

168  
2ej



**UNIVERSIDAD NACIONAL AUTONOMA  
DE MEXICO**

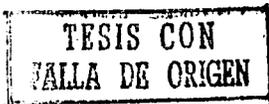
**FACULTAD DE CIENCIAS**

**ECOLOGIA REPRODUCTIVA Y REDUCCION  
DE LA NIDADA DEL PELICANO CAFE  
*Pelecanus occidentalis* EN LA ISLA ISABEL,  
NAYARIT.**

**T E S I S**  
que para obtener el título de  
**B I O L O G O**  
presenta  
**DALILA DE LOS ANGELES PINSON RINCON**

MEXICO, D.F.

1992





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

<b>I.- INTRODUCCION</b> .....	1
1) Tamaño poblacional .....	1
2) Tamaño de la puesta .....	1
3) Reducción de la nidada .....	2
a) Reducción obligada de la nidada .....	3
b) Reducción facultativa de la nidada .....	4
4) Infanticidio .....	4
5) Hipótesis del conflicto padre-hijo .....	5
6) Influencia de la cantidad de alimento y del tamaño de presa en el siblicidio .....	6
 <b>II.- ECOLOGIA REPRODUCTIVA Y REDUCCION DE LA NIDADA EN PELECANIFORMES</b> .....	 8
1) Ecología reproductiva .....	8
a) Ciclo de anidación .....	8
b) Tamaño de la puesta y de la nidada .....	8
c) Incubación .....	8
d) Cuidado de las crías .....	9
2) Reducción de la nidada .....	9
 <b>III.- BIOLOGIA DE <i>Pelecanus occidentalis</i> Linnaeus</b> .....	 14
1) Ubicación taxonómica .....	14
2) Descripción morfológica .....	14
3) Distribución geográfica .....	15
4) Habitat .....	15
5) Epoca y edad de reproducción .....	16
6) Formación del nido .....	16
7) Ciclo de anidación .....	16
8) Puesta .....	17
9) Crías .....	17
10) Productividad .....	17

11) Reducción de la nidada .....	18
12) Hábitos alimenticios .....	18

#### **IV.- ECOLOGIA REPRODUCTIVA DEL PELICANO**

##### **CAFE (*Pelecanus occidentalis*) EN LA**

<b>ISLA ISABEL, NAYARIT .....</b>	<b>20</b>
-----------------------------------	-----------

<b>OBJETIVOS .....</b>	<b>20</b>
------------------------	-----------

<b>METODOS .....</b>	<b>20</b>
----------------------	-----------

1) Sitio de estudio .....	20
---------------------------	----

2) Zona de trabajo .....	21
--------------------------	----

3) Selección de la muestra .....	21
----------------------------------	----

4) Muestreo durante el ciclo reproductivo .....	21
---	----

5) Confiabilidad interobservador .....	27
--	----

<b>RESULTADOS .....</b>	<b>27</b>
-------------------------	-----------

1) Tamaño de la puesta .....	27
------------------------------	----

2) Intervalos de puesta y de eclosión .....	29
---	----

3) Tiempo de incubación .....	32
-------------------------------	----

4) Exito de eclosión .....	32
----------------------------	----

5) Fechas de puesta y de eclosión .....	32
---	----

6) Edad de emplumado y vuelo .....	36
------------------------------------	----

7) Supervivencia de las crías .....	36
-------------------------------------	----

8) Exito de los nidos .....	40
-----------------------------	----

9) Causas de muerte de las crías .....	40
--	----

10) Crecimiento .....	46
-----------------------	----

A.- Crías de edad conocida .....	46
----------------------------------	----

Nidos con una y dos crías .....	47
---------------------------------	----

Nidos con tres crías .....	48
----------------------------	----

B.- Crías de edad estimada .....	49
----------------------------------	----

C.- Curvas globales de crecimiento .....	49
--	----

#### **V.- AGONISMO Y ALIMENTACION ENTRE**

<b>CRIAS HERMANAS .....</b>	<b>54</b>
-----------------------------	-----------

<b>OBJETIVOS .....</b>	<b>54</b>
------------------------	-----------

<b>METODOS .....</b>	<b>56</b>
----------------------	-----------

1) Zona de trabajo .....	56
--------------------------	----

2) Selección de la muestra .....	56
----------------------------------	----

3) Categorías conductuales .....	56
4) Confiabilidad interobservador .....	60
<b>RESULTADOS</b> .....	<b>63</b>
1) Formas de alimentación .....	63
2) Agresión asociada a la alimentación .....	63
3) Proporción de alimento a cada cría .....	65
4) Orden de alimentación de las crías .....	65
5) Agresión entre crías .....	67
a) Frecuencia de agresión de primeras y segundas crías .....	67
b) Mortalidad presumiblemente debida a la agresión y desarrollo de la agresión .....	69
 <b>VI.- DISCUSION Y CONCLUSIONES</b> .....	 71
 <b>APENDICES</b> .....	 77
I.- Especies encontradas en la dieta del pelícano café .....	77
II.- Relación entre el crecimiento de las crías y la agresión ...	79
 <b>AGRADECIMIENTOS</b> .....	 91
 <b>LITERATURA CITADA</b> .....	 92

## RESUMEN

Del 26 de marzo al 23 de junio de 1987, se llevó a cabo un estudio sobre la ecología reproductiva y la conducta social en el nido en la colonia de pelícano café (*Pelecanus occidentalis*) en la Isla Isabel, Nayarit. Se pretendió conocer si en esta especie ocurre reducción de la nidada y determinar el porcentaje de sobrevivencia de primeras, segundas y terceras crías, si la agresión se relaciona con la alimentación y si existe preferencia de los padres para alimentar primero a alguna de las crías.

El intervalo de puesta fue de 2.19 días en puestas de dos huevos y de 1.90 entre el 1o y 2o huevos y de 2.25 días entre el 2o y el 3o en puestas de tres huevos. El pico máximo de puesta ocurrió a finales de marzo y el de eclosiones a finales de abril.

El tiempo promedio de incubación fue de 30.38 días. El intervalo de eclosión existente entre las crías dió como resultado una diferencia evidente de tamaño entre las crías recién eclosionadas de un mismo nido.

El éxito de eclosión fue mayor en las puestas de uno (0.92) que en las de dos (0.81) y tres huevos (0.78). EL número de crías que emplumaron en promedio fue 0.84 para nidos de una cría, 1.0 para nidos de dos crías y 0.54 para nidos de tres crías.

Se registró una mayor mortalidad durante los primeros diez días de vida de las crías, siendo mayor en las terceras crías que en las segundas y que en las únicas y primeras. La sobrevivencia de crías fue mayor en las nidadas de crías únicas que en las de dos y tres crías, lo mismo que sus tasas de crecimiento, aunque emplumaron en promedio más crías en las nidadas de dos.

Las crías se alimentaron de dos formas (indirecta y directa) con una transición paulatina entre ambas. La cría mayor fue alimentada preferentemente en 60.0% de los trenes de alimentación en que ambas crías lo solicitaron y recibió en promedio una proporción mayor tanto de bocados como de masa de alimento.

La tasa de agresión fue más alta en los primeros días de vida y disminuyó conforme aumentó la edad, sin que los padres intervinieran

de manera aparente en las peleas. La primera cría mostró una tasa de agresión mayor que la segunda cría en 8 de los 10 nidos observados. La agresión que se presentó entre las crías no se asoció a los períodos de alimentación.

Los resultados encontrados parecen indicar que más que conflicto existe cooperación entre el padre y la primera cría (o la cría mayor) para llevar a cabo la reducción facultativa de la nidada mediada por agresión entre crías, que es el mecanismo de reducción en esta especie.

## I. INTRODUCCION

### 1) TAMAÑO POBLACIONAL.

Los factores densodependientes son los principales responsables de la regulación del tamaño de las poblaciones de aves (Lack, 1954; Ashmole, 1963). Algunos de estos factores son la disponibilidad de sitios de anidación a nivel local (Nelson, 1983) y del alimento (Thomson, 1950; Lack, 1966; Immelman, 1973), y la depredación.

Existen puntos de vista opuestos sobre los mecanismos por medio de los cuales se lleva a cabo la regulación del tamaño poblacional. Lack (1954) y Ashmole (1963) apoyan la idea de que la competencia directa por el alimento es el factor responsable del control de las poblaciones, mientras que otros plantean que son los organismos los que regulan y mantienen el número poblacional por debajo del nivel de sobreexplotación de los recursos en el cual habría competencia.

### 2) TAMAÑO DE LA PUESTA.

El tamaño de la puesta (número de huevos puestos por nido) es el factor del cual depende directamente el tamaño de la nidada. El tamaño de la puesta depende de una serie de factores tales como el habitat, la densidad de población, la disponibilidad de alimento, la edad de los adultos en reproducción, la fecha de anidación, latitud, altitud, longitud, etc (Lack, 1947, 1954; Thomson, 1950; Klomp, 1970; Immelman, 1973).

Lack (1954) propuso que el tamaño de puesta está determinado a nivel último por el número promedio máximo de pollos que los padres pueden criar exitosamente en una región y época determinada. Por el contrario, Charnov y Krebs (1974) desarrollaron un modelo con el que demostraron que el tamaño óptimo de puesta no necesariamente maximiza el número de crías en una temporada como propuso Lack (1954). Este modelo toma en cuenta la mortalidad de los adultos y supone que la mortalidad de las crías se incrementa al aumentar el tamaño de la puesta.

Hogstedt (1980) demostró que en las urracas (*Pica pica*) no existe un tamaño único y óptimo de nidada sino varios y planteó que el número de huevos puestos depende de la calidad del territorio que las aves son capaces de adquirir y defender. Por lo tanto, los territorios de alta calidad están asociados con tamaños de puesta grandes y con una tasa de sobrevivencia de individuos adultos también alta. Se ha demostrado que la edad de los padres también influye en el tamaño de la puesta. El número de huevos puestos es menor en individuos jóvenes (Coulson & White, 1958) o los huevos son más pequeños y ligeros (Richdale, 1957; Davis, 1975). Otro factor que influye en el número de huevos es la fecha de puesta dentro de la temporada de anidación. Los individuos que ponen huevos al principio de la temporada tienen un tamaño de puesta mayor asociado además a que son las aves de mayor edad (Blus & Kcahey, 1978; Richdale, 1957; Coulson, 1966).

### 3) REDUCCION DE LA NIDADA.

En algunas especies de aves el tamaño de la nidada puede ser ajustado después de la eclosión a las condiciones de alimento prevalentes, eliminando alguna(s) cría(s) para asegurar la sobrevivencia de la(s) otra(s) en un lugar y época determinada (Lack, 1947, 1954, 1968; Ricklefs, 1965, 1977).

Se puede esperar que la reducción de la nidada ocurra principalmente en las especies que habitan en sitios donde la disponibilidad de alimento durante la etapa de alimentación de las crías es impredecible (Ricklefs, 1965; Howe, 1976; O'Connor, 1978; Mock, 1984a).

La pérdida de una cría podría disminuir la adecuación de los padres. Sin embargo, en teoría es más redituable para los padres producir pocas crías con altas probabilidades de sobrevivir y reproducirse en el futuro, que producir muchas crías en condiciones de inanición y con bajas probabilidades de sobrevivir, o incluso perder la nidada completa (O'Connor, 1978).

En algunas especies los padres comienzan la incubación hasta que terminan la puesta, estableciendo así una eclosión sincrónica de la

nidada, mientras que en otras, los padres comienzan a incubar a partir de que es puesto el primer huevo, lo que trae como consecuencia que las crías eclosionen con intervalos de tiempo, que sean de diferente tamaño y que presenten diferentes habilidades competitivas durante su desarrollo, perjudicando así a la última cría en eclosionar (Lack, 1954, 1968; Braun, 1981; Mock, 1984b).

Se ha sugerido que la eclosión asincrónica facilita la reducción de la nidada y de esta manera promueve la adecuación directa de los padres. Sin embargo no se puede afirmar que la reducción de la nidada sea la única ventaja derivada de la eclosión asincrónica en todas las aves (Lack, 1954; Mock, 1984a; Mock & Ploger, 1987) aún cuando es la hipótesis más apoyada y aceptada.

Estudios con nidadas experimentales de la gran garceta (*Casmerodius albus*) y de la gran garza azul (*Ardea herodias*) han demostrado que la asincronía opera facilitando una jerarquización estable en el nido relacionada con el tamaño, influyendo sobre la sobrevivencia de las crías (Mock & Parker, 1986), lo cual apoya la idea de que la asincronía natural es la más productiva para los padres (Fujioka, 1985; Mock & Ploger, 1987).

Los padres ejercen cierto control sobre el grado de asincronía en la eclosión maximizando la eficiencia de su cuidado y por lo tanto su adecuación (Mock & Ploger, 1987). De esta forma la asimetría competitiva entre las crías puede permitir un uso más eficiente de los recursos paternos.

La reducción de la nidada ocurre de manera obligada y facultativa.

**a) Reducción obligada de la nidada.** Esta se presenta en especies con tamaño de puesta de solo dos huevos, de los cuales el segundo funciona supuestamente como "seguro" contra la pérdida o fracaso del primero. Cuando ambas crías eclosionan, la menor siempre es eliminada a una edad temprana (menos de 10 días de edad), ya que aparentemente los padres son capaces de criar un solo pollo. Este tipo de reducción se presenta en águilas (género *Aquila*, Meyburg, 1974; Brown et al, 1977; Edwards & Collopy, 1983), en el bobo enmascarado y en el bobo café (*Sula dactylatra* y *Sula leucogaster* respectivamente; Dorward, 1962), en la gaviota de patas negras (*Rissa tridactyla*; Braun & Hunt, 1983), en el pelícano blanco (*Pelecanus*

*onocrotalus*; Vesey-Fitzgerald, 1957) y en el pelicano blanco americano (*Pelecanus erythrorhynchos*; Cash & Evans, 1986).

**b) Reducción facultativa de la nidada.** Esta se presenta en especies donde el tamaño de puesta podría ser igual al número máximo de crías que los padres pueden sacar adelante bajo condiciones favorables de alimento. En condiciones desfavorables, las crías más pequeñas son eliminadas al comienzo de su desarrollo, lo que permite la sobrevivencia del resto de la nidada (Lack, 1947, 1954, 1968; Ricklefs, 1965). El número de sobrevivientes hasta el emplumado depende de factores tales como la cantidad de alimento en el medio (Procter, 1975; Braun & Hunt, 1983) y de la variación individual de los padres en su capacidad para traer alimento al nido (Drummond & García Chavelas, 1984). Esta forma de reducción se ha reportado en el águila pescadora (*Pandion haliaetus*; Jamieson et al, 1983), en la "skua" del Polo Sur (*Catharacta maccormicki*; Procter, 1973), en el bobo de patas azules (*Sula nebouxii*; Nelson, 1978; Drummond et al, 1986) y en varios ardeídos (Mock, 1984a, 1984b, 1985; Mock & Ploger, 1987).

#### 4) INFANTICIDIO.

Mock (1984a) definió el infanticidio como "la conducta que hace una contribución directa y significativa a la muerte inmediata sobre un embrión o un miembro recién nacido de la propia especie del ejecutor". En aves el infanticidio se puede deber a: (1) explotación de la víctima (canibalismo); (2) manipulación de los padres o (3) competencia por los recursos con la cría víctima (fuente más importante de mortalidad en algunas especies de aves).

En la mayoría de las aves los padres juegan un papel pasivo e indirecto en el infanticidio paterno, inclinando su inversión de alimento hacia la cría más activa, que generalmente es la que pide alimento con mayor intensidad y/o es la más grande y fuerte.

El fratricidio involucra la muerte de una cría, provocada por su hermano mediante conductas de hostigamiento (Procter, 1975; Braun, 1981). Puede ser obligado o facultativo y puede asociarse a: (1) agresión de un hermano (Meyburg, 1974; Gargett, 1978; Fujioka,

1985; Cash & Evans, 1986); (2) monopolización del alimento por parte de una cría (Procter, 1975; Drummond et al, 1986; Mock & Ploger, 1987) ó (3) expulsión de una cría del nido (Dorward, 1962; Meyburg, 1974; Braun et al, 1978; Nelson, 1978; Cash & Evans, 1986).

En muchas especies que practican el fratricidio facultativo ocurre una disminución en la intensidad de las peleas entre hermanos si la probable víctima logra sobrevivir más allá de cierta edad (Ingram, 1959). Las especies que presentan fratricidio obligado no parecen mostrar una disminución de la agresión, ya que al parecer, el fin último es asegurar la producción de una y no de dos crías (Dorward, 1962; Mock, 1984a; Drummond, 1987).

El fratricidio ha sido reportado principalmente en aves de presa y en aves marinas. Dentro de éstas últimas se cuentan el bobo enmascarado y el bobo café (Dorward, 1962; Kepler, 1969; Simmons, 1970; Woodward, 1972; Amerson & Shelton, 1976; Nelson, 1978), el pelícano blanco (Vesey-Fitzgerald, 1957), el pelícano blanco americano (Cash & Evans, 1986), el pelícano espalda rosa *Pelecanus rufescens* (Barka & Brown, 1970) y la gaviota de patas negras *Rissa tridactyla* (Braun & Hunt, 1983).

## 5) HIPOTESIS DEL CONFLICTO PADRE-HIJO.

Teóricamente, en las especies que se reproducen sexualmente la selección natural debe conducir a un conflicto entre padre e hijo sobre la distribución de la inversión paterna entre las crías. En 1974 Trivers presentó un modelo de interacciones entre padre e hijo basándose en el concepto de adecuación inclusiva (Hamilton, 1964) el cual sugiere que para los padres, cualquiera de sus crías tiene el mismo valor en su adecuación dado que su relación genética con cada uno es la misma (comparten aproximadamente la mitad de sus genes con cada uno de sus hijos) y puesto que las crías no son genéticamente idénticas las diferencias pueden llevar a situaciones de conflicto en cuanto a hacer máximas las ventajas adecuativas.

Aplicando las ideas de Trivers a la reducción de la nidada, O'Connor (1978) predijo que debería haber situaciones en las que los pa-

dres y la cría mayor estuvieran en "desacuerdo" respecto a cuando sacrificar a la cría menor, ya que los intereses genéticos del padre con sus crías no son los mismos que los intereses genéticos entre las crías. En este modelo también se sugiere que el conflicto de intereses genéticos puede reflejarse en el conflicto conductual entre padre e hijo. El padre relacionado genéticamente de manera similar con todas sus crías dejará que una muera solo cuando éste incrementa las oportunidades de sobrevivencia de las crías restantes, evitando así que el éxito global se vea disminuído (O'Connor, 1978).

En 1987, Drummond señaló que no existen evidencias fuertes que apoyen el conflicto conductual entre los padres y la cría mayor sobre la sobrevivencia de la cría menor en algunas especies del orden pelecaniformes. Lo que parece presentarse es una cooperación conductual entre el padre y la cría ya que los padres alimentan preferencialmente a una cría y no intervienen en los encuentros agresivos entre crías. La única especie de ave en la que se ha reportado una intervención paterna directa durante las peleas de las crías, es la "skua" del Polo Sur (*Catharacta maccormicki*; Spellerberg, 1971).

#### **6) INFLUENCIA DE LA CANTIDAD DE ALIMENTO Y DEL TAMAÑO DE PRESA EN EL SIBLICIDIO.**

En especies de aves que reducen facultativamente su nidada por medio del fratricidio se ha propuesto que la causa última del fenómeno es la cantidad de alimento proporcionada a las crías por los padres. Stinson (1979), Braun & Hunt (1983), Jamieson et al, (1983) y Drummond Y García Chavelas (1989) reportaron peleas fraticidas asociadas a los eventos de alimentación en la gaviota patas negras y en el águila pescadora. No obstante, también existen estudios de campo que han esclarecido algunos factores que afectan a nivel próximo la conducta fraticida, como es el caso del tamaño del alimento repartido a las crías propuesto por Mock (Mock, 1984, 1985; Mock et al, 1987).

Procter (1975) reportó un caso de aumento en la agresión fraticida de las crías de *Catharacta maccormicki* después de un período de escasez artificial de alimento. En los ostreros *Haematopus ostralegus* las crías fueron más agresivas en habitats cerrados (nidos cercados) donde los padres daban menor cantidad de alimento que en los habitats abiertos (Safriel, 1981). Sin embargo ambos estudios tienen fallas, ya que el primero careció de controles adecuados y sus muestras fueron pequeñas, y en el segundo no se cuantificó ni la cantidad de alimento ni la tasa de agresión fraticida. En el bobo de patas azules (*Sula nebouxii*) se encontró que la muerte de la cría menor ocurre cuando el peso de la cría mayor está por debajo del 75-80% del peso promedio para su edad en un buen año de crecimiento y que cuando se limita el alimento ingerido por las crías la agresión aumenta (Drummond et al, 1986).

Los resultados encontrados por Cash & Evans (1986) en el estudio de reducción de nidada con el pelícano blanco americano (*Pelecanus erythrorhynchos*) sugieren que es muy importante realizar un estudio similar en la colonia de pelícano café de la Isla Isabel, Nayarit y conocer sus aspectos reproductivos y conductuales, ya que existe agresión entre las crías (Osorno com. pers.) y se sabe también que ocurre mortalidad de crías a una edad temprana.

## II. ECOLOGIA REPRODUCTIVA Y REDUCCION DE LA NIDADA EN PELECANIFORMES

### 1) ECOLOGIA REPRODUCTIVA.

#### a) Ciclo de anidación.

En las aves, el ciclo de anidación generalmente incluye: el establecimiento del sitio de anidación, la formación de la pareja, la construcción del nido, la puesta y la incubación de los huevos y el cuidado de las crías en estado de pre- y post-emplumado. Dentro del orden pelecaniformes existe variación en la duración de las etapas del ciclo de anidación. Las especies de zonas templadas presentan una temporada de anidación más corta y estacional, relacionada con la tendencia de forrajear cerca de la zona de anidación y con la sincronía de puesta. En contraste las especies tropicales muestran una marcada sincronía de puesta en subgrupos (es decir, no toda la colonia se encuentra al mismo tiempo en la misma etapa del ciclo de anidación) y la temporada de anidación es larga y se distribuye a lo largo del año (Nelson, 1983).

#### b) Tamaño de la puesta y de la nidada.

Los pelecaniformes exhiben una amplia variación de tamaño de los huevos y de la puesta; las especies pelágicas ponen un solo huevo de tamaño grande, mientras que las especies de hábitos costeros ponen varios huevos relativamente pequeños (Nelson, 1983). Esta diferencia de tamaño en los huevos está relacionada con la disponibilidad de alimento; generalmente los huevos son de mayor tamaño en los sitios en donde el alimento es escaso (Snow, 1965; Nelson, 1969).

Dentro de la familia Pelecanidae la puesta consta de 2 a 4 huevos pequeños (en relación al peso de la hembra) por nido. En algunas especies se encuentran nidos con 4, 5 y hasta 8 huevos (Coker, 1919), pero dentro de la familia en general no es común encontrar nidos con más de 4 huevos.

#### c) Incubación.

Al incubar, algunos pecicánidos cubren los huevos con las membranas de las patas (bobos y alcatraces) y otros los colocan sobre ellas

(cormoranes y pelícanos). Tanto el macho como la hembra toman parte en esta actividad y su duración es de entre 29 y 32 días (Nelson, 1983).

#### **d) Cuidado de las crías.**

La práctica común es empollar a las crías hasta que éstas son capaces de regular su temperatura, lo cual ocurre aproximadamente entre las 4 o 5 semanas de edad. Cuando son capaces de regular su temperatura, las crías todavía son altamente vulnerables a los ataques de coespecíficos y depredadores (Nelson, 1983). A partir de que las crías termorregulan, el tiempo que pasan los padres en el nido se va haciendo cada vez menor y en algunas especies los polluelos comienzan a agruparse formando los llamados "clubes" o "guarderías" (Cash & Evans, 1986). El hábito de formar agrupaciones de juveniles está restringido a pelícanos, bobos y algunos cormoranes. La función de estas agrupaciones no es clara, pero se ha sugerido que puede estar relacionada con el control de la temperatura de las crías que aún no son capaces de termorregular (Nelson, 1983).

Dentro del orden Pelecaniformes algunas especies proveen de alimento y cuidados a sus crías solo hasta que éstas empluman, mientras que en otras (cormoranes, bobos, fragatas y pelícanos) continúan haciéndolo aún después de que han completado el emplumado. La estrategia de cuidados post-emplumado se considera primitiva desde el punto de vista filogenético. Los Pelecaniformes tropicales pelágicos (excepto las aves del trópico) presentan períodos largos de alimentación post-emplumado (Nelson, 1983).

## **2) REDUCCION DE LA NIDADA.**

En el orden de los Pelecaniformes la reducción de la nidada parece ser común en cuatro de las seis familias que lo componen (Drummond, 1987). En la familia Sulidae se presenta en 3 especies, en dos de las cuales (bobo enmascarado y bobo café) la reducción es obligada e involucra agresión. En el bobo de patas azules la reducción es facultativa y presenta ataques persistentes de la cría mayor sobre la cría menor cuando su peso se encuentra por debajo del promedio.

Dentro de la familia Pelecanidae la única especie que con seguridad presenta reducción de nidada, y de forma obligada, es el pelícano blanco americano (Cash & Evans, 1986). En el pelícano café ningún autor ha informado sobre la ocurrencia de conducta social relacionada con la pérdida de crías, ni se ha sugerido que ocurra la reducción de la nidada. La información que se tiene sobre las 4 especies restantes de pelícanos es escasa, pero al parecer pueden practicar cualquiera de las dos formas de reducción de la nidada y al menos en tres de ellas se presenta agresión entre crías (Drummond, 1987). Nada se sabe sobre este aspecto de la conducta social en la familia Phalacrocoracidae (cormoranes), pero estudios sobre la reproducción de varias especies revelan que la reducción facultativa de la nidada puede ser común (Drummond, 1987). El mecanismo podría ser la competencia no agresiva por la alimentación entre crías asincrónicas, no obstante que se ha reportado agresión entre las crías en el cormorán de doble cresta *Phalacrocorax auritus* y en el gran cormorán de Etiopía *Phalacrocorax carbo* (Lewis, 1929; Kendall, 1936; Urban, 1979).

La familia Anhingidae, conformada por dos especies que posiblemente reducen facultativamente su nidada. Una de ellas (*Anhinga melanogaster*) parece involucrar la agresión entre crías, con la muerte de la más pequeña (Drummond, 1987).

En las familias Fregatidae y Phaetodontidae que invariablemente ponen solo un huevo, el abandono de las crías podría considerarse reducción de la nidada, aunque su frecuencia no ha sido cuantificada. En la fragata de Ascensión (*Fregata aquila*) se ha observado agresión de parte de las crías hacia sus padres después de una alimentación (Stonehouse & Stonehouse, 1963) y en el ave del trópico se ha observado la ocurrencia de la insistencia de solicitud de alimento (Stone, 1962; Diamond, 1975).

Aún cuando la reducción de la nidada es común en el Suborden Pelecani y que puede ser universal entre las especies de nidadas múltiples, la información que se tiene sobre la conducta social de las especies es anecdótica y a nivel de etograma para las cuatro familias (Tabla 1), con excepción del pelícano blanco americano (Cash & Evans, 1986) y el bobo de patas azules (Drummond, 1986).

## T A B L A 1

## ESPECIES DEL ORDEN PELECANIFORMES QUE POSIBLEMENTE PRESENTAN

REDUCCION DE NIDADA		
FAMILIA	OBLIGADA	FACULTATIVA
Sulidae	<i>Sula dactylatra</i> (bobo enmascarado) (Dorward, 1962)	<i>Sula nebowii</i> * (bobo de patas azules) (Nelson, 1978; Drummond et al. 1986)
	<i>Sula leucogaster</i> (bobo café) (Dorward, 1962)	
Pelecanidae	<i>Pelecanus erythrorhynchos</i> * (pelicano bco. americano) (Cash & Evans, 1986)	<i>P. philipensis</i> (pelicano gris) (Drummond, 1987)
	<i>P. onocrotalus</i> (gran pelicano blanco) (Vessey-Fitzgerald, 1957)	<i>p. occidentalis</i> (pelicano café) (Drummond, 1987)
	<i>P. rufescens</i> (pelicano espalda rosa) (Burke & Braun, 1970)	<i>P. conspicillatus</i> (pelicano australiano) (Drummond, 1987)
Phalacrocoracidae		<i>Phalacrocorax spp.</i> (cormoranes) (Lewis, 1929; Kendall, 1936; Urban, 1979)
Anhingidae		<i>Anhinga spp.</i> (anhingas) (Drummond, 1987)

\*Unicas especies con documentación directa.

El estudio realizado por Cash & Evans (1986) sobre la reducción de la nidada es de gran importancia, ya que es el primero que se ha llevado a cabo con una especie de pelícano. Con este estudio se demostró que el pelícano blanco americano practica obligadamente la reducción de la nidada. Este estudio consistió en observar 45 nidos identificables con edades de las crías desde 0 hasta 20 días durante dos temporadas reproductivas. Se registraron: (1) el tiempo entre la eclosión de la primera y la segunda cría; (2) la frecuencia de alimentaciones; (3) el tamaño de la presa con relación al tamaño del pico del padre, cuando éste era visible; (4) el individuo receptor del alimento; (5) la posición de las crías con respecto al padre durante las alimentaciones; (6) la naturaleza, contexto y duración de los encuentros entre las crías; (7) la respuesta de los padres ante los encuentros y (8) la latencia de la reducción de la nidada a partir de la eclosión de la segunda cría.

En este estudio se encontró que la cría mayor tuvo acceso al alimento con mayor frecuencia que la cría menor, presentando ésta última una baja tasa de crecimiento en la mayoría de los nidos, debido a la dominancia agresiva de la cría mayor. Ello condujo a que, en ocasiones, la cría menor saliera del nido y/o muriera (a los 2.4-2.8 días de edad) sobreviviendo solamente una cría en el 90% de los nidos. El éxito de eclosión no varió significativamente con el tamaño de la puesta (un huevo 47.1%, dos huevos 88.2% y tres huevos 70.6%). Los padres se consideraron capaces de abastecer el alimento necesario al nido, por lo que la reducción no fue consecuencia inmediata de la inhabilidad de los padres para alimentar a sus crías.

El pelícano blanco americano tiene una puesta modal de 2 huevos, sin embargo solamente una cría sobrevive por nido, este estudio es por tanto consistente con la hipótesis del "huevo de seguridad" (Dorward, 1962) que propone que las especies que presentan reducción obligada de la nidada, ponen siempre un número de huevos mayor que el número de crías que pueden mantener, para asegurar que solo una de las dos llegue al emplumado (Stamps & Metcalf, 1980). De las siete especies de pelícanos solamente en el pelícano blanco americano se ha comprobado la ocurrencia de la reducción obligada

de la nidada por medio de mecanismos de competencia y agresión entre crías.

### III.- BIOLOGIA DE *Pelecanus occidentalis* Linnaeus

#### 1) UBICACIÓN TAXONOMICA.

*Pelecanus occidentalis californicus* Ridgway, 1884.

Comúnmente llamado pelícano pardo o café, pertenece al orden de los Pelecaniformes y a la familia Pelecanidae. Esta especie incluye 3 subespecies: *P. o. occidentalis*, *P. o. californicus* y *P. o. carolinensis* (Ridgway, 1884).

#### 2) DESCRIPCION MORFOLOGICA.

El pelícano café es un ave de gran tamaño ( $\bar{X}$  = 1352 mm de longitud total, d.e. = 2.12), con un pico largo y puntiagudo ( $\bar{X}$  = 329.4 mm de longitud, d.e. = 1.34) el cual se une al cuello por medio de una bolsa gular exagerada que le sirve en la captura del alimento. Sus alas son largas ( $\bar{X}$  = 2036 mm de envergadura, d.e. = 30.5), su cola es corta ( $\bar{X}$  = 189.6 mm de longitud, d.e. = 4.16) y sus patas son palmeadas de color café claro. El plumaje es similar en ambos sexos, siendo las únicas diferencias el peso y la longitud del pico, que es mayor en los machos (Blus & Keahey, 1978).

Los adultos presentan un patrón de coloración bien definido dependiendo de la etapa del ciclo reproductivo en que se encuentren. Los no anidadores presentan la cabeza y el cuello blancos, frecuentemente con manchas amarillas en la punta de la cabeza, el plumaje del cuerpo es café grisáceo y en el vientre es oscuro. Los adultos anidadores adquieren un plumaje reproductor muy particular con la cabeza amarilla, el cuello café oscuro con un penacho rojizo en la parte posterior del cuello y en la parte anterior una franja blanca longitudinal que llega hasta la bolsa gular. En el pecho aparece un parche amarillo y el cuerpo es gris (Friedmann, Griscom & Moore, 1950; Palmer, 1962; Blus & Keahey, 1975; Schreiber & Schreiber, 1982). Los juveniles se diferencian fácilmente de los adultos ya que presentan una coloración totalmente café, variando las tonalidades en el vientre y cuello con la cabeza moteada.

### 3) DISTRIBUCION GEOGRAFICA.

*Pelecanus occidentalis* se distribuye tanto en las regiones tropicales como templadas del mundo. En el Pacífico se encuentra *Pelecanus occidentalis californicus* desde las Islas del Canal de California, Baja California, México., las Islas Galápagos, Ecuador y Perú, hasta la parte central de Chile (Palmer, 1962). En el Atlántico se encuentran *Pelecanus occidentalis carolinensis* y *P. o. occidentalis* desde Carolina del Norte a través del Golfo de México y de las regiones del Mar Caribe hasta el Este de Venezuela y raramente más al Sur de las Guyanas en Brasil.

En el Pacífico mexicano el pelícano café se encuentra distribuído a todo lo largo de la costa y en las Islas costeras además de encontrarse dentro del Golfo de California (Peterson & Chalif, 1973).

### 4) HABITAT.

El pelícano café es el único pelícano marino. Es una especie colonial (Lack, 1966) que presenta sincronía de puesta en subgrupos (Nelson, 1983). El tamaño de las colonias varía dependiendo de los factores sociales y de los sitios disponibles para anidar, los cuales son muy variados; puede anidar en árboles, en arbustos, en suelos planos y pedregosos o en laderas con pendientes pronunciadas. Generalmente anida sobre el suelo entre los árboles cuando no existen mamíferos depredadores (Schreiber, 1980a).

Los adultos utilizan sitios secos para descansar, dormir y reproducirse, aunque durante el día pueden también descansar en las marismas. Durante la época de anidación, cuando no forrajean permanecen cerca de las colonias, dejando a las crías solas únicamente cuando éstas ya tienen entre tres y cinco semanas de edad. Después de que empluman, los juveniles abandonan la colonia pero permanecen cerca de ella durante pocas semanas (Schreiber & Schreiber, 1982).

## 5) EPOCA Y EDAD DE REPRODUCCION.

Los pelícanos pueden reproducirse a partir de entre los dos y tres años de edad (Williams & Joahen, 1974; Brown et al, 1982). Ninguno requiere más de tres años para anidar por primera vez y pueden anidar antes de adquirir el plumaje adulto (Blus & Keahey, 1978). En comparación con los adultos, los pelícanos jóvenes anidan tardíamente en la temporada de anidación y generalmente lo hacen en el suelo (Schreiber, 1980a).

## 6) FORMACION DEL NIDO.

Los adultos forman un nido verdadero hecho de ramas, hojas y guano, de forma redonda y poco profundo. Por lo general lo construyen entre rocas u hoquedades, aunque también anidan sobre los arbustos.

## 7) CICLO DE ANIDACION.

La duración del ciclo de anidación es de aproximadamente 18 semanas, de las cuales una o dos se dedican al cortejo y construcción del nido, cuatro a la incubación y de diez a doce al cuidado de las crías (Schreiber, 1979) hasta que éstas son totalmente independientes (Schreiber & Schreiber, 1982). El ciclo de anidación de esta especie es largo, y se pueden encontrar simultáneamente subgrupos sincrónicos en diferentes etapas del ciclo (Schreiber, 1979).

A bajas latitudes (entre 10° y 20° Norte) la fecha de puesta es inconsistente e irregular. Comienza generalmente entre octubre y noviembre y se prolonga hasta mayo-junio, y a veces durante todo el año. En latitudes medias, entre los 20° y 30° Norte (como en el caso de la Isla Isabel) los pelícanos presentan el ciclo Invierno-Primavera, aunque con algunas irregularidades. En latitudes altas (entre 30° y 35° Norte) la periodicidad anual está definida con abandono total de la colonia en Otoño-Invierno. Posiblemente la temperatura cálida favorezca el comienzo de la anidación, ya que las bajas temperaturas inhiben este proceso (Schreiber, 1980b).

## 8) PUESTA.

Los huevos son de tamaño mediano con relación al peso de la hembra (3.4-4.8% de su peso), poseen una coloración blanquecina y son de forma elíptica. El tamaño de puesta y el éxito de eclosión tienen una variación interanual significativa en las poblaciones de pelícano café (Schreiber, 1979). El tamaño medio de puesta fluctúa entre dos y tres huevos (Schreiber & Risebrough, 1972; Blus & Keahey, 1978; Schreiber, 1979). Generalmente se encuentran tres huevos por nido (Anderson & Hickley, 1970; Schreiber, 1979) aunque también hay nidos con cuatro e incluso cinco huevos (Blus & Keahey, 1978).

El pelícano café tiene la capacidad de reponer huevos cuando estos se pierden en cualquier etapa de la incubación, o cuando las crías mueren dentro de los primeros diez días de vida (Blus & Keahey, 1975), pero no se ha observado que haya reposición de huevos en nidos donde las crías mueren a mayor edad (Schreiber, 1979).

## 9) CRIAS.

Las crías son nidícolas, nacen desnudas con la piel morada y poco a poco un plumón corto de color blanco recubre su cuerpo. Su crecimiento es rápido con aumentos considerables diarios de aproximadamente el 10% de su peso (Schreiber, 1976). La nidada de más de una cría sugiere competencia entre hermanos por el alimento. Las crías menores mueren con mayor frecuencia que las mayores y son éstas últimas las que generalmente llegan al emplumado. Las crías empluman totalmente y son capaces de volar entre las 10 y 12 semanas de edad (Schreiber, 1976) alcanzando un peso asintótico promedio de 3,500 g.

## 10) PRODUCTIVIDAD.

La productividad de una colonia se define como el número de crías que alcanzan el emplumado con respecto al número total de huevos puestos. En las colonias de pelícano café existe una gran variación

interanual en la productividad, la cual parece estar determinada básicamente por la cantidad de peces disponibles para la captura durante los períodos de pre-crianza y crianza (Keith, 1978; Schreiber & Anderson, 1980). Además de que los pelícanos jóvenes son menos exitosos en la captura del alimento (Orians, 1969; Blus & Keahey, 1978; Schnell et al, 1983), la explotación masiva de las pesquerías trae como consecuencia un decremento en el éxito reproductivo de esta ave (Schreiber et al, 1974; Anderson, 1976, 1980).

### 11) REDUCCION DE LA NIDADA.

La información que se tiene sobre la conducta relacionada con la pérdida de crías en el pelícano café es escasa. Los estudios que se tienen sobre el desarrollo de la nidada indican que la mortalidad de crías ocurre a lo largo de los primeros días de vida pudiendo reducirse la nidada hasta en un 80% (Drummond, 1987). Sin embargo ningún autor ha reportado agresión entre crías (ni sugerido que ocurra la reducción adaptativa de la nidada). Schreiber (1979) sugirió que esta reducción de la nidada depende de la edad y capacidad de los padres para alimentar a sus crías, y de la variación interanual en la cantidad del alimento disponible, no obstante no se ha encontrado diferencia entre los pesos de las crías cuando ambas logran llegar al emplumado.

### 12) HABITOS ALIMENTICIOS.

Para alimentarse el pelícano café vuela lentamente a favor del viento a distancias variables sobre el agua buscando el alimento (Orians, 1969), lo conduce a la superficie y bucea para capturar a su presa (Schreiber, 1975). Parece ser una especie generalista en su alimentación comparada con otras aves marinas especializadas (Ainley, 1975b), y se alimenta de presas de diferentes especies, tamaños y hábitats (Anderson, 1983), entre las que se encuentran sardinias (*Ophistonema spp.*), mojarras (*Gerres spp.*), lisas (*Mugil spp.*) y peces voladores (*Hiporramphus spp.*), pero básicamente depende de la

abundancia y/o disponibilidad de la anchoveta (*Engraulis spp.*) durante los períodos de pre-crianza y crianza.

#### IV.- ECOLOGIA REPRODUCTIVA DEL PELICANO CAFE (*Pelecanus occidentalis*) EN LA ISLA ISABEL, NAYARIT

##### OBJETIVOS

Para la colonia en estudio se planteó describir: (1) el tamaño de puesta y de nidada; (2) el intervalo de puesta y de eclosión; (3) las fechas de puesta y de eclosión; (4) la duración de la incubación; (5) la sobrevivencia y tasas de crecimiento de primeras, segundas y terceras crías y (6) el porcentaje de peso perdido de las crías muertas con respecto a la cría sobreviviente y con respecto al peso promedio potencial.

##### METODOS

###### 1) Sitio de estudio.

La Isabel es una pequeña isla (1.8 km X 0.7 km) de origen volcánico, ubicada a 28 km de la costa del Estado de Nayarit en las coordenadas 21° 52' Norte y 105° 54' Oeste. Tiene forma irregular y presenta planicies y elevaciones, alcanzando una altura máxima de 85m SNM en el Cerro del Acantilado. En la parte Sureste se encuentra un lago cráter hipersalino. En el extremo Noreste, a unos 100m de distancia de la Isla sobresalen del mar dos rocas de aproximadamente 40m de altura (Las Monas) cuyo origen también es volcánico. Al Noroeste existe otra roca volcánica de forma semicircular separada de la isla, llamada "Cerro Pelón" (Ruíz, 1977).

El clima de la isla corresponde al tipo tropical con lluvias en verano de mayo a septiembre (García, 1973; modificación a la clasificación climática de Köppen). Su vegetación (bosque tropical decíduo) es de dos tipos principalmente; un bosque uniespecífico extenso y contínuo (*Crataeva tapia* y *Euphorbia schlehtendalli*) y pastizales en manchones (Rzedowsky y Mc Vaugh, 1966; Ruíz, 1977) pertenecientes a las familias Gramineae y Cyperaceae (Gaviño y Uribe, 1978). En algunas zonas la vegetación ha sido desplazada por espe-

cies cultivadas como son el limón, caña de azúcar, plátano, piña y coco (Rufz, 1977).

La fauna de vertebrados consiste principalmente en aves marinas tanto residentes como migratorias (8 especies: ave del trópico, pelícano café, bobo de patas azules, bobo café, fragata, gaviota común, golondrina de mar y golondrina café) además de algunas especies terrestres (columbiformes, paseriformes y apodiformes), reptiles (5 especies: 3 iguánidos, iguana café, iguana verde y lagartija espino-sa; 1 tefido, lagartija rayada; 1 colúbrido, falsa coralillo), y dos especies de mamíferos introducidos (gato y rata común, Gaviño y Uribe, 1978).

## 2) Zona de trabajo.

La colonia del pelícano café se encuentra ubicada en ambas laderas de una elevación llamada "Cerro de los Pelícanos" en el extremo Noreste de la isla (Fig. 1). La vegetación se compone de arbustos y manchones de pastizal. La topografía es muy accidentada y rocosa, con una pendiente muy pronunciada (aproximadamente 45°) en ambas laderas.

En 1987 el total de nidos encontrados en la colonia fue de 147 (87 en el suelo y 60 en los arbustos). Con base en la distribución de los nidos se establecieron 19 cuadrantes de dimensiones entre 15 y 20 m<sup>2</sup>, usando como referencia los troncos de algunos arbustos marcados con listones de plástico de colores. Del total de nidos encontrados, 31 eran inaccesibles para manipularlos por lo que solamente se registró ausencia o presencia de su contenido y por lo tanto se excluyeron de todos los análisis.

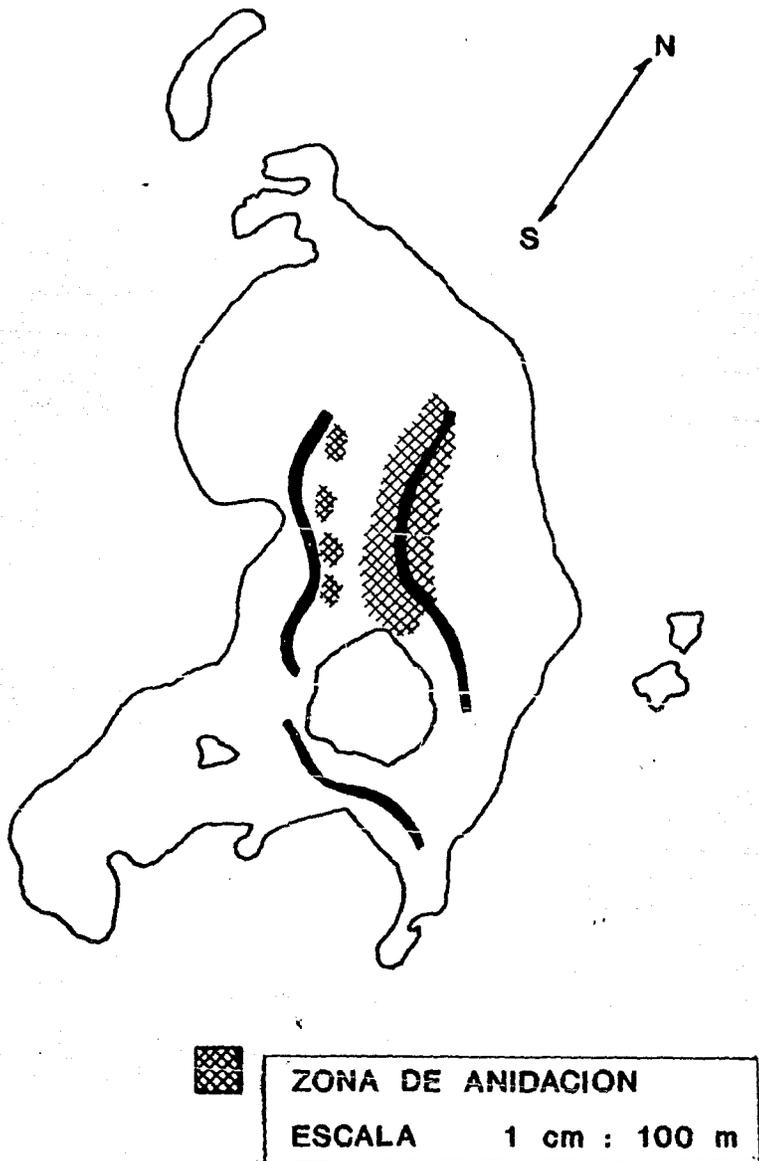
## 3) Selección de la muestra.

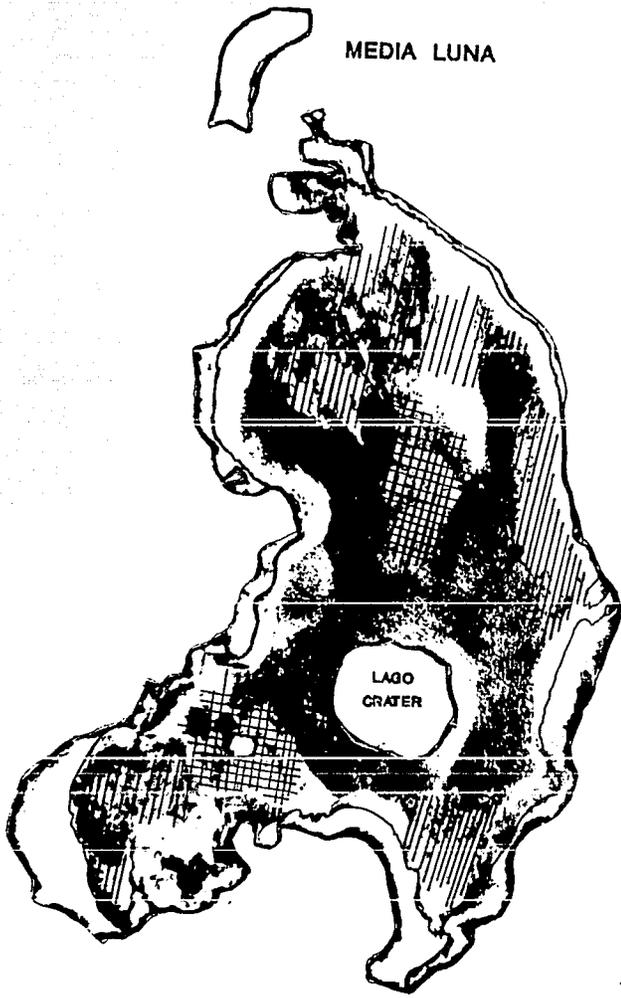
Se definió como nido, cualquier sitio ocupado por un adulto que tuviera huevo(s) y/o cría(s). Todos los nidos encontrados durante el estudio fueron marcados con una estaca de madera o con etiquetas de plástico, dependiendo del lugar de anidación (suelo o arbusto respectivamente).

## 4) Muestreo durante el ciclo reproductivo.

Las puestas y nidadas de la colonia eran asincrónicas, encontrándose nidos tanto con huevos como con crías. Del 26 de marzo al 23 de junio de 1987 se hicieron recorridos revisando todos los nidos en-

**FIG. 1 ISLA ISABEL, NAYARIT**  
**DISTRIBUCION DEL PELICANO**  
**CAFE (*Pelecanus occidentalis*)**





MEDIA LUNA

LAGO  
GRATER

LAS MONAS

-  VEGETACION BOSQUE
-  PASTIZAL
-  INTRODUCIDAS

contrados dentro de la zona de trabajo cada cuatro días, iniciándose a las 06:00 horas y siguiendo la misma secuencia de cuadrantes y de nidos. Además, se hicieron recorridos adicionales al día siguiente de la revisión en nidos que contenían huevos que ya presentaban abertura de eclosión en la última revisión, para registrar con mayor exactitud la fecha de eclosión.

En cada nido se registraron: fecha y hora de la revisión, presencia de los padres, número de huevos y/o crías según su orden de eclosión, peso (g) y medidas de largo (mm) de culmen (mandíbula superior del pico) y de ulna (hueso intermedio del ala) de cada una de las crías. Para la medición del culmen y de la ulna se utilizó una cinta métrica flexible. El culmen se midió desde su origen en medio de los ojos hasta la punta de la curvatura. Además se hicieron anotaciones sobre el estado general de las crías (presencia de heridas y emplumado) y edad de vuelo (ver criterio de emplumado en Resultados).

En el pesado de las crías se utilizaron dinamómetros Pesola de diferentes capacidades ( $300 \pm 1$ ,  $1,000 \pm 25$  y  $5,000 \pm 50$  g) y una bolsa de manta, misma que fue pesada antes de comenzar cada recorrido. El peso de la bolsa fue restado del peso total. La exactitud de los dinamómetros de 300 y 1,000 g fue verificada semanalmente con una balanza electrónica con capacidad de 1,500 g.

Se hicieron registros casuales de la presencia de huevos y si éstos tenían abertura de eclosión, o crías recién nacidas en los nidos cercanos a los puestos de observación pero sin manipularlos. Estos datos fueron usados en los análisis de tiempo de incubación e intervalo de eclosión únicamente.

No se marcaron los huevos según su orden de puesta, por lo que se supuso que la primera cría en eclosionar pertenecía al primer huevo puesto. Para identificar a las crías dentro de un mismo nido se anillaron con alambres de plástico de colores de acuerdo al orden de eclosión (rojo primera, azul segunda y negro tercera). En el caso de los nidos que ya tenían crías al momento de la primera visita, las crías se anillaron de acuerdo a su tamaño relativo. Cuando las crías llegaron a ser demasiado móviles para asociarlas con nidos individuales (entre los 20 y 25 días de edad), se marcaron con un número



Medición de crías juveniles  
(Edad: 10 semanas aprox.)



Pesado de crías con  
dinamómetro.  
(Cría dentro de bolsa)



Cría antes de ser pesada. Con anillos.  
(Edad: 7 semanas aproximadamente)



Nido en suelo con dos crías.  
(Edad: menores de 10 días)



Nido en suelo con dos crías.  
(Edad: 7 semanas aprox.)

individual usando un código de hasta dos alambres de colores en ambas patas (se usaron 5 colores diferentes).

Al llegar a la etapa de "guardería" en que las crías se reúnen en un sitio de la colonia y allí son alimentadas por los padres (8 semanas de edad) se usó un corral de bardas de manta para capturar a las crías. Este consistió de un tramo de tela de manta de 30 m de largo y 1.8 m de altura con el cual dos personas cercaban a los juveniles desde la parte baja del cerro, para facilitar su captura y evitar su dispersión ladera abajo. Los juveniles eran sacados del corral uno por uno e identificados por los anillos y después de medirlos y pesarlos eran liberados. Las revisiones de crías juveniles se continuaron hasta que éstas abandonaban volando la colonia y fue imposible capturarlas, aproximadamente a las 13 semanas de edad. Las crías de los 15 nidos inaccesibles se observaron hasta que volaron y en cada revisión se registró solo su ausencia o presencia en el nido. Las crías muertas también fueron pesadas y medidas, registrándose el estado en que se encontraba el cadáver (picoteado, golpeado, tirado, lejos del nido, etc).

#### **5) Confiabilidad interobservador.**

Para asegurar que los dos observadores utilizaran los mismos criterios de registro de pesos y medidas, se hicieron pruebas de confiabilidad dos veces, una al comienzo del estudio y otra durante el estudio en nidos que contenían más de una cría. Estas pruebas consistieron en medir y pesar independientemente a las crías de un mismo nido al mismo tiempo para comparar posteriormente los registros. Los observadores tuvieron una diferencia promedio de 4.28% en las longitudes de culmen, 4.73% en las mediciones de ulna y de 6.25% en el peso (en cada caso se midieron 20 crías).

## **RESULTADOS**

### **1) Tamaño de la puesta.**

En este análisis se incluyeron todos los nidos con huevos que se pusieron durante el estudio. El tamaño de puesta fue el número máximo de huevos visto en cada nido aún cuando se hubiera perdido alguno.



Guardería de pelicanos juveniles.  
(Edad: entre 9 y 12 semanas aprox.)

El tamaño de puesta y la proporción de nidos con 1, 2 y 3 huevos se obtuvo para tres grupos: a) nidos en el suelo, b) nidos en los arbustos y total (suelo más arbustos). No se encontró ninguna diferencia significativa en la proporción de nidos con 1, 2 y 3 huevos en el suelo y sobre los arbustos ( $X^2 = 1.18$ , g.l.=3,  $0.7 > p > 0.5$ ; Tabla 2).

El tamaño promedio de puesta en los nidos del suelo fue de 2.23 (d.e.=1.84, n=26), en los nidos de los arbustos 2.39 (d.e.=0.72, n=23) y el tamaño promedio de puesta global fue 2.30 huevos por nido (d.e.=0.79, n=49; Tabla 2).

## 2) Intervalos de puesta y eclosión.

En este análisis se incluyeron nidos que contenían 2 y 3 huevos, cuya puesta y/o eclosión ocurrió durante el período de estudio.

**Intervalo de puesta.** Para calcular el intervalo de puesta entre el 1o y 2o huevos y entre el 2o y 3o, se le asignó a cada huevo encontrado por primera vez, un tiempo de haber sido puesto igual a la mitad del lapso transcurrido desde la última revisión sin huevo hasta el primer día de registro del huevo.

El intervalo promedio de puesta entre el 1o y 2o huevos para nidos con dos huevos fue de 2.19 días (d.e.=0.52, n=13), en nidos con tres huevos se encontró un intervalo de 1.90 días entre el 1o y 2o huevos (d.e.=0.42, n=16) y de 2.25 días entre el 2o y 3o (d.e.=0.37, n=16; Tabla 3).

**Intervalo de eclosión.** Se consideró que un huevo eclosionó cuando:

i) La cría recién eclosionada se encontró en el nido (eclosión observada).

ii) Desapareció un huevo que en la última revisión ya presentaba abertura de eclosión hecha por la cría (eclosión inferida).

iii) Se encontró una cría hermana recién nacida (de 1-2 días de edad) en la última revisión antes de la desaparición del segundo huevo (eclosión inferida).

iv) Desapareció un huevo en edad de eclosionar, es decir con 29-32 días de incubación en base a la literatura (eclosión inferida).

El intervalo de eclosión promedio encontrado entre la primera y la segunda cría en puestas de dos fue de 2.16 días (d.e.=0.258, n=6), en puestas de tres el intervalo de eclosión entre la primera y segun-

TABLA 2 Tamaño de puesta.

Habitat	n	Número de nidos (y porcentaje) con tamaño de puesta				$\bar{X}$	±d.e.	moda
		1	2	3	4			
H U E V O S								
		n(%)	n(%)	n(%)	n(%)			
SUELO	26	6(23.1)	9(34.6)	10(38.5)	1(3.8)	2.23	±1.84	3
ARBUSTOS	23	3(13.0)	8(34.8)	12(52.2)	0	2.39	±0.72	3
TOTAL	49	9(18.4)	17(34.7)	22(44.9)	1(2.0)	2.30	±0.79	3

$\chi^2 = 1.18$ , g.l. = 3; 00.7  $\rightarrow p > 0.5$

**TABLA 3 Intervalos de puesta y eclosión.  
(días)**

		Intervalo de puesta			Intervalo de eclosión		
Puesta, huevos o crías		n	rango	$\bar{X} \pm \text{d.e.}$	n	rango	$\bar{X} \pm \text{d.e.}$
		nidos	nidos	nidos	nidos	nidos	nidos
DOS	1° y 2°	13	1-3	2.19±0.52	6	2.0-2.5	2.16±0.258
TRES	1° y 2°	16	1-2.5	1.90±0.42	6	2.0-2.5	2.17±0.258
	2° y 3°	16	2-3	2.25±0.37	4	2.0-3.0	2.38±0.479

da crías fue de 2.17 días (d.e. = 0.258, n=6) y entre la segunda y tercera fue de 2.38 días (d.e. = 0.479, n=4; Tabla 3).

### 3) Tiempo de incubación.

Para calcular el tiempo de incubación se utilizaron las fechas de puesta y de eclosión observadas en 49 puestas de 1, 2 y 3 huevos. El tiempo de incubación promedio en puestas de un huevo fue de 30.1 días. En puestas de dos huevos fue de 30.5 días y 30.7 días para el primero y segundo huevos respectivamente. Para las puestas de tres huevos el tiempo de incubación encontrado fue de 30.0 días para el primer huevo, de 30.3 días para el segundo y de 30.7 días para el tercero (Tabla 4).

### 4) Exito de eclosión.

**Exito de eclosión.** Se definió como el número de huevos eclosionados entre el número de huevos puestos.

Se incluyeron los 49 nidos encontrados después de la primera revisión cuyo contenido fuera de 1, 2, 3 o 4 huevos, sin importar el orden de puesta, siempre y cuando el nido hubiera sido registrado durante el tiempo máximo de incubación observado (32 días después de la aparición del último huevo). Se sumaron las 58 eclosiones inferidas a las eclosiones de los 49 nidos encontrados.

En los 49 nidos se registraron 78 eclosiones; 6 en nidos con 1 huevo, 27 en nidos con 2 huevos y 57 en nidos con 3 huevos y 0 en el único nido de 4 huevos (Tabla 5).

El éxito global de eclosión fue 84.9% (78 de 113 huevos). Se aplicó una prueba de  $X^2$  para los tres tamaños de puesta sin incluir las eclosiones inferidas y no se encontró significativa la diferencia en el éxito de eclosión de los diferentes tamaños de puesta ( $X^2 = 1.506$ , g.l. = 2,  $0.5 > p > 0.3$ ) y por el contrario sí hubo diferencias al incluir las eclosiones inferidas ( $X^2 = 6.754$ , g.l. = 2,  $0.05 > p > 0.02$ ).

De los 35 huevos que no produjeron crías, 1 se encontró roto sobre el nido, se observó que 13 fueron depredados por gaviotas, 3 permanecieron más de 32 días en el nido sin eclosionar ("huevos no eclosionados") y 17 desaparecieron entre revisiones (Tabla 6).

### 5) Fechas de puesta y de eclosión.

La frecuencia de puestas y de eclosión en la zona de trabajo ocurrieron entre el 28 de marzo y el 7 de mayo. La frecuencia de puestas

TABLA 4 Tiempo de incubación.

Puesta	No. huevo	n	Incubación		(Días)
			$\bar{X}$	$\pm$ d.e.	rango
UNO	1°	9	30.1	$\pm$ 0.77	29 - 31
DOS	1°	13	30.5	$\pm$ 0.67	29 - 31
	2°	11	30.7	$\pm$ 0.60	30 - 32
TRES	1°	6	30.0	$\pm$ 1.42	29 - 32
	2°	6	30.3	$\pm$ 1.25	29 - 32
	3°	4	30.7	$\pm$ 1.25	29 - 32
TOTAL		49	-----	-----	29 - 32

Tabla 5 Número de nidos que eclosionaron 0, 1, 2 y 3 huevos para cada tamaño de puesta y éxito de eclosión.

Puesta (# huevos)	Número de nidos	número de nidos que eclosionaron				éxito de eclosión * (proporción)	crías emplumadas por nido (proporción)
		0 H	1 U	2 E	3 V O S		
<b>SIN ECLOSIONES INFERIDAS **</b>							
1	9	3	6	-	-	0.66	0.66
2	17	0	7	10	-	0.79	0.94
3	22	0	6	9	7	0.78	0.54
4	1	1	0	0	0	0.00	0.00
GLOBAL	49	4	19	19	7	0.69	0.69
<b>CON ECLOSIONES INFERIDAS ***</b>							
1	9	3	6	-	-	0.66	0.66
2	17	0	1	16	-	0.97	0.94
3	22	0	1	7	14	0.86	0.54
4	1	1	0	0	0	0.00	0.00
GLOBAL	49	4	8	23	14	0.85	0.69

\* Huevos eclosionados entre huevos puestos.

\*\*  $\chi^2 = 1.506$ , g.l.=2,  $0.5 > p > 0.3$

\*\*\*  $\chi^2 = 6.754$ , g.l.=2,  $0.05 > p > 0.02$

La  $\chi^2$  compara en cada caso el número de eclosiones entre los nidos de 1, 2 y 3 huevos.

Tabla 6 Frecuencias de puesta y pérdida de huevos.

	TAMAÑOS DE PUESTA											
	SUELO				ARBUSTOS				GLOBAL			
	1	2	3	4	1	2	3	4	1	2	3	4
PUESTAS	22	11	10	1	16	6	12	0	38	17	22	1
HUEVOS PUESTOS	22	22	30	4	16	12	36	0	38	34	66	4
ECLOSIONADOS POR NIDO	20 (0.9)	21 (1.9)	19 (1.9)	0 (0)	15 (0.9)	6 (1.0)	26 (2.2)	0 (0)	35 (0.9)	27 (1.6)	45 (2.0)	0 (0)
NO ECLOSIONADOS	0	0	0	0	0	0	3	0	0	1	3	0
DESAPARECIDOS	1	0	3	0	1	6	6	0	2	6	9	0
ROTOS	1	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0
DEPREDAOS	0	0	8	4	0	0	1	0	0	0	9	4

( $\chi^2 = 0.0004$ ; g.l.=1,  $p \geq 0.98$ ). No hubieron diferencias en el éxito de eclosión de puestas del suelo y de los arbustos.

ta fue más intensa en los meses de marzo y abril, y la de la eclosión fue mayor en el mes de abril (Fig. 2).

#### **6) Edad de emplumado y vuelo.**

Un juvenil se consideró emplumado cuando el plumaje llegó a ser totalmente café oscuro, con el vientre y la parte frontal del cuello ligeramente más claros. La edad de emplumado ocurrió entre los 63.5 y los 79.5 días ( $\bar{X}=78.0$ , d.e. = 9.8) y el primer vuelo entre los 70.5 y los 85.5 días de edad ( $\bar{X}=78.12$  días, d.e. = 3.67; Tabla 7a). No se encontraron diferencias en la edad de primer vuelo entre primeras crías y crías únicas ( $t=-2.02$ , g.l. = 44,  $p > 0.05$ , Prueba de  $t$  para muestras independientes; Tabla 7b). Se consideró que un juvenil había volado cuando se le vió hacerlo o cuando ya no se encontró en la guardería. Estos valores se basaron en 25 juveniles de edad conocida y 25 de edad estimada (ver crecimiento y estimación de edades).

En la primera revisión en la zona de trabajo se encontraron 15 juveniles solitarios casi emplumados sobre los arbustos, los cuales volaron entre las dos y tres semanas siguientes. A estas crías no se les estimó la edad de primer vuelo.

#### **7) Supervivencia de las crías.**

En este análisis se incluyeron solamente las nidadas de 1, 2 y 3 crías que eclosionaron durante el estudio ( $n=76$ ) pero no las de eclosiones inferidas. Se definió como cría sobreviviente a aquella que tenía el plumaje totalmente café. Esto ocurrió a una edad promedio de 78.0 días (d.e. = 9.8,  $n=50$ ).

Al término del estudio, quedaron 3 crías de aproximadamente 6 semanas de edad que no habían completado el emplumado, y que fueron incluídas entre las crías sobrevivientes debido a que a esta edad la mortalidad es poco frecuente. De los 65 nidos incluídos en este análisis, 38 eran de crías únicas, 16 de dos crías y 11 nidos de tres crías.

La supervivencia global fue de 44.1% con un promedio de 0.92 crías por nido. Se comparó la supervivencia de crías de las nidadas de una, dos y tres crías por medio de una ANOVA de una vía y se encontró que fue significativamente mayor en nidadas de una (84.2%) y dos (50.0%) crías comparadas con nidadas de tres (36.4%) crías

# FIG. 2 FECHAS DE PUESTA Y DE ECLOSION

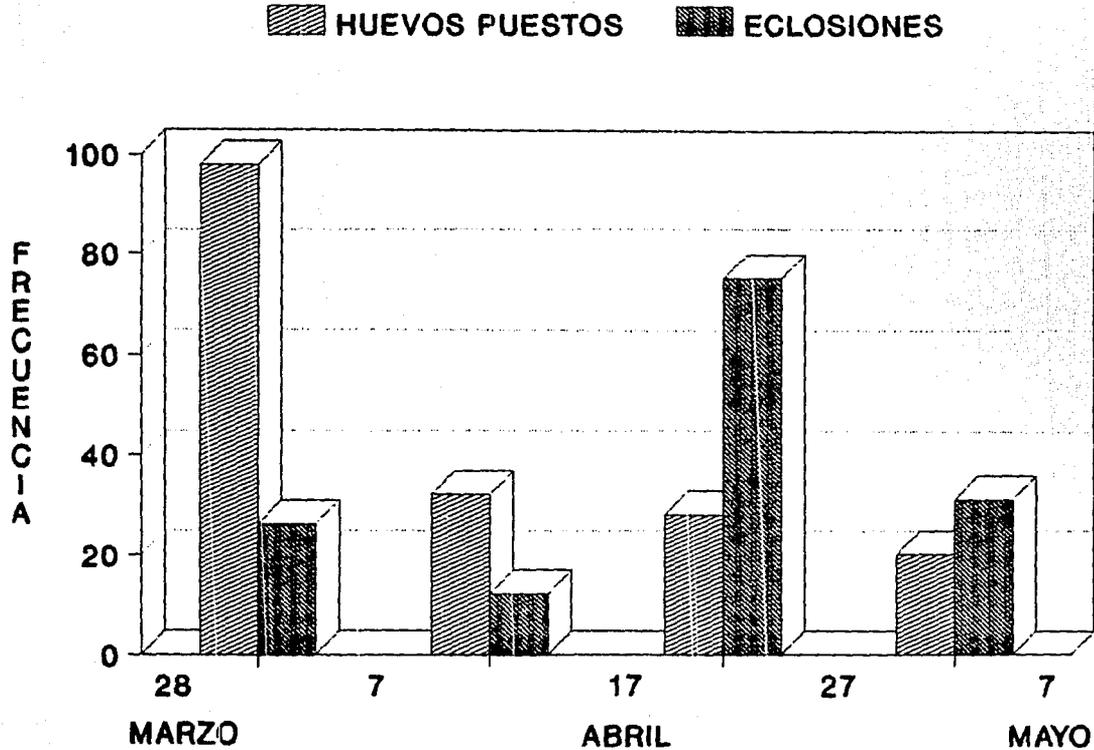


Tabla 7a Edad de emplumado de crías  
únicas, primeras y segundas.

Tipo de cría	n	E D A D ( d í a s )			
		$\bar{X}$	$\pm$	d.e.	R a n g o
PRIMERA	21	69.12 <sup>+</sup>	4.33		63.5 - 81.5
SEGUNDA	4	75.5 <sup>+</sup>	5.42		71.5 - 83.5
UNICA	25	68.74 <sup>+</sup>	2.95		63.5 - 74.5
GLOBAL	50	69.44 <sup>+</sup>	4.12		63.5 - 83.5

$t = -0.14273$ , g.l.=44,  $p=0.556$ .

Prueba de  $t$  para muestras independientes.

Tabla 7b Edad de primer vuelo de crías únicas,  
primeras y segundas.

Tipo de crías	n	EDAD (días)		R a n g o
		$\bar{X}$	$\pm$ d.e.	
PRIMERA	21	76.40	$\pm$ 4.32	70.5 - 85.5
SEGUNDA	4	79.25	$\pm$ 5.56	72.5 - 85.5
UNICA	25	78.70	$\pm$ 3.19	71.5 - 85.5
GLOBAL	50	78.12	$\pm$ 3.67	70.5 - 85.5

$t = -2.024$ , g.l.=44,  $p > 0.05$ ,  
Prueba de t para muestra independientes.

( $F = 3.93$ , g.l. = -2.70, p, Tabla 8, Fig.3), pero entre las de una y dos crías la diferencia no fue significativa ( $F = 1.32$ , g.l. = 1,52,  $p = 0.26$ ).

#### 8) Exito de los nidos.

Las 9 puestas de un huevo lograron llevar al emplumado 6 crías ( $\bar{X} = 0.66$  por nido); las 16 puestas de dos emplumaron 16 crías ( $\bar{X} = 1.0$  por nido) y las 22 puestas de tres huevos emplumaron 12 crías ( $\bar{X} = 0.54$  por nido). Las puestas que presentaron un mayor éxito fueron las de dos huevos (Tabla 5, ANOVA de una vía,  $F = 2.95$ , g.l. = 2,45,  $p = 0.06$ ) aunque esta diferencia no fué significativa.

#### 9) Causas de muerte de las crías.

En este análisis se incluyeron las 111 crías encontradas muertas o desaparecidas de sus nidos tanto de edad conocida como de edad estimada, y las 58 eclosiones inferidas (Tabla 9). Una cría se consideró muerta cuando:

- i) Se encontró su cadáver ( $n = 58$ )
- ii) Desapareció ( $n = 51$ )
- iii) Desapareció un huevo en edad de eclosionar, es decir, después de 29-32 días de incubación, que fue el rango de incubación observado en este estudio ( $n = 14$ )
- iv) Desapareció un huevo que presentó abertura de eclosión en la revisión previa ( $n = 44$ )
- v) Fue vista ser depredada ( $n = 2$ ).

Ochenta y cinco de las muertes (50,3% del total) ocurrieron durante los primeros diez días de vida, y solo se encontraron 58 cadáveres en diversas circunstancias (34,3%; Tabla 10).

Para calcular el déficit porcentual de peso de las crías muertas, se comparó el peso de las crías muertas en la última vez que se pesaron con el peso promedio de sus pares vivas (es decir, de crías del mismo orden de eclosión y edad) obteniéndose la diferencia porcentual entre ambas.

#### Crías únicas

##### i) Crías muertas encontradas

No se encontró ningún cadáver de crías únicas.

##### ii) Crías desaparecidas

De las 13 crías desaparecidas solamente una era menor a 4 días de edad y las demás tenían entre 8.5 y 85.5 días de edad. De las 13

Tabla 8 Supervivencia de crías en nidadas de diferente  
Tamaño.

Tamaño de nidada	n nidos	No. DE NIDOS CON CRIAS EMPLUMADAS				CRIAS POR NIDADA			SOBRE- VENCIA (%)
		0	1	2	3	$\bar{X}$	$\pm$	d.e.	
1	38	6	32*	-	-	0.84	$\pm$	0.37	84.2
2	16	3	10**	3	-	1.00	$\pm$	2.00	50.0
3	11	0	10	1	0	1.09	$\pm$	0.83	36.4
TOTAL	65	9	52	4	0	0.92	$\pm$	0.52	44.1

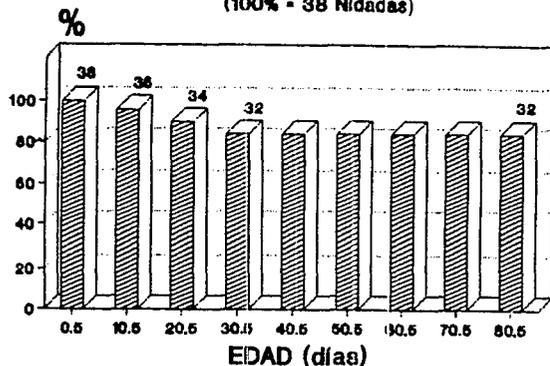
NOTA: Se consideró como cría sobreviviente a aquella que tenía el plumaje completamente café (entre 70.5 y 85.5 días de edad).

\* Se incluyen 3 crías que tenían 6 semanas de edad al final de los registros.

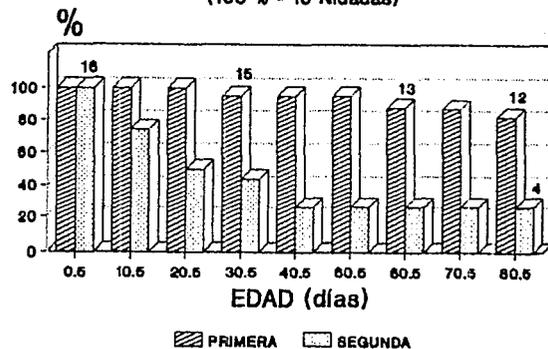
\*\* Todas las crías sobrevivientes excepto una fueron primeras crías.

# FIG. 3 SOBREVIVENCIA DE LAS CRIAS EN NIDADAS DE EDAD CONOCIDA

a) Nidadas de Una Cría  
(100% - 38 Nidadas)



b) Nidadas de Dos Crías  
(100% - 16 Nidadas)



c) Nidadas de Tres Crías  
(100% - 11 Nidadas)

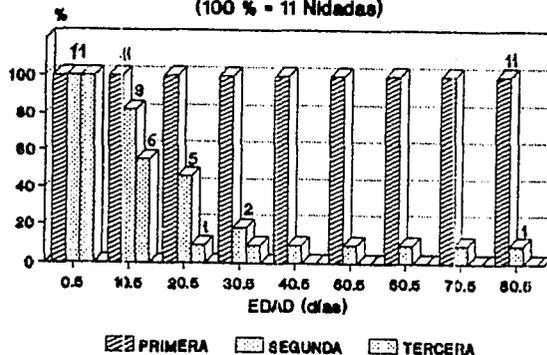


Tabla 9 Mortalidad de crías.

GRUPOS	TAMAÑOS DE NIDADA						MORTALIDAD	
	1	2		3				
	UNICA n = 13	1a. n = 58	2a.	1a.	2a.	3a.	n total (%)	
<u>CRÍAS ENCONTRADAS</u>								
Muertas en el nido	· -	5	8	3	8	9	33	19.5
Fuera del nido	-	5	13	2	1	4	25	14.8
<u>CRÍAS DESAPARECIDAS</u>								
Menores a 4 días								
<u>Edad conocida</u>	1	7	2	3	0	0	13	42.0
<u>Eclósión inferida</u>	0	3	24	5	11	15	58	
Mayores a 4 días	12	5	8	5	6	4	40	23.7
T O T A L	13	25	55	18	26	32	169	100.0

NOTA: La muestra es de crías de edad conocida y de edad estimada.  
n= número de nidadas que sufrieron mortalidad.

Tabla 10 Condición de los cadáveres encontrados en  
nidadas de una, dos y tres crías.

CONDICION DE LOS CADAVERES	TAMAÑO DE NIDADA						TOTAL
	UNA	DOS		TRES			
		1a.	2a.	1a.	2a.	3a.	
	0	10	21	5	9	13	58
<u>FUERA DEL NIDO</u>							
Con heridas		3	8	-	1	4	16
Sin heridas		<u>2</u>	<u>5</u>	<u>2</u>	<u>-</u>	<u>-</u>	<u>9</u>
		5	13	2	1	4	25
<u>EN EL NIDO</u>							
Con heridas		2	4	-	4	6	16
Sin heridas		<u>3</u>	<u>4</u>	<u>3</u>	<u>4</u>	<u>3</u>	<u>17</u>
		5	8	3	8	9	33

crías desaparecidas 7 estaban por debajo del peso promedio para su edad (Prueba de los Signos,  $p=0.39$ ).

#### **Crías en nidadas de dos**

##### **i) Crías muertas encontradas**

Se encontraron en total 31 cadáveres (rango de edad = 14.5 a 75.5 días), de los cuales 13 estaban sobre el nido y 18 fuera de él. De los 31 cadáveres, 17 se encontraron con evidencias de picotazos en el cuello y la cabeza y 19 estaban bajos de peso (Prueba de los Signos,  $p=0.001$ ). Todos los cadáveres con heridas presentaron bajo peso (Prueba de los Signos,  $p=0.001$ ).

##### **ii) Crías desaparecidas**

Desaparecieron 49 crías de las cuales 36 tenían entre 0.5 y 3.5 días de edad (27 eclosiones inferidas y 9 se vieron al menos una vez en el nido) y 13 tenían entre 4.5 y 75.5 días de edad. De 22 crías desaparecidas (se excluyen las eclosiones inferidas) 14 presentaron heridas en la cabeza la última vez que se les vió y 17 presentaban bajo peso (Prueba de los Signos,  $p=0.001$ ).

En total fueron 22 primeras crías muertas y 31 segundas excluyendo eclosiones inferidas. De las 22 primeras crías 11 tenían un peso bajo (Prueba de los Signos,  $p=0.11$ ; no significativa), de éstas, 7 presentaban heridas en el cuello y la cabeza. De las 11 primeras crías de peso normal, 4 presentaban heridas.

De las 31 segundas crías 25 presentaron bajo peso (Prueba de los Signos,  $p=0.0015$ ). De las 25 crías con peso bajo 8 presentaban heridas en el cuello y la cabeza. De las 6 segundas crías de peso normal 2 presentaban heridas.

#### **Crías en nidadas de tres**

##### **i) Crías muertas encontradas**

Se encontraron 27 cadáveres de entre 21.5 y 48.5 días de edad de los cuales 20 estaban en su nido y 7 fuera del mismo. De las 27 crías muertas 15 tenían heridas en el cuello y la cabeza y 18 presentaron bajo peso (Prueba de los Signos,  $p=0.01$ ). De los 15 cadáveres con heridas 13 presentaban un bajo peso (Prueba de los Signos,  $p=0.004$ ).

## ii) Crías desaparecidas

En total desaparecieron 49 crías, 34 eran menores a 4 días de edad. De estas, 31 eran eclosiones inferidas y 3 crías fueron vistas al menos una vez en el nido y las 15 restantes tenían entre 4.5 y 63.5 días de edad. De 18 crías desaparecidas (se excluyen las eclosiones inferidas) ninguna tenía evidencias de agresión antes de desaparecer y 12 de ellas presentaban bajo peso (Prueba de los Signos,  $p=0.12$ ).

En total fueron 13 primeras crías muertas, 15 segundas y 17 terceras (Se excluyen las eclosiones inferidas). De las 13 primeras crías 9 tenían bajo peso (Prueba de los Signos,  $p=0.13$ ). De las 9 crías bajas de peso, 5 tenían heridas antes de desaparecer.

De las 15 segundas crías 9 estaban bajas de peso (Prueba de los Signos,  $p=0.30$ ). De las 9 crías bajas de peso 2 presentaban heridas antes de desaparecer así como también 5 de los cadáveres encontrados.

De los 17 terceras crías 12 estaban bajas de peso (Prueba de los Signos,  $p=0.07$ ). De las crías de bajo peso 10 presentaron heridas. Se realizó un análisis de las nidadas de dos crías que perdieron una cría (dejando un sobreviviente) para investigar si las víctimas y las crías sobrevivientes eran de bajo peso justo antes de la muerte. Trece de las 20 segundas crías víctimas eran de bajo peso (Prueba de los Signos,  $p=0.13$ ) y 9 de sus 20 hermanos mayores eran de bajo peso también (Prueba de los Signos,  $p=0.41$ ). Cuatro de las 5 primeras crías víctimas tuvieron bajo peso (Prueba de los Signos,  $p=0.19$ ) y 3 de sus 5 hermanos menores también fueron de bajo peso (Prueba de los Signos,  $p=0.50$ ). De las 5 primeras crías víctimas 3 presentaron heridas en el cuello y la cabeza y de las 20 segundas crías víctimas 11 presentaron heridas en cabeza y cuello. Se compararon también los porcentajes de peso perdido de primeras, segundas y terceras crías con una ANOVA de una vía y no se encontraron diferencias significativas entre los tres tipos de crías ( $F=0.85$ , g.l.=2, 36;  $p=0.436$ ).

## 10) Crecimiento.

### A.- Crías de edad conocida

Para analizar el crecimiento se utilizaron crías de las que se tenía certeza de la fecha y secuencia de nacimiento (38 nidos de crías

únicas, 16 nidos de dos crías y 11 nidos de tres crías). Se obtuvieron curvas promedio de crecimiento por separado para los diferentes tamaños de nidada y tipo de cría. El período de crecimiento registrado fue desde la eclosión hasta los 80.5 días, pero para la elaboración de las curvas se utilizaron únicamente datos hasta los 28.5 días de edad debido a que la muestra de segundas y terceras crías era muy reducida para poder seguir la comparación. Para la elaboración de gráficas cada nidada fue incluida en la muestra solo durante la coexistencia de sus crías y se eliminó gráficamente el intervalo de eclosión. Las pruebas estadísticas se hicieron solamente para la edad de 16.5 días, en que la muestra todavía era representativa.

#### Nidos con una y dos crías

Se comparó a las crías únicas ( $n=35$ ) contra las primeras crías de nidos de dos crías ( $n=6$ ) y la primera cría contra la segunda en 6 nidos de dos crías. Se encontró que la cría única creció mejor que la segunda en todos los nidos comparados. La comparación de las crías únicas con las primeras de nidos de 2 crías se hizo con una prueba de  $t$  para muestras independientes. Se encontró que las crías únicas fueron mayores en un 10.7% y un 13.22% más que las primeras en longitud de pico y de ulna ( $t=2.25$ , g.l. = 39,  $p < 0.05$ , Fig.4a;  $t=2.41$ , g.l. = 39,  $p < 0.05$ , Fig.4b) respectivamente. El peso de la cría única fue de 8.28% más que el de la primera cría y la diferencia no fue significativa ( $t=0.85$ , g.l. = 39,  $p > 0.05$ , Fig.4c).

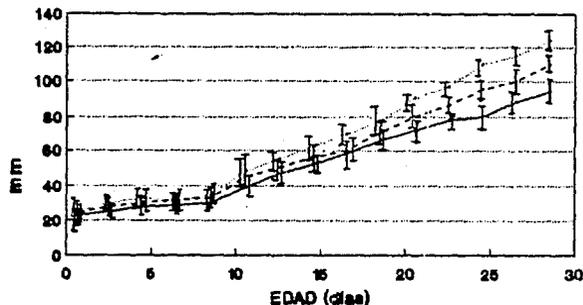
En las nidadas de dos crías ( $n=6$ ) las primeras crías fueron más grandes que las segundas al menos hasta la edad de 16.5 días. La diferencia en longitud de ulna fue muy significativa ( $t=0.001$ , g.l. = 5,  $p < 0.01$ , Fig.4a) con un 21% más en longitud de ulna que la segunda cría. En longitud de culmen la diferencia no fue significativa, con sólo un 3.53% más que la de la segunda cría ( $t=0.17$ , g.l. = 5,  $p > 0.05$ , Fig.4b). En peso la diferencia encontrada fue muy significativa, pues las primeras crías pesaron 49.9% más que las segundas ( $t=6.1$ , g.l. = 5,  $p < 0.05$ , Fig.4c).

#### Nidos con tres crías

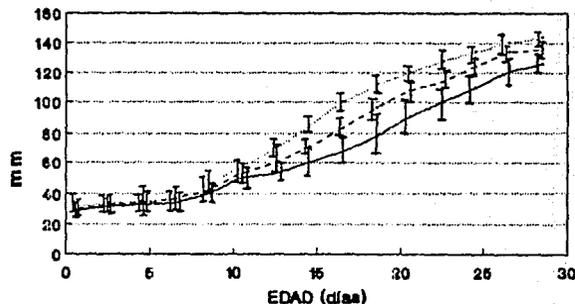
Para estas nidadas ( $n=11$ ) se encontró que las primeras crías crecieron más que las segundas, y éstas más que las terceras tanto en

# FIG. 4 CRECIMIENTO EN NIDADAS DE UNA Y DOS CRIAS

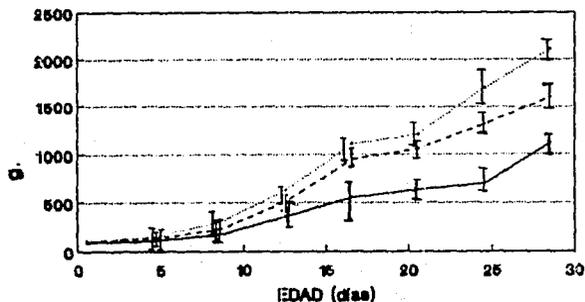
a) Longitud de Pico



b) Longitud de Ulna



c) Peso



EDAD =	.5	4.5	8.5	12.5	16.5	20.5	24.5	28.5	
n's	38	37	36	36	35	34	33	32	única
	16	11	8	8	6	4	3	3	primera
	16	11	8	8	6	4	3	3	segunda

— ÚNICA    - - - PRIMERA    — SEGUNDA

Las barras verticales equivalen a = d.e.

culmen (ANOVA de una vía,  $F=168$ ,  $p < 0.05$ , g.l.=2, 23, Fig.5a) como en ulna ( $F=103$ ,  $p < 0.05$ , g.l.=2, 23, Fig.5b), así como también en el peso ( $F=20.2$ ,  $p < 0.05$ , g.l.=2, 23, Fig.5c).

#### **B.- Crías de edad estimada**

Se obtuvieron curvas de crecimiento para aquellas nidadas de una ( $n=12$ ) y dos ( $n=15$ ) crías que eclosionaron antes del comienzo del estudio. Se estimó la edad de las crías en el primer día de registro con base en la curva promedio de crecimiento de culmen de crías de edad conocida del mismo tamaño de nidada y orden de eclosión. Con los datos obtenidos se elaboraron las curvas correspondientes a longitud de culmen, ulna y peso, encontrándose un patrón similar al de las crías de edad conocida en los nidos de 2 crías y en los de crías únicas. Se hicieron comparaciones estadísticas con estas nidadas por medio de pruebas de  $t$  no encontrándose diferencias significativas en las comparaciones de crías únicas y primeras de nidos de dos crías (Prueba de  $t$  para muestras independientes, g.l. = 12; culmen:  $t=1.2$ ,  $p=0.127$ ; ulna:  $t=0.766$ ,  $p=0.23$ ; peso:  $t=0.63$ ,  $p=0.27$ ; Fig. 6a, 6b y 6c respectivamente). Por el contrario, en las comparaciones de primeras con segundas crías de un mismo nido, sí se encontraron diferencias significativas en el peso y en la longitud de ulna (Prueba de  $t$  para muestras dependientes, g.l. = 12; culmen:  $t=1.5$ ,  $p=0.92$ ; ulna:  $t=4.8$ ,  $p=0.0015$ ; peso:  $t=3.7$ ,  $p=0.005$ ).

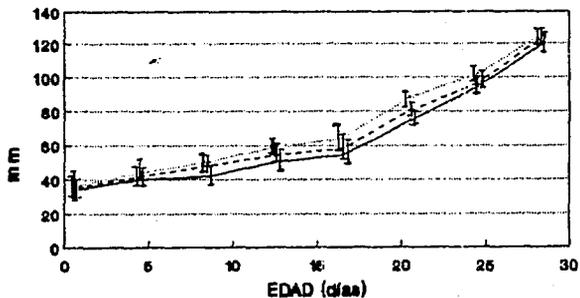
#### **C.- Curvas globales de crecimiento**

Finalmente, se elaboraron curvas globales de crecimiento tomando tanto los datos de las crías de edad conocida como los de las crías de edad estimada (Fig.7a, 7b y 7c), las comparaciones estadísticas se hicieron hasta los 28.5 días de edad. Se comparó a las crías únicas con las primeras de nidos de 2 crías con una prueba de  $t$  independiente, y se encontró que las crías únicas crecieron mejor con un 10% más que las primeras en longitud de culmen ( $t=0.496$ , g.l. = 58,  $p > 0.05$ ) y un 11.9% más en la longitud de ulna ( $t=0.629$ , g.l. = 58,  $p > 0.05$ ). Las crías únicas pesaron 14.4% más que las primeras ( $t=0.576$ , g.l. = 58,  $p > 0.05$ ). Ninguna de las diferencias se encontró significativa.

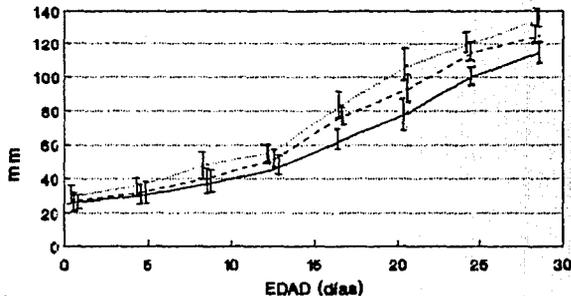
Las primeras crías de nidos de dos crecieron mejor que las segundas con una diferencia de 5.73% en longitud de culmen, 14.37% en lon-

# FIG. 5 CRECIMIENTO EN NIDADAS DE TRES CRIAS

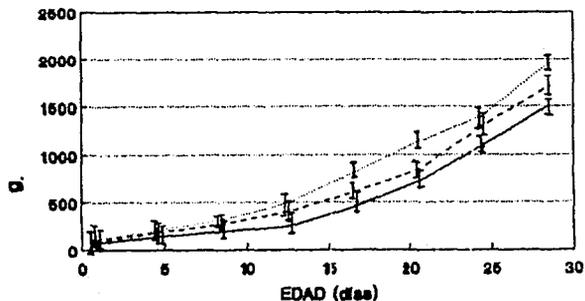
a) Longitud de Pico



b) Longitud de Ulna



c) Peso



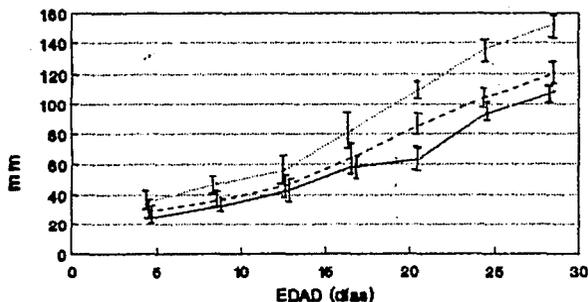
EDAD	.5	4.5	8.5	12.5	16.5	20.5	24.5	28.6	
n's	11	11	11	11	11	11	10	10	primera
	11	11	10	9	9	9	9	7	segunda
	11	11	8	6	6	5	3	2	tercera

--- PRIMERA    - - - SEGUNDA    — TERCERA

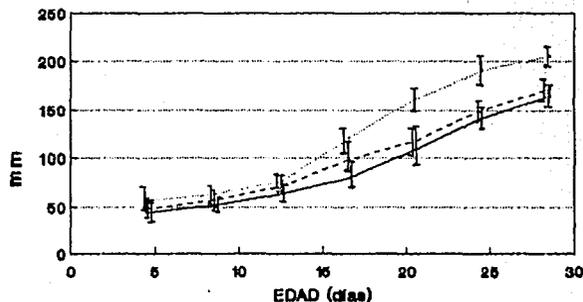
Las barras verticales equivalen a  $\pm$  d.e.

# FIG. 6 CRECIMIENTO DE CRIAS DE EDAD ESTIMADA EN NIDADAS DE UNA Y DOS CRIAS

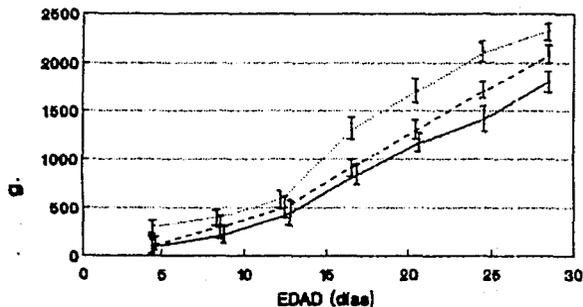
a) Longitud de Pico



b) Longitud de Uña



c) Peso



EDAD - 4.5 8.6 12.6 16.5 20.5 24.5 28.5

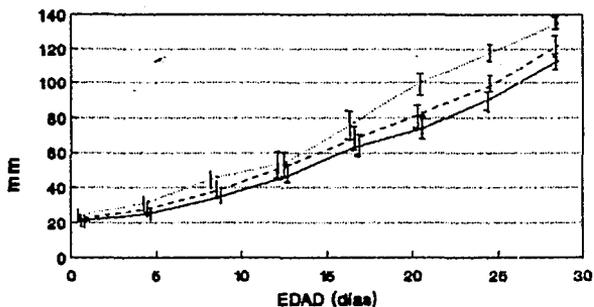
n's	6	7	12	12	12	12	12	única
	8	13	15	13	13	13	13	primera
	8	13	15	13	13	13	13	segunda

— ÚNICA — PRIMERA — SEGUNDA

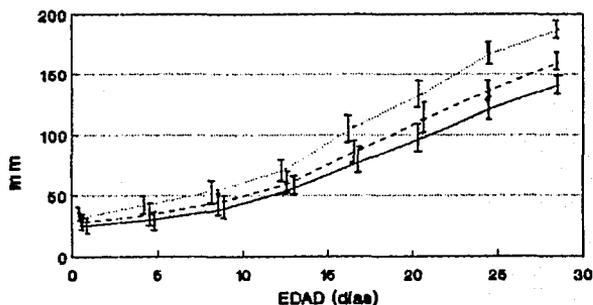
Las barras verticales equivalen a = d.e.

# FIG. 7 CRECIMIENTO GLOBAL DE CRIAS EN NIDADAS DE UNA Y DE DOS

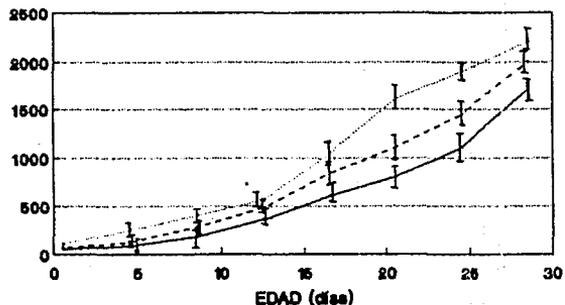
a) Longitud de Pico



b) Longitud de Ulna



c) Peso



EDAD	.5	4.5	8.5	12.5	16.5	20.5	24.5	28.5	
n's	38	42	43	48	47	46	45	44	única
	16	19	21	23	19	17	18	16	primera
	16	19	21	23	19	17	18	16	segunda

— ÚNICA    - - - PRIMERA    — SEGUNDA

Las barras verticales equivalen a  $\sigma$  d.e.

gitud de ulna y 19.1% en peso (Pruebas de t para muestras dependientes, g.l. = 14; culmen:  $t=5.60$ ,  $p=0.0008$ , ulna:  $t=4.55$ ,  $p=0.0026$ , peso =  $t=4.02$ ,  $p=0.005$ ). Las diferencias encontradas fueron significativas.

Las crías alcanzaron un peso máximo asintótico promedio de 3,500 g (d.e. = 394.6 g,  $n=50$ ) al término del emplumado, a una edad de entre 70.5 y 85.5 días. Las longitudes de ulna y culmen, así como el peso al término del emplumado fue comparado entre las crías únicas y primeras de nidos de dos por medio de una prueba de t. Las diferencias encontradas no fueron significativas para ninguna de las tres variables (Prueba de t para muestras independientes, g.l. = 44; culmen:  $t=-1.0722$ ,  $p=0.29$ ; ulna:  $t=0.9994$ ,  $p=0.323$ ; peso:  $t=1.0722$ ,  $p=0.29$ ).

## V.- AGONISMO Y ALIMENTACION ENTRE CRIAS HERMANAS

### OBJETIVOS

La conducta social involucrada en la reducción agresiva de la nidada ha sido estudiada sólo en unas cuantas especies del orden Pelecaniformes. En el pelicano café ningún autor ha reportado agresión entre crías ni sugerido que la reducción adaptativa de la nidada se lleve a cabo. No obstante, en 1986 Osorno (com. pers.) reportó ataques por medio de picotazos y sumisión entre crías de nidadas de pelicano café de la población de la Isla Isabel (Drummond, 1987) y J. Brockman vió agresión severa entre crías en una población de Florida (Com. Pers. a H. Drummond).

El objetivo principal de esta sección del estudio fue determinar si esta especie lleva a cabo la reducción de la nidada, y si ésta se asocia con la agresión entre las crías. Para ello se determinó: (1) si la agresión se relaciona con los trenes de alimentación (secuencias de "bouts"), y con la frecuencia de los mismos; (2) si la primera cría recibe más alimentaciones que la segunda; y (3) si la forma de alimentación (indirecta versus directa) influye en la frecuencia de agresión entre crías.

El último objetivo se planteó con base en la hipótesis de la posibilidad de monopolización del alimento (Mock, 1984), que propone que el tamaño de presa juega un papel muy importante en la evolución de la agresión siblicida. Específicamente, la agresión será mayor cuando ocurra la alimentación directa, puesto que las crías pelearán por alcanzar antes que su hermano el pico del padre. Mientras ocurre la alimentación indirecta el recurso alimenticio no es defendible (el costo de defender excede al beneficio del alimento obtenido) y cada cría gana más por tomar el alimento que por defenderlo.

Para poner a prueba la hipótesis, Mock (1984) realizó experimentos en los que los padres de 10 nidadas de garza azul (*Ardea herodias*) cuyo tamaño de presa es grande, con alimentación siempre directa y crías poco agresivas y 10 nidadas de garceta (*Casmerodius albus*)

con tamaño de presa pequeño, con alimentación indirecta al principio y crías muy agresivas, fueron intercambiados entre sí durante la etapa de huevo o apenas al eclosionar los huevos (máximo tres días después), de manera que las crías fueron alimentadas por padres de la otra especie.

En este experimento, suponiendo que la agresión siblicida fuera facultativa, se esperaba que las crías de garza azul normalmente pacíficas, al ser alimentadas con peces pequeños por los padres de garceta con alimentaciones directas deberían presentar peleas, lo que caracteriza a las nidadas naturales de garceta. Por el contrario, las crías de garceta al ser alimentadas con presas de tamaño más grande que el habitual deberían presentar un decremento de peleas para monopolizar el alimento.

El resultado encontrado para la garza azul fue el predicho, las peleas aumentaron considerablemente durante el primer mes de vida, lo cual no hubiera ocurrido en sus nidos naturales. Estas crías tuvieron una abrupta transición a la alimentación directa, lo que provocó la monopolización del alimento y por consiguiente la agresión siblicida en los nidos de garza azul.

Sin embargo lo que se encontró para las garcetas resultó difícil de interpretar. Las tasas de las peleas tuvieron un leve decremento que no fue significativamente más bajo que en nidadas naturales. Las crías picoteaban con insistencia el pico del padre no obstante que la presa por su tamaño no podía ser interceptada directamente. Por lo tanto, la frecuencia resultante de muertes por siblicidio no fue menor en relación a la observada en nidadas naturales, por lo que Mock concluyó que el cambio del tamaño de presa grande al pequeño sí tuvo consecuencias graves, y por el contrario el cambio del tamaño de alimento pequeño al grande no demostró haber tenido consecuencias en las crías.

## METODOS

### 1) Zona de trabajo.

Las observaciones se realizaron sobre una muestra de 10 nidos tomada de algunos de los cuadrantes establecidos para los registros de ecología reproductiva en el Cerro de los Pelícanos.

### 2) Selección de la muestra.

Fueron seleccionados todos los nidos accesibles para observación ( $n=10$ ) que tuvieran 2 ó 3 crías de edad conocida, de preferencia recién eclosionadas ó que se encontraran dentro de las 4 primeras semanas de edad, no importando su sitio de anidación (suelo o arbustos). Las crías fueron pintadas en la cabeza para identificarlas individualmente con seguridad. Según el orden de eclosión se pintaron de rojo, azul y negro a la primera, segunda y tercera cría respectivamente.

Cada nido fue observado principalmente durante las 4 primeras semanas de convivencia de ambas crías (Fig.8). Estas observaciones se iniciaron en algunos nidos a partir de que se encontraban dos crías eclosionadas ( $\bar{X}=11$  días, intervalo=3 a 22) y hasta la fecha en que una de las crías murió ( $\bar{X}=27.4$  días, intervalo=6 a 50) en los 10 nidos observados. Las observaciones se hicieron tres días sí y uno no en dos períodos (07:00 a 10:00 y 15:00 a 18:00).

El observador, sentado a una distancia de entre 5 y 10 m de dos ó tres nidos, anotó en cédulas de registro las frecuencias de conductas alimenticias y de agresión. Para evitar perturbar la colonia se utilizó una caseta de observación construída con estructura tubular de PVC y forrada de tela de manta color hueso y tela de mosquitoero.

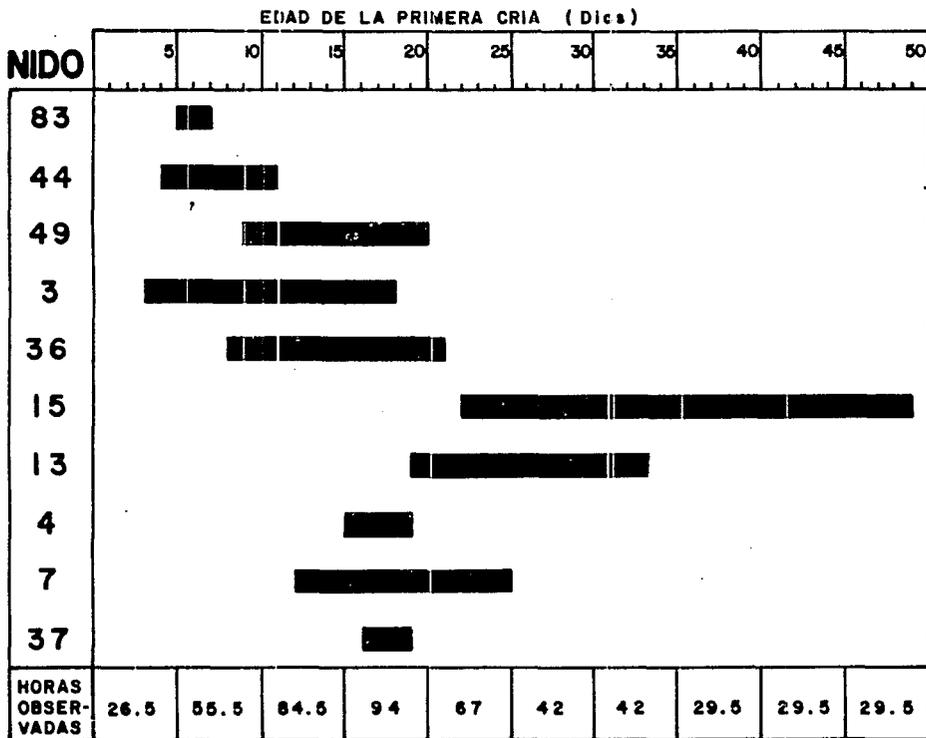
### 3) Categorías conductuales.

Las pautas conductuales registradas se incluyeron en dos categorías funcionales: alimentación y agresión.

**Alimentación.** Se consideraron dos tipos

**Indirecta (I):** El padre regurgita el alimento sobre el piso del nido y las crías lo ingieren de allí (Fig.9a).

**FIG. 8 PERIODOS DE OBSERVACION  
CONDUCTUAL EN 10 NIDOS  
DE DOS CRIAS**

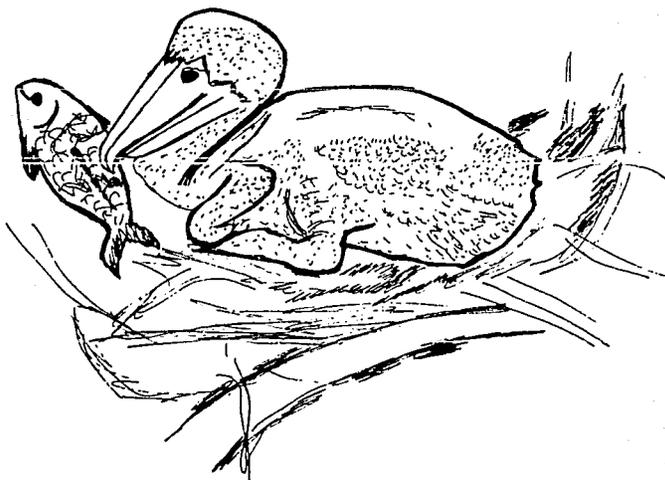




Caseta de  
observación.  
(1.0 X 1.80 m)



Adulto en  
nido sobre  
arbusto.



**Fig. 9a. Alimentación indirecta.**

**(Edad: entre 0 y 20 días)**

**Directa (D):** La cría introduce su pico en la mandíbula inferior o en la bolsa gular del padre y toma el alimento (Fig.9b).

Tanto para las alimentaciones indirectas como para las directas se anotó estimativamente la masa de alimento ingerido por cada cría durante el tren de alimentación. Las anotaciones se hicieron en décimas las cuales se estimaron en base al alimento total ingerido por ambas crías.

Se consideró como un tren de alimentación al período durante el cual el padre alimentó a sus crías. En cada tren de alimentación se incluyeron todas las alimentaciones separadas por un intervalo de no más de 10 minutos entre sí.

Para conocer el tamaño de presa que los adultos proveen a sus crías, se colectaron regurgitaciones tanto de crías juveniles ( $n=6$ ) como de adultos ( $n=2$ ). El tamaño de los peces fluctuó entre 64 y 257 mm de longitud (juveniles  $L\bar{X}=88.2$  mm, d.e. = 18.61 y adultos  $L\bar{X}=159.9$  mm, d.e. = 55.72; APENDICE I).

#### **Agresión**

**Picotazos:** Se definió como picotazo todo movimiento rápido de la cabeza con el pico abierto o cerrado dirigido hacia la(s) otra(s) cría(s) ya sea que se tratara únicamente de un contacto o bien que se sujetara con el pico a la cría agredida (Fig.10a). En cada caso se registró si el picotazo estaba asociado a un tren de alimentación o no. Se consideró "asociado" cuando había transcurrido un tiempo menor a 60 segundos entre la última alimentación y el picotazo.

**Grito y sumisión:** Interacción entre dos crías en la que la cría dominante emite "gritos" que provocan que la cría agredida adopte una posición con agachamiento de la cabeza hacia un lado de su cuerpo y hacia afuera del nido ("sumisión" ; Fig. 10b).

**Convulsiones:** Conducta agresiva con movimientos incontrolados en la que la cría se extiende sobre el piso del nido con la cabeza y las alas abiertas colgando hacia afuera y emitiendo sonidos. Aparentemente son causados por la falta de alimento o por la competencia entre crías existente en el nido.

#### **4) Confiabilidad interobservador.**

Se realizaron 10 horas de registros de confiabilidad interobservador antes del estudio y 10 horas durante el estudio. Dos observadores

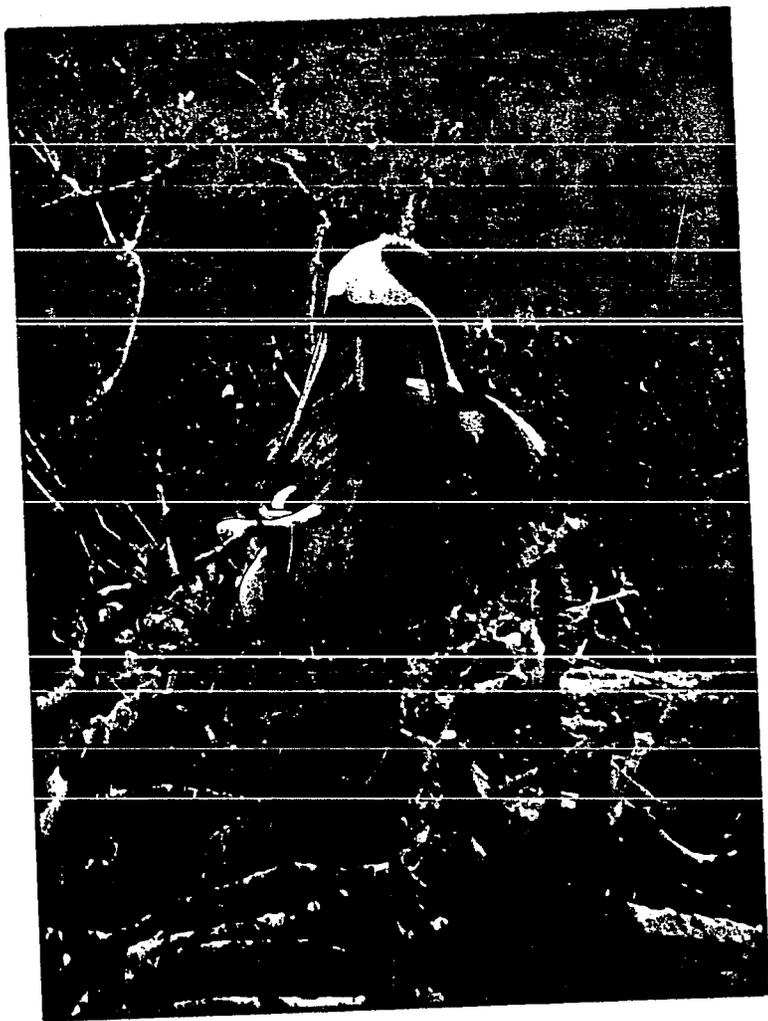


Fig. 9b. Alimentación directa.  
(Edad: más de 3 semanas)

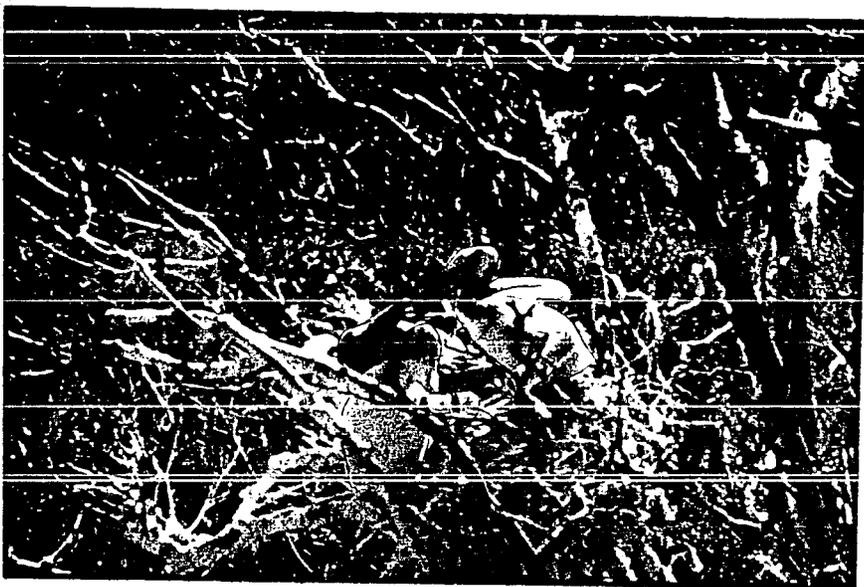


Fig. 10a. Picotazos.



Fig. 10b. Grito(a) y Sumisión(b).

registraron independientemente las conductas de una misma nidada intentando aplicar los mismos criterios conductuales. Luego se compararon los datos para asegurar que los criterios aplicados fueran similares.

## RESULTADOS

### 1) Formas de alimentación.

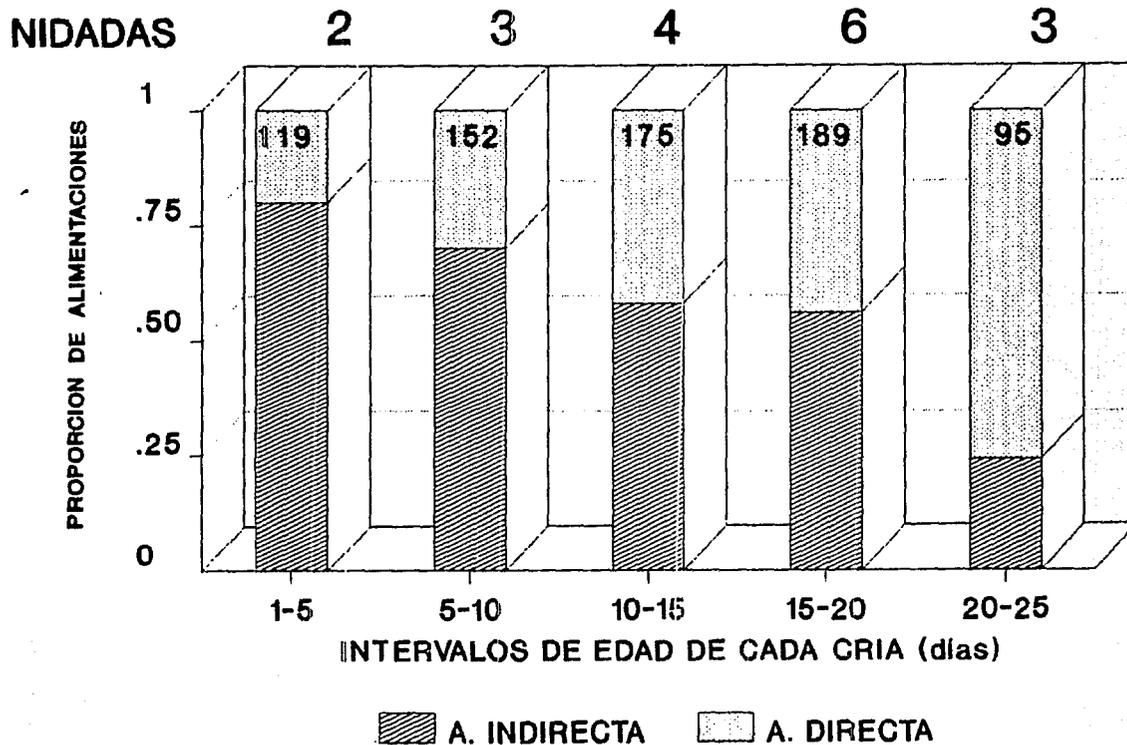
Desde el inicio de su vida las crías solicitaron alimento a sus padres por medio de movimientos oscilatorios de cabeza con el pico abierto y emitiendo un sonido característico al cual los padres respondieron proporcionándoles el alimento de forma indirecta. El grado de digestión del alimento proporcionado varió, por lo que a veces el tomar el alimento fue difícil para las crías pequeñas que finalmente lo abandonaban. El padre entonces recogió el alimento y lo ingirió nuevamente.

La transición de la alimentación indirecta a la directa ocurrió paulatinamente durante al menos las primeras cuatro semanas de edad de las crías (Fig.11). Durante los 25 primeros días de su vida algunas crías se alimentaron a veces de forma directa siempre que el tamaño del alimento fue el adecuado. En la nidada No.15, la cual se observó más allá de las primeras cuatro semanas de edad de las crías todas las alimentaciones que se presentaron a partir de entonces fueron directas.

### 2) Agresión asociada a la alimentación.

Del total de picotazos registrados en todas las horas observadas en cada uno de los diez nidos se separaron aquellos que se consideraron asociados a los trenes de alimentación de los que no se asociaron y se calculó un porcentaje para ambos tipos de agresión. Se obtuvo un promedio de los diez nidos y se encontró que las agresiones asociadas a la alimentación fueron menos frecuentes ( $\bar{X}=38.61$  picotazos, d.e.=21.94) que las no asociadas ( $\bar{X}=61.39$  picotazos, d.e.=17.20). Se hizo un análisis por medio de una Prueba Wilcoxon y se encontró una diferencia significativa entre los dos tipos de agresión ( $t=27.5$ , g.l.=9,  $p < 0.05$ ).

**FIG.11 TRANSICION DE ALIMENTACION  
NIDOS DE DOS CRIAS**



**Nota:** Sobre las barras aparecen las frecuencias de alimentaciones ocurridas en cada intervalo.

### 3) Proporción de alimento a cada cría.

Para cada día que una nidada fue observada se calculó la proporción de alimentaciones y la proporción de masa recibida por cada cría, tanto para alimentaciones indirectas como para las directas. Después, se calculó el promedio de las proporciones recibidas por la primera cría en diversos intervalos: de 0-5 días, 6-10 días, 11-15 días, etc. Posteriormente, para cada intervalo se calculó una media de los promedios de todas las nidadas para cada intervalo.

En las alimentaciones indirectas se encontró que la primera cría recibió un promedio de entre el 65 y el 80% del total de bocados diarios en cada uno de los intervalos observados y un porcentaje de entre el 70 y el 90% de la masa en los intervalos correspondientes (Fig.12a).

De la misma manera, en las alimentaciones directas la primera cría recibió un promedio de entre el 50 y el 80% del total de bocados diarios y una proporción de la masa de entre el 53 y el 80% en los intervalos respectivos (Fig.12b). Las diferencias fueron significativas al considerar todos los días de observación de cada nidada; en 9 de las diez nidadas la primera cría recibió un mayor número de bocados que la segunda cría (Prueba de los Signos,  $p < 0.05$ ) y la proporción de masa recibida por la primera cría fue también mayor que la recibida por la segunda en 9 de las 10 nidadas (Prueba de los Signos,  $p < 0.05$ ). Solamente en un nido (No.83) la primera cría recibió un número de bocados y una proporción de masa menor que la segunda cría aún cuando la primera cría presentó una tasa mayor de agresión, pero esta nidada solamente se observó durante tres horas debido a que ambas crías desaparecieron.

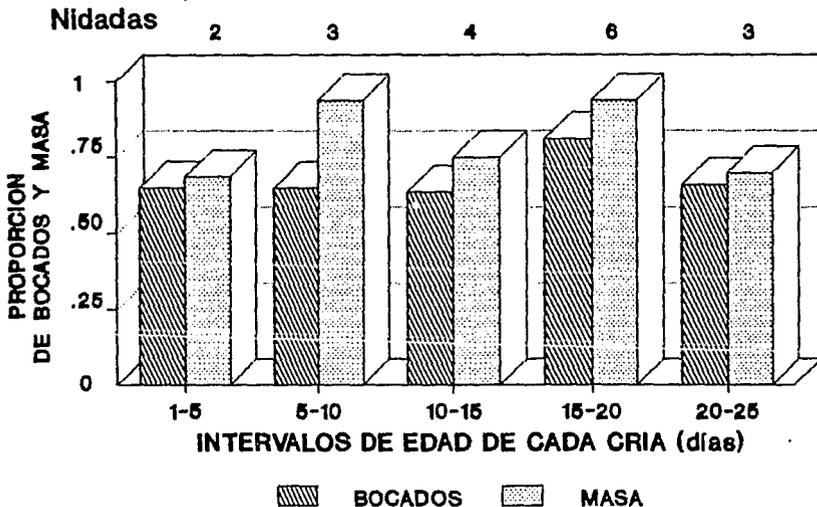
En promedio cada cría recibió 23.8 bocados por día (6 horas de observación) a 1-5 días de edad; 16.9 en el intervalo de 11-15 días; de 6.2 en el intervalo de 21-25 días y de 4.8 en el de 26-30 días. En cuanto a la proporción de masa se observó que fue la primera cría la que recibió una mayor proporción que la segunda durante todo el tiempo en que convivieron en el nido.

### 4) Orden de alimentación de las crías.

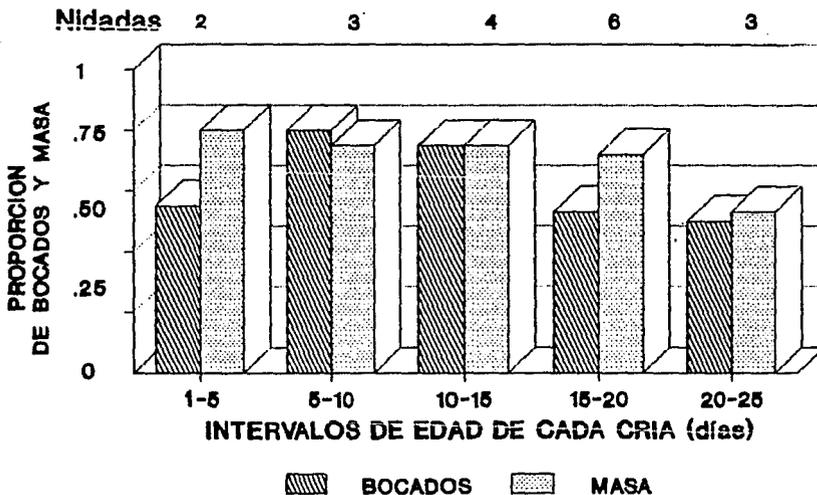
El total de trenes de alimentación observados fue de 171 (65 indirectos y 106 directos), de los cuales en 120 solicitaron ambas crías,

**FIG. 12 PROPORCION DE BOCADOS Y MASA RECIBIDAS POR LA PRIMERA CRIA EN NIDADAS DE DOS**

**a) ALIMENTACIONES INDIRECTAS**



**b) ALIMENTACIONES DIRECTAS**



en 36 únicamente la primera y en 21 sólo la segunda. En 72 de 120 (60.0%) trenes de alimentación indirectos y directos con solicitud de ambas crías, la primera cría fue alimentada en primer lugar y en los 48 restantes (40.0%) fue la segunda cría.

##### 5) Agresión entre crías.

La agresión entre las crías fue por medio de picotazos, gritos, mordidas y empujones (Fig.10a). La conducta agresiva que se presentó con mayor frecuencia fue la de picotazos acompañados por gritos.

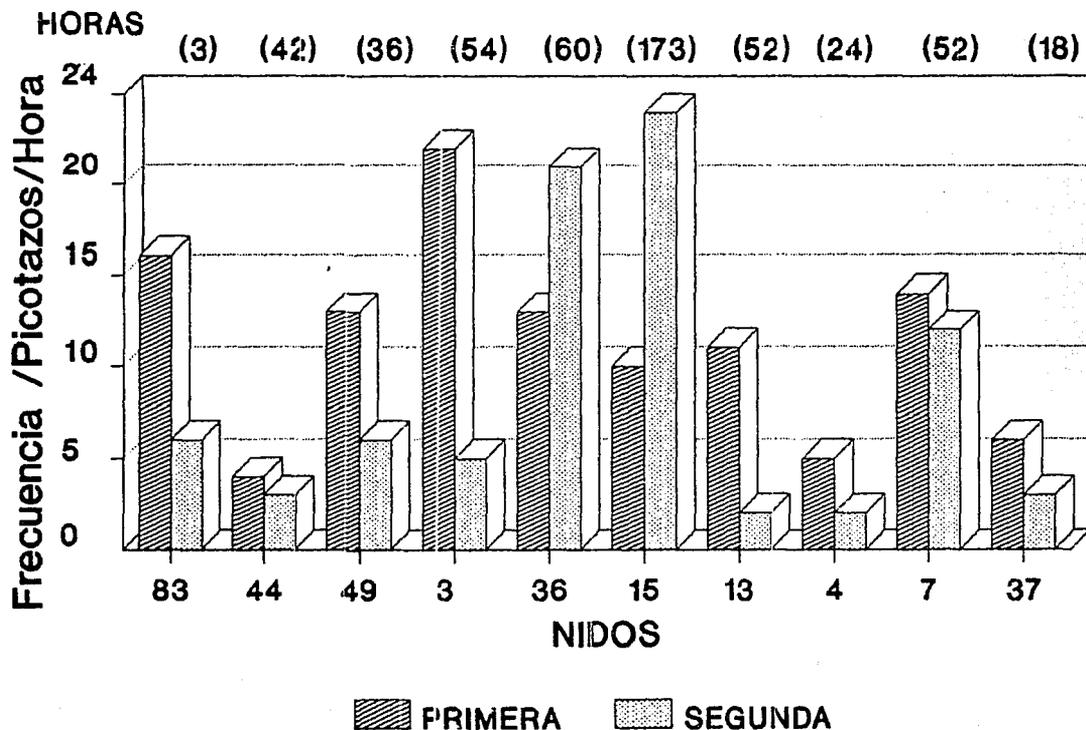
Los picotazos se dirigieron al pecho, debajo de las alas, la espalda y, principalmente, a la cabeza y cuello de la víctima, logrando a veces causarle algunas heridas. En ocasiones la víctima respondió a la agresión dando picotazos y gritos a su agresor (crías menores a 20 días) pero por lo general adoptó una actitud de sumisión haciéndose a un lado y dirigiendo la cabeza hacia abajo y hacia afuera del nido aún cuando fuera de igual o mayor tamaño que su agresor (Fig.10b). La mayoría de los encuentros agresivos fueron iniciados por la primera cría (en 7 nidos) y los padres estuvieron presentes en la mayoría de ellos sin que interfirieran de manera obvia entre las crías.

En ocasiones se encontró a alguna de las crías fuera y lejos de su nido o tirada debajo del mismo, dependiendo del lugar de anidación, pero no se puede decir con seguridad que hayan sido expulsadas por su hermano en todos los casos ya que nunca se observó la salida de la cría.

##### a) Frecuencia de agresión de primeras y segundas crías.

La tasa de picotazos/hora de la primera cría ( $\bar{X}$  = 10.5, rango = 4-21) fue significativamente mayor que la de la segunda ( $\bar{X}$  = 4.75, rango = 2-11) en 8 de 10 nidadas (Prueba de los Signos,  $p$  = 0.05, Fig.13). En 5 de estas 8 nidadas se presentaron algunas sumisiones por parte de la segunda cría (picotazos/hora promedio de la 1a. cría hacia la 2a. = 12.2, d.e. = 5.80 y de la 2a. cría hacia la 1a. = 5.0, d.e. = 3.54). En tres nidadas una de las crías desapareció muy pronto por lo que no hubo registros de sumisiones, y en las dos nidadas restantes la segunda cría presentó una tasa de agresión promedio mayor ( $\bar{X}$  = 21.5 picotazos/hora; rango = 20-23) que la primera cría ( $\bar{X}$  = 10.5 picotazos/hora; rango 9-12). En una de estas nidadas

# FIG. 13 FRECUENCIA DE PICOTAZOS DE PRIMERAS Y SEGUNDAS CRIAS



(No.36) la segunda cría adoptó a veces una actitud sumisa y no logró llegar al emplumado. En la otra nidada (No.15) hubo una inversión de dominancia y fue la primera cría la que adoptó una postura de sumisión continuamente ante las agresiones de su hermano. La primera cría murió a la edad de 49.5 días después de una continua pérdida de peso. Su cadáver fue encontrado con heridas. Esta nidada fue la única en que se observaron múltiples sumisiones y convulsiones (Drummond, 1987) por parte de la primera y segunda crías respectivamente y la única que se observó hasta que las crías tuvieron 7 semanas de edad. Aún cuando la primera cría había desaparecido del nido, la cría sobreviviente llegó a presentar convulsiones cuando solicitó alimento y el padre no la alimentó (APENDICE II).

**b) Mortalidad presumiblemente debida a la agresión y desarrollo de la agresión.**

De las 20 crías de los 10 nidos observados, 5 segundas crías y 1 primera (Nido No.15) presentaron heridas al morir; 4 crías desaparecieron cuando ya estaban perdiendo peso (3 segundas y 1 primera), dos de las cuales (segundas crías) eran sumisas y presentaban evidencias de agresión en el cuello y la cabeza antes de su desaparición. Dos crías más desaparecieron del mismo nido el mismo día. Solamente llegaron al emplumado 7 primeras crías y una segunda.

Para poner a prueba la predicción de Mock se compararon las tasas de picotazos al principio -cuando la alimentación es indirecta- y al final -cuando la alimentación es directa. En el análisis del desarrollo de la agresión se incluyeron las 6 nidadas observadas en por lo menos tres días en dos intervalos o más entre 0-30 días (Fig.8) abarcando de esa manera el período de la transición de la alimentación indirecta a la directa, para este análisis se calculó la frecuencia promedio de picotazos por tren de alimentación de cada nidada (1a. cría + 2a. cría) en el primero y en el último intervalo de cada nido. En 4 de las 6 nidadas incluidas en el análisis, la frecuencia de picotazos en su primer intervalo fue mayor que en su último intervalo (Prueba de Signos,  $p < 0.05$ ; Tabla 11). En una nidada (No.7) ambas tasas fueron similares y en la otra nidada (No.15) la segunda tasa fue casi tres veces mayor que la del primer intervalo (Prueba de los Signos,  $p < 0.05$ ).

Tabla 11 Cambio en la tasa de picotazos por tren alimenticio con el desarrollo de la nidada en el primero y en el último intervalo de edades (rango= 0 a 30 días).

No. DE NIDO	Picotazos por tren de alimentación de la 1a. y 2a. crías.		Intervalos de edad de la primera cría ( días )	
	1a. Tasa	2a. Tasa	1er. intervalo	2o. intervalo
44	10.70	5.24	4 - 6	8 - 10
49	24.14	16.78	10 - 14	15 - 19
3	33.50	1.90	3 - 5	12 - 15
15	22.33	61.33	21 - 23	25 - 29
13	9.60	7.33	20 - 22	26 - 30
7	38.75	41.25	12 - 14	21 - 25
$\bar{X}$	23.17	22.36	3 - 23	8 - 30

## VI.- DISCUSION Y CONCLUSIONES

Los resultados encontrados sobre puesta y eclosión (a intervalos de dos días), crecimiento y mortalidad (incluyendo también muertes más frecuentes de crías mayores) pérdida diferencial de crías pequeñas (segundas y terceras), alimentaciones más frecuentes y un crecimiento más rápido de la cría mayor en el pelícano café fueron consistentes con la hipótesis de Lack sobre la reducción facultativa de la nidada.

### **Reducción de la nidada.**

La máxima mortalidad se produjo durante los primeros 10 días de vida de las crías. Setenta y una de un total de 111 crías muertas desaparecieron de sus nidos y todas eran menores a 4 días de edad, incluyendo las eclosiones inferidas, por lo que no puede decirse que fueron agredidas por la cría sobreviviente antes de desaparecer. La desaparición de estas crías pequeñas pudo deberse a la depredación por gaviotas sobre los huevos a punto de eclosionar, de iguanas sobre las crías pequeñas o por gatos o culebras, aunado a la inexperiencia de los padres para defender su nido. Como evidencia de la depredación, cabe mencionar que se vió a una iguana café (*Ctenosaura pectinata*) comerse 3 crías de un mismo nido y en el mismo día (de 1, 3 y 5 días de edad) en presencia de sus padres, los cuales no hicieron el menor intento por defenderlas. Nuestra presencia dentro de la colonia pudo tener efectos sobre el comportamiento de las aves, y provocar oportunidades para la depredación. También se observó en dos ocasiones a otras iguanas cafés alimentarse de peces de regurgitaciones de pelícanos. Por otro lado, de los 58 cadáveres encontrados 32 presentaron signos de haber sido agredidos (5 primeras, 17 segundas y 10 terceras) y 45 habían comenzado a bajar de peso días antes de su muerte, llegando a pesar hasta un 36% menos del peso promedio esperado. La mortalidad global de crías con bajo peso resultó significativa (68 de 91 crías, Prueba de los signos,  $p=0.0001$  por lo que puede decirse que en general la pérdida de peso parece ser una condición necesaria para que ocurra la muerte de crías y por lo tanto la agresión entre crías no es la única causa de

muerte. De lo anterior se concluye que la agresión en esta especie no es el único mecanismo por medio del cual reduce su nidada.

La limitación del alimento durante el estudio se vió indicado por medio del crecimiento inferior de las crías de nidadas de dos comparado con el de las crías únicas, y el crecimiento inferior e inanición de segundas crías (inanición aparente de la cría más pequeña). Es posible que la escasez del alimento haya sido la causa última de la mayoría de la pérdida de crías, incluyendo las muertes que habían sido aceleradas por la agresión del hermano.

Dada la alta mortalidad de crías menores, las ventajas para los padres de poner un segundo o un tercer huevo en 1987 parecieron pequeñas. Sin embargo, el segundo o tercer huevo probablemente proveyeron un aseguramiento contra el fracaso del huevo, dado que el 31% de los huevos puestos fracasaron en la eclosión o fueron depredados. Además, las nidadas de dos y de tres crías emplumaron más crías que las nidadas de una, siendo ésta una mejor medida del éxito reproductivo. Este éxito superior de las nidadas grandes fue particularmente debido a que cuatro de ellas emplumaron dos crías cada una y para una nidada de dos crías emplumó la segunda después de que la primera cría murió. Estos resultados demuestran que las crías mayores representan potencialmente tanto asegurar el valor reproductivo o el valor reproductivo extra para los padres (Mock & Parker, 1986). En años con disponibilidad alta de alimento el valor reproductivo extra (factible a través de la sobrevivencia de la cría menor, más la de sus hermanos) posiblemente sea más grande que lo que nosotros observamos en este estudio para 1987.

Las crías únicas crecieron mejor que las primeras y éstas mejor que las segundas en las nidadas de dos. En nidadas de tres, las primeras crías crecieron mejor que las segundas y éstas a su vez mejor que las terceras, con lo que se pone de manifiesto que la eclosión asincrónica ofrece ventajas a las crías mayores, ya que las asimetrías que se establecen en el nido al principio de su vida se acentúan con la alimentación preferencial a la primera cría.

#### **Alimentación preferencial.**

Los padres alimentaron selectivamente a la primera cría en el 85.8% de las 120 secuencias de alimentación en que ambas crías so-

licitaron ser alimentadas. En general, la segunda cría fue escasamente alimentada, ya que fue la primera la que recibió un mayor número de bocados y una proporción de masa también mayor que la de la segunda tanto en las alimentaciones indirectas como en las directas, la diferencia fue más notoria en las alimentaciones indirectas.

En las alimentaciones indirectas esto se debió probablemente a que la primera cría alcanzó el alimento con mayor facilidad ya fuera porque el padre lo depositó del lado del nido en que ésta se encontraba, porque tenía una mayor movilidad o porque el alimento estaba poco digerido para que la segunda cría lo tomara. En cuanto a las alimentaciones directas, el hecho de que la primera cría fuera la primera en alimentarse se debió quizás a que tenía una mayor habilidad y tamaño, además de que por lo general en las 10 nidadas observadas la primera cría fue la más agresiva e inhibía a la segunda. Los escasos datos sobre el tamaño de la presa, junto con nuestras observaciones de alimentación, demostraron que los padres proveen a las crías con presas lo suficientemente pequeñas para ser tomadas directamente desde el pico del padre y tragarlas enteras, excepto durante las primeras 3 semanas de vida o cuando las crías son demasiado pequeñas. Estos resultados son consistentes con los encontrados por Drummond et al (1986) en el bobo de patas azules y con otros trabajos en los que se menciona que la alimentación preferencial es una forma de manipulación paterna (Howe, 1976; Brown et al, 1977; Hahn, 1981; Mock, 1984a).

#### **Agresión relacionada con las secuencias de alimentación.**

La agresión se presentó desde muy temprana edad e involucró gritos y convulsiones además de los picotazos y sumisiones que sí fueron cuantificados. Los encuentros agresivos ocurrieron independientemente de los períodos de alimentación de las crías, e incluso fue mayor la agresión cuando no ocurrían alimentaciones, siendo más frecuentes durante la etapa de alimentación indirecta. La agresión fue disminuyendo conforme ocurrió la transición hacia la alimentación directa, pero la tasa de agresión de la primera cría continuó siendo mayor que la de la segunda.

La frecuente agresión entre hermanos en las 10 nidadas de dos crías que se observaron apoyan la predicción derivada de la hipótesis del tamaño de presa (Mock, 1985), de que en especies de aves con armas adecuadas y alimentación paterna directa, las crías podrían competir agresivamente por el alimento.

La segunda predicción, de que los ataques sobre los hermanos debería incrementar en frecuencia durante el desarrollo de la transición de alimentación indirecta a la directa, no fue apoyada en este estudio. Los resultados encontrados requieren de confirmación dado que la muestra de nidos fue pequeña y el período de desarrollo ajustado a nuestras observaciones fue corto en relación al período cuando ocurrió la transición de alimentación. Sin embargo, es digno de mencionar que los datos no mostraron tendencia en la dirección predicha, ya que el único nido que cumplió con dicha predicción fue una nidada atípica con inversión de dominancia desde temprana edad. Es posible que algunos cambios de desarrollo (no identificados) estén en contra de la predicción de que la agresión aumenta, no obstante esperaríamos que la maduración del desarrollo sensorial y motor facilitarían la agresión.

Una hipótesis alterna y más interesante es que el picotear durante la alimentación indirecta tuviera otra función además de la de asegurar una parte del alimento común; estableciendo una dominancia-subordinación.

Las crías del bobo de patas azules (*Sula nebouxii*) picotean a sus hermanos con más frecuencia durante el comienzo del período de crianza (Drummond et al, 1986), y esta agresión temprana aparentemente torna a la cría menor sumisa, rival inefectivo que usualmente no es capaz de invertir la dominancia agresiva constante si eventualmente creciera más que su hermano (Drummond et al, 1991, en prensa). Mientras que las crías del bobo de patas azules usualmente establecen una relación de dominancia con una baja frecuencia de picotazos por parte de la primera cría (aproximadamente uno por hora) y casi ninguno por la segunda cría (Drummond et al, 1986); en el pelcano<sup>s</sup> café, la dominancia fue contestada vigorosamente, con una distribución de aproximadamente 10 y 4 picotazos por hora de la primera y segunda crías respectivamente. Sin embar-

go, la existencia y mantenimiento activo de una relación de dominancia-subordinación en las crías de pelícano café fue demostrada por un 61% de picotazos ocurridos cuando no hubo alimentaciones y porque la segunda cría a veces adoptó posturas sumisas. Nosotros proponemos que la agresión por crías de pelícano café durante la alimentación indirecta funciona parcialmente para establecer la dominancia agresiva, y es adoptada por largo tiempo a pesar de que probablemente sea una táctica competitiva insuficiente en relación al alimento común.

Los resultados obtenidos son de gran importancia, ya que es uno de los primeros trabajos sobre la pérdida de crías que se ha llevado a cabo con esta especie.

## CONCLUSIONES

- Existe un intervalo de puesta y de eclosión.
- Existe una diferencia de tamaño y de habilidades competitivas entre las crías de un mismo nido.
- Las puestas de un huevo tienen un mayor éxito de eclosión (92%) que las de tres huevos (81%) y que las de dos (78%).
- La pérdida de crías ocurre principalmente durante los primeros diez días de vida (64% del total de las muertes) y la sobrevivencia de crías fue significativamente mayor en las nidadas de crías únicas, aunque emplumaron más crías en las nidadas de dos.
- Se presentan dos formas de alimentación: indirecta y directa.
- La primera cría recibe proporcionalmente una mayor cantidad de bocados y una proporción de masa también mayor que la segunda cría.
- La tasa de agresión de las crías es mayor durante los primeros días de vida, cuando ocurre la alimentación indirecta.
- La tasa de agresión global de la primera cría es mayor que la de la segunda cría.
- La agresión entre las crías no se relaciona exclusivamente a los períodos de alimentación.
- El pelícano café reduce su nidada facultativamente.

## APENDICE I

Especies encontradas en la dieta del pelcano café.

Se colectaron varias muestras a partir de regurgitaciones tanto de adultos con crías de aproximadamente 4 semanas de edad ( $n=2$ ) como de juveniles emplumados de aproximadamente 10 semanas de edad ( $n=6$ ) que se encontraban en etapa de guardería. El número total de peces colectados fue 35 a los cuales se les midió la longitud total (LT) y se identificaron en el campo con la Clave de Peces Marinos Mexicanos (Tabla 12).

## APENDICE II

Relación entre el crecimiento de las crías y la agresión.

Se elaboraron curvas de peso de las crías de los 10 nidos observados y se les asoció la frecuencia de agresión (picotazos) registrada. A estas figuras se agregaron las curvas promedio de peso de nidadas de dos crías vivas coexistiendo, para comparar el desarrollo de las crías observadas.

En dos de los 10 nidos (No.36 y No.15) la segunda cría presentó una frecuencia picotazos/hora mayor que la primera cría. Cinco segundas crías y una primera, murieron por agresión de su hermana y por una subsecuente baja de peso en relación a la cría hermana. De las 15 crías restantes, cuatro desaparecieron del nido presentando bajo peso comparadas con las primeras crías de su propio nido, tres se encontraron muertas y bajas de peso sin evidencias de agresión y ocho llegaron al emplumado.

En cuatro nidos (No.49, No.13, No.7 y No.37) el patrón de comportamiento de la curva de peso fue similar, es decir, ambas crías aumentaron y perdieron peso al mismo tiempo, después de lo cual la segunda cría murió con un bajo peso y la primera se recuperó rápidamente logrando llegar al emplumado. Cuando comenzó el decremento de peso de las crías, el intervalo de edad en que se encontraban fue entre los 18.5 y los 36.5 días de edad. Para saber si este patrón seguido era producto de una escasez de alimento en el medio, en cada uno de estos cuatro nidos se revisaron las fechas en las que ocurrió el descenso de peso en ambas crías y se encontró que ocurrió entre el 10 y el 26 de abril. El período es amplio pero puede decirse que la pérdida de peso pudo deberse a la falta de alimento (aunque no como única causa) así como también a la capacidad de los padres de llevar alimento al nido.

Las observaciones conductuales se continuaron más allá de los 20.5 días de edad solamente en un nido (No.15), lo que nos permitió conocer el comportamiento agresivo entre las crías después de edad. En este nido, desde muy temprana edad se presentó una inversión de dominancia. Ambas crías eran agresivas e incluso eran de tamaño

similar. La segunda cría agredía con frecuencia a su hermano provocando conductas de sumisión aún cuando no los estuvieran alimentando. Poco a poco, la primera cría disminuyó su nivel de agresión hasta valores mínimos comparada con su hermano, perdió peso y murió a la edad de 48.5 días.

La cría "sobreviviente" se convulsionó en algunas ocasiones, esto es, se extendió sobre el piso del nido con la cabeza y las alas abiertas colgando hacia afuera y emitiendo sonidos, al no tener alimento cuando lo solicitaba.

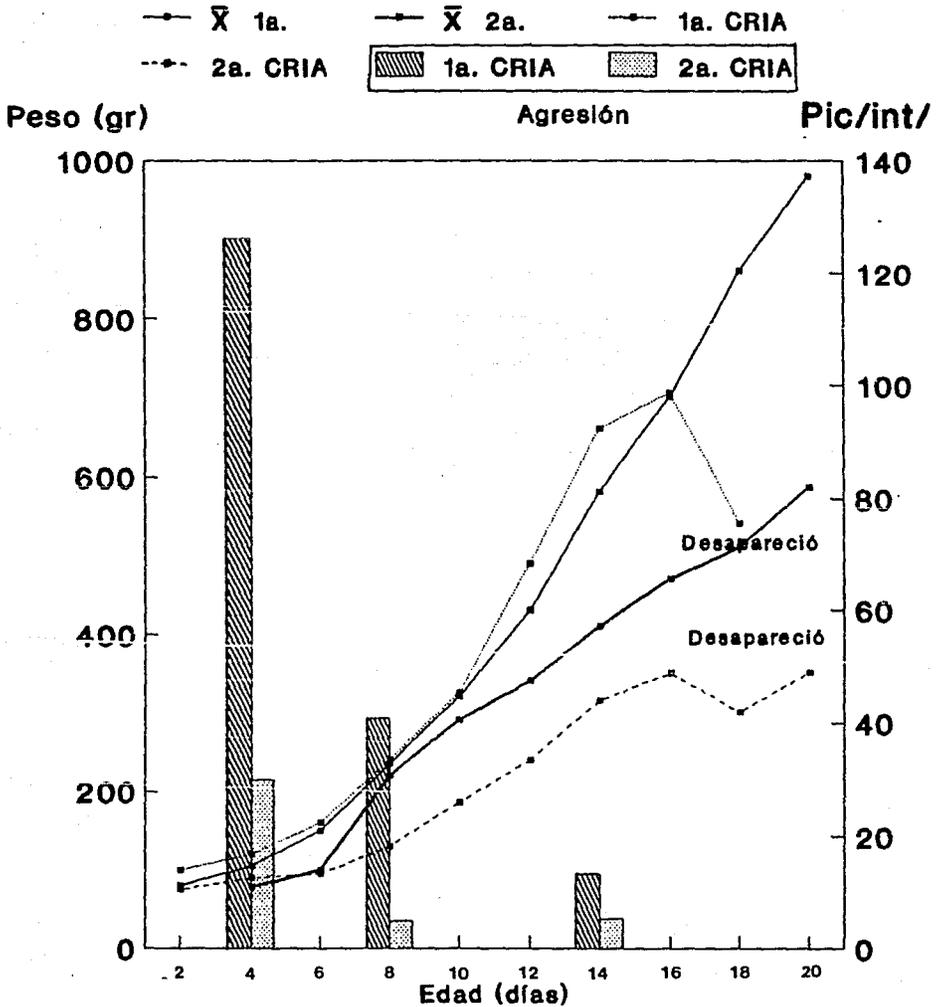
nota: Las siguientes figuras representan la relación entre el crecimiento y la agresión de las crías de los 10 nidos observados. Las barras representan la frecuencia de picotazos en cada intervalo de 5 días en un número determinado de horas observadas, excepto en el nido No.83, en el que el intervalo representado es sólo de un día de observación (3 horas).

$\bar{X}$  1a. y  $\bar{X}$  2a. = representan el crecimiento promedio de las crías en nidadas de dos usadas como referencia en la comparación con las crías de cada nido.

TABLA 12 Especies encontradas en la dieta del  
 pelicano café.

FAMILIAS	JUVENILES			ADULTOS		
	# de peces	LT $\bar{x}$ = d.e.	rango	# de peces	LT $\bar{x}$ = d.e.	rango
GERREIDAE mojarras	4	72.25 = 8.54	64- 83	8	184.33=37.72	150-257
ENGRAULIDAE anchovetas	2	104.5 = 7.78	99-110	6	104.83=5.88	98-113
CLUPEIDAE sardinias	2	104.0 = 9.9	97-111	3	110.67=2.1	109-113
POLYNEMIDAE ratones	4	140.5 =13.07	110-172			
MUGILIDAE lisas				2	222.5=3.53	220-225
NO IDENTIFICADAS				4	221.5=6.7	190-253
GLOBAL	12	101.0 =28.75	64-172	23	159.9=55.72	97-257

# NIDO 3

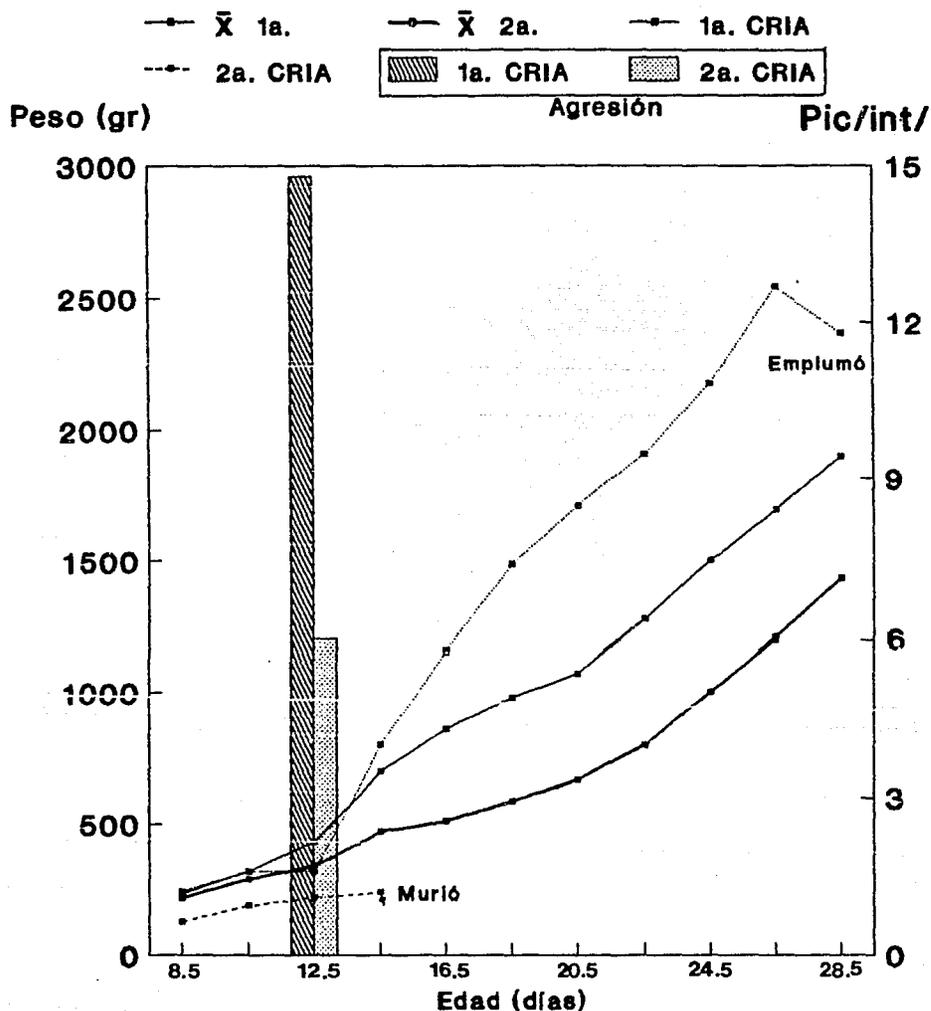


Nota: La segunda cría fue herida por su hermano antes de desaparecer.

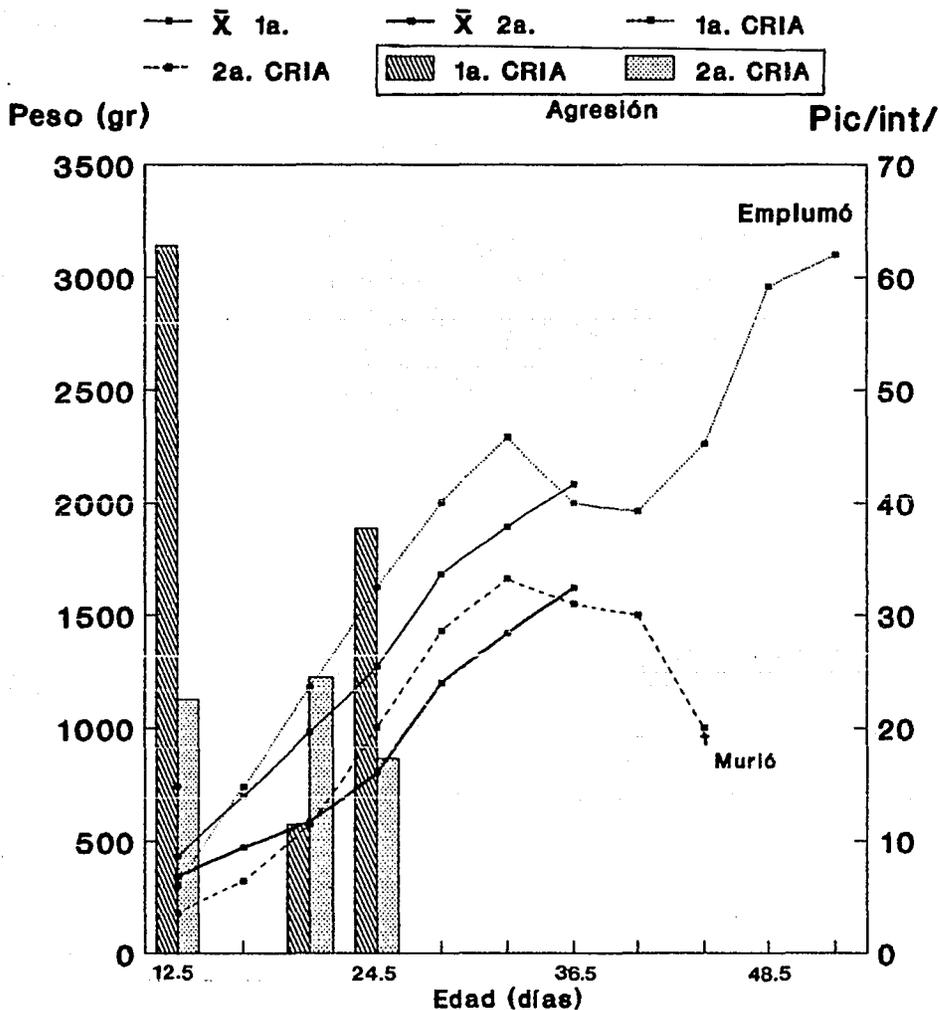
Los intervalos representados son: 1-5, 6-10 y 11-15 días.

Total de Horas observadas: 54

# NIDO 4



# NIDO 7

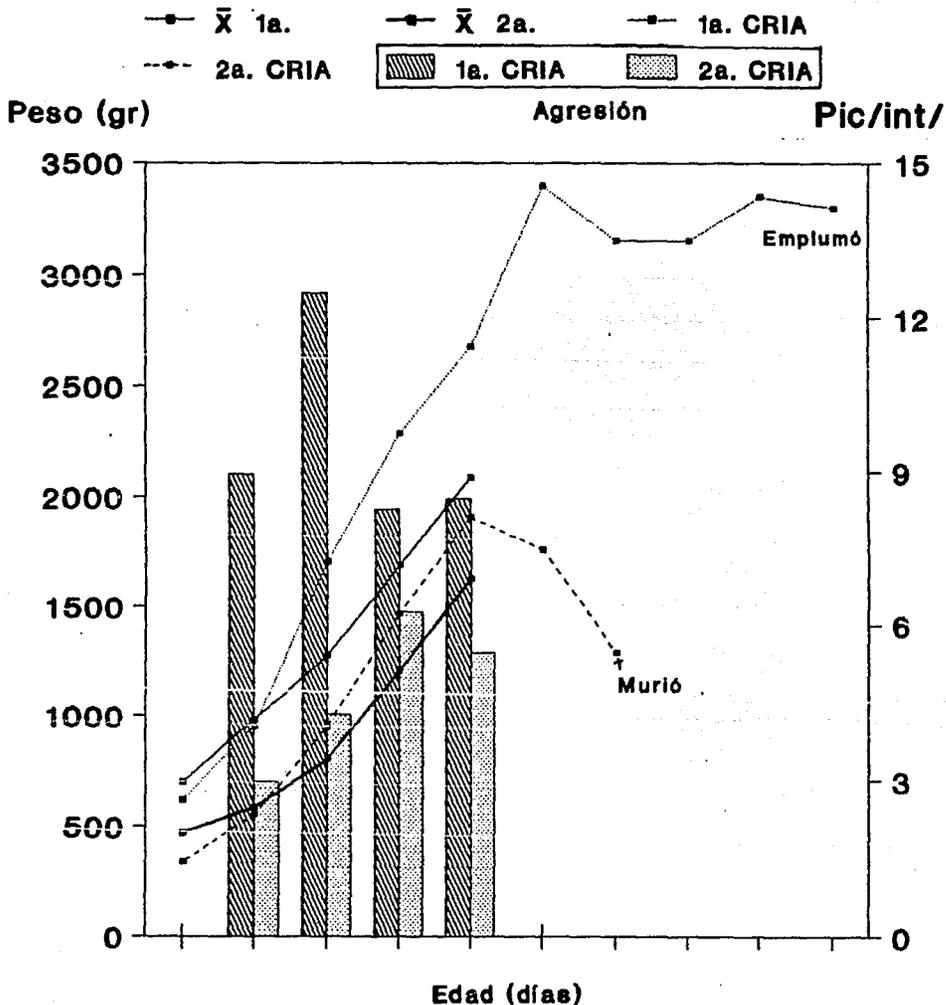


Nota: Segunda cría desapareció, tenía heridas en el cuello y un ala rota.

Los intervalos representados son: 11-15, 16-20 y 21-25 días.

Total de Horas observadas: 62

# NIDO 13

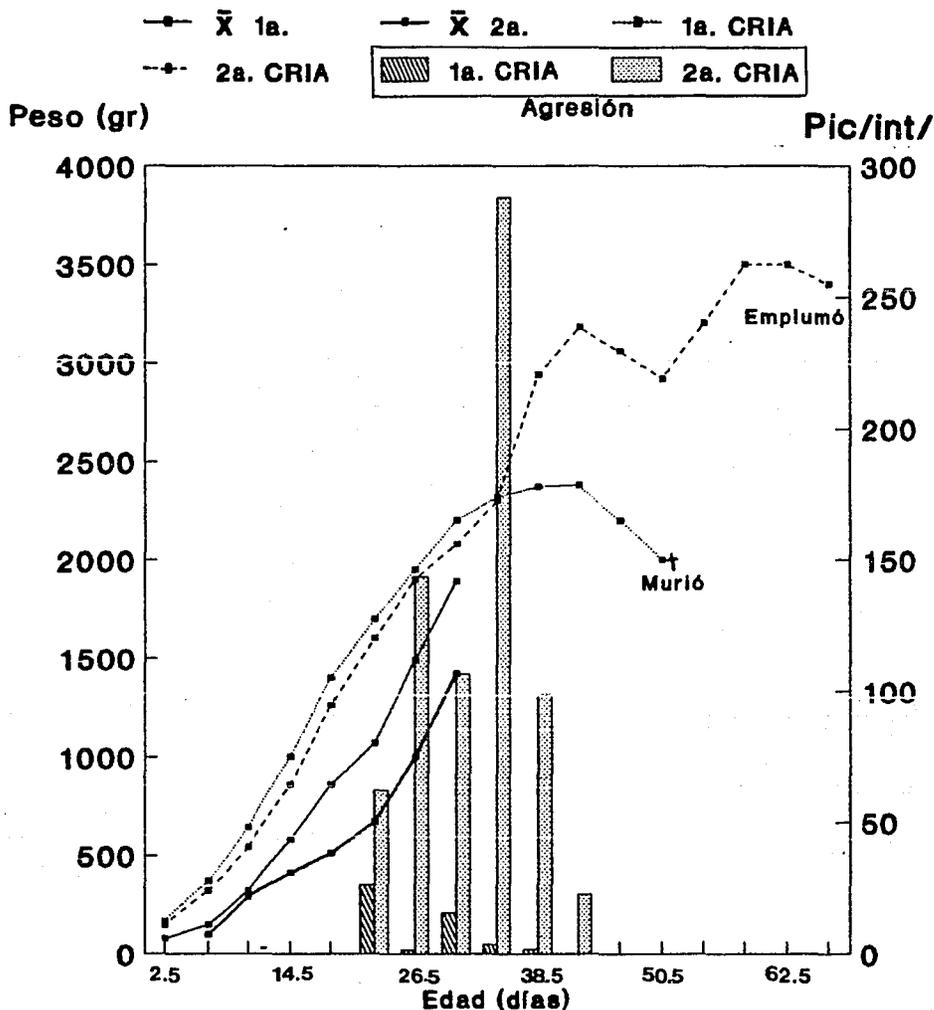


Nota: Se encontró el cadáver de la segunda cría lejos del nido y con heridas en el cuello.

Los intervalos representados son: 16 a 20, 21-25, 26-30 y 31-35 días.

Total de Horas observadas: 52

# NIDO 15

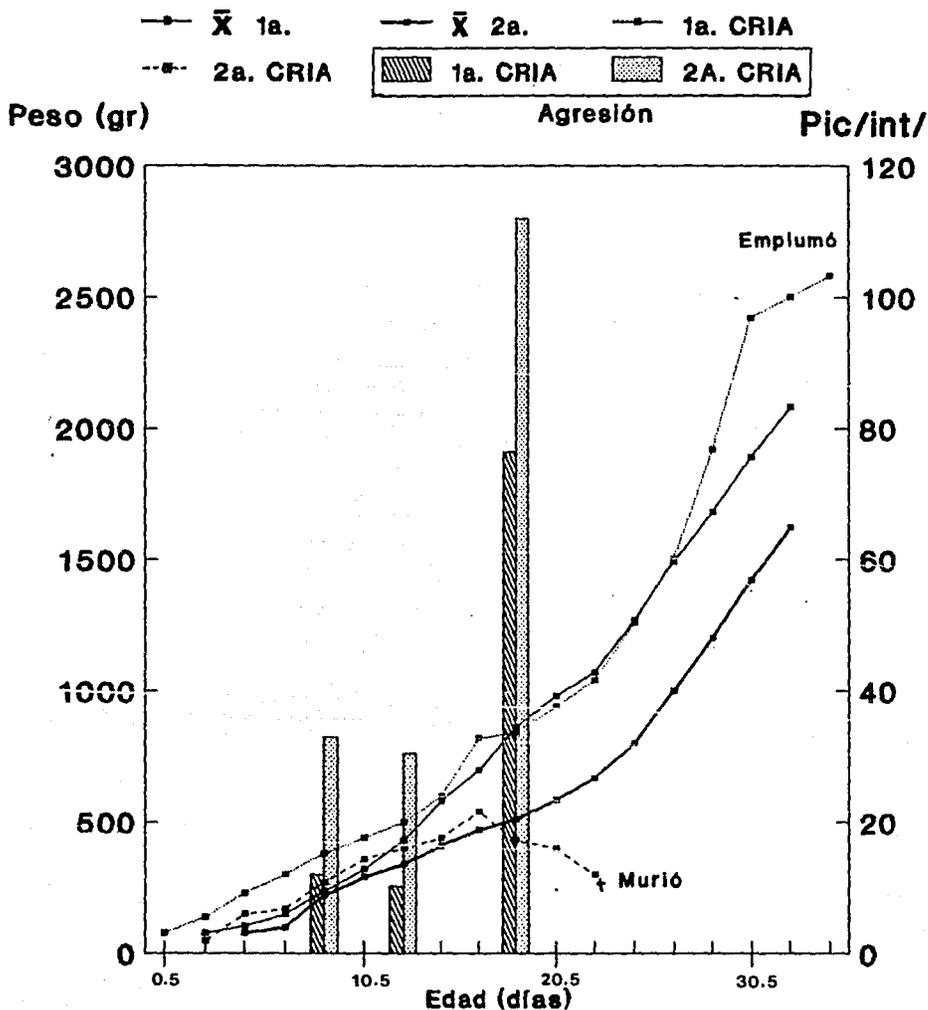


Nota: La primera cría cayó de su nido, se encontró muerta con heridas en el cuello.

Los intervalos representados son: 21-25, 26-30, 31-35, 36-40, 41-45 y 46-50 días.

Total de Horas observadas: 173

## NIDO 36

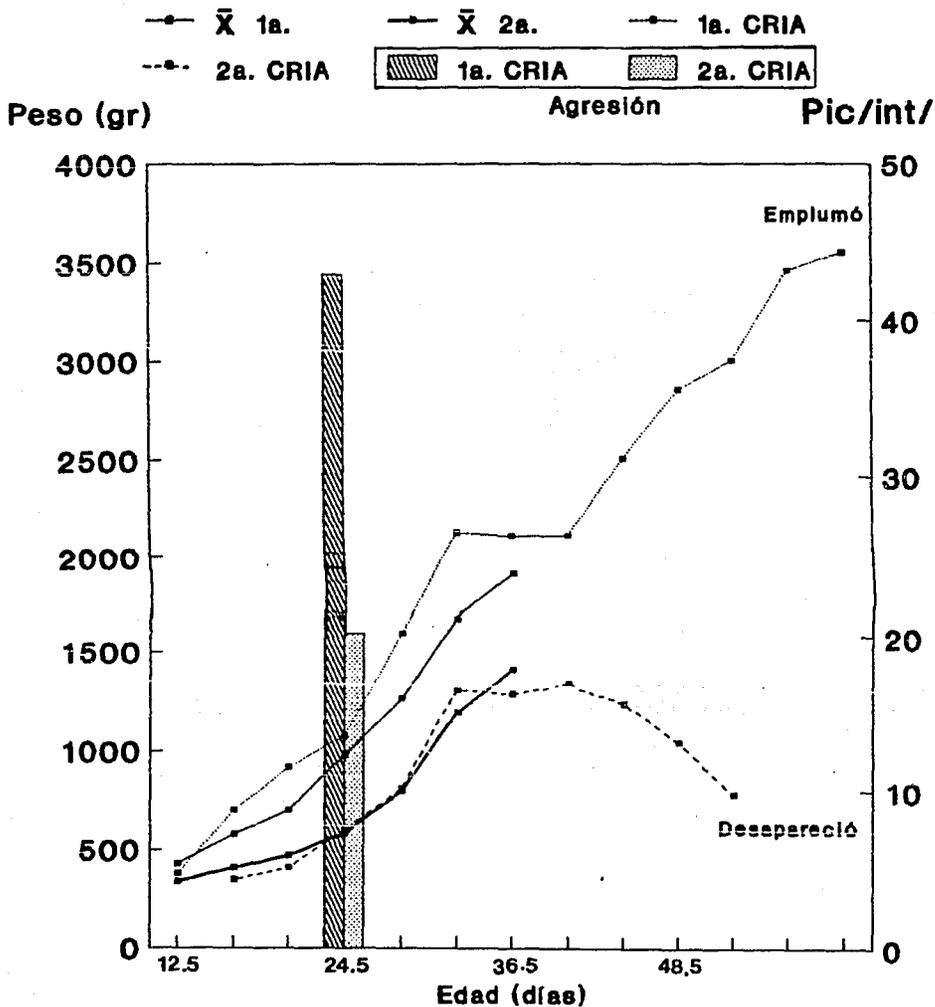


Nota: La segunda cría se cayó de su nido antes de desaparecer.

Los intervalos representados son: 6-10, 11-15 y 16-20 días.

Total de Horas observadas:60

# NIDO 37

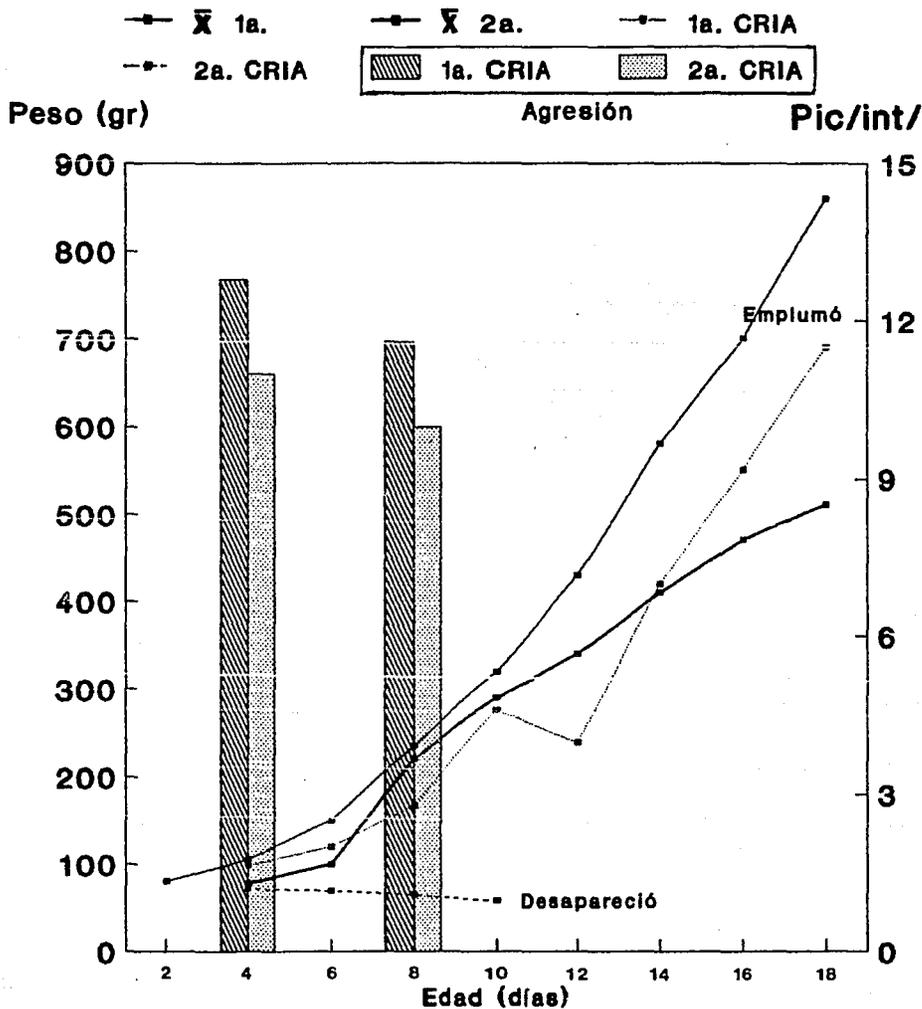


Nota: La segunda cría se encontró muerta con heridas en el cuello. Era una cría sumisa.

El intervalo representado es de 16 a 20 días.

Total de Horas observadas:18

# NIDO 44

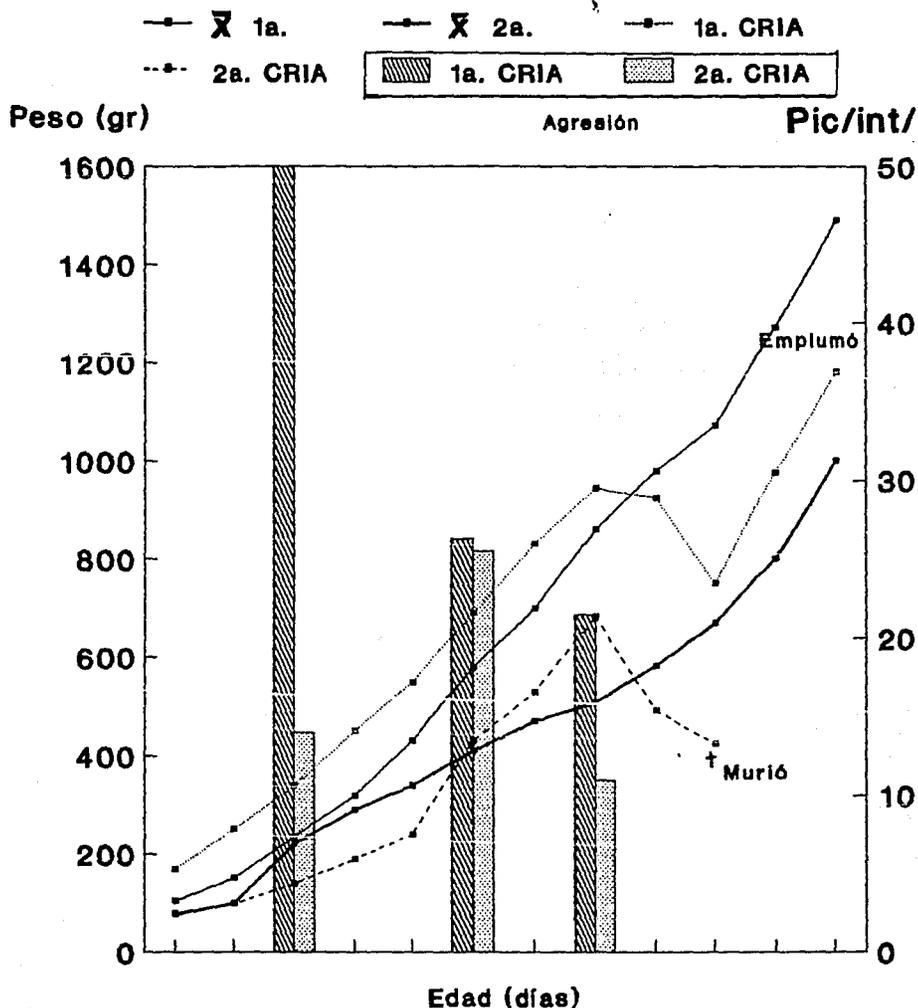


Nota: La segunda cría desapareció sin dejar rastro.

Los intervalos representados son: 1-5 y 6-10 días.

Total de Horas observadas:42

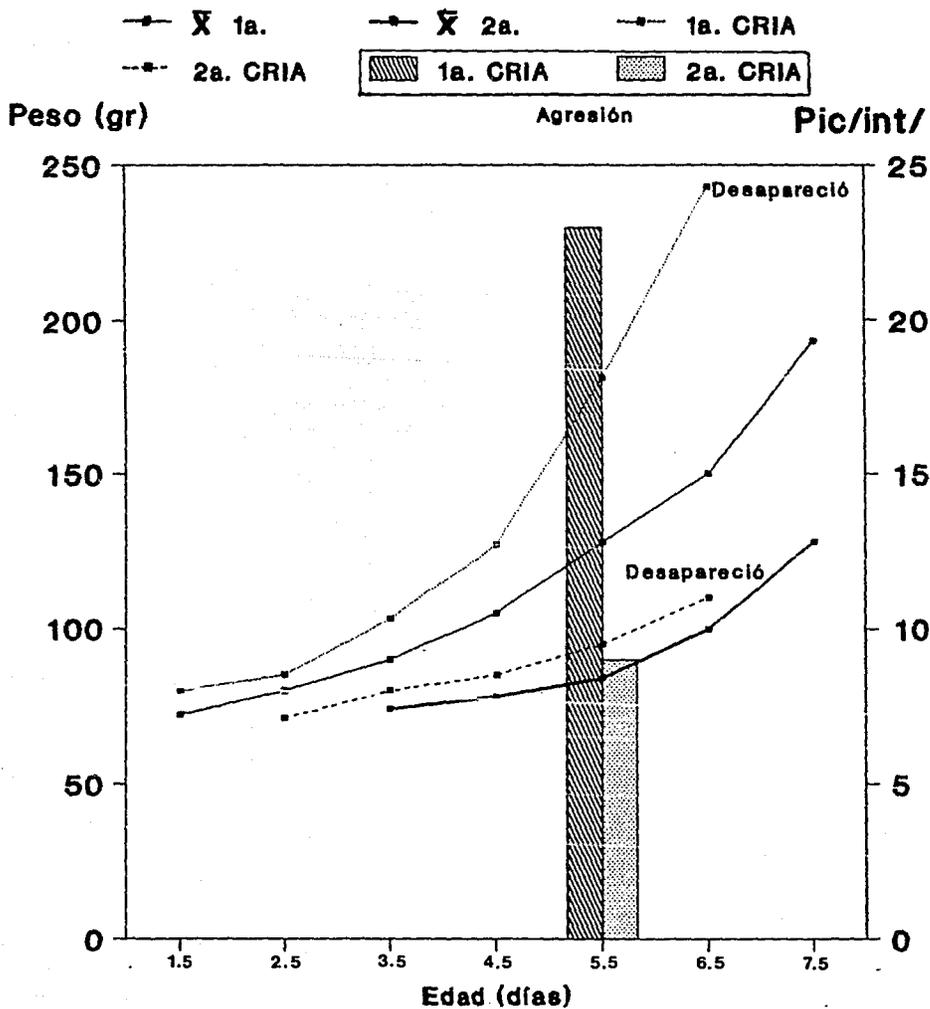
## NIDO 49



Nota: La segunda cría se encontró muerta con heridas, caída de su nido.

Los intervalos representados son: 6-10, 11-15 y 16-20 días. Total de Horas observadas: 36

# NIDO 83



Nota: Ambas crías desaparecieron el mismo día sin dejar rastro.

El intervalo representado es de 6 a 10 días.

Total de Horas observadas:3

## AGRADECIMIENTOS

En primer lugar agradezco al **Dr. Hugh Drummond** haber aceptado ser el Director de la presente Tesis y su gran apoyo en el desarrollo de la misma tanto en el trabajo de campo como en el de gabinete y por sus acertadas sugerencias.

De manera muy especial agradezco a Tere y a Luis Ignacio por su compañía, apoyo constante y valiosa ayuda en el trabajo de campo; a José Luis, Cecilia y Roxana, con quienes se logró formar un excelente equipo de trabajo.

Al **Dr. Hugh M. Drummond Durey**, **Dra. Miriam Benabib Nisenbaum**, **Dr. Constantino de Jesús Macías García**, **Biól. Carlos Rafael Cordero Macedo** y al **M. en C. José Luis Osorno Cepeda** por sus aportaciones en la corrección de este trabajo y sinodales del mismo. El proyecto se realizó gracias al apoyo otorgado al **Dr. Hugh Drummond** por la **SEDUE**, el **Instituto de Biología, UNAM**, **National Geographic Society (GRANT No.3065-85)**, al **Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología** por la **Beca-Tesis No.53736** otorgada para el desarrollo de este trabajo y al apoyo **PCCNCNA-031528** otorgado al **Dr. Hugh Drummond**.

Agradezco a **Mónica, Mauricio, Luis, Marco Antonio, Avilio, Javier, Constantino, Marcela, Fedro y Carmen** la ayuda que de una u otra forma me brindaron.

Finalmente quiero agradecer a los pescadores de **Boca de Camichín** y de **San Blas, Nayarit**, su disposición de ayuda y su amistad durante la estancia en la Isla y a todos aquellos a quienes haya olvidado mencionar.

## LITERATURA CITADA

- Altman, J. 1969. Observational methods of behavior. *Behavior* 49:227-264.
- Anderson, D.W. & Hickey, J.J. 1970. Oological data on egg and breeding characteristics of brown pelican. *Willson Bulletin* 82:14-28.
- \_\_\_\_\_, D.W. & Anderson, I. 1973. Distribution and status of Brown Pelican in the California Current. *American Birds* 30:3-12.
- \_\_\_\_\_, D.W. 1977. Passive dispersal of brown pelican. *Bird Banding* 99:228-238.
- \_\_\_\_\_, D.W.; Gress, F.; Mais, K.F. & Kelly, P.R. 1980. Brown pelicans as anchovy stock indicators and their relationships to commercial fishing. *Calcofi Rep.* XXI:54-60.
- \_\_\_\_\_, D.W.; Gress, F. & Mais, K.F. 1982. Brown pelican: influence of food supply on reproduction. *Oikos* 39:23-31.
- Anderson, M. 1976. Predation and kleptoparasitism by skuas in Shetland seabird colony. *Ibis* 118:208-217.
- Ashmole, H. 1963. The regulation of numbers of tropical oceanic birds. *Ibis* 103b:458-473.
- Bengston, H. & Ryden, O. 1981. Development of parent-young interaction in asynchronously hatched broods of altricial birds. *Z. Tierpsychol.* 56:255-272.
- Blus, L.J. & Keahey, J.A. 1978. Variation in reproductivity with age in the brown pelican. *Auk* 95:128-134.
- Braun, B.M. 1981. Siblingicide, the mechanism of brood reduction in the black-legged kittiwake, *Rissa Tridactyla*. Thesis for Master degree in Biological Sciences. University of California. 115 p.
- Braun, B. M. & Hunt, G.L.J. 1983. Brood reduction in blacklegged kittiwakes. *Auk* 100:469-476.
- Brown, L.H., Gargett, V. and Steyn, P. 1977. Breeding success in some African eagles, related to theories about sibling aggression and its effects. *Ostrich* 48:65-71.

- Cash, K.J. & Evans, R.M. 1986. Brood reduction in the American white pelican (*Pelecanus erythrorhynchos*). Behavior Ecology and Sociobiology 18:413-418.
- Castillo, A. y Chávez Peón, M.C. 1983. Ecología reproductiva e influencia del comportamiento en el control del número de crías en el bobo de patas azules *Sula nebouxii* en la Isla Isabel, Nayarit. Tesis de Licenciatura. UNAM. México, D.F. 118 p.
- Coker, R.E. 1919. Habits and economic relations of the guano birds of Peru. Proc. U. S. Natl. Mus. 56:449-511.
- Charnov, E.L. & Krebs, J.R. 1974. On clutch size and fitness. Ibis 116:217-219.
- Coulson, J.C. 1966. The influence of the pair-bond and age on the breed in biology of the kittiwake gull *Rissa tridactyla*. Journal of Animal Ecology 35:269-279.
- Coulson, J.C. and White, E. 1958. The effect of age on the breeding biology of the kittiwake *Rissa tridactyla*. Ibis 100:40-51.
- Davis, J.W.F. 1975. Specialization in feeding location by Herring Gulls. Journal of Animal Ecology 44:795-804.
- Dorward, D.F. 1962. Comparative biology of the white booby and the brown *Sula spp.* at Ascencion. Ibis 103:174-229.
- Drummond, H. 1987. A review of parent-offspring conflict and brood reduction in the Pelecaniformes. Colonial Waterbirds.
- \_\_\_\_\_, H., González, E. & Osorno, J.L. 1986. Parent-offspring cooperation in the blue-footed booby (*Sula nebouxii*): social roles infanticidal brood reduction. Behavior Ecology and Sociobiology 19:365-372.
- \_\_\_\_\_, H. & García CH. C. 1989. Food shortage influences siblings aggression in the blue-footed booby. Animal Behavior 37:806-819.
- Edward, T.C. Jr. and Collopy, M.W. 1983. Obligate and facultative brood reduction in eagles: an examination of factors that influence fratricide. Auk 100.
- Fujioka, M. 1985. Food delibery and sibling competition in experimentally even-aged broods of cattle egret. Behavior Ecology and Sociobiology 17:67-74.

- Friedmann, Griscom & Moore.** 1950. Distributional check-list of the birds of México. Part I.
- García, E.** 1983. Apuntes de Climatología. Instituto de Geografía. U.N.A.M.
- García, Ch. C.** 1988. Análisis experimental del control de la agresión en un ave infanticida, el bobo de patas azules *Sula nebouxii*, en la Isla Isabel, Nayarit, México. Tesis de Licenciatura. México, D.F. UNAM. 73 pp.
- Gargett, V.** 1978. Sibling aggression in the black eagle in the Matapos, Rhodesia. *Ostrich* 49:57-63.
- Gaviño, G. y Uribe, Z.** 1978. Algunas observaciones ecológicas en la Isla Isabel, Nayarit, con sugerencias para el establecimiento de un Parque Nacional. Instituto de Biología, UNAM.
- Hahn, D.C.** 1981. Asynchronous hatching in the laughing gull: cutting losses and reducing rivalry. *Animal Behavior* 29:421-427.
- Hamilton, W.D.** 1964. The genetical evolution of social behavior II. *J. Theoret. Biol.* 7:17-52.
- Hogstedt, G.** 1980. Evolution of clutch size in birds: adaptative variation in relation to territory quality. *Science* 210:1148-1150.
- Howe, H.F.** 1978. Initial investment clutch size and brood reduction in the common crake (*Quiscalus quiscula* L.). *Ecology* 59:1109-1122.
- Hunt, G.** 1980. Mate selection and mating systems in seabirds. In behavior of marine animals. Vol.4. Marine Birds (J. Burger, L. Olla y A.E. Winn, Eds.). New York, USA.
- Immelman, K.** 1973. Role of environment in reproduction as source of "predictive" information. P.121-147 in *Breeding Biology of Birds.* (D.S. Farmer, Ed.) Natl. Acad. Sc. Washington, D.C.
- Ingram, C.** 1959. The importance of juvenile cannibalism in the breeding biology of certain birds of prey. *Auk* 76:218-226.
- Keith, J.O.** 1978. Synergistic effects of D.D.E. and food stress on reproduction in the brown pelicans and ringdoves. Ph. D. Thesis. Ohio State, Univ. Columbus. 185 pp.
- Klomp, H.** 1970. The determination of clutch-size in birds. A review. *Ardea* 58:1-124.
- Lack, D.W.** 1947. The significance of clutch size. *Ibis* 36:302-333.

- \_\_\_\_\_, D.W. 1954. The natural regulation of animal numbers. Clarendon Press. Oxford, England.
- \_\_\_\_\_, D.W. 1966. Population studies of birds. Clarendon Press. Oxford, England.
- \_\_\_\_\_, D.W. 1968. Ecological adaptations for breeding in birds. London Methaun and Co. Ltd., London, England.
- Lewis, H.F. 1929. The natural history of the double-crested cormorant. Ru-Mi-Lou. Books, Ottawa.
- Meyburg, B. -V. 1974. Sibling aggression and mortality among nestling eagles. Ibis 116:224-228.
- Mock, D.W. 1984a. Infanticide, siblicide and avian nesting mortality. In: Infanticide: comparative and evolutionary perspectives. G. Hausfaster y S. Blaffer Hrdy, Eds. Aldine, New York, USA.
- \_\_\_\_\_, D.W. 1984b. Siblicidal aggression and resource monopolization in birds. Science 225:731-733.
- \_\_\_\_\_, D.W. 1985. Siblicidal brood reduction: the prey size hypothesis. American Naturalist 125:327-343.
- \_\_\_\_\_, D.W. & Parker, G.A. 1986. Advantages and disadvantages of egret and heron brood reduction. Evolution 40:459-470.
- \_\_\_\_\_, D.W. & Ploger, B.J. 1987. Parental manipulation of optimal hatch asynchrony in cattle egrets: an experimental study. Animal Behavior 35:150-160.
- Nelson, J.B. 1969. The breeding ecology of the red-footed booby in The Galápagos. J. Anim. Ecol. 38:181-198.
- \_\_\_\_\_, J.B. 1978. The Sulidae: gannets and boobies. Oxford University Press, London.
- \_\_\_\_\_, J.B. 1983. Contrasts in breeding strategies beetwen some tropical and temperate marine pelecaniformes. Studies in Avian Biology 8:95-114.
- O'Connor, R.J. 1978. Brood reduction in birds: Selection of fratricide, infanticide and suicide. Animal Behavior 26:79-96.
- Orians, G.H. 1969. Age hunting success in the brown pelican (*Pelecanus occidentalis*). Animal Behavior 17:316-319.
- Palmer, R.S. 1962. Handbook of North American Birds. Vol.I. Yale Univ. P. New, Haven.

- Parker, G.A.** 1984. Models of parent-offspring conflict. V. Effects of the behavior of the two parents. *Animal Behavior* 33:519-533.
- Parsons, J.** 1975. Asynchronous hatching and chick mortality in the herring gull (*Larus argentatus*). *Ibis* 117:517-520.
- Peterson, R.T. & Chalif, E.** 1973. A field guide to Mexican Birds. H.M. Co.
- Procter, D.L.C.** 1975. The problem of chick loss in the South Polar Skua *Catharacta maccormicki*. *Ibis* 117:442-459.
- Richdale, L.E.** 1957. A population study of penguins. Oxford University Press, London, England.
- Ricklefs, R.E.** 1965. Brood reduction in the curve-billed thrasher. *Condor* 67:505-510.
- \_\_\_\_\_, **R.E.** 1968. On the limitation of brood size in passerine birds by the ability of adults to nourish their young. *Proc. Nat. Acad. Science, USA* 61:847-851.
- \_\_\_\_\_, **R.E.** 1977. A note on the evolution of clutch size in altricial birds. pp.193-212. In: *Evolutionary Ecology* (B. Stonehouse and Perrins, C.M. Eds.). Macmillan, London, England.
- Ricklefs, R.E. & White, S.C.** 1975. A method for constructing nestlings growth curves from brief visits to colonies seabirds. *Bird Banding* 46.
- Schnell, G.D.; Woods, B.L. & Ploger, B.J.** 1983. Brown pelican foraging success and kleptoparasitism by laughing gulls. *Auk* 100:636-644.
- Schreiber, R.W.** 1976. Growth and development of nestling brown pelican. *Bird Banding* 19-39.
- \_\_\_\_\_, **R.W.** 1977. Maintenance behavior and communication in the brown pelican. *Union Ornithological Monographs* 22.
- \_\_\_\_\_, **R.W.** 1979. Reproductive performance of the Eastern brown pelican (*Pelecanus occidentalis*). *Contrib. Sci. Nat. Inst. Mus. L.A. County* 317: pp.43.
- \_\_\_\_\_, **R.W.** 1980a. Fatal sibling aggression in pelican a review. *Ostrich* 51:183-186.
- \_\_\_\_\_, **R.W.** 1980b. Nesting chronology of the Eastern brown pelican (*Pelecanus occidentalis*). *Auk* 97:491-508.

- , R.W. & Schreiber, E.A. 1982. Essential habitat of the brown pelican in Florida. Fla. Field Nat. 10:9-17.
- , R.W. 1983. Use of age-class in monitoring population stability of brown pelican (*Pelecanus occidentalis*). J. Wild. Manage. 47:105-111.
- , R.E. & Risebrough, R.W. 1972. Studies of the brown pelican. Wilson Bulletin 84:119-135.
- Secretaría de Industria y Comercio, Secretaría de Pesca. 1976. Catálogo de peces marinos mexicanos.
- Siegel, S. 1985. Estadística no paramétrica aplicada a las ciencias de la conducta. Trillas, México.
- Snow, D.W. 1965. The breeding of the red-billed tropic bird in The Galápagos Island. Condor 67:210-214.
- Stamps, J.A. & Metcalf, R.A. 1980. Parent- offspring conflict. pp.589-618. In: Sociobiology Beyond Nature/nurture?. Barlow, G.W. y Silverberg, J. (Eds.) Westview, Boulder, Colorado.
- Stinson, C.H. 1979. On the selective advantage of fratricide in raptors. Evolution 33:1219-1225.
- Stonehouse, B. 1962. The tropicbirds (Genus *Phaeton*) of Ascencion Island. Ibis 103b:124-161.
- , B. and Stonehouse, S. 1963. The frigate bird *Fregata aquila* of Ascencion Island. Ibis 103b:409-422.
- Thomson, A.L. 1950. Factors determining the breeding seasons of birds. And introductory review. Ibis 92:173-184.
- Trivers, R.L. 1974. Parent-offspring conflict. Amer. Zool. 14:249-264.
- Urban, E.K. 1979. Observations of the nesting biology of the great cormorant in Ethiopia. Willson Bulletin 91:461-463.
- Vesey-Fitzgerald, D. 1957. The breeding of the white pelican *Pelecanus onocrotalus* in the Rukwa Valley Tanganyika. Bull. Brit. Orn. Culub. 77:127-129.
- Williams, L.E. Jr. and Joanen, J. 1974. Age of first breeding in the brown pelican. Willson Bulletin 86:279-280.
- Wynne-Edwards, U.C. 1962. Animal dispersion in relation to social behavior. Edinburgh and London, Oliver and Boyd. xi, 653 pp.