

122
24



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTONOMA DE MEXICO
Facultad de Ciencias

LA SINCRONIA REPRODUCTIVA DEL BOBO CAFE

Sula leucogaster neslotes

FRENTE A LA DEPREDACION DE SUS CRIAS

POR LA CULEBRA FALSO CORALILLO

Lamproneltis triangulum nelsoni

TESIS QUE PARA OBTENER EL TITULO DE:

BIOLOGO

PRESENTA:

Sergio Javier Magaña Rueda

México, D.F.

1992

TESIS CON
FALLA DE ORIGEN



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.

CONTENIDO

RESUMEN	5
INTRODUCCION	6
El estudio de la colonialidad, la sincronía y la depredación en aves marinas	
El significado de la sincronía y la colonialidad	6
Relaciones entre sincronía y depredación	7
Adaptaciones de las aves marinas contra la depredación	8
Colonialidad, estacionalidad y sincronía en aves marinas de zonas tropicales	9
La biología reproductiva del bobo café	
Estacionalidad y ciclo reproductivo	11
Sincronía	11
Distribución y abundancia de las colonias	12
Características del sitio de anidación	12
Nidada, incubación y desarrollo de las crías	12
Éxito reproductivo y productividad	13
La depredación en Isla Isabel, Nayarit, México	14
OBJETIVOS	15
MÉTODOS	15
Zonas de anidación y registro	
Registro de nidos y crías	
Análisis de sincronía y probabilidad de desaparición	
RESULTADOS	20
Sincronía de eclosiones	
Sincronía de crías depredables	
Determinación de mayores y menores sincronías	
Proporciones de crías desaparecidas por zonas	
Proporciones de crías desaparecidas en diferentes periodos de la temporada	
Agrupación de los datos de las zonas con culebras	
DISCUSION	31
Hipótesis y predicciones	
Aspectos metodológicos	
Otros aspectos relacionados con la probabilidad de desaparición	
CONCLUSIONES	34
APENDICE A FECHAS DE MARCAJE Y NUMERO DE NIDOS MARCADOS	35
APENDICE B REGISTROS DE CRIAS	36
LITERATURA CONSULTADA	38

RESUMEN

La sincronía reproductiva pueden ser ventajosa frente a la depredación ya que la probabilidad de que cada individuo sea depredado disminuye cuanto mayor es la sincronía (Darling, 1938; Gochfeld, 1980). La sincronía del bobo café Sula leucogaster nesiotis ha sido explicada en relación a factores como la disponibilidad del alimento y de sitios reproductivos (Dorward, 1962; Simmons, 1967; Nelson 1978). En Isla Isabel, Nayarit, México, el bobo café se reproduce principalmente entre mayo y diciembre (Gaviño de la Torre, 1978), y sus crías pequeñas frecuentemente desaparecen del nido como presas de las culebras falso coralillo Lampropeltis triangulum nelsoni (Cohen, 1988). Solo en una pequeña zona de la isla donde no se han encontrado evidencias de culebras (individuos, mudas, excretas o cadáveres) la desaparición de crías es poco frecuente. Para conocer el efecto de la sincronía en la sobrevivencia de las crías pequeñas del bobo café, entre junio y septiembre de 1987 se comparó la proporción de crías desaparecidas con menos de 7 días de edad de 4 zonas de la isla y en diferentes momentos de la temporada. Los resultados apoyaron la hipótesis de que cuanto mayor es la sincronía menor es la probabilidad de desaparición. Por ser la culebra falso coralillo aparentemente la única especie de depredador terrestre de las crías del bobo café en Isla Isabel, la sincronía puede ser un mecanismo ecológico y conductual ventajoso al aumentar la sobrevivencia de las crías aunque también lo sea por otros factores no determinados en este estudio.

INTRODUCCION

El estudio de la colonialidad, la sincronía y la depredación en aves marinas

El significado de la sincronía y la colonialidad

La sincronía reproductiva en aves marinas es una medida de la ocurrencia de dos o más eventos cercanos en el tiempo como pueden ser la anidación, la eclosión, o el emplumado y vuelo de las crías (Gochfeld, 1980). Es una medida relativa ya que requiere de comparaciones para establecer el mayor o menor grado de sincronía entre dos o más grupos de eventos (Gochfeld, 1980). Las metodologías usadas para obtener y analizar los datos de abundancia de nidos son determinantes, en particular al comparar con la sincronía corta y estacional de muchas de las aves de zonas templadas cuya temporada reproductiva ocurre en unas cuantas semanas o meses (Gochfeld, 1980). Gochfeld (1980) señaló que la discontinuidad entre las colonias se establece por la incomunicación o poca comunicación que hay entre los individuos de dos o más colonias, al menos mientras están en ellas, y también propuso subdivisiones al interior de las colonias denominadas subcolonias o vecindades separadas por factores espaciales y temporales (v. gr. vegetación, topografía, sincronía) los cuales establecen discontinuidades en la comunicación (visual y auditiva) entre los individuos. Las subcolonias pueden caracterizarse por la anidación altamente sincrónica (Gochfeld, 1980).

Al explicar la sincronía es necesario determinar primeramente las diferencias en la sincronía entre especies, poblaciones o colonias (aspectos metodológicos); posteriormente reconocer los factores que producen la sincronía a corto plazo (factores ecológicos) y si la estimulación social contribuye a ella (factores conductuales y fisiológicos); finalmente habrá que mostrar si la sincronía tiene un impacto en la historia natural de la especie y si puede identificarse como una función adaptativa (factores evolutivos)(Gochfeld, 1980).

Gochfeld (1980) señaló varias posibles explicaciones para la sincronía:

a. *La sincronía ha evolucionado como una adaptación cuando:*

- i) el pico de eclosiones coincide con el pico de abundancia de alimento;
- ii) las aves eclosionadas en el pico reproductivo tienen mayores oportunidades de conocer y aprender las áreas de alimentación;
- iii) los depredadores toman más adultos, huevos o crías de nidos tempranos y tardíos que intermedios;
- iv) se alcanza la saciedad del depredador durante el pico reproductivo;
- v) la facilitación social (aumento en la intensidad y/o frecuencia de una conducta particular al estar en presencia de otro individuo que realiza la misma conducta) sincroniza a las aves vecinas.

b. *La anidación temprana tiene valor adaptativo y la sincronía es una consecuencia pasiva cuando:*

- i) los depredadores toman más crías tardías que tempranas;
- ii) las condiciones climáticas son favorables a estas últimas;

- iii) las aves con más experiencia se reproducen mejor tempranamente;
- iv) la reanidación mejora el éxito reproductivo;
- v) la facilitación social acelera los ciclos reproductivos.

c. *La sincronía es solo aparente (muchas aves anidando juntas) a consecuencia de cambios en la duración del día, en la disponibilidad de alimento, o en las condiciones climáticas.*

Muchos factores determinan el agrupamiento temporal de los individuos tales como ciclos reproductivos, depredación, clima, disponibilidad de alimento, entre otras, y pueden actuar como factores de sincronización o desincronización reproductiva (tabla 1), tanto a nivel próximo, p.e. el clima adverso que inhibe la anidación en una semana particular, como último, p.e. el clima adverso seleccionando en contra de las aves que aniden tempranamente durante muchas estaciones (Gochfeld, 1980).

La colonialidad y la sincronía resultan de compromisos entre ventajas y desventajas (Perrins y Birkhead, 1983). Entre las posibles ventajas están la protección contra depredadores, la utilización óptima de recursos como territorio y alimento, y las interacciones sociales de estimulación; como desventajas, la competencia intensa por sitios de anidación, la interferencia en las actividades reproductivas, la atracción de depredadores y el contagio de enfermedades y parásitos. Krebs (1978, en Gochfeld, 1980) indicó en relación a la colonialidad que se puede probar una hipótesis sobre las ventajas selectivas de ciertas conductas sociales, antidepredadoras o de alimentación pero que es infructuoso intentar responder cuál de esos factores es el principal determinante del gregarismo. Wittenberger y Hunt (1985) concluyeron para la colonialidad (lo cual es posible aplicarlo también a la sincronía) que: "...Complicando el análisis de los diversos factores en la evolución de la colonialidad está el problema de que casi todas, sino es que todas, las adaptaciones a la colonialidad son simultáneamente variables dependientes e independientes. Cada rasgo adaptativo o presión selectiva debe analizarse separadamente, aunque en la naturaleza todos interactúen simultáneamente en una red compleja de presiones selectivas y respuestas adaptativas interconectadas."

Relaciones entre sincronía y depredación

Las primeras explicaciones funcionales de la sincronía reproductiva en aves fueron propuestas por Darling en 1938 (Gochfeld, 1980). La hipótesis de Darling, a menudo referida como efecto Darling, liga el tamaño de la colonia, la estimulación social, la sincronía reproductiva y la depredación disminuida dentro de un solo cuadro conductual-ecológico-evolutivo (Gochfeld, 1980). Darling planteó que en las colonias grandes las aves experimentan mayor estimulación social la cual, a través de caminos neuro-endócrinos, acelera los ciclos reproductivos y lleva a una puesta más sincrónica y temprana que en las colonias pequeñas. Ello implica que el período de eclosiones sea menor y más polluelos eclosionen en el mismo período. En tal pico de eclosiones,

aunque muchos polluelos sean vulnerables a la depredación, el depredador pronto quedará saciado y consumirá menor proporción de crías que cuando las eclosiones se distribuyan en un periodo mayor. Se han reportado algunos depredadores como gatos, gaviotas, búhos y otros mamíferos o reptiles que alcanzan la saciedad frente a presas con reproducción colonial (Gochfeld, 1980). Los factores que promuevan la sincronía serán favorecidos por la selección natural ya que cada presa potencial (cada individuo) tiene mayores probabilidades de sobrevivencia (Gochfeld, 1980; Wittenberger y Hunt, 1985).

Una condición para que ocurra el efecto Darling es que no haya reclutamiento en la especie o especies depredadoras ya que se puede perder el efecto de la sincronía. El reclutamiento consiste en la concentración de depredadores en las áreas donde el alimento se vuelve local y temporalmente abundante. Darling fue afortunado al trabajar en una isla donde había pocos depredadores y donde no había oportunidad para el reclutamiento desde el continente (Gochfeld, 1980).

Existen pocas evidencias que demuestren las ventajas de la sincronía en aves marinas coloniales frente a depredadores terrestres de sus crías (Wittenberger y Hunt, 1985). En particular, Nelson (1978) no reportó ningún caso en las diferentes especies de súlidos y la explicación funcional que dió a la sincronía se centró principalmente en factores como la disponibilidad del alimento y de los sitios de anidación; además, consideró que la depredación es de menor importancia porque pocas islas contienen depredadores capaces de robar los huevos de tan poderosa (sic) ave. La relación entre la depredación y la sincronía es más complicada que lo que Darling (1938) planteó originalmente, y puede ser más conspicua la defensa por agresión directa al depredador que la saciedad de éste (Gochfeld, 1980).

Adaptaciones de las aves marinas contra la depredación

Todas las aves marinas dependen de tierra firme (continentes o islas) para reproducirse y se sabe que la elección del sitio se ve influida por diversos factores como la presencia de depredadores, el clima, los recursos alimenticios, la topografía, la disponibilidad de materiales para construir el nido, entre otros (Furness y Monaghan, 1987). Las aves marinas muestran pocas adaptaciones conductuales para ahuyentar o alejar exitosamente a los depredadores terrestres y el evitarlos se logra principalmente por su anidación en islas remotas o en sitios de difícil acceso para los depredadores (Furness y Monaghan, 1987).

Una adaptación de las aves puede ser la defensa directa contra el depredador. Ricklefs (1977, en Verne Maar, 1985) propuso que las aves con nidos conspicuos e inaccesibles defienden sus nidos agresivamente. Skutch (1976; en Verne Maar, 1985) indicó que las aves generalmente atacan a las culebras cuando se aproximan a sus nidos.

Una de las conductas de defensa de los nidos y crías reportada entre las aves marinas es el acoso u hostigamiento conjunto (en inglés "mobbing") por medio del cual se ahuyentan a muchos depredadores aéreos o terrestres (Kruuk, 1964; Curio, 1975). Esta conducta implica el gregarismo

espacial y temporal de los individuos de modo tal que algunos de ellos alerten a los demás de la presencia de depredadores (Perrins y Birkhead, 1983). La ventaja de la reproducción colonial está bien documentada en términos de confusión del depredador (swamping effect) para aves marinas y algunas especies de paserinos coloniales (Perrins y Birkhead, 1983).

Las diferencias de tamaños entre el depredador y la presa pueden ser importantes para el éxito o fracaso del depredador; Imber (1975, en Furness y Monaghan, 1987) encontró que los petreles que estudio sólo estaban amenazados por las ratas cuando su peso corporal era menor que el del mamífero.

Colonialidad, estacionalidad y sincronía en aves marinas de zonas tropicales

La reproducción colonial se ha reportado en 61 familias o subfamilias de aves. Es más común entre las aves marinas: de 260 especies, el 98 % anida en colonias; en contraste, de 87 familias o subfamilias de paserinos, solo 16 % son primariamente coloniales (Wittenberger y Hunt, 1985).

Una de las principales características de muchas aves marinas de zonas tropicales es la carencia de un ciclo reproductivo asociado a estacionalidades; su anidación puede presentarse a lo largo de todo el año con algunos picos de puesta en diferentes épocas que, a veces, se asocian a cambios climáticos o a las fluctuaciones en la disponibilidad de alimento (Gochfeld, 1980). Existen pocas especies de zonas tropicales que sean altamente sincrónicas y estacionales, como la pericota Sterna fuscata, y puede haber diferencias en la sincronía entre poblaciones o colonias de una misma especie, en tiempo (año tras año) y en espacio (geográficamente)(Gochfeld, 1980). Tales variaciones tienen distintas consecuencias en la interpretación que puede hacerse de la influencia de la sincronía en el éxito reproductivo.

TABLA 1

FACTORES DE SINCRONIZACION Y DESINCRONIZACION
EN AVES MARINAS

<u>Efecto de sincronización</u>	<u>Factor</u>	<u>Efecto de desincronización</u>
Los ciclos endógenos de aves y sus ambientes los llevan a la condición reproductiva en una estación particular (Immelmann, 1971).	Ciclo anual	Los ciclos tienden a romperse en algunas especies tropicales.
Los ciclos están adaptados al pico de disponibilidad de alimento para la formación del huevo o para alimentar a los jóvenes (Perrins, 1970; Veen, 1977).	Disponibilidad de alimento	La disponibilidad prolongada de recursos alimenticios favorece una estación de anidación asincrónica prolongada (J. Burger, com.pers).
Retraso en la anidación por cubrimiento de sitios reproductivos (Seale, 1975); retraso en la llegada (Spurr, 1975) o limitación en el acceso al alimento (Burger, 1974).	Nieve, hielo e inundaciones	Los ciclos de marea alta varían año tras año seleccionando diferentes cohortes en diferentes estaciones (J. Burger, com. pers.).
El clima adverso puede retrasar la reproducción con un resurgimiento de la actividad sincrónica cuando aparece un buen clima.	Clima	El clima continuamente adverso puede dar como resultado un lento efecto de "abertura", con pocos nidos iniciados cada día, y una estación asincrónica.
Segregación social de aves en condición reproductiva (Gochfeld, 1979; Burger, 1974a; Veen, 1977) y atracción de aves tardías por las reproductivas (Hailman, 1964). La facilitación social de los despliegues sincroniza a los vecinos (Darling, 1938).	Interacciones sociales	La continua atracción social de las que aves que llegan tarde da como resultado una estación de anidación alargada y aparentemente asincrónica.
El depredador puede seleccionar una cohorte particular (Nisbet, 1975) o puede eliminar a la mayoría de aves fuera del periodo pico (Darling, 1938). El hostigamiento antidepredadores puede seleccionar hacia la sincronía (Kruuk, 1964). Si el depredador elimina a la unidad reproductiva, la reanidación puede ser altamente sincrónica.	Depredación	La depredación puede actuar en diferentes momentos en diferentes estaciones.

Tomado de Gochfeld (1980).

La biología reproductiva del bobo café'

Estacionalidad y ciclo reproductivo

Nelson (1978) describió un ciclo reproductivo de al menos 8 meses compuesto por 3 o 4 semanas de cortejo, apareamiento y construcción del nido, 6 semanas de incubación, entre 13 y 14 semanas hasta que la cría comienza a volar, y otras 6 semanas de alimentación del juvenil por sus padres. Este ciclo coincidió con los picos reproductivos de ocho meses en ciertos meses observados por Dorward en Isla Ascensión entre 1958 y 1959, lo cual mostro' una estacionalidad relativa (Nelson, 1978). La duración y composición del ciclo reproductivo del bobo café' es variable dependiendo de la disponibilidad de alimento, sobre todo cuando la cría empieza a volar (post-fledging) como en Isla Ascensión, donde Dorward (1962) observo' unas cuantas parejas exitosas en el pico de la estación que acortaron el periodo de alimentación del juvenil y volvieron a anidar en el siguiente pico a los ocho meses. Existen excepciones a este ciclo de ocho meses en algunas colonias del Pacifico Central donde las aves presentan un ciclo anual (Nelson, 1978).

Dorward (1962) observo' que los bobos no exitosos por la pérdida de sus huevos o crías no reponen inmediatamente sino que hay periodos de descanso o "reposo reproductivo" entre los intentos fallidos de reproducción. Simmons (1967) tambien indico' que el bobo café' puede mantener una condición reproductiva prolongada, reproduciéndose en aquellos momentos en que mejore la disponibilidad de alimento a lo cual le llamo' una "adaptación anticipatoria"; sin embargo, reconocio' que ello pocas veces ocurre y muchas aves no se reproducen en todo el ciclo. Para Nelson (1978) las fluctuaciones irregulares de alimento son más convenientes con la periodicidad de ocho meses que con un calendario anual.

Sincronía

Por la varianza con que los bobos pueden intentar reproducirse, Nelson (1978) se pregunto' cómo era posible que se observaran picos de puesta o anidación, y planteo' las hipótesis siguientes:

- a) ciertos periodos se evitan;
- b) buena parte de la población falla en su intento reproductivo por las circunstancias inadecuadas de alimento;
- c) las aves responden simultáneamente conforme las condiciones ambientales mejoran y mientras las aves alcanzan una condición fisiológica adecuada para reproducirse.

Nelson (1978) señalo' que la última posibilidad llevaría al establecimiento de un ciclo de ocho meses como el observado en Ascensión, y reporto' marcados picos de puesta en ciertas localidades (hasta dos en un año) asociados a una mayor abundancia de alimento en el mar; sin embargo, tambien menciono' la posibilidad de que cierta estimulación social diera cuenta del grado de sincronía observado y supuso la existencia de sincronía en ciertos subgrupos.

Simmons (1967) señalo' que la sincronía reproductiva en las colonias del bobo café' sería desventajosa en un medio no estacional como en Ascensión porque llevaría a la competencia por

el alimento, sobre todo por la tendencia de esta especie a alimentarse cerca de su sitio de anidación, aunque Nelson (1978) aclaró que la sincronía entre los subgrupos podría tener otras funciones no necesariamente asociadas con la utilización óptima del alimento. En las especies tropicales de súlidos, la sincronía de subgrupos puede tener un valor de sobrevivencia independiente de la sincronización global dentro de una gran colonia, tal vez al minimizar la interferencia intraespecífica (Nelson, 1978).

Distribución y abundancia de las colonias

El bobo café es una especie cosmopolita característica de zonas tropicales con poca predictibilidad en su producción primaria y en la disponibilidad de alimento para las aves marinas, y ha sido registrado en gran número de islas del mundo, aunque rara vez anida en las de gran extensión (Nelson, 1978).

En el Pacífico mexicano, el bobo café ha sido reportado en varias islas del Golfo de California, en las Islas Marías, Islas Marietas, Isla Isabel y Clipperton. En el Atlántico mexicano se le encuentra principalmente en las costas e islas de la Península de Yucatán (Nelson, 1978).

La abundancia de sus colonias es variable, entre unos cuantos miles hasta decenas de miles de individuos, y con frecuencia se le ve en pequeños grupos aislados o en parejas solitarias (Nelson, 1978). En las colonias más densas se ha reportado que el espaciamiento entre nidos llega a ser de hasta dos o tres metros (Nelson, 1978). Cervantes et al (1986) estimaron en Isla Isabel, Nay., una densidad de anidación de 0.69 individuos por metro cuadrado (en las zonas más densas) lo cual no puede usarse para calcular el número de individuos reproductivos en toda la isla debido a las variaciones espaciales y temporales de las zonas de anidación.

Características del sitio de anidación

El bobo café anida en el suelo, en terrenos con pendientes pronunciadas, a veces escarpados, aunque también lo hacen en terrenos planos. Construye su nido con diversos materiales (principalmente paja) en sitios con vegetación rasa, en suelos con grava y/o arena, o sobre pequeños arbustos de gramíneas, raramente entre vegetaciones altas y densas (Nelson, 1978).

Entre los súlidos que anidan en el suelo, Nelson (1978) indicó que el bobo café es la única especie que construye un nido que podría tener la función de evitar que la precipitación provoque el rodamiento de los huevos.

Nidada, Incubación y desarrollo de las crías

Las puestas de 1 y 2 huevos son comunes y su proporción es semejante, mientras que las de 3 y 4 huevos son raras (1 H = 51.2%, 2 H = 47.8%, 3 H = 0.8%, 4 H = 0.2%; n = 592; Cohen, 1988).

Nelson (1978) señaló que casi la mitad de los huevos o crías perdidos son repuestos con un lapso entre la pérdida y la reposición de hasta seis semanas. Ello coincide con los resultados de Cohen

(1988) para los nidos de un huevo (46.5% huevos repuestos), aunque no para las nidadas de 1 y 2 huevos en conjunto (12.82% huevos repuestos).

Cohen (1988) reportó un rango de incubación de 38 a 45 días variable con el orden de puesta: la incubación del huevo único ($\bar{X} \pm d.e.$, 41.32 \pm 1.36 días; n=14) fue significativamente ($p < 0.05$) más larga que la del primero (en nidos con dos huevos; $\bar{X} \pm d.e.$, 40.98 \pm 0.91; n=60) la cual a su vez fue significativamente más larga que la del huevo segundo (huevo 2o., $\bar{X} \pm d.e.$, 40.57, d.e.=1.73, n=60).

El polluelo recién eclosionado carece casi completamente de plumón, tiene color rosado, blaucuzco o azuloso, y los ojos cerrados. Su coordinación motora es mínima. Después de la primera semana, se cubre ligeramente de plumón y su coordinación motora aumenta durante las alimentaciones por los padres. A las siete u ocho semanas de edad, casi ya tiene la talla de un adulto y se encuentra completamente cubierto con plumón, asomándole con claridad las plumas primarias, escapulares y rectrices de alas y cola; a las diez semanas la mayor parte del plumaje se ha desarrollado. A las catorce semanas el pollo ya es un juvenil sin plumón (Nelson, 1978).

Después de tres o cuatro semanas suele caminar hasta 5 metros fuera de su nido seguido muy de cerca por alguno de sus padres y puede autoregular su temperatura corporal (Nelson, 1978). A las quince semanas comienza a volar aunque los padres continúan alimentándolo en el nido varias semanas más (Nelson, 1978).

Éxito reproductivo y productividad

Considerando al éxito en la eclosión como la proporción de puestas que tuvieron al menos una eclosión, Nelson (1978) encontró valores en diferentes años y sitios entre el 51 y el 70% y un promedio de 61.2%. Tal estimación se debe a la reducción obligada de la nidada de la especie a través del fratricidio de la segunda cría por la primera (Nelson, 1978; Cohen, 1988). Cohen (1988) encontró que la proporción de huevos eclosionados fue significativamente mayor ($p < 0.05$) en las puestas de dos huevos que en las de un huevo y no hubo diferencias significativas entre los huevos de las puestas de dos huevos ($p < 0.05$). Los nidos con dos crías fueron cuatro veces más exitosos en lograr una cría que los de una sola cría (42.57% vs 12.43%, $p < 0.005$) porque el segundo huevo actúa como seguro en los casos de pérdida del primer huevo o cría (Cohen, 1988). Cohen (1988) también encontró una diferencia significativa ($p < 0.005$) en la sobrevivencia de crías únicas (1.76%, n=284) y crías primeras en nidos de dos crías (11.18%, n=304).

El éxito reproductivo al emplumado (numero de crías emplumadas por puesta) varía dependiendo de la localidad (25 a 81%) siendo la depredación por ratas y cerdos la causa del bajo éxito en lugares como Clipperton, mientras que en otros sitios puede deberse al inadecuado cuidado paterno (Nelson, 1978). Nelson (1978) concluyó que la mayor parte de las colonias estudiadas son muy exitosas en la eclosión y en el éxito en el emplumado, a excepción de aquellas áreas con depredadores introducidos por el hombre (cerdos o ratas), con pocos recursos alimenticios, o con condiciones climáticas adversas.

Nelson (1978) propuso la existencia de 2 "tipos demográficos" en la productividad del bobo café: en las áreas con pocos recursos alimenticios, 30% de éxito reproductivo y ciclos de 8 meses, los bobos tienen hasta 0.45 jóvenes por pareja, mientras que en áreas "normales", con 65% de éxito reproductivo y ciclos anuales alcanzan a tener 0.65 jóvenes por pareja.

La depredación en Isla Isabel, Nayarit, México

En Isla Isabel, el éxito en la eclosión es muy bajo por la fuerte depredación de sus huevos por la gaviota Larus hermanni, sobre todo de huevos recién puestos (Cohen, 1988).

Las culebras falso coralillo fueron reportadas por primera vez en la Isla Isabel, Nay. en 1943 (Smith y Taylor, 1943). Para el bobo café, Cohen (1988) estableció que entre la eclosión y los 5.5 días de edad (peso entre 60 y 80 g) la depredación de crías por culebras fue intensa sin especificar el criterio empleado para su determinación, mientras que Drummond et al (1991) encontraron que la mayor proporción (92%) de crías consumidas por culebras del bobo patiazul (Sula nebowxi) ocurrió durante los primeros 6 días de edad.

La actividad depredadora de las culebras es principalmente nocturna, cuando las temperaturas ambientales disminuyen y tal vez porque la percepción visual de los bobos sea menor (obs. pers.). Cohen (1988) reportó un promedio de 1.27 visitas de culebras por noche en 9 nidos con crías pequeñas; las visitas duraron de pocos minutos a dos horas, logrando penetrar al nido 31% de las veces; la probabilidad de que cualquier nido fuera visitado fue de 0.25 visitas por nido por noche, y la proporción de visitas que provocó una respuesta defensiva (picotazos dirigidos al depredador ahuyentándolo) fue 0.66.

El nido del bobo café tal vez facilite el ocultamiento de las culebras al entrar al nido ya que el bobo patas azules (Sula nebowxi) no construye nido y no parece sufrir tantas pérdidas de crías por las culebras (Osorno y Osorio, com. pers.), aunque los diferentes sitios de anidación y de épocas reproductivas podrían determinar tales diferencias entre las dos especies.

Los gatos domésticos (Felis catus) se introdujeron en Isla Isabel alrededor de 1940 para eliminar las ratas (com. pers. de pescadores) pero no se ha visto que ataquen a los bobos adultos ni a sus crías; se han encontrado cadáveres destrozados de fragatas adultas y juveniles de bobo patas azules (obs. pers.), pero se desconoce si los gatos atacaron a estas aves estando vivas.

Las ratas no han sido vistas comiendo huevos ni crías y rara vez se observan entre las colonias de aves marinas; se les encuentra principalmente en la zona de pescadores donde se tiran restos pescado y entre algunos cañaverales inducidos (obs. pers.).

Howell (1975, en Nelson, 1978) reportó erróneamente que Isla Isabel se encontraba libre de depredadores terrestres, siendo que no sólo las culebras existían desde entonces, sino también los gatos y las ratas.

OBJETIVOS

El objetivo de esta tesis fue poner a prueba la hipótesis de que la sincronía reproductiva reduce la probabilidad de desaparición de las crías, de la cual se desprenden las siguientes predicciones:

- En presencia de culebras:
 - (1) las crías en zonas con alta sincronía tendrán menor probabilidad de desaparecer que las crías en zonas con baja sincronía; y
 - (2) durante los días con mayor abundancia de crías en cada zona habrá menor probabilidad de desaparecer que en los días iniciales y finales de la temporada con pocas crías.

- En ausencia de culebras
 - (3) las crías tendrán la misma probabilidad de desaparecer durante la temporada.

El posible reclutamiento de depredadores hacia las zonas con mayor abundancia de presas sugirió que la segunda predicción fuera también analizada para los datos de las tres zonas con culebras considerados como una sola muestra.

METODOS

Zonas de anidación y registro

En Isla Isabel, Nayarit, México (21° 52' N, 105° 54' W), el bobo café anida dentro de las zonas conocidas como Cerro del Faro, Cerro de la Cruz (o Cerro de los Pescadores) y Punta Bobos, siendo las dos primeras las más abundantes. Existen otras zonas donde los bobos anidan solitariamente o son unas cuantas parejas muy distantes unas de otras, como la Costa de Pericotas y el Cerro Pelón (Fig. 1 y 2).

Cerro del Faro es una montaña de origen volcánico de altura máxima de 60 msnm, con substrato rocoso poco firme y con pastizal bajo distribuido irregularmente como manchones y macoyos. Sus pendientes laterales son pronunciadas (mayores al 15%) hacia el oriente, norte y sur. Al poniente existe una planicie de casi 4 000 m², con pendiente de entre 5 y 15%. Desde esta planicie se inicia el camino ascendente más accesible a la parte alta del cerro en la cual se extiende otra planicie relativamente amplia (poco más de 10 000 m²), poco accidentada. El ascenso de la ladera poniente a esta planicie es interrumpido por vegetación arbórea baja de roache (*Crataeva tapia*) y de euforbia (*Euphorbia* sp). Al oriente la planicie superior queda separada por pendientes muy pronunciadas (mayores a 30%) de otra ladera de 5 000 m² aproximadamente con poca pendiente (5 a 10%) y baja altura (15 a 20 msnm). Entre las áreas descritas se encuentran algunos nidos en pequeñas salientes de terreno con una pendiente muy pronunciada lo que dificulta el acceso a los mismos.

Cerro de la Cruz es una elevación rocosa de baja altura (10 msnm) al este del Cerro del Faro, con menos de 1 000 m², separada a menos de 15 metros de la isla en los días de marea alta. La

distancia por tierra del Cerro de la Cruz a la ladera poniente en Cerro del Faro es de aproximadamente 150 m. En Cerro de la Cruz no hay árboles y solo unos cuantos macoyos, y el bobo café anida en casi cualquier espacio libre de este pequeño cerro.

Las limitaciones para el acceso y revisión de nidos (pendientes pronunciadas, vegetación arbórea, poca solidez del terreno rocoso), así como la baja abundancia en las áreas con pendiente superiores al 15% en Cerro del Faro, limitaron el registro a tres zonas dentro de las áreas descritas con anterioridad. La cuarta zona fue Cerro de la Cruz (sin culebras).

La superficies aproximadas fueron: Ladera Poniente (LP) = 3 000 m²; Planicie Superior (PS) = 9 000 m²; Ladera Oriente (LO) = 4 000 m², y Cerro de la Cruz (CX) = 900 m² (Fig. 2).

Registro de nidos y crías

Entre el 17 de junio y el 16 de julio se marcaron en total para las 4 zonas 521 nidos (apéndices A y B). La marca utilizada de cada nido fue una bandera de plástico de 5 x 15 cm a ras de suelo en la cual aparecía el número de nido. En cada huevo se escribió el número de su nido con diferentes colores según su orden de puesta. Los huevos con orden de puesta indeterminado se marcaron con el mismo color.

No había nidos con cría al comenzar el estudio. El primer día de marcaje se marcaron todas las puestas en cada zona; en los siguientes días de marcaje se revisó toda el área para encontrar las puestas nuevas aunque en los días entre marcajes hayan habido algunas puestas perdidas no vistas.

Las puestas anteriores al 17 de junio (tiempo de incubación indeterminado) se revisaron diariamente desde el primer día de su marcaje hasta que los huevos eclosionaron o se perdieron. Las puestas posteriores al 17 de junio se revisaron diariamente durante los primeros 15 días y después del día 30 de incubación hasta la eclosión o pérdida de los huevos. Entre los días 15 y 30 se revisaron cada cuatro días.

33 crías se infirieron por el hallazgo del cascarón con señales de eclosión entre los 38 y 45 días de incubación según su rango de incubación (Cohen, 1988). Las señales de eclosión fueron los cascarones partidos a la mitad y el pequeño orificio hecho por la cría antes de su salida del huevo.

Los nidos donde ocurrió eclosión se revisaron diariamente, anotando su contenido (huevos y/o crías), la presencia de los padres y la hora de visita. Las crías se registraron como cría primera y segunda según su orden de eclosión, y como desaparecidas (cuando no se encontraron dentro o alrededor del nido), y no desaparecidas (cuando eran encontradas vivas o cuando se encontraron los cadáveres cerca del nido). Las crías inferidas se contaron como crías desaparecidas con un día de edad.

Análisis de sincronía y probabilidad de desaparición

Se analizaron las frecuencias de eclosión y de crías depredables diarias de cada zona calculando los coeficientes de variación de las fechas medias. Se consideraron como crías depredables a las

menores a 7 días de edad tomando en cuenta la edad reportada por Cohen (1988) en la que la depredación es más intensa, 5.5 días (Cohen, 1988), más un día para incluir posibles crías depredadas aún pequeñas. La desaparición de crías menores de 7 días representó al 89% de las crías perdidas. Es importante mencionar que el total de crías depredables no equivalió al número real de crías registradas (individuos) sino que solo fue el número de veces (crías-día) que hubo crías con posibilidades de ser depredadas.

Se calcularon los coeficientes de curtosis y sesgado (Gochfeld, 1980; Zar, 1984) para las frecuencias de eclosiones y de crías depredables con el fin de caracterizar la distribución de eclosiones o crías depredables alrededor de la fecha media, y al principio y al final de la temporada. Se calcularon los promedios de eclosiones y de crías depredables diarias, la proporción total de crías desaparecidas (crías desaparecidas entre crías totales), y el promedio de la proporción diaria de crías depredables desaparecidas (crías desaparecidas entre crías depredables por día).

La estimulación social entre los individuos implicó la posible dependencia de los datos entre y dentro de las zonas por lo que las diferencias en el grado de sincronía de las zonas según su coeficiente de variación no se probaron a través de pruebas estadísticas.

Los registros más tempranos y tardíos de la temporada suelen dar una medida de sincronía aparentemente muy larga y es recomendable descartarlos al contar los días totales entre el primer y último registros (Gochfeld, 1980); por ello se repitieron todos los análisis contando únicamente al 90% de eclosiones o crías depredables que ocurrieron en el menor tiempo posible denominándolo análisis de rango 90%.

El posible reclutamiento de depredadores en Cerro del Faro implicó un nuevo análisis de los datos de crías depredables de sus tres zonas reunidos como una sola muestra (CF) para comparar sus diferencias con las zonas por separado.

Las probabilidades de depredación se compararon con base en el número de crías desaparecidas y no desaparecidas en los siguientes casos:

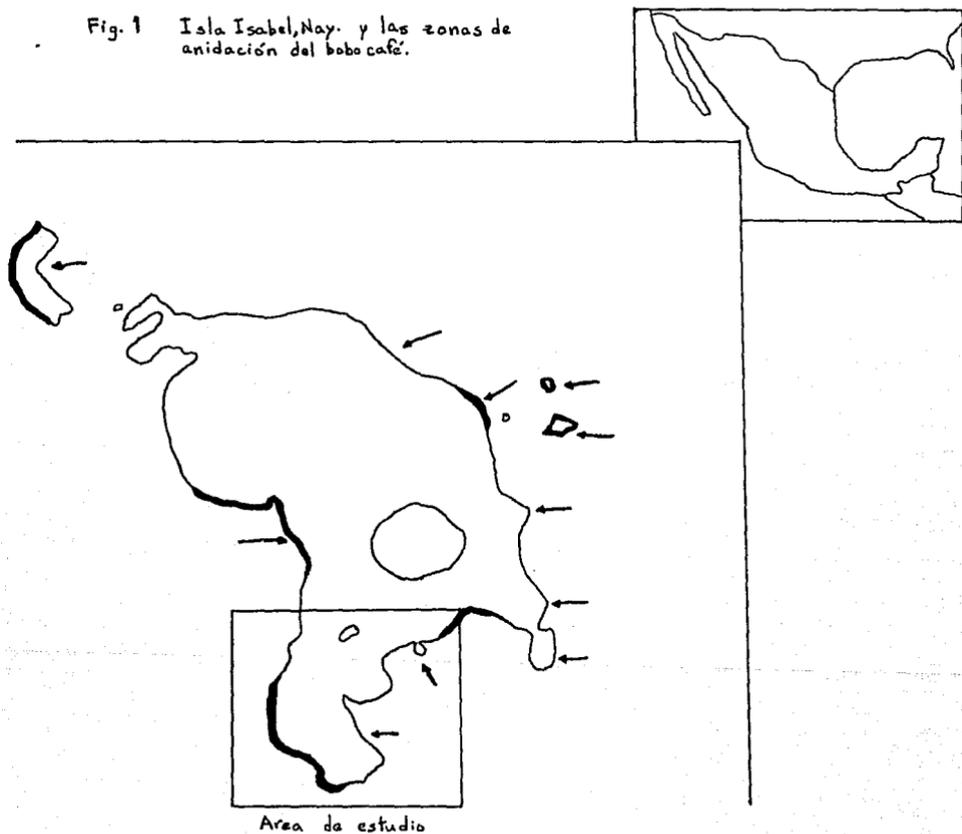
- 1) entre la zona con culebras más sincrónica (PS) y las dos zonas con culebras menos sincrónicas (LO + LP);
- 2) entre la zona con culebras más sincrónica (PS) y la zona sin culebras (CX); y
- 3) entre el período pico de crías y los períodos inicial + final de:
 - a) las tres zonas con culebras (LP + LO + PS);
 - b) la zona sin culebras (CX); y
 - c) la agrupación de datos de las zonas con culebras como CF.

Los períodos inicial, pico y final se determinaron de la siguiente manera: el pico fue el menor número de días alrededor de la fecha media en que ocurrieron la mitad de todas las crías depredables de cada zona; el inicio fue entre el primer día con cría(s) depredable(s) y el día

anterior al primer día del pico; el final fue entre el día siguiente al último día del pico y el último día con cría(s) depredeable(s).

Las proporciones de crías desaparecidas se compararon con pruebas de G con corrección de continuidad de Williams (Sokal y Rohlf, 1981) y se aceptaron como significativas las diferencias con $p \leq 0.05$.

Fig. 1 Isla Isabel, Nay. y las zonas de anidación del bobo café.



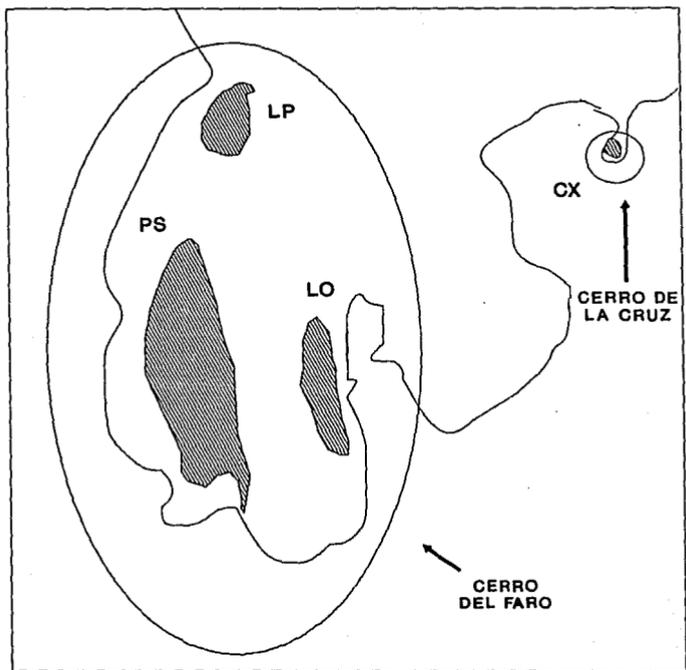


FIG. 2 ZONAS DE ESTUDIO

LP ▪ LADERA PONIENTE

LO ▪ LADERA ORIENTE

PS ▪ PLANICIE SUPERIOR

CX ▪ CERRO DE LA CRUZ

RESULTADOS

Sincronía de eclosiones

La primera zona con eclosiones fue LP, seguida por PS, LO y CX (tabla 2). Las zonas más sincrónicas de acuerdo con el coeficiente de variación de las fechas de eclosión fueron CX y PS, con mayores promedios de eclosiones diarias y menor curtosis negativa que las zonas menos sincrónicas, LO y LP (tabla 2). El orden de las fechas medias fue LP-LO-PS-CX, es decir, la sincronía de eclosión fue menor para las zonas tempranas y mayor para las tardías (tabla 2).

La curtosis negativa significativa ($p < 0.01$) de las 4 zonas indicó que no hubo una mayor concentración de eclosiones hacia la fecha media que en el resto de la temporada, y posiblemente representó dos muestras con la misma desviación estandar y diferentes medias (Zar, 1984). Ninguna zona mostró sesgos significativos, es decir, que la frecuencia de eclosiones no se distribuyó mas hacia el inicio o hacia el final de la temporada que en la fecha media ($p > 0.05$)(tabla 2). La figura 1 muestra las frecuencias relativas de eclosiones de las 4 zonas, así como la distribución normal esperada.

Con el rango 90%, el orden de mayores y menores sincronías fue nuevamente $CX > PS > LO > LP$ (tabla 2). Las zonas más sincrónicas (CX y PS) tuvieron mayores promedios de eclosiones diarias que las zonas menos sincrónicas (LO y LP)(tabla 2). PS se convirtió en la zona con mayor curtosis negativa ($p < 0.01$) y tampoco hubo sesgos significativos en las 4 zonas ($p > 0.05$) (tabla 2). El tiempo entre la primera y la última eclosión se redujo sustancialmente al aplicar el análisis de rango 90%, sobre todo para la zona con mayor número de eclosiones (PS)(tabla 2).

Sincronía de crías depredables

En el análisis de crías depredables, las zonas más sincrónicas de acuerdo con el coeficiente de variación fueron CX y PS, con mayores promedios de crías depredables diarias y menor curtosis negativa que las zonas menos sincrónicas, LO y LP (tabla 3). La zona con culebras mas sincrónica (PS) presentó menor frecuencia de crías al inicio que al final (sesgo a la izquierda, $p < 0.01$); las otras tres zonas (LO, LP y CX) tuvieron curtosis negativas significativas ($p < 0.01$) indicando una distribución de frecuencia de crías sin picos pronunciados en la fecha media, y sus coeficientes de sesgado no fueron significativos ($p > 0.05$)(tabla 3).

Con el análisis de rango 90%, CX y PS fueron de nuevo las mas sincrónicas, con menores curtosis negativas ($p < 0.01$) y mayores promedios de crías diarias que LO y LP (tabla 3), y PS dejó de mostrar sesgo significativo a la izquierda ($p > 0.05$)(tabla 3). El tiempo entre la primera y última cría depredable al analizar el rango 90% se redujo en proporciones casi iguales que para las eclosiones, siendo PS nuevamente la zona con mayor reducción (tabla 3).

TABLA 2

FRECUENCIA DE ECLOSIONES EN LAS 4 ZONAS

	Sin culebras		Con culebras	
	CX	PS	LO	LP
1er. día con eclosión	23-Jul	3-Jul	5-Jul	18-Jun
Ultimo día con eclosión	22-Ago	30-Ago	30-Ago	21-Ago
Rango entre la. y última eclosión días	31 (23)	59 (30)	57 (39)	65 (42)
Eclosiones <i>n</i>	39 (35)	110 (98)	58 (52)	37 (33)
Eclosiones por día $\bar{X} \pm d.e.$	1.26 \pm 1.15 (1.52 \pm 1.08)	1.86 \pm 2.24 (3.26 \pm 2.37)	1.02 \pm 1.17 (1.33 \pm 1.26)	0.57 \pm 0.88 (0.79 \pm 1.00)
Fecha media $\pm d.e.$	7-Ago \pm 7.3 (8-Ago \pm 5.6)	6-Ago \pm 7.4 (7-Ago \pm 7.1)	1-Ago \pm 12.4 (2-Ago \pm 9.7)	23-Jul \pm 15.0 (23-Jul \pm 11.6)
CV fecha media %	3.30 (2.54)	4.81 (3.24)	5.76 (4.53)	7.32 (5.64)
Sesgado <i>g1</i>	-0.203 (0.328)	-0.718 (0.393)	0.113 (0.283)	-0.203 (0.110)
Curtois <i>g2</i>	-2.914 ** (-3.374 **)	-1.183 ** (-7.070 **)	-3.146 ** (-3.759 **)	-3.075 ** (-3.926 **)
Reducción del rango con el análisis de 90% de las eclosiones %	25.8	49.1	31.6	35.4

** $p < 0.01$

Los valores para el análisis de rango 90% se muestran entre paréntesis

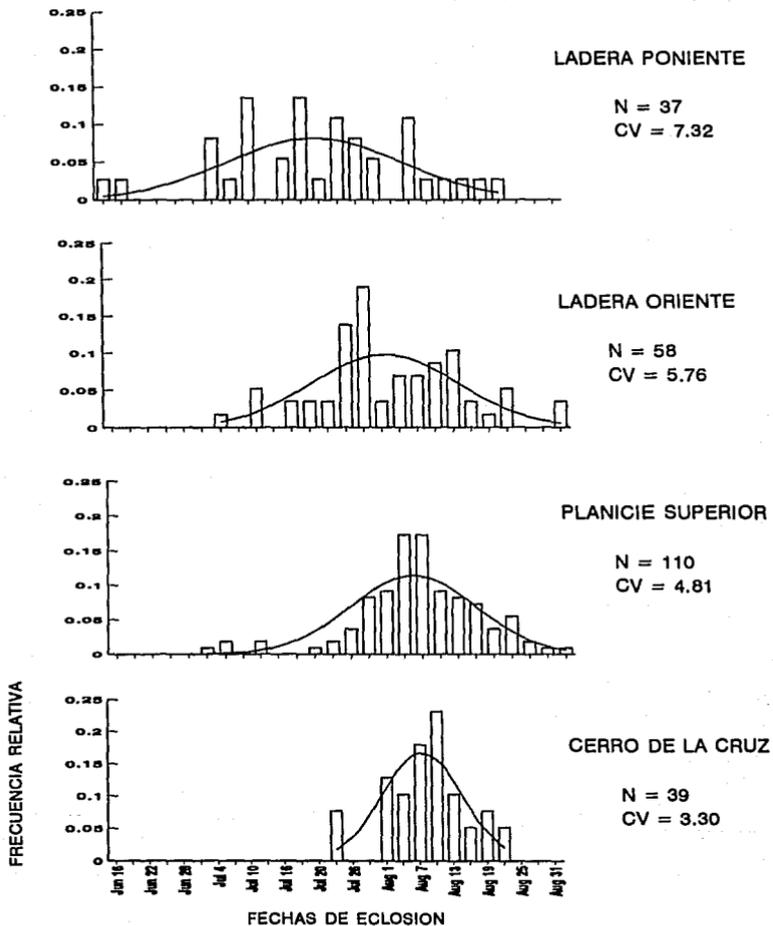


FIG. 1 FRECUENCIA RELATIVA DE ECLOSIONES.

Intervalos de clase de tres días. Eje Y = frecuencia relativa (ecloSIONES en el intervalo/ecloSIONES totales de la zona). CV = Coeficiente de Variación (a mayor CV, menor sincronía). N = ecloSIONES totales. La curva representa la distribución normal esperada.

TABLA 3

FRECUENCIA DE CRIAS DEPREDABLES EN LAS 4 ZONAS

	Sin culebras		Con culebras	
	CX	PS	LO	LP
Crias depredables	178 (164)	311 (281)	167 (151)	54 (50)
Rango entre la. y última cria días	32 (24)	59 (26)	59 (38)	65 (46)
Crias depredables por día $X \pm d.e.$	5.56 ± 4.1 (6.83 \pm 3.9)	5.27 ± 7.0 (10.81 \pm 7.5)	2.83 ± 2.7 (3.97 \pm 2.7)	0.83 ± 1.0 (1.08 \pm 1.0)
Fecha media $\pm d.e.$	8-Ago \pm 6.7 (9-Ago \pm 5.4)	8-Ago \pm 8.5 (9-Ago \pm 5.6)	3-Ago \pm 11.2 (4-Ago \pm 8.6)	26-Jul \pm 15.9 (27-Jul \pm 13.8)
CV fecha media %	3.02 (2.43)	3.86 (2.50)	5.17 (3.94)	7.61 (6.61)
Sesgado g_1	-0.271 (0.348)	-1.058 ** (0.284)	-0.125 (-0.254)	-0.317 (-0.037)
Curtosis g_2	-2.832 ** (-3.312 **)	0.384 (-3.065 **)	-2.844 ** (-3.714 **)	-3.578 ** (-4.182 **)
Reduccion de rango al analizar 90% de crias %	25	55.9	35.6	29.2

** $p < 0.01$

Los valores para el análisis de rango 90% se muestran entre paréntesis

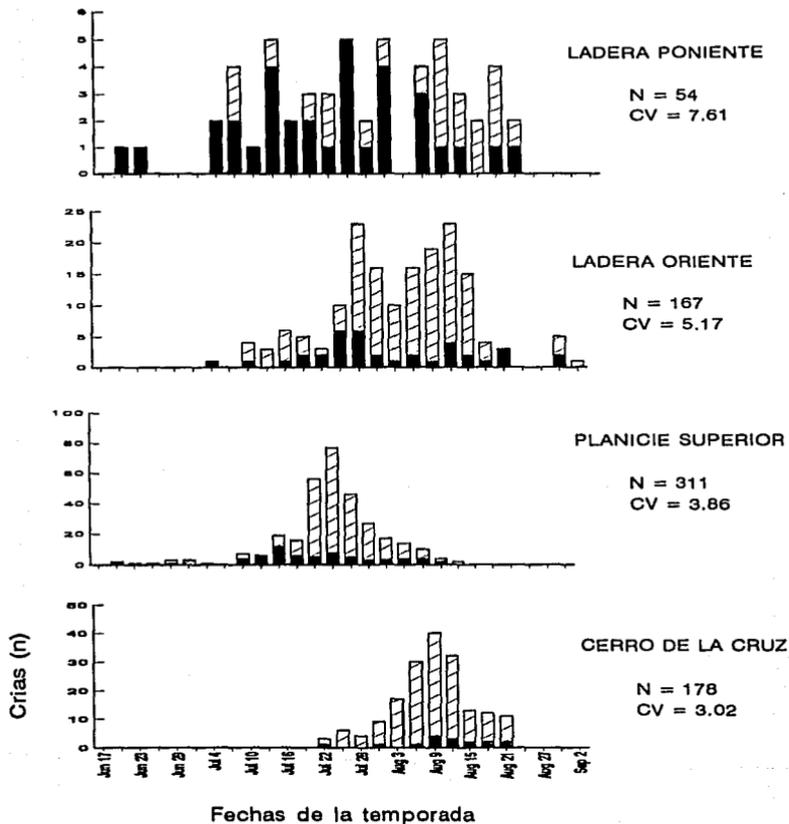


FIG. 2 FRECUENCIA DE CRIAS DEPREDADES DESAPARECIDAS (■) Y NO DESAPARECIDAS (▨) .

Los intervalos de clase son de tres días. Las escalas del eje Y son diferentes. CV = Coeficiente de variación (a mayor CV, menor sincronía); N = crías depredadas totales en cada zona.

Determinación de mayores y menores sincronías

En todos los análisis, de eclosiones y de crías depredables, con y sin corrección de rango, el orden de mayor a menor sincronía de las zonas según el coeficiente de variación fue $CX > PS > LO > LP$. Su orden temporal según sus fechas medias fue $LP > LO > PS > CX$, es decir que las zonas fueron más sincrónicas al avanzar la temporada general de la colonia.

En todos los casos, las zonas más sincrónicas (CX y PS) también mostraron mayores promedios de eclosiones o crías depredables diarias y menores curtosis negativas significativas que las zonas menos sincrónicas (LO y LP).

Proporciones de crías desaparecidas por zonas

La proporción de crías desaparecidas en la zona con culebras más sincrónica (PS) fue significativamente menor a la de las dos zonas menos sincrónicas (LO + LP) ($G=3.757$, $gl=1$, $p=0.05$), aunque las proporciones de LO y PS fueron parecidas (tabla 4, Fig. 5). Esta diferencia también representa la diferencia entre las zonas más tempranas (LO y LP) y la zona más tardía (PS) según sus fechas medias. Por su parte, la proporción de crías desaparecidas en la zona sin culebras fue significativamente menor que en la zona con culebras más sincrónica (CX vs PS: $G=10.507$, $gl=1$, $p<0.05$; tabla 4, Fig 5).

Con rango 90%, fueron mayores los grados de sincronía y menores las proporciones de crías desaparecidas de las 4 zonas, pero las diferencias significativas entre las zonas se mantuvieron (PS vs LO + LP: $G=6.763$, $gl=1$, $p<0.05$; PS vs CX: $G=6.189$, $gl=1$, $p<0.05$) (tabla 4).

Proporciones de crías desaparecidas en diferentes periodos de la temporada

La proporción de crías desaparecidas en el periodo pico fue significativamente menor que en los periodos inicial y final para las zonas con culebras (LP + LO + PS) (pico vs inicio+final: $G=3.949$, $gl=1$, $p<0.05$), y para la zona sin culebras (CX) (pico vs inicio+final: $G=4.379$, $gl=1$, $p<0.05$) (tabla 5, Fig 6).

En la figura 2 se puede notar que en la zona menos sincrónica, LP, la mayoría de las crías desaparecieron a lo largo de la temporada; en LO, el número de crías desaparecidas y no desaparecidas fue similar al inicio y al final, cuando eran pocas las crías depredables mientras que en los días intermedios hubo menos crías desaparecidas que no desaparecidas; en PS, solo al principio el número de desaparecidas fue mayor que el de no desaparecidas. En la zona sin culebras, CX, el número de desaparecidas fue bajo a lo largo de la temporada, casi sin aumento. De acuerdo con la figura 7, existió una relación inversa entre el promedio de crías depredables diarias y la proporción de crías desaparecidas, es decir, que cuanto mayor fue el número de presas disponibles fue menor la proporción de crías desaparecidas.

TABLA 4

CRIAS DESAPARECIDAS Y NO DESAPARECIDAS EN LAS 4 ZONAS

	Sin culebras		Con culebras	
	CX	PS	LO	LP
Criás desaparecidas	12 (11)	67 (50)	37 (33)	33 (29)
Criás no desaparecidas	27 (25)	43 (41)	21 (18)	4 (4)
Proporción total de criás desaparecidas (%)	30.7 (30.5)	60.9 (54.9)	63.8 (64.7)	89.2 (87.9)
Proporción diaria de criás desaparecidas ($\bar{X} \pm d.e.$)	0.08 \pm 0.14 (0.08 \pm 0.14)	0.37 \pm 0.34 (0.27 \pm 0.24)	0.28 \pm 0.41 (0.30 \pm 0.37)	0.60 \pm 0.42 (0.60 \pm 0.42)
Fecha media	8-Ago (9-Ago)	8-Ago (9-Ago)	3-Ago (4-Ago)	26-Jul (27-Jul)
Criás depredables por día ($\bar{X} \pm d.e.$)	5.56 \pm 4.1 (6.83 \pm 3.9)	5.27 \pm 7.0 (10.81 \pm 7.5)	2.83 \pm 2.7 (3.97 \pm 2.7)	0.83 \pm 1.0 (1.08 \pm 1.0)

Entre paréntesis se indican los resultados del análisis de rango 90%

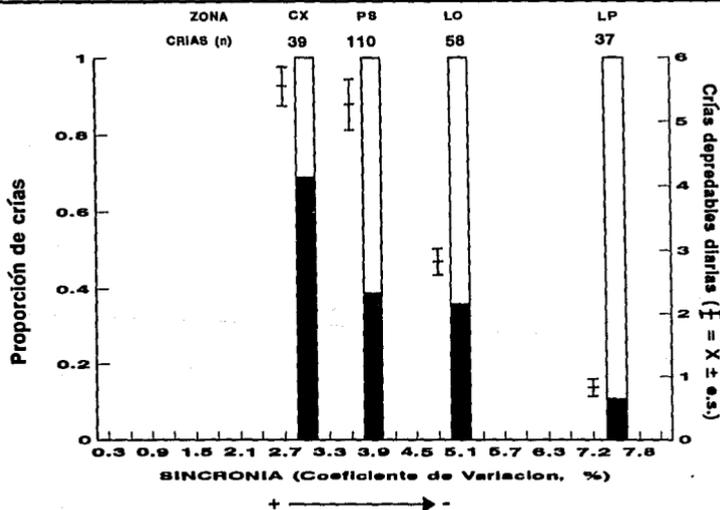


FIG. 5 PROPORCION DE CRIAS DESAPARECIDAS (□) Y NO DESAPARECIDAS (■) EN ZONAS CON DIFERENTES GRADOS DE SINCRONIA.

TABLA 5

CRIAS DESAPARECIDAS Y NO DESAPARECIDAS
EN DIFERENTES PERIODOS DE LA TEMPORADA

PERIODO	CX	PS	LO	LP
INICIO				
Crias desaparecidas	2	33	9	7
" no desaparecidas	7	15	4	0
Proporción total de crías desaparecidas	0.22	0.69	0.69	1
Promedio de propor. diaria crías desap. (X ± d.e.)	0.09 ± 0.17	0.54 ± 0.39	0.13 ± 0.17	0.82 ± 0.37
Crias depretables por día (X ± d.e.)	2.58 ± 1.31	2.18 ± 3.17	1.45 ± 1.22	0.52 ± 1.04
Del	23-Jul	3-Jul	5-Jul	18-Jun
Al	3-Ago	5-Ago	26-Jul	12-Jul
Días	12	34	22	25
PICO				
Crias desaparecidas	2	12	15	22
" no desaparecidas	14	19	14	0
Proporción total de crías desaparecidas	0.12	0.39	0.52	1
Promedio de propor. diaria crías desap. (X ± d.e.)	0.02 ± 0.04	0.09 ± 0.08	0.34 ± 0.41	0.79 ± 0.31
Crias depretables por día (X ± d.e.)	11.37 ± 2.19	21.71 ± 4.3	5.6 ± 1.88	0.96 ± 1.01
Del	4-Ago	6-Ago	27-Jul	13-Jul
Al	11-Ago	12-Ago	10-Ago	8-Ago
Días	8	7	15	27
FINAL				
Crias desaparecidas	8	21	11	4
" no desaparecidas	6	8	2	2
Proporción total de crías desaparecidas	0.57	0.72	0.52	0.67
Promedio de propor. diaria crías desap. (X ± d.e.)	0.11 ± 0.15	0.25 ± 0.20	0.38 ± 0.44	0.15 ± 0.24
Crias depretables por día (X ± d.e.)	4.67 ± 2.64	4.72 ± 3.49	2.4 ± 3.0	1.15 ± 0.68
Del	12-Ago	13-Ago	11-Ago	9-Ago
Al	23-Ago	30-Ago	30-Ago	21-Ago
Días	12	18	20	13

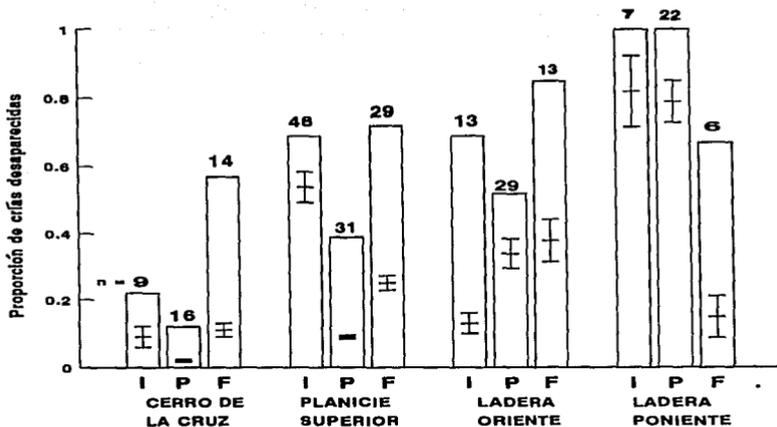


FIG. 6 PROPORCIONES DE CRIAS DESAPARECIDAS EN DIFERENTES PERIODOS Y ZONAS

La barra es la proporción total (crías desaparecidas/crías totales). \pm = promedio de la proporción diaria de crías depredables (crías-día) desaparecidas ($\bar{x} \pm e.s.$). I = inicio, P = pico, F = final.

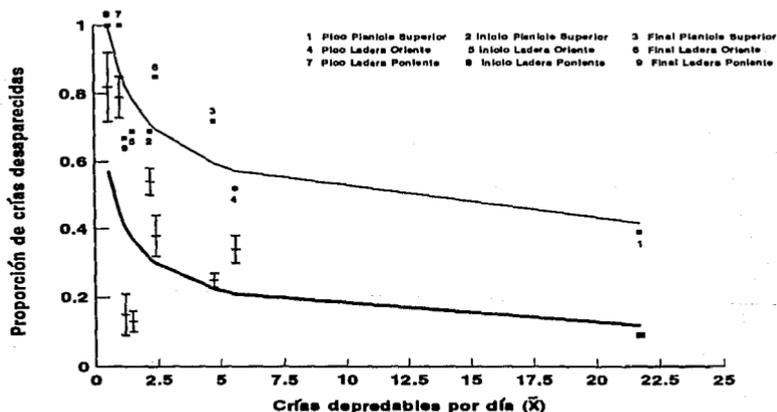


FIG. 7 PROPORCIÓN TOTAL DE CRIAS DESAPARECIDAS (■) Y PROMEDIO DE LA PROPORCIÓN DIARIA DE CRIAS DEPREDABLES DESAPARECIDAS ($\bar{x} = \bar{x} \pm e.s.$) EN DIFERENTES PERIODOS DE LA TEMPORADA EN LAS ZONAS CON CULEBRAS.

Agrupación de los datos de las zonas con culebras (Cerro del Faro)

La sincronía de crías depretables de Cerro del Faro (es decir, de los datos de LO, LP y PS reunidos como una sola zona) fue mayor que la de LO y LP por separado y menor que la de PS, según el coeficiente de variación de la fecha media; CF también mostró mayor frecuencia de crías depretables después de la fecha media que al inicio (curtosis negativa, $p < 0.01$ y sesgado a la izquierda, $p < 0.01$) (tabla 6). La proporción total de crías desaparecidas en CF fue semejante a las de LO y PS, mientras que el promedio de la proporción diaria de crías depretables desaparecidas fue menor al de PS y de LP, y semejante al de LO (tabla 6).

En CF, la proporción de crías desaparecidas fue significativamente menor en el pico que en inicio y en el final ($G=13.300$, $g1=1$, $p < 0.05$) (tabla 7).

TABLA 6 FRECUENCIA DE CRIAS DEPRETABLES DESPUES DE REUNIR LOS DATOS DE LAS ZONAS CON CULEBRAS (CF)

	<u>DATOS REUNIDOS</u>			
	<u>CF</u>	<u>ZONAS POR SEPARADO</u>		
	CF	PS	LO	LP
Rango (días) entre la. y última cría	76	59	59	65
Crías depretables	532	311	167	54
Promedio de crías depretables diarias ($\bar{X} \pm d.e.$)	7.15 \pm 9.00	5.27 \pm 7.0	2.83 \pm 2.7	0.83 \pm 1.0
Fecha media \pm d.e	5-Ago \pm 11.1	8-Ago \pm 8.5	3-Ago \pm 11.2	26-Jul \pm 15.9
CV fecha media (%)	5.08	3.86	5.17	7.61
Sesgado (g1)	-0.945 **	-1.058 **	-0.125	-0.317
Curtosis (g2)	-1.359 **	0.384	-2.844 **	-3.578 **
Proporción total de crías desap. (%)	62.1	60.9	63.8	89.1
Promedio de prop. diaria crías desap. ($\bar{X} \pm d.e.$)	0.28 \pm 0.32	0.37 \pm 0.34	0.28 \pm 0.41	0.60 \pm 0.42

** $p < 0.01$

TABLA 7

FRECUENCIA DE CRIAS DESAPARECIDAS Y NO DESAPARECIDAS
EN CERRO DEL FARO EN DIFERENTES PERIODOS DE LA TEMPORADA

	INICIO	PICO	FINAL
Crias desaparecidas	46	54	35
" no desaparecidas	13	45	9
Proporcion total de crias desap.	0.78	0.54	0.79
Proporcion promedio de crias desap. diarias (X ± d.e.)	0.55 ± 0.36	0.22 ± 0.17	0.29 ± 0.22
Crias depredables por dia (X ± d.e.)	2.57 ± 3.34	20.92 ± 9.96	7.11 ± 6.08
Del	18-Jun	30-Jul	13-Ago
Al	29-Jul	12-Ago	30-Ago
Días	42	14	18

DISCUSION

Hipótesis y predicciones

La primera predicción se cumplió porque en presencia de culebras, a mayor sincronía, PS, hubo menor probabilidad de desaparición de crías con respecto LP+LO. La segunda predicción también se cumplió porque hubo menor probabilidad de desaparición en los periodos con mayor número de crías depredables (pico) comparado con el inicio y final, tanto en las tres zonas con culebras (LO+LP+PS), como con los datos de estas zonas reunidos como una sola zona (CF). La tercera predicción no se cumplió porque en ausencia de culebras (CX) la proporción de crías desaparecidas fue significativamente menor en el pico que en los periodos inicial y final, es decir, que la probabilidad de desaparecer cambió a lo largo de la temporada.

Gochfeld (1980) indicó que la sincronía puede ser ventajosa por diferentes razones en diferentes poblaciones o en diferentes temporadas, además de que puede ser adaptativa en el largo plazo pero desventajosa en una estación particular. En este estudio, la ventaja de la sincronía frente a la depredación en las zonas con culebras se evidenció porque el 73% (22/30) de los nidos con dos crías en los que ambas se perdieron, la primera desapareció antes de que la segunda hubiera eclosionado y solo el 29% (11/37) de todas las segundas crías murieron presumiblemente por fratricidio ya que en algún momento compartieron el nido con la primera (apendice B). En contraste, en la zona sin culebras, el 88% (8/9) de las crías segundas se perdieron cuando las primeras aun vivían y posiblemente murieron por fratricidio, ya que en varias ocasiones fueron encontradas fuera del nido (apendice B). Adicionalmente, el 78% (18/23) de las crías sobrevivientes (vivas con al menos 15 de días de edad al terminar el trabajo de campo; apendice B) de las zonas con culebras eclosionaron durante el periodo pico del Cerro del Faro. En contraste, en CX (sin culebras) casi la mitad (9/19) de las crías sobrevivientes (también con al menos 15 días de edad) eclosionaron fuera del pico definido para la zona.

La diferencia en la proporción de crías desaparecidas entre el periodo pico e inicio+final para las zonas con culebras (LO+LP+PS) pudo ser no significativa si se hubieran analizado las zonas menos sincrónicas (LP y LO) por separado ya que la sincronía solo confiere ventajas a partir de un tamaño crítico de la colonia (Wittenberger y Hunt, 1985).

La diferencia significativa en la proporción de crías desaparecidas entre PS (con culebras) y CX (sin culebras) mostró que a pesar de la alta sincronía, la probabilidad de desaparición es menor cuando no hay culebras.

Aspectos metodológicos

Las diferencias en el grado de sincronía y en las probabilidades de desaparecer pudieron ser consecuencia de la distribución espacial de la anidación. Las zonas con mayor extensión, por razones probabilísticas y biológicas (mayor número de sitios de anidación y mayor estimulación social), tenderán a contener mayor número de nidos en la misma temporada (Gochfeld, 1980). Por ello, era de esperarse que el número de eclosiones fuera alto en la zona de mayor superficie (PS) y que fuera la más sincrónica en el Cerro del Faro. Es posible que la distribución platycúrtica (curtosis negativa significativa) observada en la mayoría de los casos haya sido el reflejo de dos o mas "subsincronías" dentro del mismo espacio. Nelson (1978) supuso la existencia de subgrupos con diferentes sincronías en una misma temporada dentro de la misma colonia, lo cual podría conferir ventajas reproductivas (como la disminución en la interferencia intraespecífica) si bien

no hay evidencias al respecto. Las zonas fueron diferentes en sus fechas medias (de eclosión y crías depredables) y en su grado de sincronía lo cual puede estar evidenciando subsincronías. Sin embargo, dado que la estimulación social para la reproducción supone la dependencia de los datos dentro y entre las muestras, no fue posible la aplicación de pruebas estadísticas para inferir con certidumbre tales diferencias. Las tres zonas con culebras se consideraron separadas físicamente por la fisiografía del terreno y por la relativa poca abundancia de nidos entre las mismas, pero para el depredador esta separación tal vez no influya en su actividad. La separación espacial respecto al depredador fue claramente establecida únicamente en el caso de la zona sin culebras (CX).

La presencia de otras presas puede influir en la probabilidad de depredación (Wittenberger y Hunt, 1985) por lo que al evaluar la sincronía fue preciso considerar no solo las eclosiones (individuos) sino también las crías que no desaparecían antes de los 7 días de edad (crías depredables). Los datos de crías depredables no se utilizaron al aplicar las pruebas estadísticas ya que se supuso la dependencia de los mismos y porque para el éxito reproductivo de los bobos la importancia radica en el número de individuos sobrevivientes. Sin embargo, la probabilidad de desaparecer debió ser menor cuando algunas crías vivían más de un día (disminuyendo la probabilidad individual de desaparecer) que la probabilidad estimada a partir únicamente de la proporción de individuos desaparecidos.

La mayoría de las eclosiones (o crías) tempranas y tardías desaparecieron en las tres zonas con culebras pero su eliminación usando únicamente aquellas dentro del rango 90% no modificó las diferencias en las probabilidades de desaparición entre las zonas. Dicho de otro modo, las diferencias entre las zonas no fueron consecuencia de la mortalidad de crías tempranas o tardías desaparecidas en cada zona.

Las 42 crías vivas hasta antes de terminar el trabajo de campo tenían 15 o más días de edad. 20 crías desaparecidas entre los 7 y los 15 días de edad tal vez aún cayeran dentro del rango de ingestión de las culebras. Sin embargo, no se encontraron las causas de la desaparición de crías mayores de 15 de edad que vivían solas en el nido; se han reportado algunos casos en los que pequeñas crías de bobo patiazul fueron depredadas por garzas (Nycticorax nycticorax, Nycticorax violaceus, Ardea herodias) que ocasionalmente visitan la isla (Canela, 1991) pero se desconoce la frecuencia de tales eventos (J.L. Osorio y M. Osorio com. pers.). Cohen (1988) supuso que entre los 6.5 y los 14.5 días de edad la mortalidad de las crías podía atribuirse a deficiencias en el cuidado paterno, inanición, enfermedades y/o la presencia de depredadores no observados.

Otros aspectos relacionados con la probabilidad de desaparición

La proporción de crías desaparecidas también decreció al avanzar la temporada lo cual podría reflejar saciedad en la población de depredadores y/o su reclutamiento hacia las zonas tempranas. La anidación temprana en tal caso sería desventajosa porque las crías eclosionadas en zonas tempranas tendrían mayor probabilidad de ser depredadas que las de zonas más tardías. Tal desventaja apoyaría parcialmente una de las explicaciones funcionales de la sincronía propuesta por Gochfeld (1980) referente a la evolución de la sincronía como una adaptación cuando los depredadores toman más adultos, huevos o crías de nidos tempranos y tardíos que intermedios.

La saciedad temporal en la mayoría de los depredadores implicaría la existencia de intervalos de tiempo en los que las crías tuvieran menores probabilidades de depredación. La posibilidad de que

las culebras viajen en pocas horas de una zona a otra hasta encontrar a su presa fue evidenciado por la recaptura de una culebra dentro de un nido (con cría) la cual había escapado del campamento 24 horas antes, aproximadamente a 150 m del lugar de la recaptura. El efecto de sincronía sobre la depredación depende de que el aumento en la disponibilidad de presas sea periódico o efímero, de forma tal que el aumento en la abundancia del depredador no pueda ocurrir lo suficientemente rápido (Wittenberger y Hunt, 1985). En el caso del bobo café y la culebra falso coralillo en Isla Isabel, es posible que tal efecto haya ocurrido ya que la probabilidad de depredación disminuyó al ser mayor la sincronía en toda la colonia, como lo mostró la comparación de períodos en Cerro del Faro como una sola zona.

Ninguna cría segunda sobrevivió en las zonas con culebras mientras que en la zona sin culebras, en el único nido en el que la cría primera desapareció antes que la segunda eclosionara, esta última sobrevivió hasta 34 días (apéndice B). Es posible que en las zonas con culebras la probabilidad de depredación sea mayor para las segundas crías que para las primeras, tal vez porque el olor de cría que atrae a las culebras es más intenso en los nidos con dos crías.

La defensa de los bobos, la iluminación ambiental y la presencia de conespecíficos también pueden influir en la depredación de culebras sobre las crías. Algunas veces los bobos responden contra las culebras y otros objetos con picotazos y amenazas en condiciones de oscuridad casi total (al menos para el ser humano). En algunas observaciones (no pub.), se llegaron a presenciar hasta 4 visitas de diferentes culebras en un período de 3 horas sin que hasta ese momento hubieran podido depredar a la cría debido a la acción defensiva de los padres. También se observaron a los bobos de nidos vecinos sin crías atacar a las culebras y provocar su alejamiento. Sin embargo, en otros casos las culebras penetraron al nido y tragaron a la cría sin que los bobos respondieran.

No hay evidencias de que algunas características del sitio de anidación, como los materiales, el substrato, la pendiente y la localización del nido al interior de la colonia, representen ventajas para las culebras o para los bobos. Los nidos con montículos de paja muy voluminosos tal vez oculten a la culebra cuando entran al nido, como fue visto en algunos casos. Sin embargo, numerosos nidos con muy poca paja o sin ella también pierden a sus crías. Sería adecuado estudiar la mortalidad de las crías en las zonas con terrenos más accidentados, como las laderas con pendientes mayores al 15%, para establecer si tales factores limitan la actividad y efectividad de las culebras.

En resumen, las predicciones fueron apoyadas con los datos y análisis de este estudio; la hipótesis general de que la mayor sincronía disminuye la probabilidad de desaparecer por depredación puede ser inicialmente aceptada, aún cuando exista reclutamiento de depredadores y aunque la sincronía también sea ventajosa por otras causas no relacionadas con la depredación. El grado de sincronía alcanzado en las zonas y/o en diferentes períodos de la temporada, así como la presencia de una sola especie de depredador y sus hábitos alimenticios peculiares son determinantes para que haya ventajas en la sincronía. Otros factores como la defensa y la experiencia de los bobos también pueden influir sobre la probabilidad de depredación de sus crías aunque no se tienen conclusiones al respecto. La sincronía es entonces un mecanismo reproductivo ventajoso frente a la depredación y por otras causas aún no detectadas en este estudio. Anteriores estudios sobre esta especie (Dorward, 1962; Simmons, 1967; Nelson, 1978) no han considerado detenidamente al valor de la sincronía frente a la depredación, tal vez por la rareza con que los bobos anidan en islas con depredadores terrestres (Nelson, 1978). Es necesario profundizar los estudios ecológicos y

conductuales de la especie para resolver diversas preguntas sobre sincronía como las planteadas por Gochfeld (1980) y Nelson (1978), y para conocer mejor aquellos factores cercanamente relacionados con la funcionalidad de la sincronía como pueden ser el ciclo reproductivo, la estacionalidad, la distribución y elección de los sitios de anidación, la experiencia reproductiva y la estimulación social.

CONCLUSIONES

En Isla Isabel, el mayor grado de sincronía reproductiva del bobo café disminuye las probabilidades de desaparición de sus crías durante sus primeros días de edad, y por ser la culebra falso coralillo aparentemente el único depredador terrestre de crías pequeñas de bobo café, esta conclusión puede aplicarse a la probabilidad de depredación.

Es posible que exista reclutamiento de depredadores hacia las zonas tempranas y que al avanzar la temporada se alcance cierto grado de saciedad en la población de depredadores; otros factores no relacionados con la depredación y dependientes de la sincronía tal vez confieran a ésta ventajas adicionales a las mostradas respecto a la depredación.

APENDICE A FECHAS DE MARCAJE Y NUMERO DE NIDOS MARCADOS

ZONA	FECHA	NIDOS
CERRO DE LA CRUZ	17 de junio	2
	23 de junio	40
	9 de julio	48
LADERA PONIENTE	17 de junio	16
	19 de junio	10
	22 de junio	7
	9 de julio	9
	16 de julio	2
LADERA ORIENTE	17 de junio	14
	19 de junio	30
	22 de junio	11
	27 de junio	20
	9 de julio	33
PLANICIE SUPERIOR	16 de julio	8
	17 de junio	19
	19 de junio	45
	22 de junio	36
	27 de junio	69
10 de julio	69	
16 de julio	33	

APENDICE B REGISTROS DE CRIAS

NIDO = Número de registro para el nido; * indica tiempo de incubación indeterminado, es decir que los huevos ya estaban puestos al llegar a la isla.

CRÍA = Cría única o primera (1) y segunda (2); ** indica posible fratricidio
 DESTINO = Condición de la cría hasta su último registro
 DES<7 = Cría desaparecida con menos de 7 días de edad
 DES≥7 = Cría desaparecida con 7 o más días de edad
 MN = Cría muerta en el nido
 CI = Cría inferida por el hallazgo del cascarón entre los 38 y 45 días de incubación del huevo.
 SOB = Cría viva hasta el 5 de septiembre de 1987 cuando se concluyó el trabajo de campo.

ZONA CERRO DE LA CRUZ (CX)					
NIDO	CRÍA	FECHA DE ECLOSION	DESTIN	ULTIMO REGISTRO	DIAS VIVIDOS
32 *	1	23-Jul	DES<7	24-Jul	1
147	1	05-Aug	MN	06-Aug	1
144	1	01-Aug	SOB	05-Sep	36
149	1	04-Aug	SOB	05-Sep	33
157	1	23-Jul	SOB	05-Sep	45
161	1	04-Aug	DES≥7	14-Aug	10
164	1	31-Jul	DES≥7	12-Aug	12
167	1	04-Aug	SOB	05-Sep	33
167	2**	10-Aug	DES<7	13-Aug	3
169	1	31-Jul	DES≥7	09-Aug	9
169	2**	05-Aug	DES<7	08-Aug	3
173	1	23-Jul	SOB	05-Sep	45
176	1	30-Jul	SOB	05-Sep	38
178	1	30-Jul	DES<7	31-Jul	1
178	2	03-Aug	SOB	05-Sep	34
312	1	08-Aug	SOB	05-Sep	29
312	2**	13-Aug	CI	14-Aug	1
314	1	09-Aug	SOB	05-Sep	28
315	1	09-Aug	DES<7	11-Aug	2
320	1	06-Aug	SOB	05-Sep	30
322	1	08-Aug	DES<7	13-Aug	5
322	2**	12-Aug	CI	13-Aug	1
325	1	17-Aug	DES≥7	01-Sep	15
327	1	09-Aug	SOB	05-Sep	28
328	1	21-Aug	MN	22-Aug	1
329	1	18-Aug	SOB	05-Sep	19
329	2**	22-Aug	MN	23-Aug	1
331	1	10-Aug	SOB	05-Sep	27
332	1	06-Aug	SOB	05-Sep	31
332	2**	11-Aug	DES<7	17-Aug	6
336	1	16-Aug	DES<7	19-Aug	3
337	1	07-Aug	SOB	05-Sep	30
341	1	13-Aug	SOB	05-Sep	24
342	1	05-Aug	SOB	05-Sep	32
342	2**	10-Aug	DES<7	13-Aug	3
344	1	17-Aug	DES≥7	30-Aug	13
348	1	08-Aug	SOB	05-Sep	29
348	2**	14-Aug	DES<7	16-Aug	2
356	1	06-Aug	SOB	05-Sep	31

ZONA LADERA ORIENTE (LO)					
NIDO	CRÍA	FECHA DE ECLOSION	DESTIN	ULTIMO REGISTRO	DIAS VIVIDOS
52 *	1	27-Jul	DES≥7	03-Aug	7
52 *	1	28-Jul	DES<7	30-Jul	2
54 *	1	19-Jul	CI	20-Jul	1
55 *	1	22-Jul	DES<7	23-Jul	1
56 *	1	26-Jul	DES<7	27-Jul	1
57 *	1	10-Jul	DES≥7	22-Jul	12
57 *	1	15-Jul	DES≥7	27-Jul	12
58 *	1	20-Jul	DES<7	22-Jul	2
58 *	2	28-Jul	DES<7	30-Jul	2
59 *	1	05-Jul	DES<7	06-Jul	1
59 *	2	09-Jul	MN	10-Jul	1
61 *	1	11-Jul	DES<7	12-Jul	1
63 *	1	16-Jul	DES<7	18-Jul	2
64 *	1	24-Jul	DES<7	25-Jul	1
65 *	1	21-Jul	DES<7	22-Jul	1
67	1	26-Jul	DES<7	27-Jul	1
58	1	26-Jul	SOB	05-Sep	42
59	1	30-Jul	DES<7	31-Jul	1
61	1	25-Jul	DES<7	28-Jul	3
67	1	25-Jul	MN	26-Jul	1
68	1	25-Jul	DES<7	28-Jul	3
68	2	27-Jul	CI	28-Jul	1
70-2	2	25-Jul	DES<7	26-Jul	1
70-2	2	28-Jul	DES<7	30-Jul	2
72	1	27-Jul	MN	28-Jul	1
73	1	29-Jul	DES<7	30-Jul	1
74	1	28-Jul	SOB	05-Sep	40
74	2**	02-Aug	DES<7	03-Aug	1
75	1	05-Aug	DES<7	09-Aug	4
76	1	29-Jul	SOB	05-Sep	39
76	2**	02-Aug	MN	20-Aug	16
130	1	29-Jul	DES<7	30-Jul	1
130	2	06-Aug	MN	11-Aug	5
131	1	28-Jul	SOB	28-Aug	40
137	1	01-Aug	DES<7	02-Aug	1
179	1	11-Aug	DES≥7	19-Aug	8
182	1	13-Aug	DES<7	15-Aug	2
192	1	08-Aug	SOB	05-Sep	29
192	2**	16-Aug	DES<7	18-Aug	2
196	1	07-Aug	SOB	05-Sep	30
196	2**	13-Aug	DES<7	15-Aug	2
268	1	16-Aug	DES<7	18-Aug	2
268	2	22-Aug	DES<7	23-Aug	1
270	1	09-Aug	MN	20-Aug	11
270	2**	13-Aug	DES<7	14-Aug	1
273	1	10-Aug	SOB	05-Sep	27
276	1	07-Aug	DES<7	08-Aug	1
277	1	18-Aug	CI	19-Aug	1
279	1	10-Aug	DES<7	11-Aug	1
281	1	04-Aug	SOB	05-Sep	33
286	1	13-Aug	DES<7	14-Aug	1
289	1	10-Aug	SOB	05-Sep	27
289	2**	12-Aug	DES≥7	28-Aug	16
290	1	21-Aug	DES<7	22-Aug	1
292	1	06-Aug	SOB	05-Sep	33
429	1	22-Aug	DES<7	23-Aug	1
430	1	10-Aug	DES<7	01-Sep	2
432	1	29-Aug	DES<7	02-Sep	4

ZONA		LADERA POMIENTE (LP)					
NIDO	CRIA	FECHA DE ECLOSION	DESTIN	ULTIMO REGISTRO	DIAS VIVIDOS		
8 *	1	17-Jul	DES<7	18-Jul	1		
9 *	1	12-Jul	DES<7	14-Jul	2		
9 *	2	21-Jul	MN	22-Jul	1		
9 *	1	05-Jul	DES<7	07-Jul	2		
30 *	1	10-Jul	CI	11-Jul	1		
41 *	1	08-Jul	DES<7	09-Jul	1		
41 *	2	18-Jul	CI	13-Jul	1		
42 *	1	18-Jun	DES<7	19-Jun	1		
42 *	2	21-Jun	CI	22-Jun	1		
43 *	1	05-Jul	DES<7	07-Jul	2		
44 *	1	21-Jul	DES<7	22-Jul	1		
45 *	1	06-Jul	CI	07-Jul	1		
45 *	1	12-Jul	DES<7	13-Jul	1		
46 *	2	16-Jul	DES<7	17-Jul	1		
48 *	1	20-Jul	DES<7	22-Jul	2		
48 *	2	25-Jul	DES<7	26-Jul	1		
49 *	1	12-Jul	DES<7	13-Jul	1		
49 *	2	20-Jul	DES<7	21-Jul	1		
50 *	1	29-Jul	MN	21-Jul	1		
3	1	31-Jul	DES<7	01-Aug	1		
6	1	26-Jul	CI	27-Jul	1		
10	1	24-Jul	DES<7	25-Jul	1		
10	2	29-Jul	DES<7	30-Jul	1		
85	1	01-Aug	DES<7	02-Aug	1		
85	2	06-Aug	DES<7	07-Aug	1		
86	1	15-Aug	DES<7	24-Aug	9		
87	1	26-Jul	DES<7	28-Jul	2		
87	2	30-Jul	DES<7	31-Jul	1		
88	1	26-Jul	DES<7	27-Jul	1		
88	2	30-Jul	DES<7	01-Aug	2		
300	1	19-Aug	DES<7	20-Aug	1		
301	1	12-Aug	DES<7	13-Aug	1		
302	1	07-Aug	DES<7	29-Aug	22		
304	1	09-Aug	DES<7	11-Aug	2		
306	1	07-Aug	DES<7	08-Aug	1		
308	1	06-Aug	DES<7	07-Aug	1		
434	1	21-Aug	DES<7	22-Aug	1		

ZONA		PLANICIE SUPERIOR (PS)					
NIDO	CRIA	FECHA DE ECLOSION	DESTIN	ULTIMO REGISTRO	DIAS VIVIDOS		
11 *	1	24-Jul	DES<7	25-Jul	1		
13 *	1	20-Jul	DES<7	21-Jul	1		
14 *	1	26-Jul	DES<7	27-Jul	1		
15 *	1	04-Jul	CI	05-Jul	1		
18 *	1	03-Jul	CI	04-Jul	1		
20 *	1	12-Jul	DES<7	18-Jul	6		
27 *	1	24-Jul	DES<7	28-Jul	4		
29 *	1	06-Jul	DES<7	07-Jul	1		
29 *	2	10-Jul	DES<7	11-Jul	1		
21	1	30-Jul	DES<7	31-Jul	1		
25	1	29-Jul	CI	30-Jul	1		
26	1	29-Jul	DES<7	02-Aug	4		
36	1	25-Jul	MN	28-Jul	1		
36	2	30-Jul	MN	31-Jul	1		
37	1	25-Jul	DES<7	26-Jul	1		
37	2	29-Jul	DES<7	31-Jul	2		
40	1	30-Jul	CI	31-Jul	1		
43	1	05-Aug	SOB	05-Sep	32		
46	1	31-Jul	DES<7	01-Aug	1		
53	1	04-Aug	DES<7	05-Aug	1		
54	1	30-Jul	CI	31-Jul	1		
92	1	04-Aug	SOB	05-Sep	33		
94	1	01-Aug	DES<7	03-Aug	2		
94	2	08-Aug	DES<7	25-Aug	17		
95	1	08-Aug	CI	09-Aug	1		
96	1	05-Aug	DES<7	07-Aug	2		
98	1	03-Aug	DES<7	18-Aug	15		
102	1	13-Aug	DES<7	14-Aug	1		
103	1	01-Aug	CI	02-Aug	1		
104	1	31-Jul	SOB	05-Sep	37		
105	1	31-Jul	DES<7	01-Aug	1		
107	1	01-Aug	DES<7	02-Aug	1		
109	1	07-Aug	MN	25-Aug	18		

ZONA		PLANICIE SUPERIOR (PS) (continua)					
NIDO	CRIA	FECHA DE ECLOSION	DESTIN	ULTIMO REGISTRO	DIAS VIVIDOS		
111	1	05-Aug	MN	25-Aug	20		
113	1	07-Aug	DES<7	23-Aug	16		
115	1	02-Aug	DES<7	03-Aug	1		
118	1	01-Aug	CI	01-Aug	1		
119	1	03-Aug	SOB	05-Sep	34		
119	2**	07-Aug	MN	10-Aug	3		
122	1	30-Jul	DES<7	31-Jul	1		
125	1	29-Jul	DES<7	30-Jul	1		
126	1	01-Aug	DES<7	02-Aug	1		
206	1	06-Aug	SOB	05-Sep	31		
206	1	06-Aug	DES<7	25-Aug	18		
207	1	31-Jul	CI	01-Aug	1		
207	2	03-Aug	CI	04-Aug	1		
213	1	08-Aug	DES<7	09-Aug	1		
215	1	06-Aug	SOB	05-Sep	31		
217	1	05-Aug	DES<7	06-Aug	1		
218	1	03-Aug	CI	04-Aug	1		
219	1	05-Aug	DES<7	18-Aug	13		
220	1	05-Aug	DES<7	18-Aug	13		
224	1	06-Aug	DES<7	24-Aug	18		
233	1	04-Aug	DES<7	17-Aug	13		
233	2**	08-Aug	CI	09-Aug	1		
236	1	04-Aug	DES<7	05-Aug	1		
239	1	08-Aug	MN	09-Aug	1		
240	1	08-Aug	DES<7	10-Aug	2		
244	1	06-Aug	DES<7	11-Aug	5		
249	1	12-Aug	MN	15-Aug	3		
250	1	11-Aug	DES<7	19-Aug	8		
251	1	06-Aug	CI	16-Aug	1		
256	1	05-Aug	DES<7	16-Aug	1		
257	1	27-Jul	DES<7	28-Jul	1		
261	1	05-Aug	DES<7	26-Aug	21		
265	1	08-Aug	SOB	05-Sep	29		
266	1	05-Aug	SOB	05-Sep	32		
360	1	22-Aug	DES<7	23-Aug	1		
362	1	11-Aug	MN	11-Aug	1		
363	1	20-Aug	DES<7	29-Aug	9		
363	2**	14-Aug	DES<7	15-Aug	1		
365	1	12-Aug	MN	20-Aug	8		
365	2**	20-Aug	DES<7	22-Aug	2		
367	1	10-Aug	DES<7	13-Aug	3		
368	1	05-Aug	SOB	05-Sep	32		
370	1	11-Aug	DES<7	21-Aug	10		
371	1	10-Aug	CI	11-Aug	1		
372	1	17-Aug	MN	21-Aug	4		
373	1	20-Aug	CI	21-Aug	1		
375	1	11-Aug	DES<7	19-Aug	8		
376	1	06-Aug	CI	07-Aug	1		
377	1	17-Aug	CI	18-Aug	1		
377	2	23-Aug	DES<7	24-Aug	1		
378	1	17-Aug	SOB	05-Sep	20		
382	1	15-Aug	DES<7	18-Aug	3		
382	2	22-Aug	DES<7	23-Aug	1		
383	1	19-Aug	DES<7	20-Aug	1		
383	2	27-Aug	DES<7	28-Aug	1		
386	1	04-Aug	DES<7	05-Aug	1		
389	1	08-Aug	DES<7	18-Aug	10		
390	1	12-Aug	CI	13-Aug	1		
394	1	15-Aug	DES<7	18-Aug	3		
398	1	11-Aug	DES<7	22-Aug	11		
401	1	13-Aug	CI	14-Aug	1		
404	1	09-Aug	DES<7	10-Aug	1		
409	1	12-Aug	DES<7	13-Aug	1		
409	2	17-Aug	DES<7	21-Aug	4		
410	1	10-Aug	CI	11-Aug	1		
422	1	09-Aug	SOB	05-Sep	29		
422	2**	16-Aug	MN	17-Aug	1		
422	1	12-Aug	CI	13-Aug	1		
424	1	15-Aug	MN	16-Aug	1		
442	1	22-Aug	SOB	05-Sep	15		
450	1	23-Aug	DES<7	24-Aug	1		
452	1	25-Aug	DES<7	26-Aug	1		
452	2	30-Aug	MN	31-Aug	1		
457	1	26-Aug	CI	27-Aug	1		
460	1	07-Aug	DES<7	19-Aug	12		
463	1	14-Aug	SOB	05-Sep	23		
467	1	23-Aug	DES<7	24-Aug	1		

LITERATURA CONSULTADA

- Canela, J. 1991. Bases para el Manejo de Isla Isabel, Navarit, México como un área natural protegida. Tesis de Licenciatura. UNAM. México.
- Cervantes, M. et al. 1986. Aspectos ecológicos necesarios para el planteamiento de un programa integral de desarrollo para la reserva ecológica Isla Isabel, Nav. Tesis de Licenciatura. ENEP Iztacala. UNAM. México.
- Cohen, E. 1988. La reducción de la nidada en el bobo café *Sula leucogaster nesiotis*. Tesis de Licenciatura. UNAM. México.
- Curio, E. 1978. The adaptive significance of avian mobbing: I. Teleonomic hypothesis and predictions. Z. Tierpsychol 48: 175-183.
- Dorward, D.F. 1962. Comparative Biology of the White Boobie and the Brown Booby *Sula* spp. at Ascension. Ibis 103: 174-220.
- Drummond, H., J. Osorno, R. Torres and H. Merchant. 1991. Sexual size dimorphism and sibling competition: implications for avian sex ratios The America Naturalist. 138(3): 623-641.
- Furness, R. and C. Monaghan. 1987. Seabird Ecology. Chapman & Hall. U.S.A.
- Gaviño, G. y Z. Uribe. 1978. Algunas observaciones ecológicas en Isla Isabel, Navarit con sugerencias para el establecimiento de un parque nacional. Instituto de Biología. UNAM. México.
- Gochfeld, M. 1980. Mechanisms and adaptive value of reproductive synchrony in colonial seabirds. En: Behaviour of Marine animals v.4. Burger, J. et al ed. Plenum Press. p. 207-265.
- Kruuk, H. 1964. Predators and anti-predator behaviour of the black-headed gull *Larus ridibundus*. Behaviour Supplement XI.
- Nelson, B. 1978. The Sulidae: Gannets and Boobies. London. Oxford University Press.
- Perrins, C. and T. Birkhead. 1983. Avian Ecology. Chapman & Hall. New York.
- Simmons, K. 1967. Breeding adaptations in the life history of the Brown Booby at Ascension Island. The Living Bird, Sixth Annual. Cornell Lab. of Ornithology: 187-212.
- Smith, H. and E. Taylor. 1943. An annotated checklist and key to the snakes of Mexico. Smithsonian Institution. Bulletin 187. USA.
- Siegel, S. 1956. Nonparametric statistics for the behavioral sciences. Mac Graw Hill. New York.
- Snedecor, G. y W. Cochran. 1976. Métodos estadísticos. CECSA. Mexico.
- Sokal, R. and F. J. Rohlf. 1981. Biometry. W.H. Freeman. U.S.A.
- Verne Maar, N. 1985. Gopher snakes prey on northern oriole nestlings. The Murrelet 66: 95-97.
- Wittenberger, J. and G. Hunt. 1985. The adaptive significance of coloniality in Birds. Avian Biology. v. 7. Academic Press.
- Zar, J. 1984. Biostatistical Analysis. Prentice- Hall. USA.