

CC361
23
20



**UNIVERSIDAD NACIONAL AUTONOMA
DE MEXICO**

FACULTAD DE CIENCIAS

**MANIPULACION EXPERIMENTAL DEL INTERVALO DE
ECLOSION EN EL BOBO DE PATAS AZULES**

T E S I S

QUE PARA OBTENER EL GRADO DE
MAESTRO EN CIENCIAS
(B I O L O G I A)

P R E S E N T A:

JOSE LUIS JAVIER OSORNO CEPEDA

TESIS CON
FALLA DE ORIGEN

México, D. F.

1991



Universidad Nacional
Autónoma de México



UNAM – Dirección General de Bibliotecas Tesis Digitales Restricciones de uso

DERECHOS RESERVADOS © PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

Todo el material contenido en esta tesis está protegido por la Ley Federal del Derecho de Autor (LFDA) de los Estados Unidos Mexicanos (México).

El uso de imágenes, fragmentos de videos, y demás material que sea objeto de protección de los derechos de autor, será exclusivamente para fines educativos e informativos y deberá citar la fuente donde la obtuvo mencionando el autor o autores. Cualquier uso distinto como el lucro, reproducción, edición o modificación, será perseguido y sancionado por el respectivo titular de los Derechos de Autor.

INDICE

Resumen.....	3
Introducción.....	5
Métodos.....	12
Resultados.....	20
Discusión.....	31
Agradecimientos.....	41
Literatura citada.....	43

RESUMEN

En el bobo de patas azules (Sula neboxii), un ave con eclosión asincrónica y que reduce facultativamente su nidada, se pusieron a prueba dos hipótesis que explican la función del intervalo de eclosión en aves y una sobre el intervalo de eclosión óptimo entre crías. (1) La Hipótesis de la Reducción de la Nidada (Lack 1947, 1954, 1966) propone que la asincronía en la eclosión promueve una jerarquía de acceso a los recursos paternos, permitiendo la rápida eliminación de la cría menor cuando los recursos son escasos. (2) La Hipótesis de la Reducción de la Rivalidad Entre Hermanos (Hahn 1981) indica que las asimetrías competitivas entre crías, resultantes de la asincronía, disminuyen los gastos de la competencia por acceso a los recursos paternos, promoviendo que éstos se asignen preferentemente al crecimiento y sobrevivencia de las crías. Ambas hipótesis predicen mayor producción de crías en nidadas asincrónicas con respecto a las sincrónicas, pero de acuerdo a cada hipótesis se predicen diferencias en éxito reproductivo, crecimiento de las crías y conducta alimenticia y agresiva. Mediante intercambio de crías recién nacidas entre nidos de dos crías, se generaron nidadas sincrónicas (0 días de intervalo), nidadas control (4 días de intervalo) y nidadas con asincronía doble a la natural (8 días de intervalo). En apoyo a la hipótesis (1), hubo una ligera tendencia no significativa en favor de una distribución diferencial del alimento entre crías de nidadas sincrónicas. Sin embargo, contra lo predicho por la misma hipótesis, se formó una jerarquía de dominancia entre

crias de nidadas sincrónicas. En contraste, como se esperaba de la hipótesis (2), en las nidadas sincrónicas la frecuencia de picotazos entre crias fué 30% mayor. Además los padres alimentaron 50% más frecuentemente a su nidada que en los controles, a'un cuando la comparación se hizo con base a la misma edad de cada cria. El éxito reproductivo y el crecimiento de las crias no difirieron entre nidadas sincrónicas y controles, lo que contradice a ambas hipótesis. Es posible que la ausencia de tales diferencias se deba a que se formó una jerarquía de dominancia estable en las nidadas sincrónicas y/o a la capacidad de los padres de proveer alimento extra a sus crias debida a desusual abundancia de alimento en el medio o a un esfuerzo extra para los padres.

En nidadas de asincronía doble, la fuerte agresión de las primeras crias resultó en un crecimiento deficiente y en alta mortalidad que este tipo de cria en las nidadas control, aún cuando aparentemente la frecuencia de alimentaciones a las segundas crias fué similar a la de los controles. La comparación de la eficiencia de los padres (proporción de crias producidas/frecuencia promedio de alimentaciones) indicó que las nidadas control fueron ligera (19%) y no significativamente más eficientes que las nidadas sincrónicas y sustancial (46%) y significativamente más eficientes que las nidadas de asincronía doble. En el bobo de patas azules los padres parecen economizar energía al promover un intervalo de eclosión óptimo (Mock y Ploger 1987) que reduce costos de competencia entre crias por la dominancia en el nido y maximiza el número de crias producidas.

INTRODUCCION

En varias especies de aves altricias los padres inician la incubación con la puesta del primer huevo, promoviendo con ello un intervalo de eclosión entre las crías similar al intervalo de la puesta (revisión en Lack 1954, Clark y Wilson 1981). Este régimen de incubación de los padres genera asimetrías de edad y tamaño entre los pollos de una nidada. La magnitud de las asimetrías entre las crías en estas especies depende, inicialmente, del intervalo de la puesta, del tamaño diferencial de los huevos (Parsons 1975, Nisbet y Cohen 1975, Howe 1976, Stokland y Amundsen 1988, Lessells y Avery 1989) y después del nacimiento, de la alimentación diferencial aportada por los padres (Nuechterlein 1981, Zach 1982, Inoue 1985, Fujioka 1985a, Cash y Evans 1986, Drummond et al. 1986).

La evidencia de campo indica que el intervalo de eclosión perjudica la sobrevivencia y el crecimiento de las crías nacidas al final en una nidada (Howe 1976, Shaw 1985, Drummond et al. 1986, Ploger y Mock 1986, Stokland y Amundsen 1988, Stoufer y Power 1990, Seddon y Van Heezik 1991). Al menos ocho hipótesis han sido propuestas para explicar la desproporcionada mortalidad de las últimas crías en eclosionar; estas hipótesis varían en su interpretación del efecto de la mortalidad en el éxito reproductivo paterno desde adaptativa hasta no adaptativa. Según estas hipótesis, la elevada mortalidad de las crías marginales podría ser (1) el costo de iniciar la incubación antes de terminar la puesta para evitar el fracaso total de la nidada por depredación (Hipótesis del "Fracaso Total de la

Nidada": Clark y Wilson 1981, 1985, pero ver Richter 1982). (2) la consecuencia de una estrategia de los padres para evitar inanición de las crías por deterioro en la disponibilidad de los recursos conforme la temporada reproductiva avanza (Hipótesis de "Darse Prisa": Husell 1972, Clark y Wilson 1981) o (3) por reducir el pico máximo de demanda de alimento por parte de toda la nidada en crecimiento (Hipótesis de la "Reducción del Pico de Demandas": Husell 1972, Ricklefs 1965, pero ver Mock y Schwagmeyer 1990). Estas tres hipótesis parecen aplicarse a especies de aves altricias con periodos de cuidado paterno cortos y tasas de depredación elevadas pero no a especies con sistemas de reducción de nidada como las aves marinas (Súlidos en particular) y aves de presa (Clark y Wilson 1981), para los cuales el siblicidio sería un costo fuerte (Mock y Schwagmeyer 1990).

En el contexto de la teoría sobre la evolución y ecología de los sexos se ha propuesto que el intervalo de eclosión y la consecuente mortalidad de las últimas crías en nacer podrían ser (4) el resultado del conflicto de intereses entre los sexos respecto a la cantidad de inversión paterna que cada sexo aporta. Mediante una extensión del periodo de crianza (a través de la asincronía) el sexo que más invierte "obliga" a su pareja a incrementar su ayuda (Slagsvold y Lifjeld 1989). Esta hipótesis se aplica a especies con fuertes discrepancias en la inversión paterna entre sexos. Por otro lado se ha propuesto que, (5) el intervalo de eclosión en especies dimórficas podría contribuir a asegurar igual inversión de los padres en la producción de crías de cada sexo (Charnov 1982, Slagsvold

1990). Suponiendo que las crías más grandes son también las más costosas y dado que la proporción de sexos a la eclosión en las aves parece cercana a la unidad, una inversión igual en cada sexo, predicha por la teoría de la proporción de sexos, solo se puede lograr mediante mortalidad diferencial. Suponiendo que las crías más grandes son también más sensibles a la escasez del alimento, la mortalidad de las últimas crías se predice sesgada hacia el sexo más grande (Slagsvold 1990).

Una explicación no seleccionista indica que (6) el intervalo de eclosión podría ser el efecto colateral del mecanismo hormonal que gobierna el término de la puesta y el inicio de la incubación (Mead y Morton 1985). Esta explicación predice el patrón de eclosiones en especies donde la incubación es iniciada y corre a cargo principalmente por las hembras.

Las explicaciones de la función del intervalo de eclosión en el contexto de la teoría de la "Reducción de la Nidada" (Lack 1947, 1954, 1986, 1968) son las que han provocado la mayor cantidad de investigación. Lack sugirió que, bajo circunstancias de baja disponibilidad de alimento, los padres podrían manipular la sobrevivencia de sus crías en su provecho. Cuando la disponibilidad del alimento es impredecible en el momento de la puesta, los padres podrían beneficiarse de producir una nidada más grande de la que en promedio pueden alimentar. Si la disponibilidad del alimento es pobre después de la eclosión, los padres podrían aumentar beneficios y reducir costos al eliminar a las crías extra. En este sentido (7) la asincronía en la eclosión podría ser un mecanismo que

promueve una eficiente reducción de la nidada (Hipótesis de la "Reducción de la Nidada"). En palabras de Lack, "la eclosión asincrónica podría ser una valiosa adaptación debido a que resulta en que las crías son de muy diferente tamaño, con el resultado de que cuando el alimento se vuelve escaso todo el alimento disponible va a las crías grandes, mientras que los pollos pequeños mueren rápidamente. Por otro lado cuando el alimento es abundante toda la nidada se desarrolla" (Lack 1966, p. 309).

Según la hipótesis (8) de la "Reducción de la Rivalidad Entre Hermanos" (Hamilton 1964, Hahn 1981), los padres se benefician de las diferencias de edad/tamaño entre sus crías al reducir el conflicto conductual entre hermanos sobre la distribución de los recursos paternos y en consecuencia, el gasto energético en la competencia, vía la imposición de asimetrías. Las hipótesis de Lack y Hahn son complementarias en condiciones de escasez del alimento pero de ellas se derivan predicciones diferentes sobre el éxito reproductivo cuando el alimento es abundante. Ambas hipótesis se aplican a especies que reducen facultativamente su nidada (sensu Mock 1984) mediante agresión entre crías.

Aparte del experimento de Hahn (1981) en que se manipuló el intervalo de eclosión en la gaviota reidora (Larus atricilla) y que ofreció una explicación alternativa post hoc al patrón de éxito reproductivo, ningún estudio ha intentado discriminar explícitamente entre la hipótesis de la Reducción de la Nidada y la Reducción de la Rivalidad Entre Hermanos. La discriminación es importante debido a que ambas hipótesis son citadas frecuentemente y a menudo se desprenden de ellas

predicciones similares.

Varias manipulaciones experimentales del intervalo de eclosión en aves han fracasado en su intento de demostrar la predicción crucial de ambas hipótesis de que las nidadas asincrónicas son más productivas que las sincrónicas (revisado en Amundsen y Stokland 1988, Skagen 1988, Bollinger et al. 1990, Stoufer y Power 1991; a excepción de Hahn (1981) y Magrath (1989). Sin embargo, los estudios experimentales en los que se ha medido el esfuerzo paterno han probado que los padres pueden incurrir en mayor esfuerzo al alimentar más a crías de nidadas sincrónicas (Fujioka 1985b, Mock y Ploger 1987), posiblemente perjudicando la adecuación futura de los padres.

En este trabajo se pusieron a prueba, mediante un diseño experimental, la hipótesis de la Reducción de la Nidada y la hipótesis de la Reducción de la Rivalidad Entre Hermanos en el bobo de patas azules (*Sula nebouxi*). En esta especie la eliminación de una cría ocurre como consecuencia indirecta de la agresión del hermano mayor (Drummond et al. 1986) cuando el alimento escasea (Drummond y García-Chavelas 1989). Para distinguir entre ambas hipótesis se pusieron a prueba tres predicciones deducidas por Hahn (1981) respecto a la sobrevivencia de las crías y se generaron predicciones respecto al crecimiento, agresión y alimentación entre crías de una nidada (Tabla 1). Las predicciones se generaron suponiendo que (1) la disponibilidad del alimento (su escasés y abundancia) no es general y siempre ocurre en algunas nidadas y (2) que la suposición implícita en ambas hipótesis de que los padres

Tabla 1. Predicciones derivadas de dos hipótesis sobre la función del intervalo de eclosión en aves siblicidas. Predicciones de nidadas sincrónicas (ES) con respecto a nidadas control (C)

variable dependiente	hipótesis	
	"Reducción de la Nidada" (Lac 1947, 1954, 1966)†	"Reducción de la Rivalidad" (Hamilton 1964, Hahn 1981)
éxito reproductivo	1.- mayor proporción de nidos en donde ambas crías mueren	-misma
	2.- menor proporción de nidadas con una cría sobreviviente con respecto al total de nidadas donde ambas murieron	-misma
	3.- sin diferencias en la proporción de nidadas donde ambas crías sobrevivieron	-menor proporción de nidadas en donde ambas crías sobrevivieron
edad de muerte de la víctima	4.- más tarde	-sin predicción
crecimiento	5.- menor diferencia en crecimiento entre primeras y segundas crías	
	6.- menor crecimiento de la primera cría	-menor crecimiento de ambas crías
agresión	7.- sin formación de jerarquía	-mayor frecuencia total de picotazos entre crías
alimentación	8.- menor diferencia en la frecuencia de alimentación entre crías	-sin predicción

† predicciones válidas sólo en condiciones de escases de alimento

alimentan a sus crías a la tasa máxima es cierta. La diferencia esencial entre ambas hipótesis es que para Lack implícitamente los costos de la competencia entre crías son triviales y por tanto, la eficiencia en la reproducción depende exclusivamente de la distribución diferencial del alimento disponible. En contraste, para Hahn los costos de la competencia son cruciales en cualquier situación de disponibilidad de recursos. Una disminución de la competencia entre crías reduce los costos de crianza.

El aumento experimental del intervalo de eclosión en la garza garrapatera Bubulcus ibis (Mock y Ploger 1987) y en el del cormorán Phalacrocorax aristotelis (Amundsen y Stokland 1988) ha mostrado que los beneficios de la asincronía no incrementan indefinidamente. En nidadas de asincronía experimentalmente exagerada, las crías menores crecieron deficientemente, murieron más frecuentemente y a una edad menor que este tipo de cría en nidadas control (Mock y Ploger 1987, Amundsen y Stokland 1988). Además, las crías pequeñas recibieron menos alimento debido a que las crías dominantes lo monopolizaron (Mock y Ploger 1987). La interpretación post hoc de estos resultados llevó a Mock y Ploger (1987) a proponer que "los padres pudieran estar controlando el grado de asincronía en la eclosión para maximizar su propia eficiencia y su adecuación inclusiva de por vida" (Hipótesis del Intervalo Óptimo). Para poner a prueba la hipótesis de Mock y Ploger, en el presente estudio se formaron nidadas con intervalo de eclosión doble con respecto al natural. De esta hipótesis se predice que las nidadas con asincronía natural producirán, en promedio, un mayor número de crías

debido a una mayor eficiencia en la distribución del alimento y con costos reducidos de competencia agresiva entre crías que las nidadas sincrónicas o con asincronía extrema (Tabla 2).

El bobo de patas azules es un ave marina aparentemente monógama con dimorfismo sexual inverso (las hembras son 27% más pesadas que los machos, Nelson 1978, Drummond et al. 1991) y mayor mortalidad de las crías nacidas al final en una nidada (Drummond et al. 1986). En la Isla Isabel, la nidada modal de esta ave es de 2 huevos de tamaño similar, con un intervalo de puesta entre ellos de 5.1 días y un intervalo de eclosión de 4.0 días (Drummond et al. 1986). Las crías son alimentadas de pico a pico por ambos padres durante 14 a 16 semanas (Nelson 1978). La dominancia agresiva de una cría sobre su hermano parece conferirle ventajas en la repartición del alimento por parte de los padres y permite que la cría mayor crezca inicialmente 30% más rápido que su hermano (Drummond et al. 1986). La dominancia se establece por medio de picotazos de la cría mayor hacia su hermano, el cual responde con posturas de sumisión. Al principio la dominancia depende de la diferencia de edad y tamaño entre las crías y se mantiene aún cuando el dimorfismo sexual resulta en que la hermana menor supere en tamaño al hermano mayor (Drummond et al. 1991). La cría mayor mantiene un nivel moderado de agresión sobre su hermano y solo cuando su propio peso decae un 20-25% con respecto a su peso potencial en un año de buen crecimiento, la cría mayor elimina al hermano al inhibir agresivamente su acceso al alimento (Drummond et al. 1986, Drummond y García 1989).

Tabla 2. Predicciones derivadas de la hipótesis del intervalo de eclosión otario. Predicciones en nidadas de asincronía doble (ED) con respecto a nidadas control (C).

hipótesis	
variable dependiente	"Intervalo de Eclosión Otario" (Mock y Ploeger 1967)
éxito reproductivo	9.-mayor mortalidad de segundas crías y consecuentemente, menor producción de nidadas parcialmente exitosas
crecimiento	10.-crecimiento similar o mejor de la primera cría 11.-menor crecimiento de la segunda cría
alimentación	12.-menor frecuencia de alimentación a la segunda cría
agresión	13.-menor frecuencia total de picotazos
eficiencia paterna	14.-menor

MÉTODOS

El trabajo se llevó a cabo en la colonia del bobo de patas azules de la Isla Isabel, Nayarit, México (21° 52' N, 105° 54' 0) de febrero a julio de 1986. Para identificar a las crías disponibles para la manipulación, diariamente se revisaron todos los nidos establecidos al sureste de la isla (Costa Fragatas). Mediante el intercambio de crías recién nacidas (0-1 días de edad) entre nidos de 2 crías se generaron 2 lotes experimentales: diecinueve nidos de "eclosión sincrónica" (ES) con intervalo de eclosión promedio de 0.16 días (d.e.=0.36, rango 0-1 días) y diecisiete nidos de "eclosión asincrónica doble" (ED) con un intervalo promedio de nacimiento entre crías de 7.53 días (d.e.=1.29, rango 5-9 días). Para controlar efectos del cambio de crías en sí, se generaron dos lotes control con intervalo de eclosión natural: trece nidadas "control" (C) en las cuales una cría fué intercambiada respetando el intervalo de eclosión natural (intervalo \bar{x} =4.08, d.e.=0.64, rango 3-5 días) y catorce nidadas de "eclosión natural" (EN) en las cuales ninguna cría fué intercambiada (intervalo de eclosión \bar{x} =3.85, d.e.=0.53, rango 3-5 días [en un nido no se conoció con certeza la edad de las crías y debido a ello no se usó para el cálculo del intervalo de eclosión]). En siete de los nidos C la cría introducida fué la mayor y en seis la menor. En los nidos de EN, las crías sólo se sacaron de su nido para pesarlas, medirlas y marcarlas con la misma regularidad que en los otros lotes. En ocho de las 32 nidadas de C y ED en donde la cría intercambiada fué la mayor, el segundo

huevo fracasó en eclosionar. En estos nidos el huevo que no eclosionó fué sustituido por una cría recién nacida con el resultado de que ambas crías de la nidada fueron ajenas al nido. En los 14 nidos de ES que escaparon a la depredación no se encontró relación entre la dominancia (ver criterio adelante) y la procedencia (del nido o ajenas) de las crías: 57% de las crías introducidas fueron dominantes ($G=0.54$, $g.l.=1$, $p>0.70$).

Cada cría fué marcada con alambre de color en una pata. En los lotes de ES, ED y C la cría introducida fué marcada con color azul y con rojo la del nido. En los nidos de EN la cría mayor se marcó con color rojo y la menor con azul. Cuando las crías empezaron a desplazarse de su nido se sustituyó el alambre por un anillo de PVC numerado.

Los 65 nidos de la muestra se revisaron diariamente entre las 0700 y las 1000 h, registrándose la sobrevivencia de las crías hasta que alcanzaron el criterio de "cabeza negra". Con la cabeza totalmente cubierta de plumas negras las crías completan el desarrollo del plumaje juvenil. Las crías menores de 1000 g fueron pesadas diariamente con balanza electrónica Ohaus (precisión ± 1 g) y medidas en su longitud (mm) del culmen (pico) y la ulna con cinta métrica flexible (precisión ± 0.5 mm). Las crías mayores a 1000 g fueron pesadas con dinamómetro Pesola (precisión ± 25 g) y medidas cada tercer día.

Se observó la agresión entre hermanos y la alimentación paterna en 30 nidos de los cuatro lotes (ES N=9, ED N=7, EN N=4, C N=10), cuatro nidos a la vez como máximo durante todas las horas de luz (0600-1800 h). Cada nido fué observado por un promedio de 9.6 días consecutivos (d.e.=3.05, N=31) durante los

primeros 20 días de convivencia entre las crías (un total de 3,576 horas-nido). En todo momento durante el trabajo en el campo se procuró mantener un balance en los tamaños de muestra de cada lote. Cada pauta conductual (picotazos entre hermanos y alimentaciones) se registró según una definición estricta.

Para verificar la confiabilidad interobservador, cuatro observadores registramos simultáneamente la conducta de las aves varias sesiones al principio del estudio y después una vez por mes. Después de cada sesión se compararon los registros y se discutieron las diferencias hasta unificar criterios. Durante 42 horas-nido de registro de confiabilidad, los observadores alcanzamos un porcentaje promedio de similitud del 80.6 (d.e.=4.61, n=6) entre parejas de observadores. El porcentaje de similitud se calculó para cada par de observadores y para cada sesión de manera independiente ($(\text{registro mayor} - \text{registro menor} / \text{registro mayor}) \times 100$) a partir de la frecuencia total de conductas registradas sin discriminar entre categorías conductuales, nidos o tipo de cría. Posteriormente se calculó un promedio para cada par de observadores y luego se calculó el promedio de las 6 posibles parejas de observadores.

Análisis de Datos

En los lotes ED, EN y C las crías mayores serán referidas como "primeras" crías y las menores como "segundas". En los nidos ES las crías serán referidas como "dominante" y "subordinada". La cría dominante en un nido en un día dado fué aquella que dió más picotazos. Después, para la clasificación global de dominancia en el nido se determinó como

cria dominante a aquella que dominó durante más días. En los 5 nidos del lote de ES en donde no se observó la conducta y en aquellos casos de empate global, se consideró como cria dominante a aquella que fué la más pesada durante más días en el periodo de crecimiento hasta los 40 días (para evitar sesgos debidos al crecimiento diferencial relativas al sexo). En lo sucesivo las diferencias de edad/tamaño y dominancia entre las crias de un mismo nido serán referidas como "estatus".

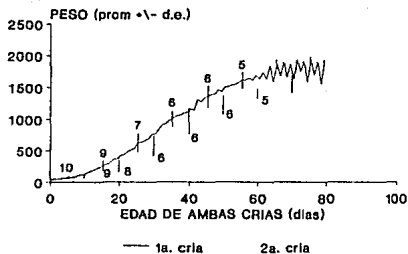
La comparación entre los dos controles (EN y C) no indicó diferencias significativas en la proporción de nidos con 0, 1 o 2 crias emplumadas (1) ni al considerar la muestra completa ($G=0.71$, g.l.=2, $p>0.30$), (2) ni al excluir de la muestra aquellos nidos donde las muertes se atribuyeron a depredación ($G=1.55$, g.l.=2, $p>0.20$) (ver adelante), (3) ni en las frecuencias conductuales promedio por nido hasta los 20 días de edad de la primera cria (picotazos 0-10 días, $U=5$, $p>0.38$, $n=3$, 6; 11-20 días, $U=12$, $p>1.0$, $n=4$, 6; alimentaciones 0-10 días, $U=6.5$, $p>0.71$, $n=3$, 6; 11-20 días, $U=10$, $p>0.76$, $n=4$, 6; las cuatro pruebas fueron de dos colas). Sin embargo, hubieron diferencias significativas en el crecimiento: las crias de EN fueron, en promedio 19% y 7% más pesadas que las crias de C a los 10.5 y 20.5 días de edad y 4% menos a los 60.5 días (Tabla 3, Figura 1). La diferencia de crecimiento entre los controles pudiera estar relacionada con que desde el inicio del crecimiento, en promedio, las crias primeras y segundas de C fueron 5% y 1% mayores en tamaño de pico respectivamente (Pico 0.5 días: tratamiento $F=5.5$, $p=0.02$; estatus $F=1.8$, $p=0.18$;

Tabla 3. Contrastes entre los dos lotes control (EN y C). promedios de peso en gramos (d.e.) de primeras y segundas crías. Para edades entre 0.5 y 20.5 días se usaron ANOVAs de 2 vías (tratamiento y estatus). Para los 60.5 días de edad se usaron ANOVAs de 3 vías (tratamiento, estatus, sexo). ninguna interacción fue significativa.

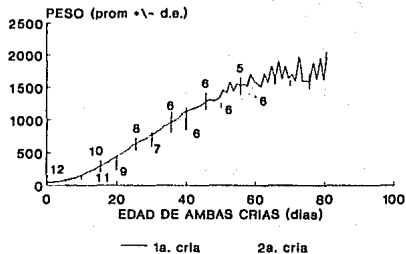
edad (días)	primeras crías		n	segundas crías		n		de	
	EN	C		EN	C	EN	C		
0.5	43.3±4.7	44.3±4.7	6	12	42.3±6.3	41.4±5.1	10	11	ns
10.5	137.6±49.9	170.7±40.8	10	12	111.3±30.4	135.1±21.4	9	9	†
20.5	422.0±120.5	453.3±100.9	9	6	260.5±115.1	439.8±103.4	8	7	†
60.5	1629.0±91.9	1560.0±78.2	5	3	1398.0±77.7	1547.5±220.0	5	4	†

†= significancia del tratamiento; †= p<0.05, ns= p>0.05

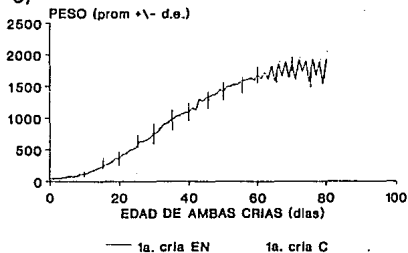
a)



b)



c)



d)

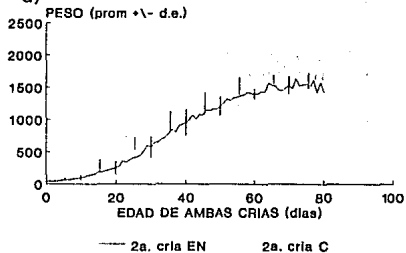


Figura 1. Crecimiento en peso (g) de ambas crías en nidadas EN (a) y C (b). En c) y d) se compara el crecimiento de primeras y segundas crías de ambos lotes respectivamente. Los números cerca de las curvas representan los tamaños de muestra.

interacción $F=2.04$, $p=0.16$; Figura 2). Las diferencias en tamaño de pico y ulna se mantuvieron hasta los 20.5 días y no fueron significativas a los 60.5 días (Figuras 2.3). Debido a las diferencias en crecimiento entre lotes los datos de ambos controles no se juntaron y solo se utilizó al lote C como control en las comparaciones con las nidadas experimentales (ES y ED). Las nidadas C fueron más parecidas a los nidos experimentales al tener por lo menos una cría introducida; la única diferencia entre ellas y las nidadas ES y ED fué el tamaño del intervalo de eclosión entre crías.

Para los análisis de mortalidad, se diferenciaron las muertes atribuibles a depredación de las muertes atribuibles a causas intranido como agresión fratricida y escasés de alimento. En la Isla Isabel la culebra falsa coralillo (Lampropeltis triangulum) depreda sobre pollos de bobo menores de 6 días de edad (Drummond et al. 1991). La proporción de crías muertas cuyo cadáver no fué encontrado cerca del nido, implicando posible depredación por culebras, fué de 83% hasta la edad de 6 días y 47% después de esta edad. El patrón de desaparición de crías antes y después de los 6 días de edad, aunque con diferencias menores, fué similar al reportado por Drummond et al. (1991) para esta población (92% y 22% respectivamente). Para este trabajo se siguió el criterio establecido por ellos; se atribuyó a depredación a todas las crías desaparecidas de los nidos en los primeros 6 días de vida. Si el cadáver se encontro o si la cría desapareció después de 6 días la muerte se atribuyó a causas intranido (agresión fratricida o escasés del alimento).

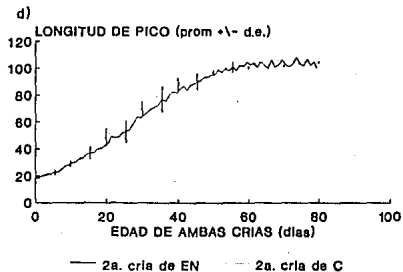
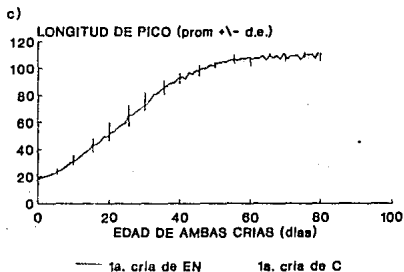
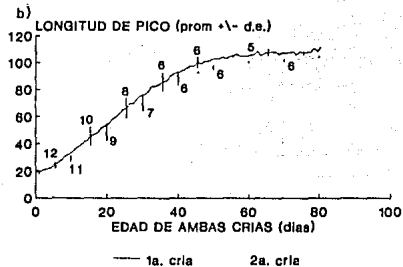
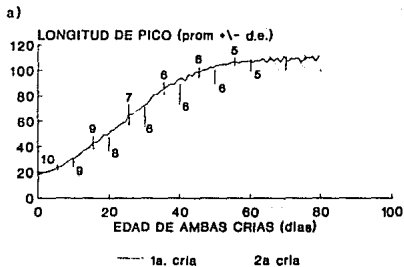


Figura 2. Crecimiento de culmen (mm) de ambas crias en nidadas EN (a) y C (b). En c) y d) se compara el crecimiento de primeras y segundas crias de ambos lotes respectivamente. Los números cerca de las curvas representan los tamaños de muestra.

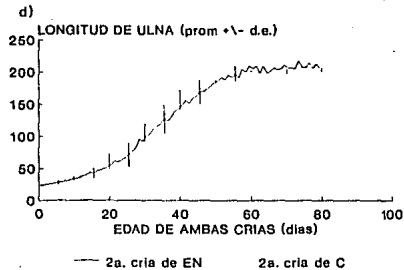
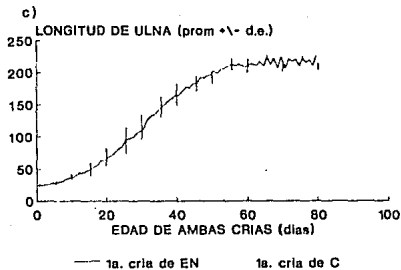
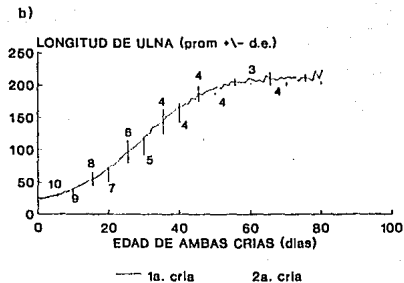
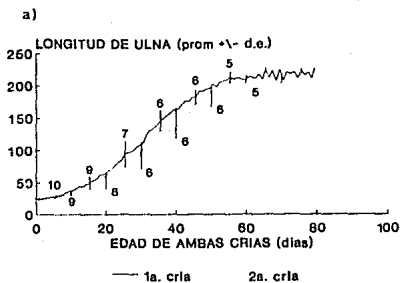


Figura 3. Crecimiento en ulna (mm) de ambas crias en nidadas EN (a) y C (b). En c) y d) se compara el crecimiento de primeras y segundas crias de ambos lotes respectivamente. Los números cerca de las curvas representan los tamaños de muestra.

La proporción de nidos depredados fué similar entre todos los lotes ($G=0.72$, $g.l.=3$, $p>0.80$; $EN=4/14$, $C=1/13$, $ES=5/19$, $ED=4/17$). Aunque estrictamente la comparación tuvo sesgos debidos a que el tiempo de vulnerabilidad de las crías varió con el tratamiento, el patrón de pérdida de crías atribuidas a depredación no fué mayor en las nidadas de mayor permanencia de las crías en el nido (Tabla 4). Los nidos que sufrieron depredación fueron excluidos de todos los análisis. En los análisis de éxito reproductivo se reportan adicionalmente comparaciones que incluyeron a los nidos depredados.

Drummond et al. (1991) determinaron el sexo de crías nacidas en esta población en 1987 que alcanzaron la cabeza negra, usando una función discriminante basada en la longitud asintótica del culmen y la ulna. Utilizando la función basada en datos de 1987, las crías de 1986 fueron sexadas de acuerdo a las medidas de pico y ulna en la última ocasión en que se registraron, a los 63.5-92.5 días de edad. La clasificación de 1 macho y 3 hembras que se ubicaron muy cerca de la función discriminante fué corroborada en cada caso comparando el peso máximo alcanzado por las crías de sexo dudoso (machos: 1460 g; hembras 1885, 1910, 1930 g) con el peso máximo promedio para crías confiablemente sexadas, el cual es claramente mayor para las hembras (\bar{x} machos=1570.5, $d.e.=90.3$, $n=21$; \bar{x} hembras=1915.0, $d.e.=114.6$, $n=19$; excluyendo del cálculo del promedio a las 4 crías dudosas). En los análisis de crecimiento el sexado de las crías permitió separar los efectos debidos al sexo en aquellos individuos de la muestra que alcanzaron el emplumado.

Tabla 4. Éxito reproductivo entre tratamientos.

tratamiento	crias sobrevivientes por nido hasta el empujado (proporción)			n ¹
	2	1	0	
sincronicas (S)	8 (0.57)	6 (0.43)	0 (0.00)	14
control (C)	0 (0.50)	5 (0.42)	1 (0.08)	12
eclosion doble (E ₂)	3 (0.23)	7 (0.69)	1 (0.07)	13

¹ no se incluyen nidadas deprecadas

Las comparaciones del peso, tamaño de culmen y uña como un estimador del crecimiento se hicieron a cuatro edades: la eclosión (0.5 días), dos edades en el periodo cuando comúnmente ocurre la reducción de la nidada en esta ave (10.5 y 20.5 días; Drummond et al. 1986) y a los 60.5 días, la edad más cercana al criterio de emplumado cuando todavía había una muestra adecuada.

Para comparar el peso, tamaño de culmen y uña de crías de dos diferentes tratamientos, se utilizaron pruebas de t para muestras independientes a las edades de 0.5, 10.5 y 20.5 días. El tamaño de las crías a los 60.5 días de edad se analizó considerando su sexo y estatus (primera y segunda o dominante y subordinada) mediante ANOVAS de dos vías. No pudimos aplicar un solo modelo de ANOVA para medidas repetidas porque la mortalidad cambió el tamaño de la muestra a diferentes edades.

Debido al régimen de visitas y mediciones a los nidos y en casos excepcionales de datos faltantes, las crías mayores a 1000 gramos tuvieron datos faltantes que en ocasiones coincidieron con la edad a la que se aplicó un análisis. Los datos de crecimiento faltantes en las muestras solo fueron interpolados para aquellos casos donde se tenían las medidas del día anterior y el posterior. Para cada caso el valor interpolado fue el promedio aritmético entre las dos mediciones.

Los datos conductuales se agruparon (1) "por fecha", sumando o restando, según el caso, las frecuencias de ambas crías en un nido en la misma fecha (reportando la edad de la cría mayor); o (2) "por edad", sumando o restando las frecuencias de ambas crías en un nido a la misma edad. Para las comparaciones

conductuales entre lotes los datos se agruparon de tres maneras según las predicciones:

a) Para analizar la repartición del alimento, para cada nido se obtuvo la diferencia entre crías en la frecuencia de alimentación (de ambos padres) "por fecha". Estas diferencias se promediaron para cada nido en bloques de 10 días de edad de la cría primera o dominante.

b) Para comparar la frecuencia total de agresión entre dos tratamientos se sumó la frecuencia de picotazos de ambas crías de cada nido "por edad" y luego se calculó el promedio en bloques de 10 días de edad.

c) Para comparar la frecuencia total de alimentaciones se sumó la frecuencia de alimentaciones (de ambos padres) a ambas crías de cada nido "por fecha" y "por edad" y se compararon en bloques de diez días o en un solo bloque de veinte días ("global").

Los datos del lote ED no pudieron ser agrupados "por edad" ni por bloques de 10 días de edad de la cría mayor debido a que el exagerado intervalo de eclosión entre las crías no permitió reunir una muestra adecuada en ningún caso. Por ello, para el análisis de agresión se comparó con el lote C la frecuencia total de picotazos de ambas crías de ED con base en la edad de la segunda cría.

Para la comparación de datos conductuales se usó la prueba no paramétrica de U de Mann-Whitney para dos muestras no relacionadas (Siegel 1972). Los distintos arreglos de los datos resultaron en diversos tamaños de muestra.

Para analizar el éxito de emplumado y la mortalidad se utilizaron pruebas de G de independencia con corrección de Williams (Sokal & Rolf 1981). Cuando la comparación incluyó algún valor de cero se usó la prueba de la probabilidad exacta de Fisher. Todas las pruebas se hicieron a un nivel de confianza del 95% y, a menos que se especifique otra cosa, fueron de una cola. Cuando hubo alguna tendencia por debajo de la significancia en el sentido predicho y donde el tamaño de la muestra fué pequeño, la tendencia fué enfatizada.

RESULTADOS

I.- Hipótesis de Lack vs. Hahn

Éxito Reproductivo y Mortalidad

Los resultados en esta sección se encuentran numerados de acuerdo al orden de predicciones en la Tabla 1.

La proporción de nidos con fracaso total, fracaso parcial y éxito total resultaron similares entre nidadas de ES y C (Tabla 4). En el lote C, las 7 crías muertas o desaparecidas en 6 nidos fueron de 18% a 67% más ligeras ($\bar{X}=41.7\%$, d.e.=16.8), de -1% a 31% menores en longitud de culmen ($\bar{X}=14.0\%$, d.e.=9.9) y de 9% a 37% menores en longitud de uña ($\bar{X}=18.7$, d.e.=9.9) que el promedio para crías del mismo estatus, edad y lote el día anterior a su muerte, implicando inanición. En 4 de los 6 nidos la cría que murió fué la segunda. En los 4 casos el cadáver fué encontrado y en 3 de los 4 nidos se registró fuerte agresión de parte del hermano. En uno de los dos nidos donde murió la primera cría, los padres aparentemente abandonaron la nidada pues las crías se encontraron solas en su nido el día

anterior a su muerte. En el último nido del lote C la primera cría desapareció a los nueve días de edad sin dejar rastro. De todas las crías perdidas en este lote, ésta fue la que se encontraba solo ligeramente por debajo del peso y tamaño de una cría de edad y estatus similar (18% en peso, 17% en pico y 16% en uña) en la última fecha que se encontró con vida, indicando posible depredación.

En cinco de los seis nidos de ES que fracasaron parcialmente la cría que murió fue la subordinada. En cuatro de las cinco crías subordinadas muertas, el peso corporal de la cría el día anterior a su muerte fue de 10%, 19%, 28% y 54% menor ($\bar{X}=27.7\%$, d.e.=18.9, n=4) que el promedio para una cría de ese estatus en ese lote y a esa edad excluyendo del promedio a la cría que murió, nuevamente sugiriendo inanición. En dos de los cuatro nidos anteriores, el cadáver fue encontrado sin heridas aparentes. En un tercer caso la cría fue encontrada el día anterior a su desaparición aproximadamente a 5 m de su nido con heridas en la cabeza claramente debidas a picotazos probablemente causados por adultos ajenos. La evidencia circunstancial sugirió en todos estos casos muerte o exclusión del nido atribuible a reducción de la nidada.

Inconsistente con las predicciones 1 y 2 de ambas hipótesis, la proporción de nidadas en donde una o ambas crías murieron no fue menor en ES que en C ni al incluir en la muestra las pérdidas atribuidas a depredación (proporción de nidadas con una cría muerta: $G=1.83$, g.l.=1, $p>0.10$; proporción de nidadas con dos crías muertas: $G=1.78$, g.l.=1, $p>0.10$), ni al restringir la muestra a las pérdidas atribuidas a causas intranido (prueba

de la probabilidad exacta de Fisher, $p > 0.46$. $p > 0.50$ respectivamente). En apoyo a la hipótesis de Lack (predicción 3) y en contra de lo predicho por la hipótesis de Hahn, la proporción de nidadas en donde ambas crías sobrevivieron fué igual en ES que en C al incluir en la muestra la depredación ($G=0.06$, g.l.=1, $p > 0.70$) y también al excluirla ($G=0.11$, g.l.=1, $p > 0.70$).

De acuerdo con la hipótesis de Lack (predicción 4, Tabla 1) la edad promedio de muerte de las crías subordinadas fué mayor en el lote ES ($\bar{X}=23.5$ días de edad, d.e.=26.1, $n=5$, rango 6.5-75.5) que en el lote C ($\bar{X}=14.9$ días de edad, d.e.= 8.89, $n=5$, rango 4.5-28.5), aunque la variación dentro de cada tratamiento fue tan grande que la diferencia no fué significativa (Mann-Whitney $U=12.5$, $p > 0.05$, $n=5.5$).

Crecimiento

Hubo poca indicación de que la diferencia de crecimiento en peso entre ambas crías del mismo nido fué menor en ES en comparación con C (predicción 5). Aunque a los 10.5 días la diferencia entre crías de ES fué 14% menor que en C (posiblemente como consecuencia de ser también ligeramente menor a los 0.5 días) y sustancialmente mayor a los 20.5 (60%) y 60.5 (42%) días (Figura 4), en ningún caso la diferencia fué significativa (Tabla 5). Los resultados del análisis de las diferencias de crecimiento entre crías en cuanto al culmen y la ulna no difirieron de aquel del peso (Figuras 5 y 6).

Contrario a la hipótesis de Lack (predicción 6), a los 20.5 y 60.5 días de edad, el peso de las crías dominantes de ES fué

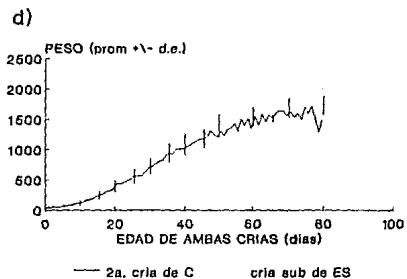
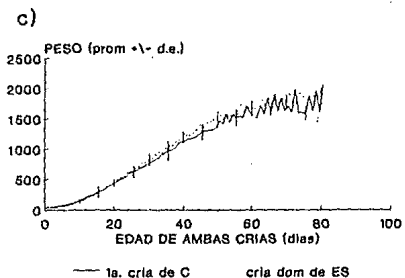
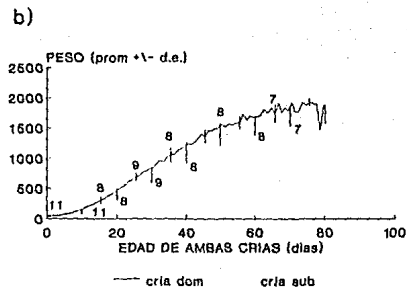
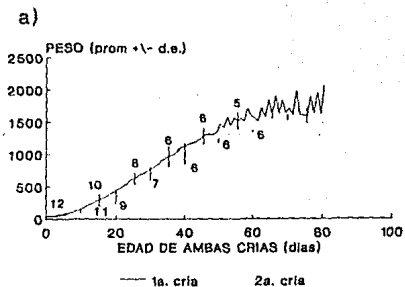


Figura 4. Crecimiento en peso (g) de ambas crías en nidadas C (a) y ES (b). En c) y d) se compara el crecimiento de crías primeras/dominantes y segundas/subordinadas de ambos lotes respectivamente. Los números cerca de las curvas representan los tamaños de muestra.

Tabla 5. Crecimiento en peso (prom y d.e.) de crías C y ES (reducciones 5 y 6 en Tabla 1). Para edades de 0,5 a 20,5 días se usaron pruebas de t. Para los 60,5 días se usaron ANOVAs de 2 vías (tratamiento y sexo), ningún contraste ni interacción resultaron significativos a ninguna edad de las crías.

edad (días)	diferencias entre abas crías de una nidada		n		Primera cría o dominante		n		segunda cría o subordinada		n	
	C	ES	C	ES	C	ES	C	ES	C	ES	C	ES
0,5	2,9±8,1	0,4±5,2	11	14	44,3±4,9	44,8±3,7	12	14	41,4±5,1	44,4±4,9	11	14
10,5	34,9±42,6	29,9±44,9	9	11	170,7±40,8	166,7±34,0	10	11	135,1±21,3	136,8±26,6	9	11
20,5	22,6±116,1	56,5±112,3	7	8	455,3±100,9	491,0±62,9	8	8	439,8±105,4	434,5±115,4	7	8
60,5	73,0±242,0	125,7±139,7	3	7	1560,0±78,2	1676,8±100,9	3	7	1547,5±220,0	1551,1±170,0	4	7

ligeramente mayor (7% en ambas edades) que el de las primeras crias de C (Tabla 5), aunque la unica diferencia significativa se presentó en la longitud del culmen de las crias dominantes a los 60.5 días (pico, $F=5.3$, $gl=1$, $p=0.05$; Figura 5). Las crias subordinadas de ES no difirieron de las segundas crias de C en el crecimiento en peso (Figura 4, Tabla 5) y culmen (Figura 5) pero mantuvieron una ulna más grande durante todo el desarrollo (Figura 6), si bien, ninguna de estas diferencias fue significativa. El mayor crecimiento de las primeras crias de ES en comparación con las de C pudiera ser solo el resultado del exceso de hembras (el sexo más grande) en ES (proporción de sexos, C: primeras crias, 3 machos: 2 hembras; ES, crias dominantes 2 machos: 6 hembras). En la comparación entre segundas crias y las crias subordinadas la muestra estuvo sesgada a los machos en C (proporción de sexos, C: segundas crias, 4 machos: 1 hembra; crias subordinadas ES, 4 machos: 4 hembras). La ligera tendencia a un mayor crecimiento de ambos tipos de crias en ES es también contrario a la predicción derivada de Hahn (predicción 6).

El peso máximo alcanzado por una cria durante su desarrollo, así como la edad a la que el peso máximo se alcanzó según su estatus no fueron menores en las crias de nidadas ES que en C (MANOVA para peso máximo y edad de peso máximo: tratamiento, $F=0.52$, $p>0.05$, $gl=2$, 20; estatus, $F=0.28$, $p>0.05$, $gl=2$, 20; Figura 7), aunque las hembras de ambos lotes alcanzaron más tarde un peso máximo mayor que los machos (efecto del sexo, $F=39.37$, $p<0.001$, $g.l.=2$, 20). In con una muestra pequeña

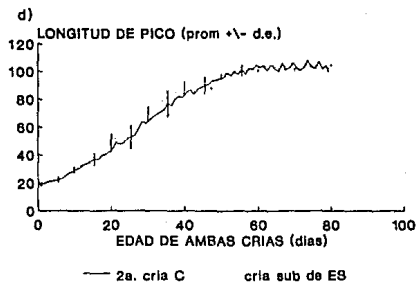
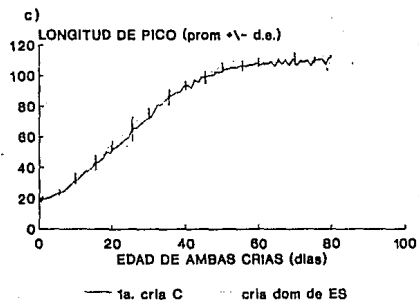
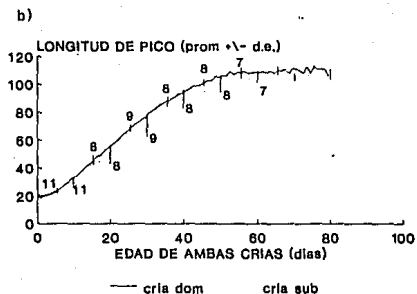
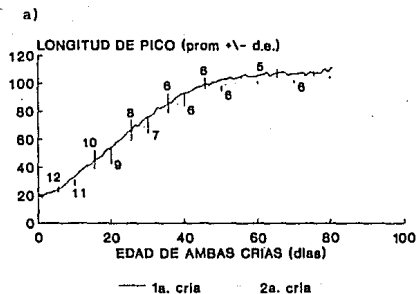


Figura 5. Crecimiento de culmen (mm) de ambas crías en nidadas C (a) y ES (b). En c) y d) se compara el crecimiento de crías primeras/dominantes y segundas/subordinadas de ambos lotes respectivamente. Los números cerca de las curvas representan los tamaños de muestra.

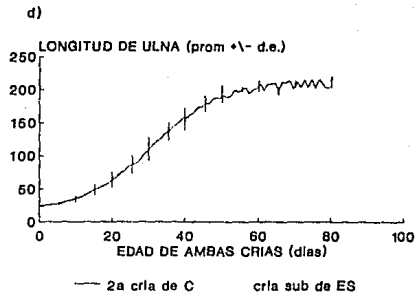
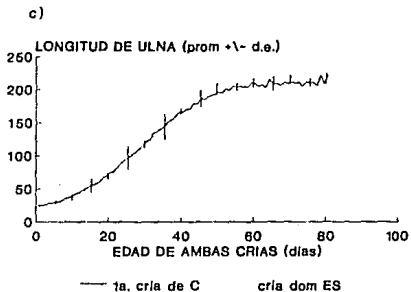
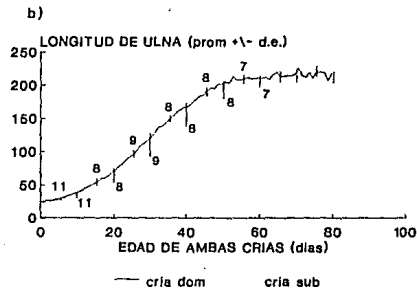
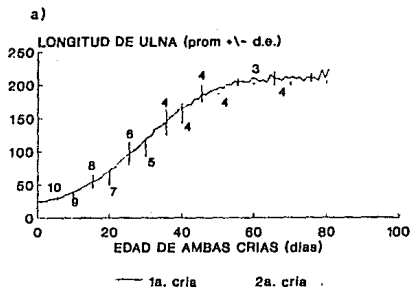


Figura 6. Crecimiento de ulna (mm) de ambas crias en nidadas C (a) y ES (b). En c) y d) se compara el crecimiento de crias primeras/dominantes y segundas/subordinadas de ambos lotes respectivamente. Los números cerca de las curvas representan los tamaños de muestra.

parece delinarse la tendencia en las segundas crías de C (hembras y machos) de alcanzar más rápido su peso máximo (69 días), comparado con las crías subordinadas de ES, que parecen ser las que más se retrasaron en alcanzar su peso máximo (76 días; Figura 7). Sin embargo, la interacción en el modelo de MANOVA no fue significativa ($F=1.24$, g.l. = 2,20, $p>0.05$).

Agresión y Alimentación

En uno de los 10 nidos de C en donde se observó la conducta, no hubo agresión y la segunda cría perdió peso desde su nacimiento hasta su muerte, ocurrida dos días después de formado el nido. En los 9 nidos de C donde hubo agresión, la primera cría dominó claramente a su hermano: en 8 de los 9 nidos, la primera cría dominó consistentemente a la segunda (marcadores globales de picotazos por día: 10:0, 10:0, 9:1, 8:0, 7:0, 7:1, 6:0, 5:0). En el último nido se registró poca agresión durante la observación conductual y la dominancia fue inconsistente (marcador: 3:2). Sin embargo, en este nido la segunda cría murió a los 28.5 días con bajo peso y se tiene registro de agresión de parte de su compañero de nido poco antes de la muerte.

En sólo tres nidos del lote C se observó el inicio de la agresión, que en promedio ocurrió a los 6.8 días de edad de la primera cría (d.e.=0.57, $n=3$). En los tres casos las ventajas de peso (de 36% a 52%), tamaño (culmen: de 16% a 23%; uña: de 7% a 20%) y coordinación motora de la primera cría parecía permitirle dominar consistentemente a su hermano.

Contrario a la predicción de Lack (predicción 7) en 8 de

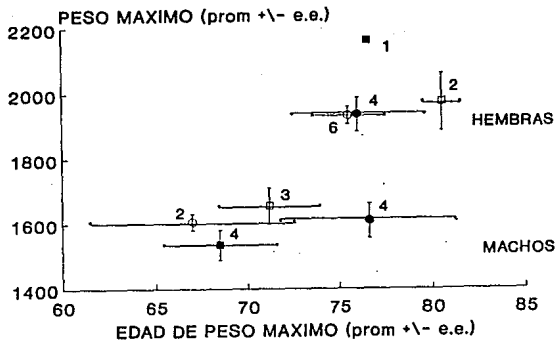


Figura 7. Peso máximo (g) y edad (días) a la que las crías primeras (□) y segundas (■) de C y dominantes (○) y subordinadas (●) de ES lo alcanzaron. Los números junto a los puntos representan los tamaños de muestra.

las 9 nidadas de ES observadas, la jerarquía de dominancia se formó. Como en las nidadas de C. en ES una cría dominó consistentemente a la otra y ésta eventualmente fué la más pesada en el nido. En 6 nidadas de ES se registró el desarrollo de la agresión que en promedio se inició a los 6.8 días de edad de las crías (rango 5.5-9.5 días, n=6). En tres de estos 6 nidos la cría dominante fué 23% a 31% más pesada (\bar{x} =26.3%, d.e.=4.16) que su pareja de nido a la edad a la que se inició la agresión, con un culmen de 13% a 17% más grande (\bar{x} =14.3%, d.e.=2.3) y con una ulna de 3% a 14% mayor (\bar{x} =8.33%, d.e.=5.5). En estos tres nidos el mayor tamaño de la cría dominante se mantuvo hasta el final del crecimiento o hasta que el compañero de nido murió. En los otros tres de los 6 nidos, la cría dominante fué 0% a 7% (\bar{x} =3.3%, d.e.=3.5) menor en peso, -4% a 4% (\bar{x} =0%, d.e.=4) similar en culmen y sin diferencias en la medida de la ulna (0%). En estos tres nidos el menor tamaño de la cría dominante se conservó hasta el final de las observaciones conductuales, a los 20 días de edad, pero posteriormente las tres crías dominantes se convirtieron en las crías más pesadas en su nido. De los 3 nidos de ES donde ya existía agresión al inicio de la observación conductual, en dos la cría dominante fué 11% y 56% más pesada, 14% y 34% mayor en longitud de culmen y 7% y 39% mayor en longitud de ulna. En el tercero, la cría dominante fué 19% más ligera y con una longitud 4% y 13% menor en pico y ulna respectivamente.

De las 9 nidadas de ES donde se observó la conducta, en 7 la cría dominante fué la más pesada en el nido, hasta por lo menos los 40 días de edad de las crías o hasta que una de las crías

murió. En otro nido la agresión fue mínima, ambas crías crecieron mal y cuando la subordinada murió a los 6 días de convivencia la otra incrementó su crecimiento. En otro nido hubo fuerte agresión y clara dominancia de la cría que fue consistentemente la más ligera (marcador 17:1) aunque la diferencia de peso nunca excedió los doscientos gramos en todo el periodo de crecimiento, implicando que a pesar de la dominancia el alimento no se repartió diferencialmente. Las diferencias de peso iniciales entre crías muy parecidas en tamaño no permitieron predecir la dirección de la dominancia. Sin embargo, aquellas crías que lograron dominar a su compañero de nido en nidadas ES, eventualmente fueron las más pesadas (la cría dominante se volvió la más pesada en 7 de los 9 nidos en que se observó la conducta).

A los 0-10 días de edad, cuando la coordinación motriz de los pollos está poco desarrollada, la frecuencia de picotazos de las dos crías sumadas "por edad" fue tan baja en ES como en C ($U=19$, $p>0.47$, $n=5$, 8, Figura 8). Consistente con la hipótesis de Hahn (predicción 7), a los 11-20 días, la frecuencia de picotazos fue 45% mayor en nidadas ES que en nidadas C, aunque la diferencia cayó apenas por debajo de la significancia ($U=6.5$, $p=0.09$, $n=5$, 6; Figura 8). Asimismo, en la comparación "por fecha", la frecuencia total de picotazos a los 0-10 días no fue mayor en nidadas ES ($U=23.5$, $p>0.50$, $n=6$, 8), mientras que a los 11-20 días, la frecuencia de picotazos fue 50% mayor en nidadas ES que en nidadas C ($U=6$, $p=0.03$, $n=6$, 6; Figura 8). La diferencia entre ES y C en la cantidad de agresión pareció

PICOTAZOS (frecc prom \pm e.e.)

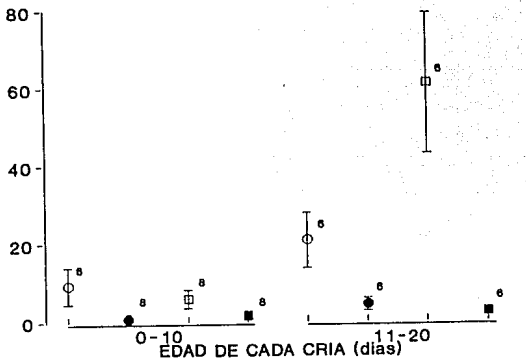


Figura 8. Cantidad de agresión (frecuencia de picotazos) realizada por crias primera (O) y segunda (●) de nidadas C y dominante (□) y subordinada (■) de nidadas ES. Frecuencias calculadas con base en la edad de cada cría (ver texto). Los números junto a los símbolos representan los tamaños de muestra.

deberse a que la frecuencia de picotazos de la cría dominante fué 2.5 veces mayor en ES que en C, si bien la diferencia no fué significativa (0-10 días: $U=23$, $p>0.47$, $n=6$, 8; 11-20 días: $U=12$, $p>0.12$, $n=6$, 7).

Consistente con la hipótesis de Lack (predicción 8), la diferencia en la frecuencia de alimentaciones entre crías de la misma nidada en la misma fecha fué 2.42 veces menor en ES que en C, entre los 0 y 20 días (Figura 9), pero la diferencia se ubico ligeramente por debajo de la significancia, tanto a los 0-10 días ($U=10$, $p=0.08$, $n=5$, 8) como a los 11-20 días ($U=11$, $p=0.09$, $n=7$, 6).

El análisis de la frecuencia total de alimentaciones a ambas crías "por edad" indicó que los padres alimentaron 30% más frecuentemente a las crías de las nidadas ES que a las crías de C, cuando las crías eran pequeñas (0-10 días: $U=2.5$, $p<0.003$, $n=6$, 8; Figura 9). En crías de 11-20 días de edad la frecuencia de alimentaciones aportadas por ambos padres a su nidada no difirió significativamente entre ES y C aún cuando la cantidad de alimento aportada por los padres a las nidadas ES fué 21% mayor que en C ($U=7.5$, $p=0.12$, $n=5$, 6). Al comparar entre ES y C la frecuencia de alimentaciones a ambas crías "por fecha", la tendencia en las diferencias fué ligeramente mayor pero todavía no significativa: en ES los padres alimentaron 34% y 22% más frecuentemente a sus crías que en nidadas C a los 0-10 y 11-20 días respectivamente (0-10 días: $U=5$, $p=0.015$, $n=5$, 8; 11-20: $U=9$, $p=0.09$, $n=6$, 6).

ALIMENTACIONES (frecc prom \pm s.e.)

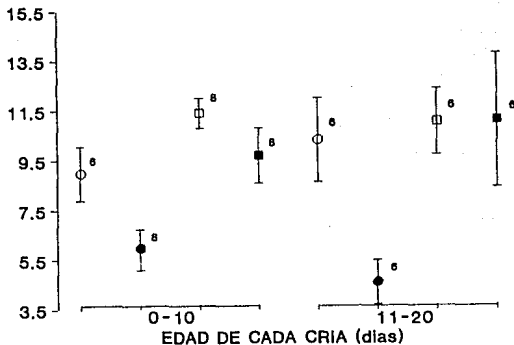


Figura 9. Frecuencia de alimentaciones diarias dadas por ambos padres a crías primera (○) y segunda (●) de nidadas C y dominante (□) y subordinada (■) en nidadas ES. Frecuencias calculadas con base en la edad de cada cría (ver texto). Los números junto a los símbolos representan los tamaños de muestra.

II.- Hipótesis del Intervalo Optimo

Exito Reproductivo y Mortalidad

Las predicciones sobre esta hipótesis se encuentran numeradas en la Tabla 2.

Consistente con la hipótesis de Mock y Ploger (predicción 9), la mortalidad de las segundas crías de ED no difirió significativamente de la de C, aún cuando en ED fué 1.54 veces mayor que en nidadas C ($G=1.87$, $g.l.=1$, $0.20 > p > 0.10$; Tabla 4). Consecuentemente, la proporción de nidadas parcialmente exitosas con respecto a aquellas que emplumaron a sus dos crías fué 1.67 veces menor en ED que en C, aunque la diferencia cayó por debajo de la significancia ($G=2.01$, $g.l.=1$, $0.20 > p > 0.10$). Al hacer estas pruebas incluyendo en la muestra las nidadas depredadas, las diferencias fueron aún más marcadas: por debajo de la significancia en una y significativa en otra (mortalidad de segundas crías: $G=3.38$, $g.l.=1$, $0.1 > p > 0.05$; proporción de nidadas parciales: $G=2.89$, $g.l.=1$, $0.20 > p > 0.10$; Tabla 4). El patrón no significativo es consistente con la hipótesis de Mock y Ploger.

Siete de las 10 segundas crías de ED que murieron se encontraban de 5% a 48% ($\bar{x}=28.3\%$, $d.e.=15.9$) por debajo del peso promedio de las segundas crías de este lote a la misma edad, implicando inanición. Siete de los 10 cadáveres de las segundas crías fueron encontrados, 4 en el nido y 3 fuera de él, posiblemente expulsados por su compañero de nido. Además, la edad promedio de muerte de las segundas crías en este lote fué 13% más corto que el promedio para C, aunque la diferencia

no fué significativa (ED, \bar{x} =13.1 días, d.e.=7.9, n=10; C, \bar{x} =14.9, d.e.=8.89, n=5; U=22, p=0.35, n=5, 10). Los datos de mortalidad, inanición, agresión (ver adelante) y las observaciones ocasionales de las primeras crías de ED expulsando agresivamente del nido a las segundas, indicaron que la causa principal de muerte en estas nidadas fué directa o indirectamente la agresión fratricida.

Crecimiento

El aumento de peso de las primeras crías en nidadas ED fué parecido al de las primeras crías de C, de acuerdo a la hipótesis de Mock y Ploger (predicción 10; Figura 10, Tabla 6). Confirmando la hipótesis de Mock y Ploger (predicción 11), las segundas crías de ED fueron 11% y 43% más ligeras que las segundas crías de C a los 10.5 y 20.5 días de edad respectivamente. Sin embargo, la diferencia solo fué significativa a los 20 días de edad (Figura 10). Aunque a los 60.5 días las segundas crías de ED fueron 15% más ligeras que las segundas crías de C, la diferencia no pudo ser analizada estadísticamente debido a una muestra insuficiente.

El crecimiento en culmen de las segundas crías de ED fué menor que en las segundas crías de C, como ocurrió con el peso, aunque las diferencias no fueron significativas ni a los 10.5, ni a los 20.5 días (Figura 11). El menor crecimiento de las segundas crías de ED, parece no estar relacionada al sexo de los individuos, ya que en ambos lotes la muestra estuvo igualmente sesgada a machos (segundas crías: C, 4 machos:1 hembra; ED, 3 machos: 0 hembras). En el caso de las primeras crías, la proporción de sexos estuvo ligeramente sesgada a los machos de

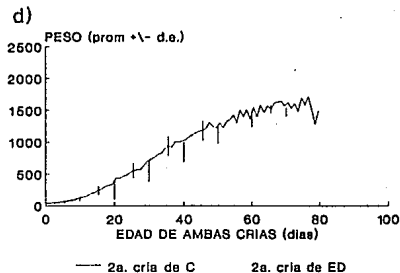
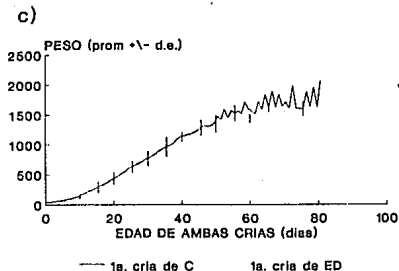
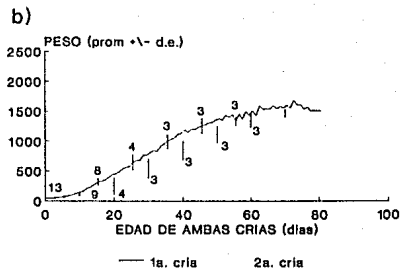
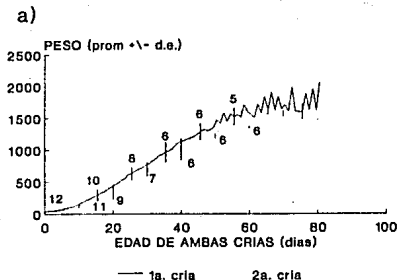


Figura 10. Crecimiento en peso (g) de ambas crias en nidadas C (a) y ED (b). En c) y d) se compara el crecimiento de primeras y segundas crias de ambos lotes respectivamente. Los números cerca de las curvas representan los tamaños de muestra.

Tabla 6. Crecimiento en peso (prom. \pm s.e.) de crias C y ED (predicciones IV y II en Tabla 2). Para edades de 0.5 a 20.5 dias se usaron orubeas de t. Para los 60.5 dias se usaron ANOVAs de 2 vias (tratamiento v sexo).

edad (dias)	primeras crias		n			segundas crias		n		
	C	ED	C	ED	ϕ	C	ED	C	ED	ϕ
0.5	44.3 \pm 4.9	44.5 \pm 5.4	12	12	ns	41.4 \pm 5.1	42.1 \pm 5.7	11	12	ns
10.5	170.7 \pm 40.8	155.0 \pm 31.6	10	13	ns	135.1 \pm 21.4	120.4 \pm 39.8	9	9	ns
20.5	455.3 \pm 100.9	456.5 \pm 75.1	8	8	ns	439.6 \pm 105.4	252.5 \pm 99.3	7	4	*
60.5	1560.0 \pm 78.2	1508.3 \pm 122.5	3	3		1547.5 \pm 220.6	1313.3 \pm 106.6	4	3	†

* = $p < 0.05$, ns = $p > 0.05$

† contraste no realizado por muestra inadecuada

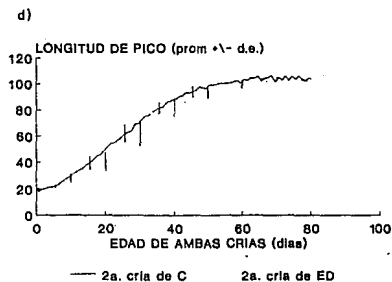
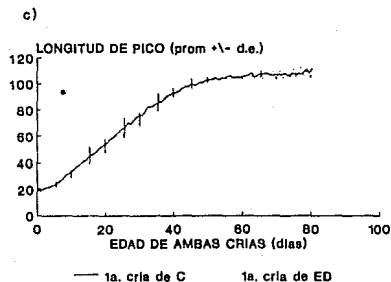
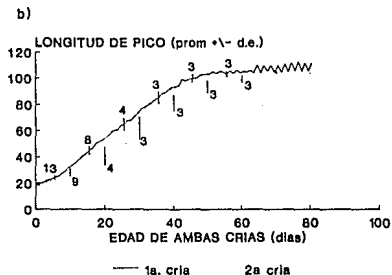
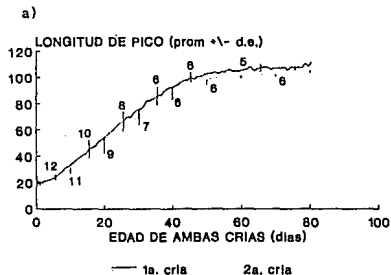


Figura 11. Crecimiento de culmen (mm) de ambas crías en nidadas C (a) y ED (b). En c) y d) se compara el crecimiento de primeras y segundas crías de ambos lotes respectivamente. Los números cerca de las curvas representan los tamaños de muestra.

igual manera en ambos lotes (primeras crías C, 3 machos:2 hembras; ED, 2 machos: 1 hembra). El resumen de los contrastes en el crecimiento se encuentra en la Tabla 6 (Figuras 10, 11, 12).

Agresión y Alimentación

Inconsistente con la hipótesis de Mock y Ploger (predicción 12), en las nidadas ED las segundas crías se alimentaron con una frecuencia parecida a las segundas crías de C durante las tres primeras semanas de vida (0-10 días: $U=25$, $p>0.39$, $n=8$, 7; 11-20 días: $U=13$, $p>0.46$, $n=6$, 4; Figura 13). Además, contrario también a la predicción de Mock y Ploger (predicción 13), la cantidad total de agresión en nidadas ED fué 4.8 veces mayor que en nidadas C a los 0-10 días de edad de las segundas crías ($U=8$, $p=0.01$, $n=8$, 7; Figura 14). A los 11-20 días la diferencia siguió siendo sustancial (2.97 veces mayor), pero no fué significativa ($U=13$, $p>0.46$, $n=6$, 4).

Eficiencia Paterna

Con el propósito de evaluar la eficiencia paterna entre nidadas con diferentes tiempos de asincronía, Mock y Ploger (1987) desarrollaron un índice que relaciona el éxito de emplumado con el volumen promedio diario de alimento aportado por los padres a su nidada. Una versión modificada de este índice se usó para comparar la eficiencia paterna entre tratamientos en el bobo de patas azules. La modificación consistió en relacionar la proporción de crías emplumadas por nido con la frecuencia promedio de alimentación por nidada durante los primeros 30 días de edad de las crías en lugar de la estimación del volumen de alimento aportado por los padres. La modificación

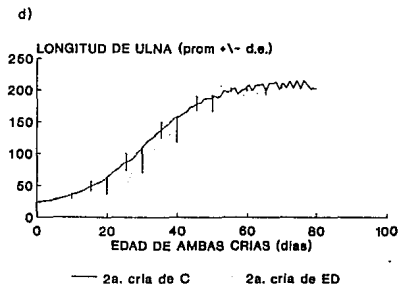
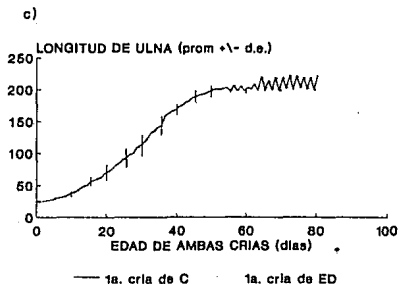
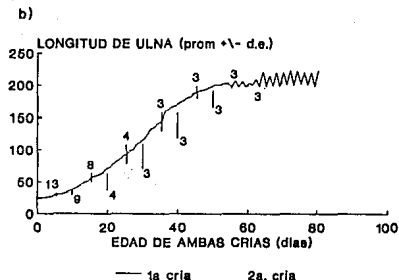
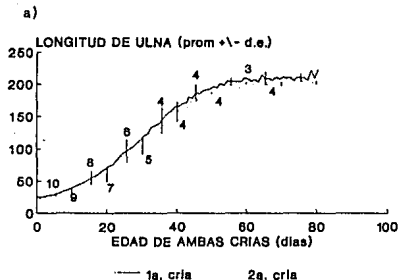


Figura 12. Crecimiento de ulna (mm) de ambas crias en nidadas C (a) y ED (b). En c) y d) se compara el crecimiento de primeras y segundas crias de ambos lotes respectivamente. Los números cerca de las curvas representan los tamaños de muestra.

ALIMENTACIONES (frecc prom \pm e.e.)

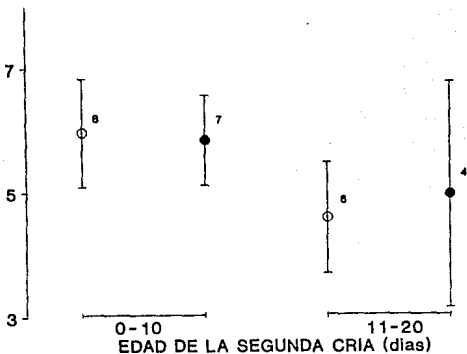


Figura 13. Frecuencia de alimentaciones dadas por ambos padres a ambas crías de nidadas C (○) y ED (●). Frecuencias calculadas con base en la edad de la segunda cría de cada lote. Los números junto a los símbolos representan los tamaños de muestra.

PICOTAZOS (frecc prom \pm e.e.)

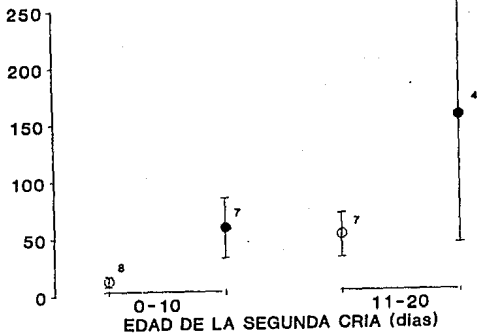


Figura 14. Frecuencia de agresiones (picotazos) dados por ambas crías de C (O) y ED (●). Frecuencias calculadas con base en la edad de la segunda cría de cada lote. Los números junto a los

se debió a que en este trabajo solo se registró la frecuencia de alimentación y no a la cantidad de alimento aportada por los padres. Para este análisis se excluyeron los nidos con muertes atribuibles a depredación. El índice se calculó por edad solo entre C y ES. Entre C y ED el análisis se hizo por fecha debido a que el exagerado intervalo de eclosión entre las crías no permitió una muestra adecuada para la comparación por edad. El índice estandarizado (simplemente por dividir cada índice entre el valor del índice más alto) mostró que el número de crías producidas con respecto a la frecuencia de alimentaciones entregadas por ambos padres a su nidada en ES fué ligeramente menor que en las nidadas C (18.8%; $U=23.5$, $p>0.14$, $n=8, 9$). En ED la eficiencia paterna fué sustancialmente menor (46%) que en las nidadas C ($U=13.5$, $p=0.022$, $n=10, 7$; Tabla 7), consistente con la hipótesis de Mock y Ploger (predicción 14 en Tabla 2).

DISCUSION

I.-Hipótesis de Lack vs. Hahn

Contra lo esperado a partir de ambas hipótesis, el éxito reproductivo y el crecimiento de ambas crías en las nidadas ES no fué inferior que en C. De hecho, consistente con la mayoría de los reportes sobre la manipulación del intervalo de eclosión en otras aves (rev. en Amundsen y Stokland 1988), la proporción de nidadas donde una o ambas crías murieron fué parecida en ES y en C. El crecimiento similar de las crías en ES y C también es inconsistente con ambas hipótesis. Los datos de crecimiento en la manipulación experimental del intervalo de eclosión en Phalacrocorax aristotelis (otro pelecaniforme) indicaron

Tabla 7. Eficiencia materna entre tratamientos (modificado de Mock y Ploer 1987). Los tamaños de muestra fueron: ES=11, C=9 y ED=7. Los valores para los tratamientos ES y C representan los valores por edad. En ED los valores fueron calculados por fecha.

lote	proporción de crías logradas (1 ± d.e.)	frecuencia de alimentación por día (1 ± d.e.)	# índice de eficiencia (1 ± d.e.)	# índice estandarizado
ES	0.83±0.25	20.47±5.09	4.28±1.65	0.82
C	0.78±0.36	16.47±5.07	5.25±2.78	1.00
ED	0.50±0.29	19.38±5.17	2.63±1.57	0.50

proporción de crías empujadas dividido entre la frecuencia de alimentación diaria promedio de ambos padres multiplicada por 100. Este valor es el promedio obtenido para los nidos observados en conducta.

índice dividido entre el valor más alto.

resultados similares Amundsen y Stokland 1988). Aunque como se predijo de la hipótesis de Lack (Hahn 1981), la proporción de nidadas totalmente exitosas fué igual entre nidadas ES y C, es difícil interpretar este resultado en favor de la hipótesis de Lack en ausencia de diferencias en las proporciones de fracasos parciales y totales entre nidadas ES y C.

La evidencia conductual fué consistente con la hipótesis de Hahn y apoyó solo pobremente la hipótesis de Lack. De acuerdo a hipótesis de Lack (1947, 1954, 1966), hubieron tendencias no significativas que indicaron que la muerte de las crías en ES ocurrieron después que en C, posiblemente evitando mayor gasto de los padres en la alimentación de la cría marginal. Además, la diferencia no significativa en la frecuencia de alimentaciones entre crías en ES fué 2.4 veces menor que en C, sugiriendo que, como se predijo, en ES la jerarquía de alimentación no se formó claramente. No obstante estas tendencias, en las nidadas ES no fue indispensable la ocurrencia de asimetrías apreciables entre las crías para que se formara una jerarquía de dominancia estable. El establecimiento de la dominancia en nidos de ES indicó que pequeñas diferencias de tamaño entre las crías parecen influir en la dirección y el desarrollo de la dominancia. Los resultados de un experimento juntando crías sin experiencia social en esta población apoyan también esta idea (Drummond y Osorno en prep.). En otros tres casos cuando las crías fueron muy parecidas en tamaño, la dominancia pudo haberse establecido de acuerdo a la madurez de las crías (por ej. en favor de aquella cría que dió el primer picotazo).

Adicionalmente, la jerarquía entre las crías de ES fué estable ya que no hubo inversiones frecuentes en la dominancia ni en el peso desde el principio de la interacción entre los pollos. Consistente con la información conductual, las Figuras 4, 5 y 6 indican crecimiento diferencial en nidadas ES, similar a aquel de C.

Consistente con la hipótesis de Hahn (1981). La falta de simetrías iniciales entre las crías de ES pareció imponer costos adicionales a los padres ya que para que éstas alcanzaran el mismo crecimiento y sobrevivencia que las crías de nidadas de C. los padres de ES tuvieron que alimentar 50% mas frecuentemente a su nidada, posiblemente porque las crías desperdiciaron energía en fuerte competencia agresiva por la dominancia (30% más que en C). La diferencia sustancial en la alimentación (30%) ocurrió cuando las crías eran pequeñas (0-10 días). A los 11-20 días de edad, la frecuencia de alimentaciones de los padres a ambas crías en ES, fué más parecida a aquella de C. posiblemente porque a esa edad la jerarquía de dominancia permitió distribuir diferencialmente el alimento entre las crías, como ocurrió con las nidadas C. Una mayor cantidad de alimento y fuerte competencia entre las crías de nidadas sincrónicas también han sido reportadas en las dos únicas manipulaciones experimentales del intervalo de eclosión en donde se observó la conducta en la garza garrapatera (Bubulcus ibis: Fujioka 1985, Mock y Ploger 1987).

La disminución de los costos energéticos de la competencia entre hermanos mediante asincronía moderada podría ser particularmente importante en las especies con competencia

agresiva entre hermanos (Mock et al. 1990). El ahorro de energía podría ser un factor que promueve ligeramente en años promedio y sustancialmente en años de escases de recursos la asincronía en la eclosión en el bobo de patas azules. En las especies donde la competencia entre las crías no es agresiva (involucrando posiblemente menores costos de competencia), es posible que la jerarquía de acceso a los recursos paternos propuesta por Lack, explique mejor la función del intervalo de eclosión.

La capacidad de los padres de proveer alimento extra a sus crías pudiera deberse a una inusual abundancia de alimento durante el año de estudio. En una situación de abundancia del alimento no es posible rechazar totalmente la hipótesis de Lack. La dificultad de manipular o medir la disponibilidad del alimento para las aves marinas es una limitación técnica de éste y otros trabajos en los cuales se ha manipulado el intervalo de eclosión.

Varios trabajos en los que se ha manipulado el intervalo de eclosión, que, como éste, han fracasado en demostrar la predicción crucial de la mayor productividad de las nidadas asincrónicas con respecto a las sincrónicas (Fujioka 1985, Haydock y Ligon 1986, Mock y Ploger 1987, revisión en Amundsen y Stockland 1988) han aportado evidencia de que los padres de nidadas sincrónicas son capaces de aumentar su esfuerzo en la alimentación de sus crías, aunque con consecuencias desconocidas en su sobrevivencia y adecuación futuras (Fujioka 1985, Haydock y Ligon 1986, Mock y Ploger 1987). Es posible que

en la mayoría de las especies estudiadas hasta ahora, se hayan confundido los efectos del intervalo de eclosión en la sobrevivencia y crecimiento de las crías con la relajación del supuesto implícito en las hipótesis de Lack y Hahn de que los padres proveen alimento a sus crías a la tasa máxima posible. El esfuerzo extra de los padres para alimentar a dos crías del mismo tamaño pudiera tener un efecto significativo en la reproducción y sobrevivencia futura de los padres si el alimento hubiese estado limitado en el medio en el año del estudio. En este estudio no se midió la disponibilidad de alimento en el medio, sin embargo, la comparación de las curvas de crecimiento del lote C con nidadas naturales en un año de buen crecimiento (1981, Drummond et al. 1986) indicaron un menor crecimiento de las crías en 1986 (Figura 15), implicando menor disponibilidad del alimento. La información disponible sugiere que las aves marinas son capaces de criar pollos extra (revisión en Ydeberg y Bortrom 1989), lo que podría implicar que los padres son conservadores en su esfuerzo reproductivo presente quizá para maximizar su adecuación de por vida (Charnov y Krebs 1974). Un estudi

o
experimental imponiendo costos reproductivos extra a los padres por aumentar su nidada en el salta paredes casero (house wren) indicó que las parejas experimentales aunque lograron emplumar más crías por nido, éstas tuvieron pesos significativamente bajos. La manipulación también tuvo efectos negativos en el peso de emplumado de las crías en la reproducción subsecuente. En contraste, la evidencia experimental en aves de periodos reproductivos cortos (paserinos) indica que los padres alimentan a sus crías a la tasa más alta posible para producir crías de

alta calidad (alto peso al emplumado) y altas probabilidades de reclutamientos a la población reproductiva en las siguientes generaciones (Pettiford et al. 1988, Smith et al. 1989).

II.-Hipótesis del Intervalo de Eclosión Óptimo

Aunque las desventajas de la sincronía fueron moderadas, las desventajas de una asincronía exagerada fueron sustanciales. De acuerdo a las predicciones de la hipótesis del intervalo óptimo (Mock y Ploger 1987) y consistente con los resultados de la asincronía experimentalmente exagerada en el cormorán (Amundsen y Stockland 1988), la mortalidad de las segundas crías de nidadas ED fué mayor y ello disminuyó el éxito reproductivo en estos nidos. Sin embargo, a diferencia de lo demostrado en la garza garrapetera (Mock y Ploger 1987), en el bobo de patas azules la asimetría exagerada, lejos de disminuir la agresión entre crías la aumentó; la agresión en nidadas ED fué 3 veces más alta que en nidadas C. En varios nidos de ED se observó a la cría mayor sacar del nido a la segunda cría, aunque la causa directa de muerte de estas crías pudo haber sido la falta de acceso al alimento después de la exclusión, cuando la cría se encontraba lejos del nido, como lo sugirieron los bajos pesos de las crías antes de morir. La curva de crecimiento de estas crías reveló un crecimiento deficiente (Figura 10), aunque un tamaño de muestra insuficiente dificulta la interpretación de estos resultados.

Es interesante que una mayor disparidad de tamaño entre las crías provocara mayor agresión, ya que es generalmente aceptado (e intuitivamente obvio) que cuando dos contendientes por un

mismo recurso son más simétricos entre sí, la competencia es más intensa (Maynard Smith y Parker 1986). Se ha demostrado que uno de los estímulos próximos que controlan la agresión en el bobo de patas azules es la cantidad de alimento (Drummond y García Chavelas 1989), y la experiencia social (Drummond y Osorno, en prep.). Otro factor que pudiera influir en la agresión es la diferencia de tamaños entre las crías. En términos próximos, el que la agresión de la cría mayor hacia la menor aumentara conforme aumentaron las asimetrías podría estar relacionado con que para las crías mayores, más disparidad en tamaño representa un estímulo más fuerte y menos riesgo de lesión en la competencia. Alternativamente, es posible que una cría muy pequeña no pueda inhibir la agresión de su hermano al ser incapaz de realizar una postura de sumisión que comunique su estatus a su "hermano".

Dado que la asincronía afecta la sobrevivencia de los pollos pequeños y que ello tiene valor reproductivo para los padres (Mock y Parker 1986, Mock et al. 1990), la cría mayor puede obtener mayor ganancia individual al eliminar rápidamente a una cría débil con un componente de adecuación indirecta (sensu Brown 1982), o un valor marginal despreciable (O'Connor 1978, Mock y Parker 1986). Un análisis comparativo del papel del intervalo de eclosión en los sistemas de reducción de la nidada obligado del bobo de máscara S. dactylatra y facultativo del bobo de patas azules S. nebouxii reveló que, aunque sólo parcialmente, el tamaño del intervalo de eclosión parece influir en que los patrones de reducción de la nidada sean del

tipo obligado o facultativo (Anderson 1989): más disparidad entre crías podría convertir el fratricidio facultativo en obligado.

En concordancia con los resultados de este trabajo respecto a la fuerte agresión de las nidadas ED, un reciente análisis experimental, demostró mayor gasto energético entre crías de asincronía extrema (mayor que la asincronía natural) que en nidadas sincrónicas (Bryant y Tatner 1990). Desafortunadamente en su estudio, Bryant y Tatner no midieron el gasto energético de la competencia entre crías de nidadas de asincronía natural y por esta razón las posibilidades explicativas del estudio son limitadas.

El análisis de la eficiencia paterna medida como la frecuencia de alimentaciones por número de crías producidas indicó que las nidadas C fueron marginalmente más eficientes que ES ya que con menor frecuencia de alimentaciones entre las crías, éstas se desarrollaron tan bien como las crías de nidadas ES. Los resultados del índice de eficiencia paterna son consistentes con los reportados por Mock y Ploger (1987) en la garza garrapatera. Los padres del bobo de patas azules parecen tener incentivos para generar asimetrías moderadas y fuertes desventajas en promover asimetrías extremas.

Sorprendentemente, los tratamientos control (EN y C) difirieron entre sí en el crecimiento de ambas crías. Estas diferencias pueden haber estado relacionadas con que desde el principio las crías de C fueron ligeramente más grandes que las crías de EN, imponiendo una ventaja inicial en el crecimiento.

La exclusión de las crías cuyas muertes fueron atribuibles a

depredación en las muestras, no cambió sustancialmente los resultados de éxito reproductivo. En casi todos los casos de muerte (excluyendo la depredación), la víctima se encontraba con bajo peso el último día que se registró viva, lo que sugiere que la causa de muerte fué inanición.

En conclusión, la explicación última sobre el intervalo de eclosión en el bobo de patas azules parece, al menos parcialmente, consistente con las hipótesis de Hahn (1981) y Mock y Ploger (1987) y en menor grado con el mecanismo implícito en la hipótesis de Lack (1947, 1954, 1966). Los resultados de esta manipulación sugirieron que las asimetrías moderadas de edad/tamaño entre las crías de un mismo nido promueven la eficiencia paterna al reducir el agonismo entre las crías. Por lo menos en sistemas de reducción de nidada donde la eliminación de la cría marginal es por agresión fratricida ritualizada esta ventaja podría ser relevante en años de escasés del alimento.

En el bobo de patas azules el intervalo de eclosión parece representar un óptimo que provee de máxima eficiencia a los padres en cuanto al número de crías producidas con respecto a la cantidad de alimento entregado. La eficiencia de los padres se vió disminuida por el desperdicio de energía de las crías en conflicto, por el gasto extra en alimentación en nidadas ES y por los costos debidos a fuerte agresión de las crías mayores hacia las segundas crías en nidadas ED.

Otras Hipótesis

Los datos de este trabajo, sin embargo, no pueden excluir

totalmente las explicaciones ofrecidas por otras hipótesis. Los padres del bobo de patas azules, podrían aumentar beneficios de la asincronía entre sus crías por disminuir, vía este mecanismo, la demanda máxima del alimento y por evitar fracasos totales de su nidada por depredación (por ej. depredación de gaviotas sobre huevos del bobo de patas azules; obs. pers.).

Las diferencias entre ES y C en el análisis de la conducta de alimentación "por fecha" fueron mayores que aquellas "por edad" indicando que una ventaja de la asincronía puede ser debida simplemente al espaciamiento entre las crías. Sin embargo, esta no es una evidencia fácilmente interpretable en favor de la hipótesis de la disminución de la demanda máxima (Hussell 1972) ya que tanto el reparto del alimento como el crecimiento entre crías de un mismo nido fueron diferenciales. Además, la sincronía en la eclosión aparentemente no permitió acortar el tiempo de permanencia de las crías en el nido (disminuyendo consecuentemente el riesgo de depredación de las crías o el tiempo de esfuerzo y riesgo de los padres), ya que no hubieron diferencias significativas en la edad en que las crías de ES y C alcanzaron el peso máximo. Aunque como ya se sabía para el bobo de patas azules (Drummond et al. 1991), las crías macho alcanzaron su peso máximo poco antes que las hembras de tamaño mayor.

Una hipótesis relativa a la teoría de la proporción de los sexos podría ser relevante para entender la evolución de la magnitud del intervalo de eclosión en el bobo de patas azules. Dado el dimorfismo sexual inverso y la competencia entre crías, sería interesante analizar hasta que punto el intervalo de

eclosión en esta ave cuenta para asegurar una igual inversión en hembras y machos (Slasgvold 1990) y hasta que punto los padres pueden manipular la proporción de sexos de sus crías en su provecho. En resumen, aunque el factor responsable del intervalo de eclosión en los bobos fuese la disminución de la competencia agresiva, es posible que el espaciamiento entre las crías implique varias ventajas para los padres.

AGRADECIMIENTOS

A Hugh Drummond, director de este trabajo de tesis, mi más profundo agradecimiento y admiración..

A los integrantes de mi comité de evaluación, Doctores, Maestros y Biólogos: Hugh Drummond, Rodolfo Dirzo, Constantino Macías, Carlos Cordero, Carlos García Saez, Irene Pisanty y Miriam Benabib, todos ellos profesionales y amantes de su trabajo, mil gracias por el tiempo y esfuerzo dedicado. Sus comentarios contribuyeron significativamente a mejorar el manuscrito. A Lynden Higgins por los comentarios al manuscrito final.

A los mis compañeros y amigos del Laboratorio de Conducta Animal del Centro de Ecología, mi más profundo agradecimiento. En todo momento aprendí de ellos y con ellos y siempre recibí lo mejor de ellos. En especial agradezco a Marce, Rocky, Tino, Fed, Le, Itzia y Cris. Todos ellos han contribuido de mil maneras a este trabajo.

A todos aquellos que no nombro pero que en tan largo tiempo de una u otra manera participaron conmigo en la realización de esta tesis, simplemente ¡gracias!

El apoyo de mi familia fué, en todo momento, determinante. Gracias Ale, Rodri, Lupita, Chelin, Madai y Josué y, por supuesto, Doña Jose.

Agradesco a Dalila Pinson, Pablo Navarro, Leopoldo Valiente, Marcela Osorio-Beristain y Jaime Ramirez su valiosa colaboración en el trabajo de campo. Los pescadores de la Boca de Camichin y de San Blas, en Nayarit proveyeron apoyo de varias maneras. El permiso para el trabajo de campo en la Isla Isabel, fué proporcionado por la Secretaría de Desarrollo Urbano y Ecología. El apoyo financiero fué generosamente provisto por National Geographic Society al Dr. H. Drummond, director de esta tesis.

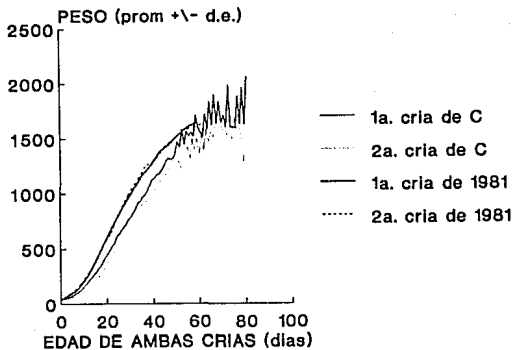


Figura 15. Comparación del crecimiento en peso (g) de ambas crías en nidadas naturales en un año de buen crecimiento (1981) y en nidadas C (1986).

LITERATURA CITADA

- Amundsen, T. and J.N. Stokland. 1988. Adaptive significance of asynchronous hatching in the shag: a test of the brood reduction hypothesis. *Journal of Animal Ecology*. 57:329-344.
- Anderson, D.J. 1989. The role of hatching asynchrony in siblicidal brood reduction of two booby species. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 25:363-368
- Bollinger, P.B., Bollinger, E.K. and R. A. Milecki. 1990. Test of three hypothesis of hatching asynchrony in the common tern. *The Auk*. 107:696-706.
- Brown, J.L. 1975. The evolution of behavior. Norton. New York.
- Bryant, D.M. and P. Tatner. 1990. Hatching asynchrony, sibling competition and siblicide in nestling birds: studies of swiftlets and bee-eaters. *Anim. Behav.* 39:657-671.
- Cash, K.J. and R.M. Evans. 1986. Brood reduction in the american white pelican (Pelecanus eritorhynchos). *Behav. Ecol. Sociobiol.* 18:413-418.
- Charnov, E.L. 1972. The theory of sex allocation. Princeton University Press. Princeton.
- Charnov, E.L. and J.R. Krebs. 1974. On clutch size and fitness. *Ibis* 116: 217-219.
- Clark, A.B. and D.S. Wilson. 1981. Avian breeding adaptations: hatching asynchrony, brood reduction, and nest failure. *The Quarterly Review of Biology*. 56:253-277.
- Clark, A.B. and D.S. Wilson. 1985. The onset of incubation in birds. *An. Nat.* 125:603-611.
- Drummond, H. and C.G. Chavelas. 1989. Food shortage influences

- sibling aggression in the blue-footed booby. *Anim. Behav.* 37:806-819.
- Drummond, H., Gonzalez, E. and J.L. Osorno. 1986. Parent-offspring cooperation in the blue-footed booby (*Sula nebouxii*): social roles in infanticidal brood reduction. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 19:365-372.
- Drummond, H., Osorno, J.L., Torres, R. Garcia-Chavelas, C. and H. Merchant. 1991. Sexual size dimorphism and sibling competition: Implications for avian sex ratios. *Am. Nat.*
- Fujioka, M. 1985(a). Sibling competition and siblicide in asynchronously-hatching broods of the cattle egret *Bubulcus ibis*. *Anim. Behav.* 33:1228-1242.
- Fujioka, M. 1985(b). Food delivery and sibling competition in experimentally even-aged broods of cattle egret. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 17:67-74.
- 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. Theor. Biol.* 7:17-52.
- Haydock, J. and D. Ligon. 1986. Brood reduction in the chihuahuan raven: an experimental study. *Ecology.* 67:1194-1205.
- Howe, H.F. 1976. Egg size, hatching asynchrony, sex, and brood reduction in the common grackle. *Ecology.* 57:1195-1207.
- Hussell, D.J.L. 1972. Factors affecting clutch size in arctic passerines. *Ecol. Monogr.* 42:317-364.

- Inoue, Y. 1985. The process of asynchronous hatching and sibling competition in the little egret Egretta garzetta. Colonial Waterbirds. 8:1-12.
- Lack, D. 1947. The significance of clutch-size. Ibis. 89:302-352
- Lack, D. 1954. The Natural Regulation of Animal Numbers. Oxford University Press. Oxford
- Lack, D. 1966. Population Studies of Birds. Clarendon Press. Oxford.
- Lack, D. 1968. Ecological Adaptation For Breeding in Birds. London: Methuen.
- Lessells, C.M. and M.I. Avery. 1989. Hatching asynchrony in european bee-eaters Merops apiaster. Journal of Animal Ecology. 58:815-835.
- Magrath, R.D. 1989. Hatching asynchrony and reproductive success in the blackbird. Nature. 339:536-538.
- Maynard Smith, J. and G. Parker. 1976. The logic of asymmetrical contest. Anim. Behav. 24:159-175.
- Mead, P.S. and M.L. Morton. 1985. Hatching asynchrony in the Mountain White-crowned Sparrow (Zonotrichia leucophrys oriantha): a selected or incidental trait? Auk 102:781-792.
- Mock, D.W. 1984. Infanticide, siblicide and avian nesting mortality. Pp 3-30. In: Infanticide: Comparative and Evolutionary Perspective (G. Hausfather and S.B. Hrdy, Eds.). New York, USA: Aldine.
- Mock, D.W. and G.A. Parker. 1986. Advantages and disadvantages of egret and heron brood reduction. Evolution. 40:459-

- Mock, D.W. and B.J. Ploger. 1987. Parental manipulation of optimal hatch asynchrony in cattle egrets: an experimental study. *Anim. Behav.* 35:150-160.
- Mock, D.W. and P.L. Schwagmeyer. 1990. The peak loud reduction hypothesis for avian hatching asynchrony. *Evolutionary Ecology.* 4:249-260.
- Mock, D.W., Drummond, H. and C. H. Stinson. 1990. Avian Siblicide. *American Scientist.* 78:438-449.
- Nelson, J.B. 1978. The Sulidae: Gannets and Boobies. Oxford University Press, London.
- Nisbet, I.C.T. and M.E. Cohen. 1975. Asynchronous hatching in common and roseate terns, Sterna hirundo and S. dougallii. *Ibis.* 117:
- Nuechterlein, G.L. 1981. Asynchronous hatching and sibling competition in western grebes. *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.
- Parsons, J. 1975. Asynchronous Hatching and chick mortality in the herring gull (Larus argentatus). *Ibis.* 117:517-520.
- Pettifor, R.A., Perrins, C.M. and R.H. McCleery. 1988. Individual optimization of clutch size in great tits. *Nature.* 336:160-162.
- Ploger, B.J. and D.W. Mock. 1986. Role of sibling aggression in food distribution to nestling cattle egrets (Bubulcus ibis). *The Auk.* 103:768-776.

- Richter, W. 1982. Hatching asynchrony: the nest failure hypothesis and brood reduction. *Am. Nat.* 120:828-832.
- Ricklefs, R.E. 1965. Brood reduction in the curve-billed thrasher. *The Condor.* 67:505-510.
- Robinson, K.D. and J. T. Rotenberry. 1991. Clutch size and reproductive success of House Wrens rearing natural and manipulated broods. *The Auk.* 108:277-284.
- Seddon, P.J. and Y. Van Heezik. 1991. Effects of hatching order, sibling asymmetries, and nest site on survival analysis of Jackass Penguin chicks. *The Auk.* 108:548-555.
- Shaw, P. 1985. Brood reduction in the blue-eyed shag Phalacrocorax atriceps. *Ibis.* 127:176-194.
- Siegel, S. 1972. Estadística No Paramétrica. (2a. Ed.) Trillas. México.
- Skagen, S.K. 1988. Asynchronous hatching and food limitation: a test of Lack's hypothesis. *The Auk.* 105:78-87.
- Slagsvold, T. 1990. Fisher's sex ratio theory may explain hatching patterns in birds. *Evolution.* 44:1009-1017.
- Slagsvold, T. and J.T. Lifjeld. 1989. Hatching asynchrony in birds: hypothesis of sexual conflict over parental investment. *Am. Nat.* 134:239-253.
- Smith, H.G., Kalander, H. and J.A. Nilsson. 1989. The trade-off Between offspring number and quality in the great tit Parus major. *Journal of Animal Ecology.* 58:383-401.
- Sokal R. and J. Rolf. 1981. Biometry. (2a. Ed). Freeman and Company. New York.
- Stokland, J.N. and T. Amundsen. 1988. Initial size hierarchy in broods of the shag: relative significance of the egg size

- and hatching asynchrony. *The Auk*. 105:308-315.
- Stouffer, P.C. and H. W. Power. 1990. Density effects on asynchronous hatching and brood reduction in European Starlings. *The Auk*. 107:359-366.
- Stouffer, P.C. and H. W. Power. 1991. An experimental test of the brood reduction hypothesis in European Starlings. *The Auk*. 108:519-531.
- Ydenberg, R.C. and D.F. Bertram. 1989. Lack's clutch size hypothesis and brood enlargement studies on colonial seabirds. *Colonial Waterbirds*. 13:134-137.
- Zach, R. 1982. Hatching asynchrony, egg size, growth, and fledging in tree swallows. *The Auk*. 99:695-700.