quedan agarrados de los picos y dan aletazos muy fuertes, jalándose mutuamente hasta que alguno de los dos se suelta y se va. Los pleitos ocurren debidos a muchas causas y son muy comunes a partir de la eclosión de los polluelos. Los adultos que participan en un pleito dejan solos a sus pollos quedando vulnerables a la agresión de sus vecinos. Además, dos adultos

peleándose pueden pasar sobre un nido y hacer que el pollo salga corriendo y se pierda.

e) Carga: La amenaza de un individuo seguida de una carrera con las alas extendidas dirigida a un intruso (Velarde en prep.), sin que termine necesariamente en un pleito. El individuo deja a su pollo solo en el nido al salir corriendo tras el intruso, y el pollo queda expuesto a la agresión de los vecinos.

f) Robo de regurgitaciones: Cuando un individuo irrumpie donde un adulto esta alimentando a su pollo y se come la regurgitación. Aunque el robo no sea exitoso, se inquietan los vecinos de nidos contiguos y pueden producirse pleitos.

g) Pollos solos: Evento en el que se quedan los pollos solos en un nido o territorio. Esto ocurre de forma natural aproximadamente a las tres semanas de que eclosionan los pollos. Sin embargo, en ocasiones se quedan solos por las razones descritas en los puntos 3, 4, 5 y 6, antes de las tres semanas de vida.

h) Agresión de adultos: Cuando los adultos vecinos picotean a pollos ajenos dejados solos en sus nidos.

4. La función del tercer huevo.

Para encontrar si el tercer pollo funciona como seguro o como unidad extra de la adecuación de los padres se usó la fórmula propuesta por Mock & Parker (1986, ver resultados) que calcula dos componentes del valor reproductivo del último pollo en eclosionar: el componente extra y el de seguro. Esta fórmula

está basada en una estimación de la proporción de terceros pollos que sobreviven dependiendo o no de la sobrevivencia de sus hermanos mayores.

RESULTADOS

1. El Tamaño de la Puesta.

De las 61 puestas de la muestra hubo 13.3% de un huevo, 68.3% de dos huevos y 18.3% de tres huevos (Fig. 2), siendo la puesta de dos huevos la más común ($\bar{x}=2.05$, d.e.=0.56), y la de tres frecuente.

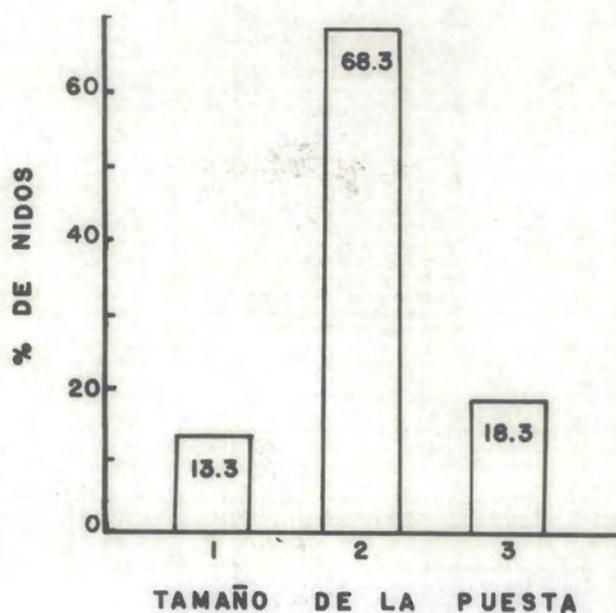


Fig. 2. Porcentaje de puestas de 1, 2 y 3 huevos (n=61).

Se encontró que el número de crías logradas por huevo no varió con el tamaño de puesta ($\chi^2 = 0.225$, g.l.=2, $P > 0.05$, Tabla 1). Sin embargo, las crías producidas por nido si muestran una diferencia significativa (ANOVA, $F = 3.33$, g.l.=2,92, $P < 0.05$, Tabla 1), siendo las puestas de tres huevos las que produjeron más crías ($\bar{X} = 0.93$) hasta los 30 días de edad.

Tabla 1. Número de crías producidas por huevo y por nido dependiendo del tamaño de la puesta.

TAMAÑO DE PUESTA	n	CRIAS PRODUCIDAS			
		POR HUEVO		POR NIDO	
		\bar{x}	d.e.	\bar{x}	d.e.
1	8	.38	.51	.38	.51
2	42	.33	.47	.67	* .65
3	45+	.31	.46	.93	.68

$\wedge \chi^2 = 0.225$ g.l.=2 $P > 0.05$
 $* ANOVA = F = 3.33$ g.l.=2,92 $P < 0.05$
 $+ puestas de las dos muestras juntas$

Para encontrar en donde estaba la diferencia se hicieron dos contrastes (ver adelante) que se seleccionaron porque fueron los únicos de varios, que demostraron independencia es decir, que

$\sum C_{ij} C_{2j} = 0$ o sea, que el producto de los pesos asignados a cada variable sume cero (William 1973). Y se aplicó la prueba de Sheffe (Zar 1984, Tabla 2). Los contrastes fueron los siguientes:

1) Se comparó el número de crías logradas en puestas de tres

con las de puestas de dos mas las puestas de uno (3 vs 2+1), y 2) el número de crías logradas en puestas de dos con las de puestas de uno (2 vs 1).

Se encontró que la diferencia significativa entre el número de crías logradas estaba en las puestas de tres al compararlas con las de dos y de un huevos (3 vs 2+1). De aquí, que las puestas de tres huevos fueron significativamente las más productivas (en crías logradas hasta los treinta días de edad) que las de dos y uno.

ESTO NO ES CONCLUYENTE

Tabla 2. Contrastes multiples de Sheffe (S) para encontrar en donde estaba la diferencia entre crías logradas por nido, en puestas de 3, 2 y 1 huevos.

<u>CONTRASTES *</u>	<u>S</u>	<u>S_{cc} ^</u>	<u>CONCLUSION</u>
3 vs 2+1	3.24	2.48	Significativo
2 vs 1	.984	2.48	No significativo

* Entre las puestas

^ Valor critico

2. La reducción de la nidada.

Para determinar provisionalmente si la gaviota parda usa una estrategia de reducción adaptativa de la nidada se analizaron las siguientes características.

2.1. Tamaño de los huevos.

En los 8 nidos con tres huevos (de la primera muestra) se encontró un patrón en el que el peso de los huevos disminuye con el orden de puesta (Fig.3). Para ver si había una diferencia significativa entre el peso de los huevos según el orden de puesta, y saber en donde estaba esa diferencia, se realizaron tres comparaciones planeadas (1er. huevo vs 2o., 2o. vs 3o. y 1o. vs 3o.) no paramétricas con una prueba derivada de la prueba de Friedman (Gibbons 1976), cada una a un nivel de significancia (P) de aproximadamente 0.05, sumandose a un nivel global de significancia de 0.15.

Se encontró que el primer huevo es significativamente más pesado que los otros dos, mientras que entre el segundo y el tercero la diferencia no fué significativa (Prueba de Friedman, comparaciones planeadas, $P=0.15$ global, Fig. 3).

Para ver si había una diferencia entre el peso de los pollos al eclosionar dependiendo del orden de eclosión, se hizo el mismo tipo de comparaciones planeadas que se describió anteriormente (1er. pollo vs 2o., etc) pero se usó la prueba de Kruskal Wallis (Gibbons 1976) porque las muestras no eran pareadas ($n=16$ 1os. pollos, 13 2os. y 5 3os., Fig. 4) debido al bajo éxito de eclosiones y a la alta tasa de mortalidad de los 3os.

No se encontró una diferencia significativa (Prueba de Kruskal Wallis, comparaciones planeadas, $P=0.15$ global) aunque los terceros pollos fueron ligeramente menos pesados que los otros dos (Fig.4). Además, el peso de los primeros pollos cuando eclosionaron los terceros fué casi del doble en esa fecha.

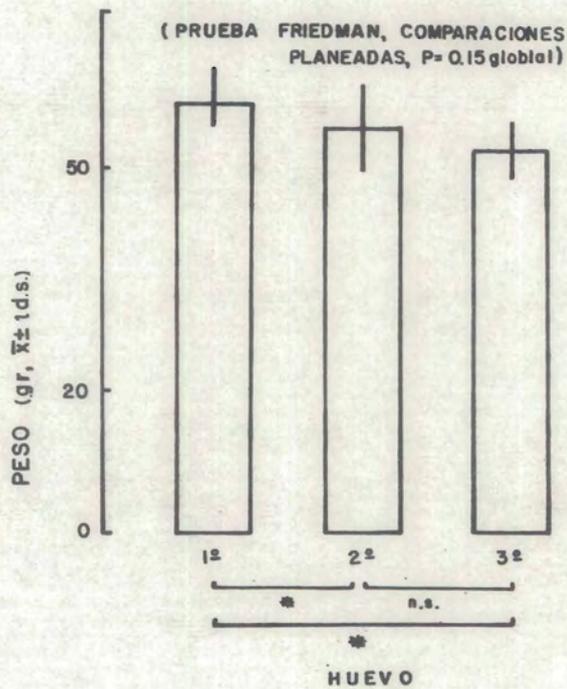


Fig. 3. Peso de los huevos en 8 nidadas de tres según su orden de puesta.
 *=Significativo

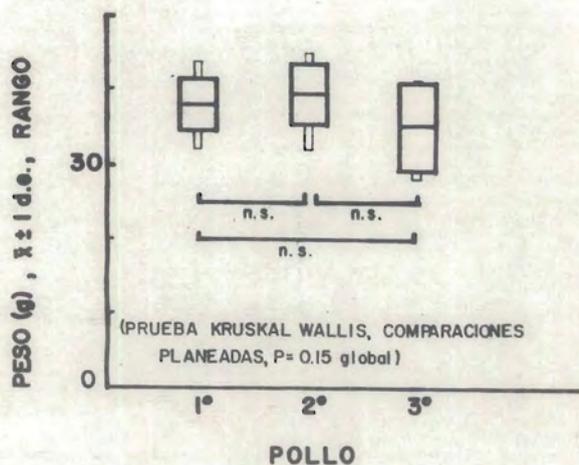


Fig. 4. Peso inicial de los pollos en 18 nidadas de tres huevos.

2.2 Intervalo de eclosión.

En las 14 nidadas de tres huevos, en las que eclosionaron las tres crías, el intervalo de eclosión entre la primera y segunda cría fué de $\bar{x}=1.60$ días y de $\bar{x}=1.86$ días el intervalo entre la segunda y la tercera (Tabla 3). Este último fué significativamente mayor que el primero (prueba de Wilcoxon. $P<0.05$, Gibbons 1976).

Tabla 3. Intervalo de eclosión entre las crias en nidadas de tres huevos.

CRIAS	INTERVALO (días)				T	p*
	n	\bar{x}	d.e.			
1 ^o -2 ^o	15	1.60	0.50	} 24	.05	
2 ^o -3 ^o	15	1.86	0.74			

* PRUEBA WILCOXON

2.3 Mortalidad diferencial del tercer pollo.

Se obtuvieron curvas de sobrevivencia de los pollos durante los primeros 30 días según el orden de nacimiento, en 14 nidos donde eclosionaron las tres crias. Las curvas se estabilizaron antes de los 30 días de edad de los pollos y el 85% de las muertes ocurrió durante la primera semana de vida (Fig. 5). Esto apoya que la sobrevivencia hasta 30 días (que se usó como criterio), es representativa de la sobrevivencia hasta el emplumado. El 71.4% de las muertes de las primeras crias, el 88% de las muertes de las segundas y el 100% de las muertes de las terceras, ocurrieron durante la primera semana de vida.

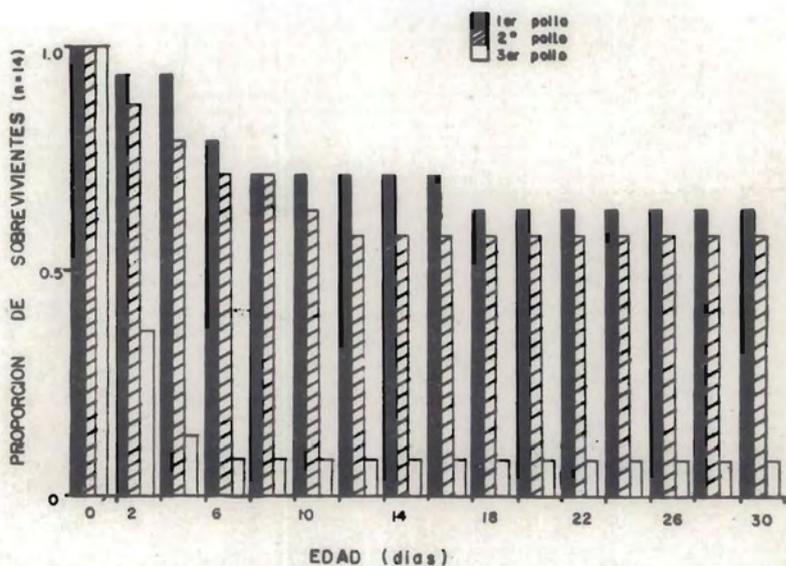


Fig. 5. Supervivencia de las crías según el orden de eclosión en puestas de tres huevos donde eclosionaron los tres (n=14).



Las terceras crías sobrevivieron significativamente menos frecuentemente, hasta los 30 días, que las otras dos (1a. vs 3a.: $\chi^2 = 9.9$, g.l.=1, $P < 0.01$; 2a. vs 3a.: $\chi^2 = 8.0$, g.l.=1, $P < 0.01$). Solamente el 7.1% de las terceras crías sobrevivió, comparado con el 64.2% de las primeras y el 57.1% de las segundas crías (Fig. 6).

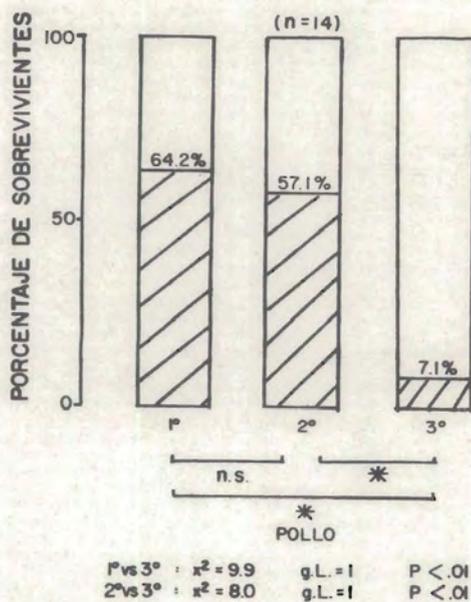


Fig. 6. Porcentaje de las primeras, segundas y terceras crías que sobrevivieron hasta los treinta días en nidadas donde eclosionaron las tres (N=14). * = Significativo

Las terceras crias alcanzaron una edad promedio de 4.0 (+ d.e.= 7.36, n=14) días, significativamente menor que la edad alcanzada por las otras dos (Prueba Friedman, comparaciones planeadas, P=0.15 global, Fig. 7). Solamente una tercera cria sobrevivió hasta los 30 días, siendo esta, de una nidada donde sobrevivieron las tres crias.

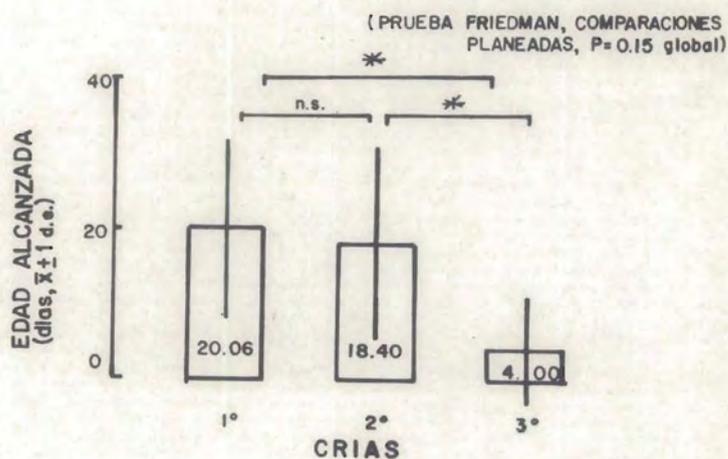


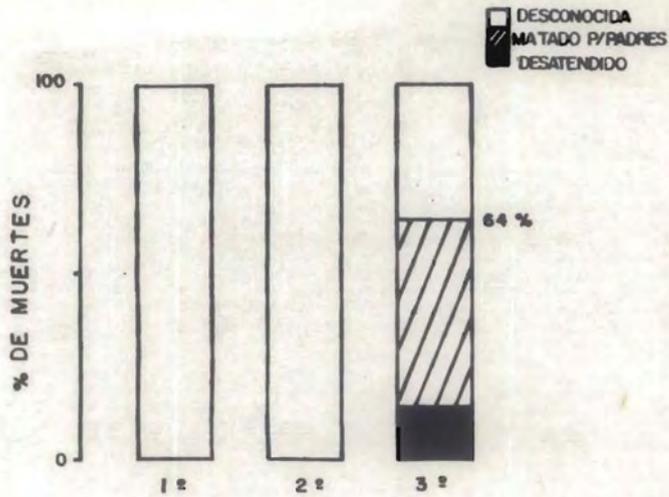
Fig. 7. Edad alcanzada por las crias según el orden de nacimiento en 14 nidos donde eclosionaron las tres.

3. Causas próximas de la muerte de las crías.

Para identificar las causas de la muerte de los pollos se obtuvo lo siguiente de las observaciones de conducta:

En la mayoría de los casos no se identificó directamente la causa de muerte de primeras y segundas crías porque sucedieron fuera de los periodos de observación. De las terceras crías que murieron, el 64% fue por causa de la agresión y descuido de los padres (Fig. 8), quienes las picotearon y dejaron de cubrir las y de darles calor y sombra (Fig. 9). Del total de terceras crías que murieron (N=14) de los cuarenta nidos, se observó directamente que a siete las picotearon y sacaron del nido sus padres, provocandoles la muerte, y a dos más las dejaron descubiertas y desatendidas al poco tiempo de haber eclosionado. De diecinueve terceros huevos que no eclosionaron, cinco fueron dejados de incubar cuando el huevo ya tenía un agujero y el pollo estaba por eclosionar.

No se registró la conducta agresiva entre las crías, como posible causa de eliminación entre ellas, pero se observó algunas veces. En otras especies que reducen su nidada, la agresión entre las crías es uno de los factores que intervienen en la reducción (Dorward 1962, Hahn 1981, Edwards & Collopy 1983, Cash & Evans 1986, Mock & Parker 1986, Mock & Ploger 1987,).



POLLO

Fig. 8. Causas de la mortalidad de las crias que se perdieron en la primera semana de vida (1a. n=10, 2a. n=16, 3a. n=14). Matado por los padres se refiere al hecho de picotearlas y sacarlas del nido.

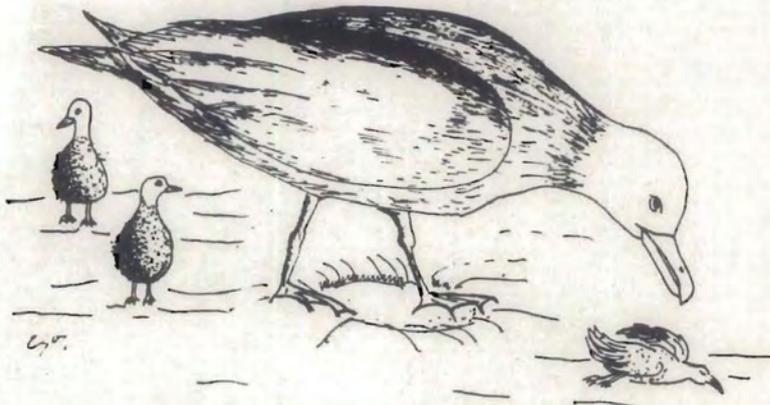


Fig. 9. Adulto sacando del nido a la tercera cria y matandola a picotazos.

3.1 La conducta social.

De los registros de las conductas, y eventos sociales que se observaron durante el periodo de crianza se obtuvieron las siguientes curvas (Fig.10).

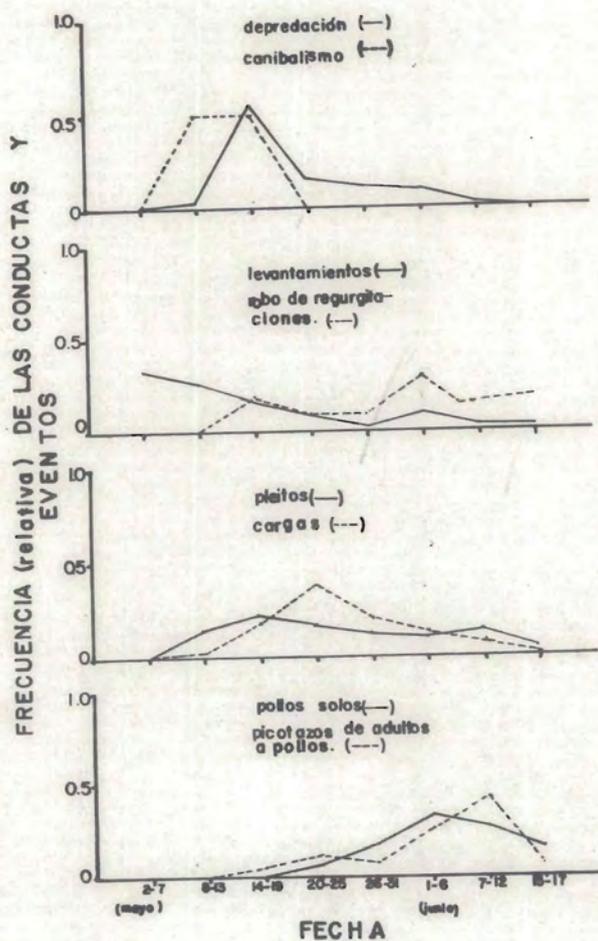


Fig. 10. Frecuencia de las conductas y eventos sociales con una posible influencia en la muerte de pollos durante el periodo de crianza. (las frecuencias relativas se obtuvieron dividiendo las frecuencias absolutas de una fecha determinada entre el total de frecuencias).



La causa directa de la muerte (o desaparición) de primeras y segundas crías en la muestra no se conocía porque desaparecieron fuera de los periodos de observación, pero se tenía la frecuencia de las muertes (Fig. 11) y la frecuencia de las conductas y eventos sociales antes mencionados, a lo largo de la temporada de crianza (fig 10).

Para comprobar si estas conductas podían estar relacionadas con las causas de la muerte (o desaparición) de las crías, se calculó el coeficiente de correlación parcial de Kendal ($\tau_{xy.z}$, Siegel 1985, Tabla 4), para medir el grado en que concuerdan ambas variables: muertes (x) y conductas (y). Como los nacimientos (z) de las crías (Fig. 11), son una variable que puede influir en las otras dos, se tomó en cuenta pero se parcializó (mantuvo constante) para ver solamente la relación entre las muertes y las conductas (Siegel 1985).

De esta manera, con el cálculo del coeficiente de correlación parcial de Kendal se infirió indirectamente la posible causa de las muertes de las primeras y segundas crías.

Las únicas conductas que tuvieron una correlación significativa fueron: 1) La depredación de la gaviota de patas amarillas (L. livens) con la muerte (o desaparición) de las primeras crías ($\tau_{xy.z}=0.57$, $P<0.05$), y 2) Los pleitos entre conspecíficos con la muerte (o desaparición) de de las segundas ($\tau_{xy.z}=0.68$, $P<0.05$, Tabla 4).

Para hacer las correlaciones y las gráficas, las frecuencias se convirtieron en frecuencias relativas (proporciones) dividiendo las de una fecha determinada entre el total de frecuencias. Con estos valores se graficaron, en una escala

comparable las muertes y las conductas (Fig. 12).

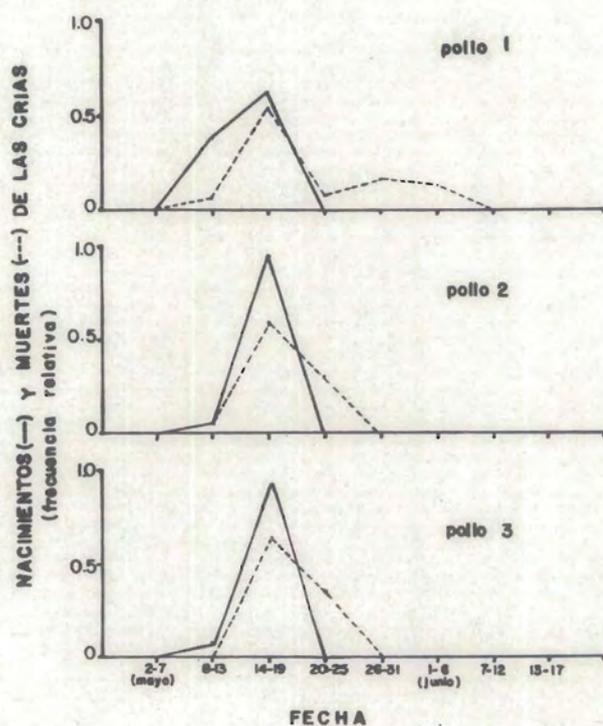


Fig. 11. Frecuencia de los nacimientos y muertes de las primeras, segundas y terceras crias durante el periodo de crianza. (las frecuencias relativas se obtuvieron dividiendo las frecuencias absolutas de una fecha determinada entre el total de frecuencias).

Tabla 4. Correlación parcial de Kendal ($\tau_{xy.z}$) entre las muertes de las crías y las conductas \wedge .

MUERTES	CONDUCTA \wedge	
	DEPREDAACION POR L. livens	PLEITOS ENTRE CONESPECIFICOS
CRIA 1	0.57*	0.33
CRIA 2	0.10	0.68*
CRIA 3	0.46	0.47

\wedge Solo se reportan aquellas conductas que tuvieron alguna correlacion
 * $P < 0.05$

12. La función del tercer huevo.

Para saber si el tercer pollo funciona como seguro o como unidad extra de la adecuación de los padres se aplicó la fórmula de Mock & Parker (1986) a los 15 nidos donde eclosionaron los terceros. Se obtuvo el valor reproductivo extra ($RVe=q.Pe$) $((0.66)(0.1))$ que fué de 0.07, y el valor de seguro ($RVi=(1-q)(Pi)$) $((1 - 0.66)(0))$ que fué de 0.00. La proporción de nidadas en las que no murieron él o los hermanos mayores antes que el último esta representado por q (10/15). La fracción de q en la que sobrevive el último pollo, representada por Pe , y la fracción de crías últimas en las otras $(1-q)$ $(1 - 0.66)$ nidadas, o sea aquellas en las que murio al menos uno de los hermanos mayores, esta representada por Pi (0/5). Los valores que se obtuvieron estan basados en una muestra pequeña de 15 nidos.

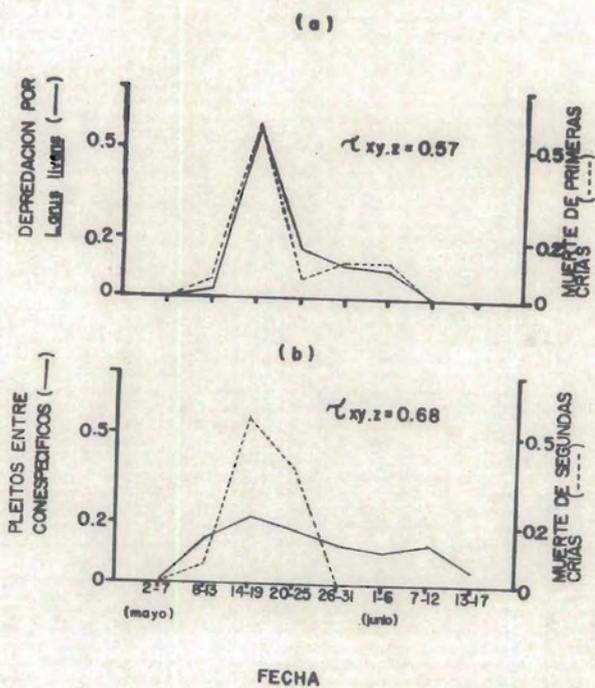


Fig. 12. Correlacion entre la muerte (desaparicion) de las primeras y segundas crias y las conductas. a) Depredacion de *L. livens* y muerte de las primeras crias, b) Pleitos entre conespecificos y muerte de las segundas crias durante el periodo de crianza.

DISCUSION

1. El Tamaño y productividad de la Puesta.

La puesta más común fué la de dos huevos y la más productiva fué la de 3. lo que contrasta con lo propuesto por Lack (1947), respecto a que la puesta más productiva debería ser la más común, ya que los padres tratarían de producir el máximo de hijos que son capaces de criar.

En varias especies de aves se ha reportado (Klomp 1970, Moss et al 1981) que la puesta más común es más chica que la más productiva, lo cual apoya los resultados que aquí se obtuvieron. Sin embargo, en otras especies (Klomp 1970) la puesta más productiva es la más común. Lo que es un hecho generalizado (Klomp 1970), es que las puestas más grandes son las más productivas (por ejemplos: Kadlec & Drury 1968 en Graves & Henzi 1984). Aunque esto se ha medido unicamente hasta el emplumado de los pollos (edad a la que empiezan a volar) y no se sabe si el resultado es el mismo si se mide la sobrevivencia hasta la edad de la primera reproducción.

También, se ha reportado que el tamaño de la puesta más productiva varía entre años. En años con abundancia de alimento, la media del tamaño de la puesta tiende a ser mayor que en años de escasez o que en años normales (Lack et al 1975 en Klomp 1970).

Esta variabilidad en el tamaño y productividad de la puesta, se debe a la variabilidad individual que existe en las poblaciones, y a condiciones ambientales y evolutivas. Sin embargo, el tamaño óptimo de la nidada que predice el modelo de

Charnov y Krebs (1973), podría ser la tendencia en las poblaciones naturales.

2. La Reducción de la Nidada.

Para determinar provisionalmente que esta especie usa una estrategia de reducción adaptativa de la nidada según la hipótesis de Lack (1954) se encontró lo siguiente:

2.1 Tamaño de los Huevos.

Los huevos presentaron una tendencia a disminuir de peso con el orden de puesta. El primero fué significativamente mayor que los otros dos pero no hubo una diferencia significativa entre el segundo y el tercero. Aunque esto se midió en 8 nidos, se ha visto que *L. argentatus* pone huevos cada vez más chicos según la secuencia de puesta, y se demostró que una causa de la mortalidad diferencial del último pollo en eclosionar, radica en el menor tamaño del huevo, entre otras cosas (Parsons 1970, 1975, 1976; Graves et al 1984 pero ver también Pierrotti & Belarose 1986; Shaw 1985).

Se observó también que el peso de los pollos al nacer no fué significativamente diferente conforme al orden de eclosión. Lo cual sugiere que el menor peso de los terceros huevos no tiene un efecto importante en aumentar las diferencias entre las crías, como se ha reportado en otras gaviotas (Parsons 1970, 1976). Sin embargo, el peso del primer pollo casi es el doble del peso del tercero cuando este último eclosiona, aunque es un efecto del intervalo de eclosión. Esto puede propiciar una jerarquía de dominancia entre los pollos del nido, una desventaja competitiva

y una mortalidad diferencial del último pollo que de hecho se presenta en otras especies que reducen su nidada (Hahn 1981, Edwards & Collopy 1983, Cash & Evans 1986, Mock & Parker 1986, Mock & Ploger 1987).

2.2. Intervalo de Eclosión.

Se encontró que hay un intervalo promedio de eclosión de 1.60 días entre el 1o. y 2o. pollo, y de 1.86 días entre el 2o. y el 3o. Es un intervalo aparentemente corto comparado con el de otras aves marinas (Dorward 1962, Drummond 1986) que reducen su nidada, pero es suficiente para generar asimetrías competitivas en el nido y mortalidad diferencial entre los pollos.

Parsons (1975) demostró, haciendo eclosionar terceros huevos de L. argentatus en primer lugar, que estos pollos sobreviven significativamente más que los terceros en los que no cambió su orden natural de eclosión. Ser el último en eclosionar, como resultado de la asincronía, trae desventajas de movilidad, habilidad para alimentarse y menor capacidad para defenderse y, como resultado, una mortalidad diferencial.

Muchos autores han interpretado la asincronía en la eclosión como un mecanismo adaptativo para reducir la nidada (Lack 1954, 1966; Riklefs 1975; Nisbeth & Cohen 1974; Parsons 1975; Hussell 1972; Hahn 1981; Richter 1982) y este podría ser el caso en la gaviota Parda.

2.3. Mortalidad Diferencial del Tercer Pollo.

La mayor parte de las muertes de las crías (85%) ocurrieron durante la primera semana de vida. El 100% de las muertes de las terceras crías se registró en esa semana, y su sobrevivencia fue

significativamente menor que la de sus hermanos. Esto evidencia la mortalidad diferencial del tercer pollo.

Según la hipótesis de Lack (1954) en la reducción facultativa de la nidada, para que el éxito reproductivo de los padres sea el máximo en condiciones desfavorables del medio, es ventajoso dejar de invertir en una cría, preferentemente la menor, para evitar la pérdida total de la nidada (Hahn 1981), o que todas las crías lleguen con un peso bajo al emplumado. Mientras más pronto se detecten las condiciones del medio, y consecuentemente se deje de invertir en una cría, el beneficio será mayor al evitar competencia, por alimento u otro recurso entre las crías sobrevivientes, y evitar un gasto de recursos en la víctima. Esta podría ser una de las razones de que la mayoría de las muertes ocurran durante la primera semana de vida. De ser así, el costo invertido por los padres para el cuidado de la última cría es menor en beneficio del valor reproductivo de las otras crías.

En el caso de la gaviota Parda, el año de 1984 fué uno después del año en el que ocurrió el fenómeno oceanográfico de "el niño" que generalmente son años de escases de alimento, pero no se tienen medidas de la calidad alimenticia de 1984 como para decir si fué un año desfavorable o no.

3. Las Causas Próximas de la muerte de las crías.

La causa principal de la muerte de las terceras crías fué la eliminación por agresión y descuido de los padres, quienes las sacaban del nido y mataban a picotazos. Además, varios terceros huevos fueron dejados de incubar aún cuando habían empezado a



eclosionar.

Según Drent (1967, en Graves et al 1984), la forma más fácil para los padres de reducir la nidada, sería dejar de incubar el último huevo después de que los dos primeros han eclosionado, si el tercero funciona como seguro contra la pérdida de los otros.

Beer (1966, en Graves et al 1984) reportaron que en L. ridibundus la presencia de pollos en el nido inhibe la respuesta de incubación hacia el huevo sin eclosionar.

Es evidente que la gaviota parda manipula el tamaño de su nidada a través del infanticidio. Este tipo de infanticidio, en el cual los padres matan (distinto a "dejar morir") a la cría y no la explotan como fuente de alimento para las otras crías, no había sido reportado en gaviotas.

Aparentemente la reducción de la nidada (sea cual fuere el mecanismo) tiene un valor adaptativo asociado con la optimización del número de crías, en función de los recursos disponibles, para aumentar la adecuación de los padres en ese año y a lo largo de su vida. Dada esta premisa, podría ser factible que la gaviota parda esté usando la estrategia de reducir facultativamente su nidada.

3.1 La Conducta Social.

La conducta social tendría que tomarse en cuenta como sugiere Mock (1984) como un factor importante para explicar la mortalidad de las crías en aves coloniales.

Mock (1984) habló de una mortalidad inducida por socialidad como resultado de las interacciones sociales entre individuos anidantes (ver por ejemplo Hunt & Warner - Hunt 1976).

En este estudio no se observó directamente cuales fueron las causas de la muerte (o desaparición) de las primeras y segundas crias, porque sucedieron entre los periodos de observación, pero se infirió que sus muertes fueron inducidas por socialidad. Se observó frecuentemente que las interacciones entre los vecinos provocaban gran movimiento entre los nidos y, como consecuencia de ello, se generaban muchos pleitos dando como resultado que algunos pollos salieran corriendo de sus nidos y se perdieran y murieran de hambre e insolación, o fueran atacados y muertos a picotazos por los vecinos.

De las conductas y eventos sociales que se observaron, dos tuvieron una alta correlación con la muerte de las crias: La depredación por L. livens, y los pleitos entre conspecificos. Aunque las demás conductas que se registraron no mostraron una correlación con la desaparición de las crias, algunas si fueron muy frecuentes y posiblemente influyeron en la mortalidad. La correlación que aquí se obtuvo puede considerarse como un indicador cuantitativo, indirecto, de la mortalidad inducida por socialidad. Sin embargo, debe hacerse una estimación sistemática para poder afirmar que la mortalidad inducida por socialidad es un factor importante en la muerte de las crias.

En algunas aves coloniales la muerte inducida por socialidad puede ser un resultado del aumento en el tamaño efectivo de la población y podría estar relacionada con el aumento en la densidad de anidación y los inconvenientes de vecindad que trae consigo.

4. La Función del Tercer Huevo.

El valor reproductivo de seguro del tercer huevo no pudo medirse porque no se marcaron los huevos, y el método de Mock y Parker (1986) que se aplicó estimó el valor de seguro de los terceros pollos como de 0.00 probablemente porque la muestra fue muy pequeña (n=15). Sin embargo, parece ser un hecho que el tercer pollo es un hijo potencial extra, y no puede descartarse que el tercer pollo funcione como seguro contra la pérdida de los otros dos huevos o pollos.

Dado el carácter descriptivo de este trabajo y con base en los resultados de las características que presenta esta especie, las cuales indican que puede estar usando la táctica de reducción de la nidada, se sugiere, para la afirmación de esta hipótesis, hacer una observación detallada de conductas agresivas entre las crías y una manipulación experimental de las nidadas (quitar o aumentar huevos en los nidos), para entender la relación que existe entre la manipulación del tamaño de la nidada por parte de los padres, que aquí se reporta, la reducción de la nidada, y la jerarquía alimenticia y presencia de asimetrías entre las crías (para disminuir la rivalidad como resultado de la asincronía en la eclosión) que reportan la mayoría de los trabajos de reducción de la nidada (Hahn 1981, Edwards & Collopy 1983, Cash & Evans 1986, Mock & Parker 1986, Mock & Ploger 1987).

CONCLUSIONES

Para concluir se puede decir que la gaviota parda L. heermanni, presenta las características necesarias para afirmar provisionalmente que esta usando la estrategia de reducir su nidada según la hipótesis de la reducción adaptativa de la nidada de Lack (1954).

Presenta una manipulación del tamaño de su nidada de tres a través del infanticidio: Los terceros pollos sufrieron una mortalidad diferencial debida, en gran parte, a la agresión y descuido de los padres.

El valor reproductivo que se obtuvo del tercer pollo, a pesar de que la muestra fué pequeña, es representativo del papel que juega el tercero, como valor reproductivo extra de la adecuación de los padres y probablemente también, como valor de seguro contra la pérdida del primero o segundo huevo o pollo, aunque en este estudio esto no se detectó.

El valor reproductivo del tercer huevo, como seguro o como unidad extra, podría ser otra de las razones por las que la selección natural ha favorecido su existencia. Otras razones de la existencia del tercer huevo, son la variabilidad individual del tamaño de la nidada y la influencia de otros factores como la edad de la hembra, su condición nutricional antes de la puesta, etc.

AGRADECIMIENTOS

Quiero agradecer en especial al Dr. Hugh Drummond por haber aceptado ser mi director y asesor, aún cuando este trabajo no formaba parte de los proyectos de su laboratorio. Sin su orientación, apoyo y paciencia en todo momento, este trabajo no se hubiera concluido.

También quiero agradecer a mis sinodales: Luis Eguiarte, Jose Luis Osorno, Carlos Cordero y Jhon Fa, por sus atinados comentarios en la revisión de la tesis.

El estímulo y retroalimentación de Constantino Macías fué de lo más valiosa. La revisión y comentarios de Elena y Sofia Urrutia en algunas partes de la tesis fueron muy útiles. Agradezco también, a Oscar Urrutia T. quien hizo la ilustración de la gaviota, y a Oscar Urrutia L. y Esteban Estrada por su ayuda con algunas gráficas y tablas.

Sin el apoyo logístico de Enriqueta Velarde, y la colaboración y compañía de Benjamín Morales, no hubiera sido posible llevar a cabo el trabajo de campo en Isla Rasa, B.C.

Quiero agradecer también a Tim y Nora Means y a la tripulación del "Don José" por su ayuda incondicional durante la estancia en la isla.

A la UNAM y en particular al Instituto de Biología y al Centro de



Ecología por las facilidades con las que conté para realizar este trabajo.

Agradezco también a CONACyT por el apoyo financiero y a la Dirección General de Flora y Fauna de la SEDUE por el permiso otorgado. Así mismo, a la Secretaría de Marina y en particular al Almirante Lopez Lira, ya que sin su apoyo la realización de este trabajo y la estancia en la isla no hubiera sido posible.

Finalmente, quiero agradecer a mis compañeros del laboratorio de Conducta Animal, en especial a Constantino, José Luis, Edda, Fedro, Marce, Carmen, Juan Carlos, Ceci, Monica, Hector y Javier. Que con su amistad y entusiasmo contribuyeron en gran medida a la terminación de esta tesis.

LITERATURA CITADA

- Alexander, R.D. 1974. The evolution of social behavior. *Ann. Rev. Ecol. System*, 5: 325-383.
- Altmann, J. 1974. Observational study of behavior: sampling methods. *Behaviour*, 49: 227-267.
- Ashmole, . 1971. Sea Bird Ecology and the Marine Environment. En Farner, D.S. & J.R. King. *Avian Biology*, V. I. Academic Press, N.Y. pp: 223-271.
- Cash, K.J. & R.M. Evans. 1986. Brood reduction in the American White Pelican (*Pelecanus erythrorhynchos*). *Behav. Ecol. Sociobiol.*, 18:413-318.
- Charnov, E. L. & J.R. Krebs. 1974. On Clutch-size and fitness, *Ibis*, 116: 217-219.
- Cody, M.L. 1966. A general theory of clutch size. *Evolution*, 20: 174-184.
- Clark, A.B. y D.S. Willson. 1981. Avian breeding adaptations: hatching asynchrony, brood reduction, and nest failure. *The Q. Rev. Biol.*, 56: 253-277.
- Coulson, J.C. & E. White. 1961. An Analysis of the factors influencing the clutch size of the Kitiwake. *Proc. Zool. Soc. London*, 136: 207-217.
- Dobzhansky T., F. Ayala, G.L. Stebbins, & J.W. Valentine. 1977. *Evolution*. Freeman & Co. Sn. Fco. Pp.572.
- Dorward, D.F. 1962. Comparative biology of the White Booby and the Brown Booby *Sula sp.* at Ascension. *Ibis* 103: 174-220.
- Drummond, H., Gonzales, E. & Osorno, J-L. 1986. Parent-offspring cooperation in the Blue-footed Booby (*Sula nebouxi*): social roles in infanticidal brood reduction. *Behav. Ecol. & Sociobiol.*, 19: 365-372.
- Edwards, T. & M.W. Collopy. 1983. Obligate and facultative brood reduction in Eagles: an examination of factors that influence fratricide. *Auk* 100: 630-635.
- Fretwell, S.D. 1969. The adjustment of birth rate to mortality in Birds. *Ibis*, 111: 624-627.
- Furness, R.W. & P. Monaghan. 1987. *Sea Bird Ecology*. Chapman and Hall, New York. Pp. 164.
- Gibbons, J.D. 1976. *Non Parametric Methods for Quantitative Analysis*. Holt, Rinehart and Winston, N. Y. Pp.463.

- Graves, J., A. Whiten & P. Henzi. 1984. Why does the Herring Gull lay three eggs? *Anim. Behav.*, 32: 798-305.
- Hahn, D.C. 1981. Asynchronous hatching in the Laughing Gull: cutting losses and reducing rivalry. *Anim. Behav.*, 29: 421-427.
- Hertzig, Z.M. 1978. Contribución al conocimiento de la histogenesis de las glándulas supraorbitales en Larus heermanni (Cassin). Tesis profesional. Facultad de Ciencias. UNAM. Pp.
- Hogstedt, G. 1980. Evolution of clutch size in birds: adaptive variation in relation to territory quality. *Science*, 210: 1148-1150.
- _____ 1981. Should there be a positive or negative correlation between survival of adults in bird populations and their clutch size?. *Amer. Nat.* 118: 568-571
- Howe, H.E. 1976. Egg Size, Hatching asynchrony, sex and brood reduction in the Common Grackle. *Ecology* 57: 1195-1207.
- Hunt, G.L. & M. Warner - Hunt. 1976. Gull chick survival: the significance of growth rates, timing of breeding and territory size. *Ecology*, 57: 62-75.
- Husby, B. 1986. On the adaptive value of brood reduction in birds: experiments with the Magpie Pica pica. *Jour. Anim. Ecol.*, 55: 75-83.
- Hussel, D.J.T. 1972. Factors affecting clutch size in Arctic Passerins. *Ecol. Monogr.*, 42: 317-364.
- Jarvis, N.J.F. 1974. The ecological significance of clutch size in the South African Gannet Sula capensis (Lichtenstein). *Jour. Anim. Ecol.*, 43: 1-17.
- 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*, 39: 303-352
- _____ 1954. *The Natural Regulation of Animal Numbers.* (reimpresion 1967). O.U.P., London. Pp. 343
- _____ 1966. *Population Studies of Birds.* (reimpresion 1968). O.U.P. London. pp. 309-

- _____ 1968. General trends in clutch size, size of eggs and the growth rate in seabirds. En *Ecological Adaptations for Breeding in Birds*. Methuen & Co. London. pp: 238-251
- Meathrel, C.E., J.P. Ryder & B.M. Termat. 1987. Size and composition of Herring Gull eggs: relationship to position in the laying sequence and body condition of females. *Col. Wat.*, 10: 55-63.
- Mock, D.W. 1984. Infanticide, siblicide and avian nestling mortality. En *Infanticide: Comparative and Evolutionary Perspectives*. G. Hausfater & S.B. Hrdy (eds.) Aldine, N.Y. Pp. 3-30.
- Mock, D.W. & G.A. Parker. 1986. Advantages and disadvantages of Egret and Heron brood reduction. *Evolution*, 40: 459-470.
- Mock, D.W. & B.J. Ploger. 1987. Parental manipulation of optimal hatch asynchrony in Cattle Egrets: an experimental study. *Anim. Behav.* 37: 150-160.
- Moss, R., A. Watson, P. Rother & W. W. Glennie. 1981. Clutch size, egg size, hatch weight and laying date in relation to early mortality in Red Grouse (Lagopus lagopus scoticus) chicks. *Ibis*, 123: 450-462.
- Nelson, J.B. 1964. Factors influencing clutch size and chick growth in the North Atlantic Gannet, Sula basana, *Ibis* 106: 63-77.
- _____ 1979. *Seabird Biology and Ecology*. A. & W. Publishers Inc. New York. Pp. 219
- Nisbet, I.C.T. & M.E. Cohen. 1975. Asynchronous hatching in Common and Roseate Terns, Sterna hirundo & S. dougalli. *Ibis* 117: 374-379.
- Parsons, J. 1970. Relationship between egg-size and post hatching chick mortality in the Herring Gull (Larus argentatus). *Nature*, 228: 1221-1222.
- _____ 1975. Asynchronous hatching and chick mortality in the Herring Gull (Larus argentatus). *Ibis*, 117: 517-520.
- _____ 1976. Factors determining the number and size of eggs by the Herring Gull. *Condor*, 78: 481-492.
- Perrins, C.M. & T.R. Birkhead. 1983. *Avian Ecology*. Chapman & Hall. New York. Pp. 221
- Pierroti, R. & C.A. Bellrose. 1986. Proximate and ultimate causation of egg size and the "third-chick disadvantage" in the Western Gull. *Auk* 103: 401-407.

- Richter, W. 1982. Hatching asynchrony: the nest failure hypothesis and brood reduction. *Amer. Nat.*, 120: 828-832.
- 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. En *Evolutionary Ecology*. Stonehouse and Perrins. Mac Millan, London . Pp. 193-214.
- Robbins, C.S., B. Bruun & H.S. Zim. 1983. *Birds of North America* (2a. ed.). Golden Press. N.Y. Pp. 360.
- Shaw, P. 1985. Brood reduction in the Blue-eyed Shag *Phalacrocorax atriceps*. *Ibis*, 127: 476-494.
- Siegel, S. 1985. *Estadística No Paramétrica*. Trillas, México. Pp. 344
- Slagsvold, T. 1982. Clutch size, nest size and hatching asynchrony in birds: Experiments with the fieldfare (*Turdus pilaris*). *Ecology* 63: 1389-1399.
- Stearns, S.C. 1976. Life-history tactics: A review of the ideas. *The Quart. Rev. of Biol.*, 51: 3-47.
- Tinbergen, N. 1953. *The Herring Gull's World*. Collins Clear-Type Press, (reimpresión). London. Pp. 255.
- William, L. Hays. 1973. *Statistics For the Social Sciences* (2a ed.). Holt, Rinehart & Winston Inc. N.Y. Pp. 954
- Williams, G. 1966. Natural selection, the cost of reproduction and a refinement of Lack's principle. *The Amer. Natur.*, (): 687-690.
- Willson, E.O. 1975. *Sociobiology: The New Sinthesis*. Harvard, University Press. London. pp. 697.
- Winkler, D.W. 1985. Factors determining a clutch size reduction in California Gulls (*Larus Californicus*): a multi-Hypothesis approach . *Evolution*, 39: 667-677.
- Velarde, E. (en prep). *Ecología y conducta de la reproducción de la Gaviota Parda (*Larus heermanni*) en Isla Rasa, Baja California Norte*. Tesis doctoral, Facultad de Ciencias. UNAM.
- Vidal, M.N. 1976. *Aportación al conocimiento de la Isla Rasa, Baja California* . Tesis Profesional, Facultad de Ciencias, UNAM. Pp. 48.
- Zar, J.H. 1984. *Biostatistical Analysis*. Sec. ed. Prentice-hall, Inc. N.J. Pp. 718.