



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA  
DE MÉXICO

FACULTAD DE CIENCIAS

*La función de la eclosión asincrónica  
en la gaviota parda (Larus heermanni)*

T E S I S

QUE PARA OBTENER EL TITULO DE  
B I O L O G A  
P R E S E N T A :  
GUILLERMINA ECHEVERRIA LOZANO



Director de Tesis: **Dr. Hugh M. Drummond D.**



FACULTAD: **1986** CIENCIAS  
SECCION: **BIOLÓGICA**

TESIS CON  
FALLA DE ORIGEN  
TESIS CON  
FALLA DE ORIGEN



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 esta 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.



UNIVERSIDAD NACIONAL  
AVENIDA DE  
MEXICO

M. en C. Virginia Abrín Batule  
Jefe de la División de Estudios Profesionales de la  
Facultad de Ciencias  
Presente

Comunicamos a usted que hemos revisado el trabajo de Tesis:

"La función de la eclosión asincrónica  
en la gaviota parda (Larus heermanni)"  
realizado por  
Guillermina Echeverría Lozano  
con número de cuenta 8828996-0 , pasante de la carrera de **BIOLOGIA**

Dicho trabajo cuenta con nuestro voto aprobatorio.

Atentamente

Director de Tesis  
Propietario

Dr. Hugh Michael Drummond Durey

Propietario

Dr. Jose Luis Javier Osorno Cepeda

Propietario

Dr. Rodolfo Dirzo Minjarez

Suplente

M. en C. María Marcela Osorio Beristain

Suplente

Dr. Constantino de Jesus Macías García

*11/12/81.*  
*[Handwritten signatures]*  
*M. Marcela Osorio B.*  
*[Handwritten initials]*

Consejo Departamental de Biología  
*[Handwritten signature]*

**A mis padres y hermanos, por todo.**

**A mis abuelos (los 5).**

## **INDICE**

RESUMEN	1
INTRODUCCION	2
PREDICCIONES	11
METODOS	12
Area y sujetos de estudio	12
Diseño experimental	12
Terminología y análisis de datos	14
RESULTADOS	17
Generalidades	17
Mortalidad y éxito al emplumado	21
Crecimiento	23
Figuras	25
DISCUSION	30
Condiciones alimenticias durante este estudio	30
Hipótesis de la reducción de la nidada	31
Otras posibles explicaciones	32
Consecuencias a largo plazo de la asincronía	34
Otros estudios	35
CONCLUSIONES	36
LITERATURA CITADA	37
GRATITUDES	44

## RESUMEN

La gaviota parda (*Larus heermanni*) es un ave marina colonial que pone de 1 a 3 huevos en intervalos de hasta tres días, produciendo intervalos de eclosión comparables a los intervalos de puesta. Existen por lo menos ocho hipótesis, que intentan explicar la función de la eclosión asincrónica. La Hipótesis de la reducción de la nidada (Lack 1954) sugiere que la eclosión asincrónica da como resultado crías de diferente tamaño, lo cual permite que, bajo condiciones de escasez de alimento, los padres ajusten el tamaño de nidada al que las condiciones alimenticias permiten sostener. Así, la cría o crías más jóvenes mueren pronto, sin amenazar la sobrevivencia de la cría o crías mayores. Intercambiando crías entre nidos para formar nidadas asincrónicas y sincrónicas, pusimos a prueba 6 predicciones derivadas de la hipótesis de la Reducción de la Nidada (Lack 1954) respecto al éxito reproductivo, mortalidad y crecimiento de las crías. Generamos las predicciones bajo el supuesto de que durante el año de estudio hubo escasez de alimento, ya que se presentó el evento oceanográfico de El Niño (Trenberth y Hoar 1996), el cual suele perjudicar la reproducción de aves marinas. Los resultados no apoyan la hipótesis de Lack (1954), en nidadas asincrónicas con respecto a las sincrónicas: (1) no hubo una proporción mayor de nidadas exitosas en comparación con aquellas que fracasaron completamente (1.00 vs 0.70,  $P=0.546$ ), (2) no hubo una menor proporción de nidadas en las que las tres crías murieran (0.50 vs 0.56,  $P=0.795$ ), (3) la primera víctima no murió significativamente más joven (5.14±0.56 días vs 4.55±0.79 días,  $P=0.542$ ), (4) no emplumaron un mayor número de crías (0.59±0.14 crías vs 0.73±0.17 crías,  $P=0.548$ ), (5) no hubo una mayor diferencia en gramos, entre la cría menor y las otras dos (29.41±11.06% vs 22.49±5.22%,  $P=0.573$ ) y (6) la cría mayor no creció mejor al día 5 de edad (60.71±2.93 gramos vs 68.36±2.60 gramos,  $P=0.063$ ). Sin embargo, los valores de poder estadístico fueron en general bajos, por lo que los resultados aquí presentados deben tomarse con cautela. El hecho de no encontrar diferencias entre ambos tipos de nidadas, pudo deberse a varios factores: a) la alta mortalidad en todas las categorías de crías y la manipulación pudieron haber ocultado las posibles ventajas de la asincronía, b) es posible que los padres hayan absorbido el costo adicional de las crías de edades semejantes, c) y en consecuencia, la ventaja para los padres de las nidadas asincrónicas podría detectarse en un estudio a largo plazo. La mayoría de los experimentos diseñados para probar la hipótesis de Lack han fallado en su intento por demostrar la validez de la hipótesis. Sin embargo, muchos de ellos presentan limitaciones metodológicas (incluyendo el presente. Este y otros estudios hacen cada vez más evidente que son necesarios un mayor número de estudios experimentales, donde se pongan a prueba varias hipótesis de manera simultánea, así como una reevaluación de los supuestos teóricos y la evidencia experimental.

**Palabras clave:** Eclosión asincrónica, reducción de la nidada, función, *Larus heermanni*.

## INTRODUCCION

Darwin en *El Origen de las especies* (1859) fue capaz de proporcionar por primera vez una explicación plausible del mecanismo por medio del cual las especies pueden cambiar: la selección natural, la cual constituye el pilar principal de la teoría de la evolución. Aún cuando después de que se publicó *El Origen de las Especies* se hicieron numerosas objeciones en contra de la selección natural argumentando que es una fuerza demasiado débil para dar lugar a un cambio evolutivo substancial. Numerosas evidencias han demostrado que la selección natural actúa como una fuerza poderosa en la naturaleza. La selección natural puede producir el cambio evolutivo, incluso en una sola generación (Trivers 1985). Se define selección natural como la diferencia en el éxito reproductivo de los individuos dentro de una población que ocurre como resultado de las diferencias genéticas entre ellos (Williams 1966, Alcock 1979).

El estudio de una conducta involucra diversos fenómenos como son los fenómenos genéticos, fisiológicos, ecológicos y los eventos evolutivos que han ocurrido a lo largo del tiempo, por lo que podemos ver a la conducta como producto de la selección natural. La selección natural determina las adaptaciones conductuales que los organismos desarrollan para promover el mantenimiento y extensión de los genes que subyacen a éstas características ventajosas. Los genes en los individuos que constituyen fracasos reproductivos tienden a ser eliminados y los genes con la capacidad de dirigir el desarrollo de líneas reproductivamente exitosas tienden a sobrevivir (Alcock 1979). Todas las características que han evolucionado en un organismo, ya sean mecanismos de desarrollo, características morfológicas, sistemas fisiológicos o capacidades conductuales, pueden relacionarse con la sobrevivencia de los genes de un individuo (Dawkins 1977).

El término "adaptación" tiene según Keller y Lloyd (1992) dos significados dentro del contexto evolutivo. El primero se refiere al *proceso evolutivo*, a las alteraciones transgeneracionales de las características y capacidades de los

organismos dentro de un linaje que le permiten resolver (o mejorar basándose en las soluciones previas) problemas impuestos por el medio ambiente, problemas de integración interna (fisiológicos) y el problema de la reproducción. De acuerdo con la teoría de la evolución por medio de selección natural, dichos cambios son producidos, por lo menos en gran parte, por la diferencia en sobrevivencia de los organismos con las ventajas sobre aquellos coespecíficos en relación a estos problemas. El segundo significado propuesto por Keller y Lloyd (1992) se refiere a las *características de los individuos*, una característica o cierta capacidad puede ser considerada como una adaptación si es producto del proceso de adaptación, es una adaptación si y solo si es producto de la selección de la característica en cuestión y si además contribuye a la adecuación del individuo y a su éxito reproductivo.

Generalmente, los individuos promueven la sobrevivencia de sus genes a través de su propia reproducción por medio de la cual pasan copias de sus genes a sus crías. Básicamente, todas las adaptaciones deben estar relacionadas con la reproducción (Williams 1966). La conducta reproductiva, por lo tanto, es el reflejo de la selección natural y muy a menudo se le relaciona con el éxito o el fracaso genético (Alcock 1979). El propósito de la sobrevivencia genética del individuo se ilustra fácilmente con las interacciones entre los padres y sus crías (Williams 1966).

Los padres de varias especies de aves parecen tener cierto control sobre el intervalo de tiempo entre la puesta de los huevos y la incubación de los mismos y por lo tanto, el grado con el cual las crías eclosionan sincrónica o asincrónicamente (revisión en Clark y Wilson 1981). En algunas especies, los padres retrasan el inicio de la incubación hasta que la puesta este completa, con lo cual establecen el principio del desarrollo de los miembros de la nidada, lo que resulta en una eclosión sincrónica. Por otro lado, si la incubación se inicia desde la puesta del primer huevo, los padres pueden dar ventaja en el desarrollo a los embriones que se encuentran en el nido, produciendo intervalos de eclosión



de longitud comparable con los intervalos de puesta. Por lo tanto, mientras mayor sea el intervalo de puesta, mayor será la asincronía en la eclosión.

En la mayoría de las especies de aves altriciales las crías eclosionan asincrónicamente (Clark y Wilson 1981). Las consecuencias de dicha asincronía son bien conocidas: las crías más grandes son alimentadas antes que las menores eclosionen, estableciéndose una jerarquía social y/o de tamaños en algunos casos exagerada por el peso del huevo o diferencias en calidad (Bryant 1978, Slagsvold *et al* 1984, Stokland y Amundsen 1988). Dicha jerarquía refleja la secuencia de eclosión (Zach 1982, Blank y Nolan 1983, Wiklund 1985). Las crías mayores son a menudo socialmente dominantes sobre sus hermanos (Safriel 1982, Mock 1984, Ploger y Mock 1986, Drummond y Osorno 1992), pueden ser agresivas y en casos extremos cometer fratricidio (Stinson 1979, Mock 1985, Drummond y García Chavelas 1989, Mock *et al* 1990). Ya sea que las crías mueran de inanición o como resultado del fratricidio, las crías más jóvenes reciben menos alimento (Braun y Hunt 1983, Mead y Morton 1985, Ploger y Mock 1986, Drummond y García Chavelas 1989), ganan peso más lentamente o alcanzan un peso menor al emplumar (Zach 1982, Braun y Hunt 1983, Shaw 1985, Skagen 1987, Drummond *et al* 1986, Bryant y Tatner 1990) y, si es el caso, mueren más rápidamente (o más frecuentemente) que su(s) hermano(s) mayor(es). (O'Connor 1978a, Clark y Wilson 1981, Hahn 1981, Richter 1982, Blank y Nolan 1983, Braun y Hunt 1983, Horsfall 1984, Mead y Morton 1985, Shaw 1985, Wiklund 1985, Drummond *et al* 1986, Slagsvold 1986, Gibbons 1987, Bryant y Tatner 1989).

Aunque las consecuencias de la asincronía son generalmente aceptadas, su significado adaptativo ha sido muy discutido. Existen por lo menos ocho hipótesis, que dependiendo del sistema estudiado pueden ser complementarias:

1. La hipótesis del ***fracaso total de la nidada*** sugiere que la eclosión asincrónica es un mecanismo que permite disminuir el tiempo que las crías mayores son vulnerables a la depredación (Hussell 1972, Clark y Wilson 1981). Se ha sugerido que la depredación es a menudo más intensa durante la etapa de

crianza que durante la etapa de incubación, debido a la actividad alimenticia de los padres, los sonidos y los olores de las crías (Skutch 1949, Marchant 1960, Horn 1968, Holcombe 1969, Ricklefs 1969). Por lo que es de esperarse que la asincronía predomine en aquellos grupos con altas tasas de depredación durante la etapa de crianza y la sincronía caracterice a aquellos que pueden estar más protegidos de la depredación en dicha etapa (i.e. nidos cerrados o en hoquedades; Richter 1982). Sin embargo, si la muerte de la(s) última(s) cría(s) en eclosionar es un costo de una adaptación dirigida hacia otro fin (i.e. reducir la depredación total en el nido), dicho costo parece ser demasiado alto como para poder aplicarse de manera general, por lo que dicha hipótesis puede aplicarse en aquellas especies donde la mortalidad por inanición es baja (Richter 1982) y por depredación alta por ejemplo en el escribano artico (*Calcarius lapponicus*) y en el colorin de las nieves (*Plectrophenax nivalis*, Hussell 1972). Aún cuando se ha propuesto que esta hipótesis es una alternativa para condiciones biológicas particulares (Richter 1982), puede actuar de manera complementaria con otras.

2. La hipótesis de **darse prisa** (Hussell 1972, Clark y Wilson 1981, Slagsvold 1986) propone que la asincronía permite a las crías mayores emplumar antes de que las condiciones alimenticias o el clima se deterioren (o la tasa de depredación se incremente) al final de la temporada de crianza. Esto podría ser importante si la sobrevivencia de las crías de nidadas tempranas es mayor que la de las crías de nidadas tardías (Hussell 1972). Se ha sugerido que un incremento en la asincronía de nidadas tardías de papamoscas (*Ficedula hypoleuca*) puede ser un intento de optimizar recursos cuando las condiciones se vuelven desfavorables (Slagsvold 1986). La hipótesis de darse prisa es probablemente más relevante en aquellas especies que ponen una puesta por temporada, lo que significaría que explotan un período de buenas condiciones relativamente corto (Lack 1954). Pero puede ser también relevante en las puestas tardías de aquellas especies que ponen más de una puesta por temporada.

3. La hipótesis del **conflicto entre sexos sobre la inversión parental** propuesta por Slagsvold y Lifjeld en 1989, predice que en aquellas especies que muestran asimetrías (entre ambos padres) en la inversión parental (por ejemplo, en aquellas donde la hembra es la única que incuba), el esfuerzo total de la hembra en la alimentación de las crías será menor en nidadas asincrónicas que en sincrónicas. Al alargarse el período de crianza, el macho (manipulado por la hembra) se ve obligado a contribuir unos días más en el cuidado de las crías, esto reduce sus posibilidades de volverse polígino con lo que la hembra gana la exclusividad del esfuerzo del macho, reduciendo su propia participación (Slagsvold y Lifjeld 1989). Slagsvold y Lifjeld (1989) encontraron en el papamoscas (*Ficedula hypoleuca*) que al final de la temporada reproductiva, el peso corporal de las hembras de nidadas asincrónicas era mayor. Esto fue encontrado cuando la eclosión asincrónica fue manipulada. Sin embargo, los datos no demuestran que dicho aumento de peso se deba a que los machos invirtieron más (no hay datos de tasas de alimentación) y tampoco se encontró una relación entre el peso de los machos al final de la temporada y el grado de asincronía. La asincronía parece beneficiar a las hembras, probablemente porque la energía es mejor aprovechada, pero no hay evidencia de que la incubación temprana obligue a los machos a invertir más en la nidada. Sin duda, dicha hipótesis necesita ser explorada con más cuidado, ya sea experimentalmente o mediante un modelo (para cuantificar los costos y beneficios para ambos sexos, Magrath 1990).

4. La hipótesis **hormonal** propone que la eclosión asincrónica podría ser el efecto colateral del mecanismo hormonal que gobierna el término de la puesta y el inicio de la incubación, es decir, que la misma hormona es utilizada para controlar el término de la ovulación y el inicio de la incubación (Mead y Morton 1985). Expresada de este modo, es una hipótesis de mecanismo pero puede ser transformada a una hipótesis funcional: que el costo fisiológico de utilizar dos hormonas diferentes para controlar estas dos actividades es mayor que los beneficios que pueden ser obtenidos logrando una eclosión sincrónica perfecta.

Las cuatro hipótesis anteriores ven a la eclosión asincrónica y sus efectos en la sobrevivencia de las crías, particularmente la de la cría menor, como una consecuencia de otra adaptación (Lessells *et al* 1989), o bien como una restricción del sistema.

5. La hipótesis de **la reducción del pico de demandas** propone que escalonando la eclosión de las crías, la tasa de alimentación diaria máxima de la nidada que los padres deben alcanzar es menor (Hussell 1972). Si los requerimientos alimenticios de una cría alcanzan un pico a cierta edad, la eclosión asincrónica desfasa las curvas de demanda individual de tal manera que los picos individuales no coinciden (Hussell 1972). Sin embargo, Mock y Schwagmeyer (1990) desarrollando un modelo analítico simple encontraron que se obtendrían ahorros sustanciales en esfuerzo parental solo si los intervalos de eclosión fueran largos o si las curvas de demanda alcanzaran un alto y reducido pico. Por lo tanto, si el ahorro es muy pequeño parece muy poco probable que la asincronía haya evolucionado por los efectos directos en la inversión parental. Lessells y Avery (1989) calcularon que la marcada asincronía observada en el abejurraco europeo (*Merops apiaster*) daba como resultado un ahorro de únicamente el 1.1%.

6. La hipótesis de **la reducción de la rivalidad entre hermanos** propone que la eclosión asincrónica es un ejemplo de manipulación parental. Los padres imponen una jerarquía de dominancia a las crías, por lo tanto se reduce la energía derrochada por las crías en competencia (Hahn 1981, Mock y Ploger 1987, Osorno y Drummond 1995). El mecanismo de reducción de rivalidad entre hermanos parece complementarse con el de la reducción de la nidada, contribuyendo independientemente a un mayor éxito de emplumado (Hahn 1981).

7. La hipótesis del **seguro** sugiere que el último huevo de la puesta representa un seguro contra la pérdida temprana de uno de los huevos o crías mayores, la eclosión asincrónica asegura que el pollo "seguro" muera

rápidamente sin amenazar el crecimiento o la sobrevivencia de las otras crías (Nisbet 1973, Stinson 1979).

8. La hipótesis de **la reducción de la nidada** es la más antigua (Lack y Lack 1951, Lack 1954). Lack (1966) sostuvo que "la eclosión asincrónica es una valiosa adaptación porque produce crías de diferentes tamaños, con lo que, cuando el alimento es escaso, como a menudo ocurre, todo se dirige a la cría mayor, mientras que la cría o crías más jóvenes mueren pronto. Como resultado, el tamaño de la nidada es rápidamente reducido al que la cantidad de alimento permite sostener, virtualmente nada es derrochado en crías jóvenes que de cualquier manera iban a morir, y las crías sobrevivientes son casi tan bien nutridas como si las crías jóvenes no hubieran eclosionado nunca. Por otro lado, si el alimento es suficiente toda la nidada es criada". Bajo esta hipótesis, la eclosión asincrónica es particularmente ventajosa en especies en las cuales la disponibilidad de alimento durante la crianza no puede predecirse en el momento de la puesta (O'Connor 1978b).

Las cuatro hipótesis anteriores ven a la asincronía como una característica que promueve la adecuación parental (Lessells *et al.* 1989).

En la gaviota parda (*Larus heermannii*) y en láridos en general (Parsons 1976) las crías eclosionan asincrónicamente. La gaviota parda pone hasta tres huevos, y las tres crías empluman si las condiciones alimenticias son favorables (Urrutia y Drummond 1990). Aún cuando en la mayoría de especies de gaviotas el peso de los huevos disminuye con el orden de puesta (Bollinger *et al.* 1990), no se ha encontrado una diferencia significativa en la gaviota parda (Urrutia y Drummond 1990). La mortalidad diferencial de acuerdo al orden de eclosión es vista como una adaptación en los láridos (Parsons 1976), ya sea en términos de reducción de la nidada (Langham 1972, Hahn 1981), seguro (Graves *et al.* 1984, Quinn y Morris 1986) o como una estrategia que combina ambas funciones (Nisbet y Cohen 1975, Braun y Hunt 1983, Hebert y Barclay 1986). Sin embargo, pocos estudios ofrecen un fuerte soporte experimental para estas y otras hipótesis (Bollinger *et al.* 1990, pero ver Hahn 1981, Graves *et al.* 1984).

La mayoría de los estudios que comparan nidadas normalmente asincrónicas con nidadas artificialmente sincrónicas no han podido comprobar una sobrevivencia más alta en nidadas asincrónicas (ver la revisión de Amundsen y Stokland 1988, Skagen 1988). Específicamente, se ha reportado una sobrevivencia relativamente más alta o pesos promedio al emplumado similares (incluso mayores) en nidadas sincrónicas de cormoranes (Shaw 1985, Amundsen y Stokland 1988), garzetas (Werschkul 1979, Fujioka 1985, pero ver Mock y Ploger 1987) y paserinos (Slagsvold 1982, Haydock y Ligon 1986, Gibbons 1987, Skagen 1987, 1988, pero ver Magrath 1989). En la mayoría de estos estudios el crecimiento de las crías ha sido similar en nidadas sincrónicas que en asincrónicas (Magrath 1990). Pero, solo en algunos de ellos las condiciones fueron de escasez de alimento (Hebert y Barclay 1986, Skagen 1988, Magrath 1989) lo cual es un elemento importante, pues las predicciones de Lack (1954) son válidas en condiciones de escasez de alimento. Stokland *et al.* (1988) sugieren que las presiones selectivas que han originado que la incubación comience antes de que la puesta termine merecen un mayor número de estudios que nos ayuden a comprender este fenómeno.

Existen pocos estudios sobre la gaviota parda y hasta el momento no existe ninguno donde se ponga a prueba alguna de las hipótesis anteriores para intentar explicar la eclosión asincrónica en ésta especie.

En este estudio pusimos a prueba, mediante un experimento, la hipótesis de la Reducción de la Nidada en la gaviota parda. Pusimos a prueba 6 predicciones respecto al éxito reproductivo, mortalidad y crecimiento de las crías en nidadas asincrónicas y sincrónicas (Tabla 1). En 1995 (año de este estudio) se presentó el evento oceanográfico de El Niño (Trenberth y Hoar 1996). Se ha visto que dicho evento afecta la reproducción de aves marinas, por ejemplo, disminuyendo el número de crías emplumadas o el número de parejas reproductivas en comparación con aquellos años donde no se presenta el evento (Schreiber y Schreiber 1984, Clark *et al.* 1990). Por lo tanto, generamos las

predicciones bajo el supuesto de que durante el año de estudio hubo escasez de alimento.

**TABLA 1. Predicciones basadas en la Hipótesis de la reducción de la nidada (Lack 1954) para nidadas asincrónicas (control) de tres crías, en comparación con nidadas experimentalmente sincrónicas.**

---

	<b>Predicciones para nidadas asincrónicas vs sincrónicas.*</b>
<b>Mortalidad y éxito al emplumado</b>	<ol style="list-style-type: none"><li>1. Mayor proporción de nidadas parcialmente exitosas, en comparación con las nidadas que fracasan completamente.</li><li>2. Menor proporción de nidadas en las que las tres crías mueren.</li><li>3. La primera víctima muere más joven.</li><li>4. Se empluma un mayor número de crías.</li></ol>
<b>Crecimiento</b>	<ol style="list-style-type: none"><li>5. Mayor diferencia entre el peso de la cría menor y las otras dos.</li><li>6. Mejor crecimiento de la cría mayor.</li></ol>

---

\* Predicciones en condiciones de escasez de alimento, basadas en Drummond y Osorno (1995).



**TABLA 1. Predicciones basadas en la Hipótesis de la reducción de la nidada (Lack 1954) para nidadas asincrónicas (control) de tres crías, en comparación con nidadas experimentalmente sincrónicas.**

	Predicciones para nidadas asincrónicas vs sincrónicas.*
Mortalidad y éxito al emplumado	<ol style="list-style-type: none"> <li>1. Mayor proporción de nidadas parcialmente exitosas, en comparación con las nidadas que fracasan completamente.</li> <li>2. Menor proporción de nidadas en las que las tres crías mueren.</li> <li>3. La primera víctima muere más joven.</li> <li>4. Se empluma un mayor número de crías.</li> </ol>
Crecimiento	<ol style="list-style-type: none"> <li>5. Mayor diferencia entre el peso de la cría menor y las otras dos.</li> <li>6. Mejor crecimiento de la cría mayor.</li> </ol>

\* Predicciones en condiciones de escasez de alimento, basadas en Drummond y Osorno (1995).

## MÉTODOS

### ÁREA Y SUJETOS DE ESTUDIO

Realizamos el estudio en la colonia de gaviota parda de la Isla Isabel, Nayarit, México (21° 52'N, 105° 54'O) de abril a mayo de 1995. El trabajo se llevó a cabo en las dos zonas de anidación más pobladas de la isla: el Islote Alcatraz y Costa Fragatas al sureste y Punta Rocosa al norte. Marcamos los nidos con piedras numeradas.

Intercambiamos crías de 1-3 días de edad en nidadas de tres crías, para establecer dos tratamientos diferentes entre sí únicamente en el intervalo de eclosión: asincrónicas y sincrónicas. Para detectar a las crías disponibles para la manipulación, así como para saber su edad, diariamente registramos el contenido de todos los nidos en ambas zonas de anidación entre las 0600 y las 1800 horas. Cuando la eclosión de una cría ocurrió dentro de las 24 horas anteriores a cada revisión la consideramos de 1 día de edad. Para identificar individualmente a las crías de cada nidada, las marcamos con alambre de color en una pata. Antes de que las crías comenzaran a desplazarse (a los 3 días de edad aproximadamente) sustituimos el alambre por un anillo de PVC numerado.

### DISEÑO EXPERIMENTAL

Para formar las nidadas asincrónicas (control) y las sincrónicas, hicimos dos tipos de intercambios: **intercambios completos** entre nidadas, es decir, todas las crías de un nido las colocamos en otro y viceversa e **intercambios parciales**, en los que formamos las nuevas nidadas con crías de 2 o hasta 3 nidos (Tabla 2). Ninguna cría fue cambiada de nido más de una vez. Los intercambios de crías los hicimos después de la revisión o bien, al día siguiente dependiendo de la disponibilidad de tiempo. Cuando una cría murió en el

intervalo entre la revisión y la formación de nidadas, o cuando una cría no tenía la edad adecuada, utilizamos crías de otros nidos (nidadas naturales que no asignamos a ninguno de los dos tratamientos). Intercambiamos crías en las nidadas asincrónicas para controlar los posibles efectos del intercambio de nido, por ejemplo aquellos relacionados con el posible reconocimiento padre-hijo.

**TABLA 2.** Número (y proporción) de nidadas asincrónicas y sincrónicas en cada tipo de manipulación.

Tipo de manipulación	Asincrónicas	Sincrónicas
Nidadas enteras, en un nido nuevo.	12 (0.41)	1 (0.03)
Nidadas con sustitución de 1 cría.	7 (0.24)	10 (0.31)
Nidadas con sustitución de 2 crías.	8 (0.27)	21 (0.65)
Nidadas con sustitución de 3 crías.	2 (0.06)	0 (0.00)
Total	29 (1.00)	32 (1.00)

Cada vez que introducimos las crías (tanto en nidadas asincrónicas como sincrónicas) observamos el nido desde ~10 metros de distancia, durante ~5 minutos, con el fin de detectar si los adultos rechazaban a las nuevas crías; en ningún caso observamos agresión o evidencia de tratamiento diferencial hacia las crías introducidas.

El número de nidadas asincrónicas y sincrónicas formadas por día dependió de las crías disponibles y su edad; siempre que fue posible, creamos un número igual por día. Formamos las nidadas asincrónicas y sincrónicas entre el 6 y el 22 de marzo con fechas promedio ( $\bar{x} \pm ee$ ) de inicio similares entre

tratamientos: las asincrónicas el 10 de marzo ( $\pm 0.97$ ) y las sincrónicas el 12 de marzo ( $\pm 0.84$ ,  $t=1.257$ ,  $n_A=29$ ,  $n_S=32$ ,  $gl=59$ ,  $P=0.213$ ).

Registramos la presencia de crías y las pesamos hasta que llegaron a la edad de 30 días. Las crías no vuelan hasta los 45 días, pero de 30 a 45 días la mortalidad es mínima (Urrutía y Drummond 1990, este estudio), por lo que consideramos **emplumados** a las crías de 30 días de edad. Pesamos las crías menores de 300 gramos con una balanza electrónica Ohaus (precisión  $\pm 1$  g) y las crías mayores de 300 gramos con dinamómetro Pesola (precisión  $\pm 5$  g).

En 53 nidos (25 asincrónicos y 28 sincrónicos) en el Islote Alcatraz, hicimos revisiones diariamente al principio de la temporada y cada tercer día cuando la mayoría de las crías tuvieron 20 días de edad, debido a que la topografía del islote ocasiona que la perturbación humana en esa zona sea mayor. En un total de 8 nidos (4 asincrónicos y 4 sincrónicos) en Punta Rocosa hicimos revisiones diariamente a lo largo de toda la temporada.

## TERMINOLOGÍA Y ANÁLISIS DE DATOS

En las nidadas asincrónicas las crías son referidas como A, B y C de acuerdo a su orden de eclosión. En las nidadas sincrónicas consideramos cría A a aquella cuya suma total de pesos (mientras las tres crías estuvieron vivas) fue la mayor, las que le siguieron (de acuerdo a su respectiva suma de pesos) fueron B y C. De 32 nidadas sincrónicas formadas originalmente, solo 21 (62.6 %) entraron dentro de este criterio, y ninguna de estas 21 sufrió depredación; en las otras 11 no fue posible porque 1 o más crías murieron al iniciar el tratamiento. Estas 11 nidadas no fueron utilizadas en los análisis de crecimiento, ya que era necesario conocer el orden intranido.

Consideramos a una cría **depredada por gatos** (*Felis catus*) ferales cuando encontramos el cadáver de la misma con heridas en el cuerpo y/o partes del mismo roídas. Las crías depredadas por gatos frecuentemente presentaban miembros cercenados y/o heridas características en el cuello. Durante una

revisión encontramos alrededor de 20 crías con este tipo de heridas y otras 15 habían desaparecido. Ese mismo día en la tarde, encontramos al gato dentro del islote y en su madriguera encontramos restos de crías de gaviota. Consideramos que fue **muerte natural** cuando la cría desapareció o encontramos su cadáver sin lesiones; las posibles causas de muerte natural incluyen deshidratación y/o inanición y depredación. Las crías pueden haber sido depredadas por culebras falso coralillo (*Lampropeltis triangulum*). Aún cuando nunca vimos una de estas culebras comiéndose a una cría de gaviota, se ha visto que pueden alimentarse de crías pequeñas (1-7 días de edad, 150 gramos aprox.) de bobo de patas azules (*Sula nebouxii*, Drummond *et al.* 1986, 1991). Por lo tanto, es posible que hayan depredado crías de gaviotas en Costa Fraguatas y en los islotes, ya que cuando la marea bajaba mucho se facilitaba el acceso a los mismos. También es posible que las crías hayan sido depredadas por adultos coespecíficos. En una ocasión se observó a un adulto llevando a una cría en el pico (Drummond com. pers.) y se ha observado canibalismo en varias especies de láridos (Hausfater y Hrdy 1984, Trivers 1985). Consideramos la depredación por culebras y por gaviotas como causa de muerte natural debido a que es difícil asegurar cuando en realidad hubo esta tipo de depredación (si es que la hubo).

En los análisis de edad de muerte de primeras y segundas víctimas, no incluimos crías que desaparecieron juntas con uno o dos compañeros de nido o que las encontramos muertas junto con uno o dos compañeros de nido; dichas crías probablemente fueron víctimas de depredación por culebras o gaviotas. Tampoco tomamos en cuenta las nidadas depredadas por gatos en los análisis de edad de muerte de primeras y segundas víctimas.

Para las comparaciones de crecimiento tomamos en cuenta las nidadas siempre que las tres crías estuvieron vivas, por lo que fue posible utilizar las nidadas depredadas por gatos durante el periodo anterior a la depredación. En las nidadas asincrónicas, primero comparamos entre crías de un día de edad (para detectar diferencias *a priori*) y luego las comparamos a los 5 días de edad, que es la última edad en la que el tamaño de muestra fue adecuado (debido a la

alta mortalidad de crías jóvenes). En todas las comparaciones usamos crías de la misma edad personal, es decir, usamos la edad de la cría, no de la nidada. Utilizamos este criterio tanto para los análisis de crecimiento de la parte de resultados generales, como para aquellos correspondientes a las predicciones de la Tabla 1.

En las comparaciones de crecimiento en el día 1 de edad fueron utilizadas pruebas no paramétricas en lugar de paramétricas (Kruskall-Wallis y ANOVA respectivamente) debido a que el tamaño de muestra no fue adecuado para hacer pruebas de homogeneidad de varianzas (i.e. prueba de Bartlett). Esto se debió a que las nidadas fueron formadas, en la mayoría de los casos, con crías mayores de un día de edad.

Las figuras correspondientes al crecimiento de las crías (Figuras 3-5) muestran valores solo hasta el día 8, ya que el tamaño de muestra no fue adecuado para reportar edades mayores, como consecuencia de la mortalidad parcial o total en muchas nidadas. Para los análisis de mortalidad y éxito al emplumado, utilizamos la prueba de G con la corrección de Williams (Sokal y Rohlf 1981). Las pruebas de significancia fueron, a menos que se especifique otra cosa, de dos colas.

Para los análisis de poder, nos basamos en los métodos descritos por Cohen (1977). Para los análisis de las tablas de contingencia (Prueba de G, predicciones 1, 2 y 4) nos basamos en el Capítulo 7 y la Tabla 7.3.15. Para las pruebas de t (predicciones 3-6) nos basamos en el Capítulo 2 y la Tabla 2.3.5.

## RESULTADOS

### GENERALIDADES

Esta primera parte de resultados describe aspectos relevantes de mortalidad y crecimiento de las crías, pero que no corresponden a ninguna de las predicciones mencionadas en la Tabla 1.

En las nidadas asincrónicas el intervalo entre primeras y segundas crías fue de  $0.95 \pm 0.11$  días ( $x \pm ee$ ) y entre segundas y terceras crías fue de  $1.34 \pm 0.13$  días, el cual fue similar en 16 nidadas naturales, es decir, nidadas no manipuladas de tres crías ( $0.81 \pm 0.13$  días y  $1.25 \pm 0.14$  días respectivamente). La diferencia en los intervalos de eclosión entre nidadas asincrónicas (a) y nidadas naturales (n) no fue significativa (entre primeras y segundas,  $t=0.742$ ,  $n_a=32$ ,  $n_n=16$ ,  $gl=46$ ,  $P=0.461$ ; entre segundas y terceras,  $t=0.440$ ,  $n_a=32$ ,  $n_n=16$ ,  $gl=46$ ,  $P=0.661$ ). En nidadas sincrónicas, de acuerdo a nuestro criterio (ver primera sección de métodos), los intervalos de eclosión entre primeras y segundas crías y entre segundas y terceras fueron de cero.

En nidadas naturales, el intervalo entre crías B y crías C ( $1.25 \pm 0.14$ ) fue significativamente mayor que el intervalo entre crías A y B ( $0.81 \pm 0.13$ , Prueba de t para valores dependientes,  $t=2.406$ ,  $n_{B-C}=16$ ,  $n_{B-A}=16$ ,  $gl=15$ ,  $P=0.029$ ); los intervalos no fueron significativamente diferentes en nidadas asincrónicas ( $1.34 \pm 0.13$  y  $0.95 \pm 0.11$  respectivamente, Prueba de t para valores dependientes,  $t=1.961$ ,  $n_{B-C}=32$ ,  $n_{A-B}=32$ ,  $gl=31$ ,  $P=0.058$ ).

Siete de las 29 nidadas asincrónicas (24.13%) y dos de las 32 sincrónicas (6.25%) sufrieron depredación parcial o total por gatos ferales. No encontramos diferencias significativas entre nidadas asincrónicas *versus* sincrónicas en la proporción de nidadas depredadas por gatos ( $P=0.152$ , probabilidad exacta de Fisher) o la proporción de crías depredadas por gatos (17 crías en los nidos asincrónicos y 6 crías en los sincrónicos,  $P=0.063$ , probabilidad exacta de Fisher). Debido a que esta depredación es una situación anómala, resultado de

la introducción reciente de mamíferos a la isla (hace ~50 años), en el texto se hará énfasis en las nidadas no depredadas por gatos, y en tablas y figuras, a menos que se indique lo contrario, no se incluirán.

En nidadas asincrónicas no depredadas por gatos, 16 crías A (72.72% del total de crías A), 20 crías B (90.90% del total de crías B) y 21 crías C (95.45% del total de crías C) murieron por causas naturales exclusivamente. Por las mismas causas, en nidadas sincrónicas no depredadas por gatos murieron 12 crías A (57.14%), 13 crías B (61.90%) y 19 crías C (90.47%). Para determinar si las crías muertas por causas naturales estaban subalimentadas antes de morir, su último valor de peso (un día antes de morir) fue comparado con el peso promedio de crías de la misma edad, estatus y tratamiento. Esto sólo fue posible con crías muertas entre 1-8 días de edad, porque sólo se tenían curvas promedio hasta los 8 días de edad. En la mayoría de las categorías de crías que murieron hubo una tendencia significativa a estar bajas de peso (Tabla 3). En las nidadas asincrónicas las crías A, B y C fueron en promedio 26.58%, 14.51%, y 16.35% más ligeras, respectivamente (Tabla 3). En las nidadas sincrónicas las crías A, B y C fueron en promedio 4.86%, 26.13% y 15.93% más ligeras, respectivamente (Tabla 3).

**TABLA 3.** Número de crías A, B y C que murieron por debajo de su peso en nidadas asincrónicas y sincrónicas.

Nidadas	Crías	Frecuencia de crías muertas		p <sup>1</sup>
		Total	De peso bajo	
<b>Asincrónicas</b>	A	8	7	0.035
	B	15	12	0.059
	C	17	15	0.024
<b>Sincrónicas</b>	A	8	6	0.144
	B	10	10	0.001
	C	15	12	0.017

1. Probabilidad de observar una proporción tan alta, bajo la hipótesis nula de igualdad de probabilidades de bajo o alto peso. Prueba de signos de una cola.



La falta de diferencia significativa entre la mortalidad de C *vs* A y B es debida a la alta mortalidad ( $> 0.5$ ) en todas las categorías (Figuras 1 y 2). En nidadas asincrónicas la proporción de crías C que murió (0.89) no fue significativamente más alta que la proporción de crías A y B (sumadas) que murió (0.77,  $G=0.219$ ,  $gl=1$ ,  $P=0.637$ , Figura 1), ni cuando se tomaron en cuenta las nidadas depredadas por gatos (0.87 y 0.73 respectivamente,  $G=0.183$ ,  $gl=1$ ,  $P=0.666$ ). En nidadas sincrónicas, la misma comparación (proporción de crías C que murió *versus* la proporción de crías A y B que murió) tampoco fue significativa (0.90 y 0.59 respectivamente,  $G=1.052$ ,  $gl=1$ ,  $P=0.305$ ; Figura 2).

En nidadas asincrónicas las primeras víctimas en morir (muerte natural) lo hicieron significativamente más jóvenes ( $5.14 \pm 0.56$  días) que las segundas víctimas ( $8.78 \pm 0.85$  días, prueba de t para valores dependientes,  $t=5.718$ ,  $n_{1as}=21$ ,  $n_{2as}=14$ ,  $gl=33$ ,  $P<0.0001$ ), también al tomarse en cuenta las crías que sufrieron depredación por gatos ( $5.22 \pm 0.54$  días y  $8.66 \pm 0.80$  respectivamente, prueba de t para valores dependientes,  $t=5.305$ ,  $n_{1as}=22$ ,  $n_{2as}=15$ ,  $gl=35$ ,  $P=0.0001$ ). También en nidadas sincrónicas las primeras víctimas ( $4.55 \pm 0.79$ ) murieron significativamente más jóvenes que las segundas víctimas ( $7.37 \pm 1.05$ , prueba de t para valores dependientes,  $t=4.000$ ,  $n_{1as}=20$ ,  $n_{2as}=8$ ,  $gl=26$ ,  $P=0.005$ ). Ninguna de las nidadas sincrónicas utilizadas para ésta última comparación sufrió depredación por gatos, por lo que no reportamos la comparación correspondiente.

Examinamos si la cría C era primera víctima más frecuentemente en nidadas asincrónicas que en nidadas sincrónicas. En nidadas asincrónicas el 52% de las primeras víctimas fueron crías C, comparado con 84% en nidadas sincrónicas (Tabla 4). Las proporciones no fueron significativamente diferentes (1.1 *vs* 5.5,  $n_a=11$  y 10,  $n_s=11$  y 2 respectivamente,  $G=3.722$ ,  $gl=1$ ,  $P=0.053$ ).

TABLA 4. Número (y proporción) de crías A, B y C que fueron primeras, segundas y terceras víctimas en 22 nidadas asincrónicas y 21 nidadas sincrónicas no depredadas.

Nidadas		Víctimas		
		Primeras	Segundas	Terceras
<b>Asincrónicas</b>	A	3 (0.14)	4 (0.28)	5 (0.71)
	B	7 (0.33)	5 (0.35)	2 (0.28)
	C	11 (0.52)	5 (0.35)	0 (0)
	Total	21	14	7
<b>Sincrónicas</b>	A	1 (0.07)	2 (0.33)	2 (0.66)
	B	1 (0.07)	4 (0.66)	1 (0.33)
	C	11 (0.84)	0 (0)	0 (0)
	Total	13	6	3

En nidadas asincrónicas, no encontramos diferencias significativas entre el peso de crías A, B y C al día 1 de edad (Kruskal-Wallis,  $KW=1.635$ ,  $n=26$ ,  $gl=25$ ,  $P=0.441$ , Tabla 5, Figura 3). En el día 5 las medias fueron significativamente diferentes (ANOVA,  $F_{2,48}=3.274$ ,  $n=51$ ,  $P=0.046$ , Tabla 5, Figura 3), y comparaciones múltiples *post-hoc* (Prueba de Tukey) demostraron que la diferencia se encontró entre el promedio de crías B y C únicamente (no se encontró diferencia entre A y B ni entre A y C). En las revisiones de los nidos, fue evidente una tendencia de la cría C a ganar peso más lentamente que sus hermanos y solía pesar en promedio 12.24% menos que sus hermanos (Rango: 3.84 a 37.63%, Figura 4). En nidadas sincrónicas, las medias no fueron significativamente diferentes en el día 1 de edad (Kruskal-Wallis, análisis de varianza de una vía:  $KW=1.360$ ,  $n=12$ ,  $gl=11$ ,  $P=0.557$ , Tabla 5, Figura 5). En el día 5 las medias si fueron significativamente diferentes (ANOVA,  $F_{2,49}=6.308$ ,  $n=52$ ,  $gl=51$ ,  $P=0.003$ , Tabla 5, Figura 5), y comparaciones múltiples *post-hoc* (Prueba de Tukey) demostraron que las diferencias se encontraron entre A vs B y A vs C, pero no entre B vs C.

TABLA 5. Peso en gramos ( $\bar{X} \pm \text{tee}$ ) de crías de nidadas asincrónicas y sincrónicas en los días 1 y 5 de edad.

Nidadas	Crías A		Crías B		Crías C	
	n		n		n	
<b>Asincrónicas</b>						
Día 1	4	39.00±4.20	6	40.50±1.94	16	37.12±1.02
Día 5	21	60.71±2.93	16	65.00±4.46	14	51.57±3.17
<b>Sincrónicas</b>						
Día 1	4	43.25±1.74	4	41.00±3.32	4	39.50±2.56
Día 5	19	68.36±2.60	20	56.35±3.09	13	54.69±2.80

#### MORTALIDAD Y ÉXITO AL EMPLUMADO

Los resultados en adelante siguen el orden de las predicciones de la Tabla 1.

Contrario a la predicción 1 de Lack, la proporción de nidadas parcialmente exitosas con respecto a las que fracasaron completamente, no mostró diferencia entre nidadas asincrónicas *versus* sincrónicas (1.00 *vs* 0.70,  $n_a=11$  y 11,  $n_s=12$  y 17 respectivamente,  $G=0.364$ ,  $gl=1$ ,  $P=0.546$ ) tampoco al incluir en la muestra a las nidadas depredadas por gatos (0.81 *vs* 0.63,  $n_a=13$  y 16,  $n_s=12$  y 19 respectivamente,  $G=0.224$ ,  $gl=1$ ,  $P=0.635$ ). En la primera comparación, la probabilidad de revelar diferencias fue mayor de 99% (Prueba de poder, *sensu* Cohen 1977: Tabla 7.3.15,  $w=0.612$ ). En la segunda comparación (al incluir las nidadas depredadas), la probabilidad fue mayor de 97% (Prueba de poder, *sensu* Cohen 1977: Tabla 7.3.15,  $w=0.480$ ).

Contrario a la predicción 2, la proporción de nidadas que fracasaron completamente con respecto al total no mostró diferencia entre nidadas asincrónicas *versus* sincrónicas (0.50 *vs* 0.56,  $n_a=11$  y 22,  $n_s=17$  y 30 respectivamente,  $G=0.067$ ,  $gl=1$ ,  $P=0.795$ ), ni aún cuando las nidadas depredadas por gatos fueron incluidas (0.55 *vs* 0.59,  $n_a=16$  y 29,  $n_s=19$  y 32

respectivamente,  $G=0.029$ ,  $gl=1$ ,  $P=0.864$ ). En la primera comparación la probabilidad de detectar diferencias fue de 76% y en la segunda de 52% (Prueba de poder, *sensu* Cohen 1977: Tabla 7.3.15,  $w=0.261$  y  $0.172$ , respectivamente).

Contrario a la predicción 3, la primera víctima no murió significativamente más joven en nidadas asincrónicas ( $5.14 \pm 0.56$  días) *versus* nidadas sincrónicas ( $4.55 \pm 0.79$  días,  $t=0.614$ ,  $n_{1a}=21$ ,  $n_{2a}=20$ ,  $gl=39$ ,  $P=0.542$ ). Tampoco se encontró diferencia cuando se tomaron en cuenta las nidadas depredadas por gatos ( $5.22 \pm 0.54$  días,  $4.55 \pm 0.79$  días respectivamente,  $t=0.716$ ,  $n_{1a}=22$ ,  $n_{2a}=20$ ,  $gl=40$ ,  $P=0.473$ ). En ambos casos (sin y con nidadas depredadas), las medias de las muestras van en el sentido que contradice a la predicción. En la primera comparación la probabilidad de detectar diferencias fue de 9% y en la segunda comparación fue de 16% (Prueba de poder, *sensu* Cohen 1977: Tabla 2.3.5,  $d=0.229$  y  $0.266$  respectivamente). Otra predicción que puede derivarse de Lack es que las crías C de nidadas asincrónicas mueren más jóvenes que las crías C (o marginales) de nidadas sincrónicas. Tampoco en este caso hubo diferencia entre ambos tipos de nidadas ( $4.27 \pm 0.71$  y  $5.50 \pm 0.88$  respectivamente,  $n_a=11$ ,  $n_s=14$ ,  $t=1.034$ ,  $P=0.132$ ), ni al incluir a las nidadas depredadas ( $4.5 \pm 0.69$  y  $5.50 \pm 0.88$  respectivamente,  $n_a=12$ ,  $n_s=14$ ,  $t=0.866$ ,  $P=0.3947$ ). Excluyendo las nidadas depredadas, la probabilidad de detectar diferencias fue de 21%, incluyéndolas fue de 16% (Prueba de poder, *sensu* Cohen 1977: Tabla 2.3.5,  $d=0.517$  y  $0.417$  respectivamente).

Contrario a la predicción 4, las nidadas asincrónicas no emplumaron más crías ( $0.59 \pm 0.14$ ) que las sincrónicas ( $0.73 \pm 0.17$ ,  $t=0.604$ ,  $n=22$ ,  $30$  respectivamente,  $gl=50$ ,  $P=0.548$ , Tabla 6). Tampoco al incluir nidadas depredadas por gatos ( $0.55 \pm 0.12$  y  $0.68 \pm 0.16$  respectivamente,  $t=0.642$ ,  $n=29$  y  $32$ ,  $gl=59$ ,  $P=0.522$ ). En ambos casos, las medias de las muestras fueron en el sentido que contradice a la predicción. La probabilidad de detectar diferencias en la primera comparación de 11% y en la segunda de 12% (Prueba de poder, *sensu* Cohen 1977: Tabla 2.3.5,  $d=0.214$  y  $0.199$  respectivamente). Tampoco se

respectivamente,  $G=0.029$ ,  $gl=1$ ,  $P=0.864$ ). En la primera comparación la probabilidad de detectar diferencias fue de 76% y en la segunda de 52% (Prueba de poder, *sensu* Cohen 1977: Tabla 7.3.15,  $w=0.261$  y  $0.172$ , respectivamente).

Contrario a la predicción 3, la primera víctima no murió significativamente más joven en nidadas asincrónicas ( $5.14\pm 0.56$  días) *versus* nidadas sincrónicas ( $4.55\pm 0.79$  días,  $t=0.614$ ,  $n_{1a}=21$ ,  $n_{2a}=20$ ,  $gl=39$ ,  $P=0.542$ ). Tampoco se encontró diferencia cuando se tomaron en cuenta las nidadas depredadas por gatos ( $5.22\pm 0.54$  días,  $4.55\pm 0.79$  días respectivamente,  $t=0.716$ ,  $n_{1a}=22$ ,  $n_{2a}=20$ ,  $gl=40$ ,  $P=0.478$ ). En ambos casos (sin y con nidadas depredadas), las medias de las muestras van en el sentido que contradice a la predicción. En la primera comparación la probabilidad de detectar diferencias fue de 9% y en la segunda comparación fue de 16% (Prueba de poder, *sensu* Cohen 1977: Tabla 2.3.5,  $d=0.229$  y  $0.266$  respectivamente). Otra predicción que puede derivarse de Lack es que las crías C de nidadas asincrónicas mueren más jóvenes que las crías C (o marginales) de nidadas sincrónicas. Tampoco en este caso hubo diferencia entre ambos tipos de nidadas ( $4.27\pm 0.71$  y  $5.50\pm 0.88$  respectivamente,  $n_a=11$ ,  $n_s=14$ ,  $t=1.034$ ,  $P=0.132$ ), ni al incluir a las nidadas depredadas ( $4.5\pm 0.69$  y  $5.50\pm 0.88$  respectivamente,  $n_a=12$ ,  $n_s=14$ ,  $t=0.866$ ,  $P=0.3947$ ). Excluyendo las nidadas depredadas, la probabilidad de detectar diferencias fue de 21%, incluyéndolas fue de 16% (Prueba de poder, *sensu* Cohen 1977: Tabla 2.3.5,  $d=0.517$  y  $0.417$  respectivamente).

Contrario a la predicción 4, las nidadas asincrónicas no emplumaron más crías ( $0.59\pm 0.14$ ) que las sincrónicas ( $0.73\pm 0.17$ ,  $t=0.604$ ,  $n=22$ ,  $30$  respectivamente,  $gl=50$ ,  $P=0.548$ , Tabla 6). Tampoco al incluir nidadas depredadas por gatos ( $0.55\pm 0.12$  y  $0.68\pm 0.16$  respectivamente,  $t=0.642$ ,  $n=29$  y  $32$ ,  $gl=59$ ,  $P=0.522$ ). En ambos casos, las medias de las muestras fueron en el sentido que contradice a la predicción. La probabilidad de detectar diferencias en la primera comparación de 11% y en la segunda de 12% (Prueba de poder, *sensu* Cohen 1977: Tabla 2.3.5,  $d=0.214$  y  $0.199$  respectivamente). Tampoco se

encontraron diferencias entre nidadas asincrónicas y sincrónicas en la proporción de nidadas que emplumaron 2 o 3 crías en comparación con aquellas que emplumaron 0 o 1 cría (0.10 vs 0.36,  $n_a=2$  y 20,  $n_s=8$  y 22 respectivamente,  $G=2.575$ ,  $g| = 1$ ,  $P=0.108$ ). En este caso, la probabilidad de encontrar una diferencia fue de 100% (Prueba de poder, *sensu* Cohen 1977: Tabla 7.3.15,  $w=1.588$ ).

TABLA 6. Número (y proporción) de nidadas que emplumaron 0, 1, 2 y 3 crías en nidadas asincrónicas y sincrónicas. No se incluyen nidadas depredadas.

Nidadas	n	Numero de crías emplumadas			
		0	1	2	3
<b>Asincrónicas</b>	22	11 (0.50)	9 (0.40)	2 (0.09)	0 (0)
<b>Sincrónicas</b>	30	17 (0.56)	5 (0.16)	7 (0.23)	1 (0.03)

## CRECIMIENTO

Para poner a prueba la predicción 5, comparamos entre nidadas asincrónicas *versus* sincrónicas la diferencia porcentual entre el promedio de A+B vs C:

$$\frac{\frac{A+B}{2} - C}{C} \times 100$$

y la diferencia porcentual entre A vs C:

$$\frac{A-C}{C} \times 100$$

Los valores de los porcentajes fueron transformados de acuerdo al modelo de arco seno, para normalizar sus distribuciones (Sokal y Rohlf 1981). Solo hicimos

comparaciones en el día 5, ya que únicamente a esta edad es relevante hacer comparaciones (ver arriba, Tabla 5).

Contrario a la predicción 5, no encontramos diferencia significativa entre nidadas asincrónicas *vs* sincrónicas en la diferencia porcentual entre el promedio de A+B *vs* C ( $29.41 \pm 11.06\%$  y  $22.49 \pm 5.22\%$  respectivamente,  $n_A=14$ ,  $n_S=13$ ,  $gl=25$ ,  $t=0.570$ ,  $P=0.573$ ). Tampoco al comparar la diferencia porcentual entre A *vs* C ( $9.99 \pm 10.40\%$  y  $34.10 \pm 8.15\%$  respectivamente,  $t=1.872$ ,  $n_A=13$ ,  $n_S=13$ ,  $gl=24$ ,  $P=0.073$ ). La diferencia entre medias de las muestras va en el sentido que contradice a la predicción. En la primera comparación, la probabilidad de detectar una diferencia fue de 15% y en la segunda de 8% (Prueba de poder, *sensu* Cohen 1977: Tabla 2.3.5,  $d=0.366$  y  $0.188$  respectivamente).

Para probar la predicción 6, comparamos el peso de crías A en nidadas asincrónicas *versus* sincrónicas. No encontramos una diferencia significativa en el día 1 de edad ( $39.00 \pm 4.20$  y  $43.25 \pm 2.01$  respectivamente,  $t=0.911$ ,  $n_A=4$ ,  $n_S=4$ ,  $gl=6$ ,  $P=0.397$ ), ni tampoco en el día 5 de edad ( $60.71 \pm 2.93$  y  $68.36 \pm 2.67$  respectivamente,  $t=1.914$ ,  $n_A=21$ ,  $n_S=19$ ,  $gl=38$ ,  $P=0.063$ , Tabla 5). De hecho, la tendencia se presentó en el sentido contrario al esperado y el valor de P es "marginamente" significativo. La probabilidad de detectar una diferencia en la primera comparación fue 15% y en la segunda de 45% (Prueba de poder, *sensu* Cohen 1977: Tabla 2.3.5,  $d=0.505$  y  $0.569$  respectivamente).

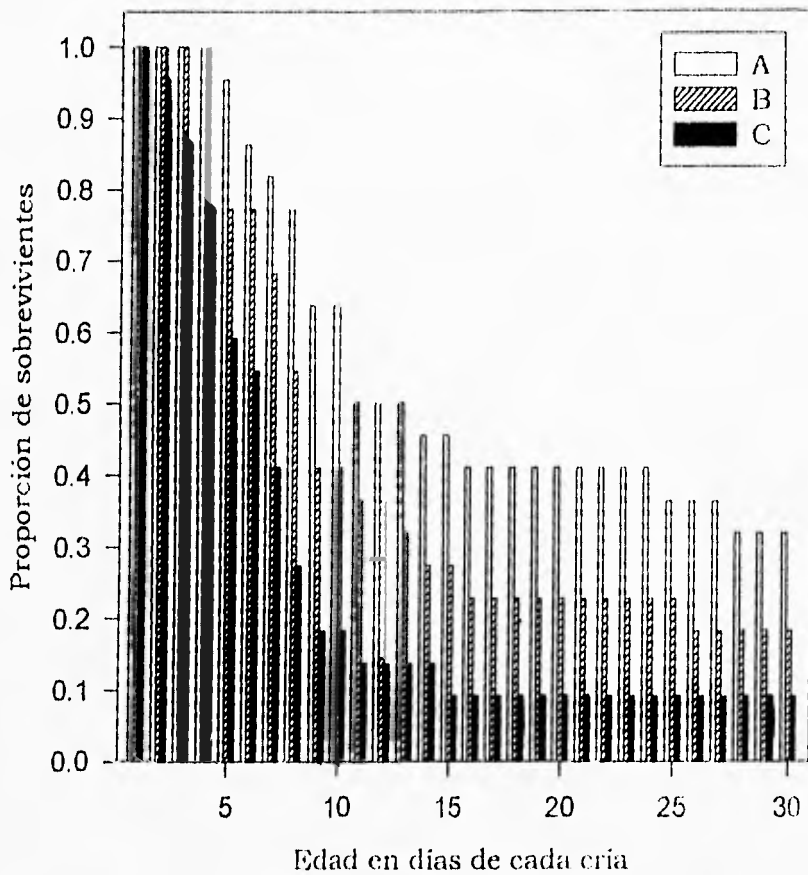


FIGURA 1. Supervivencia de crías A, B y C en 22 nidadas asincrónicas no depredadas.



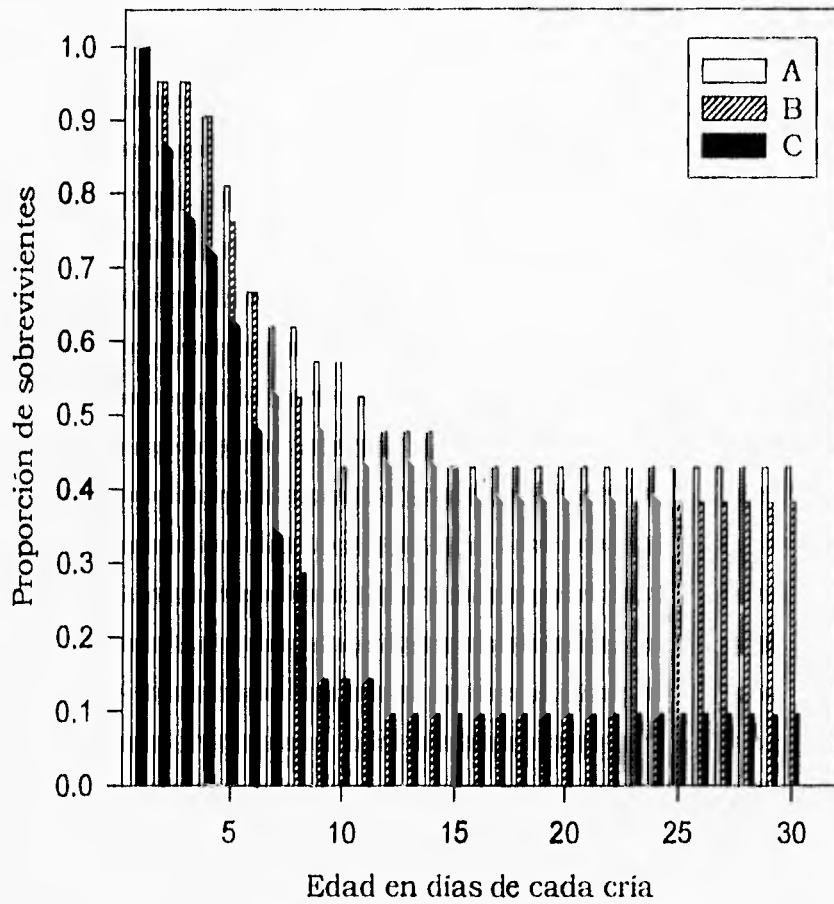
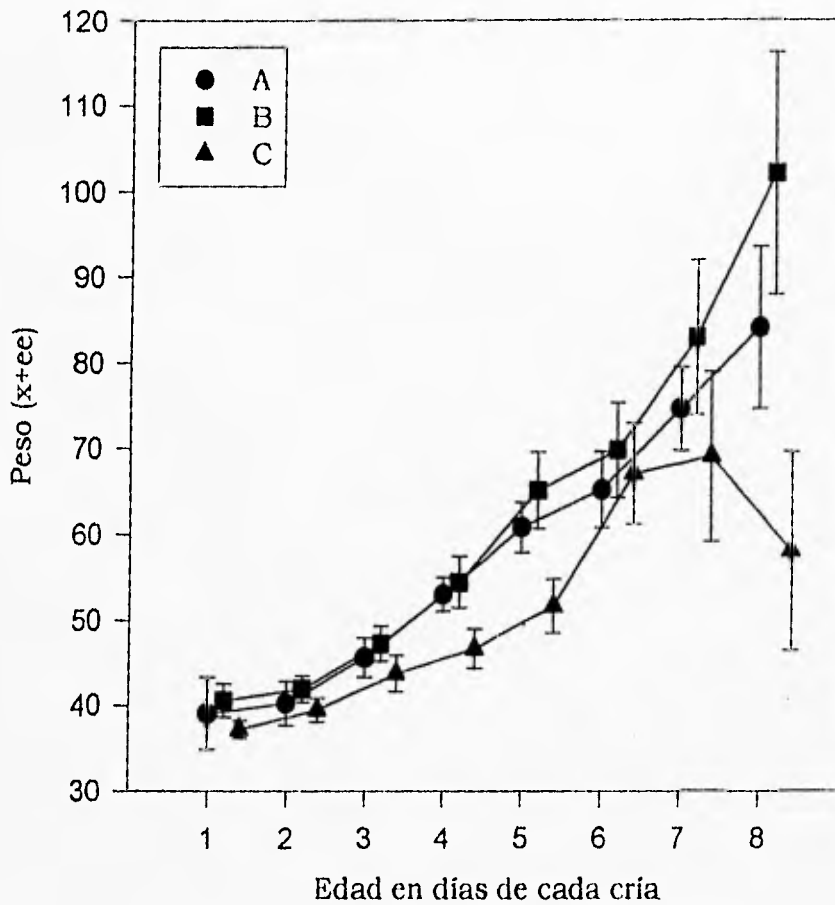


FIGURA 2. Supervivencia de crías A, B y C en 21 nidadas sincrónicas no depredadas.



**FIGURA 3.** Crecimiento en peso (g) de crías A, B y C en nidadas asincrónicas. Los tamaños de muestra en los días 1-8 fueron para crías A: 4, 7, 15, 18, 21, 16, 14, 8; para crías B: 6, 12, 21, 19, 16, 15, 9, 3, y para crías C: 16, 22, 21, 16, 14, 7, 2, 3.

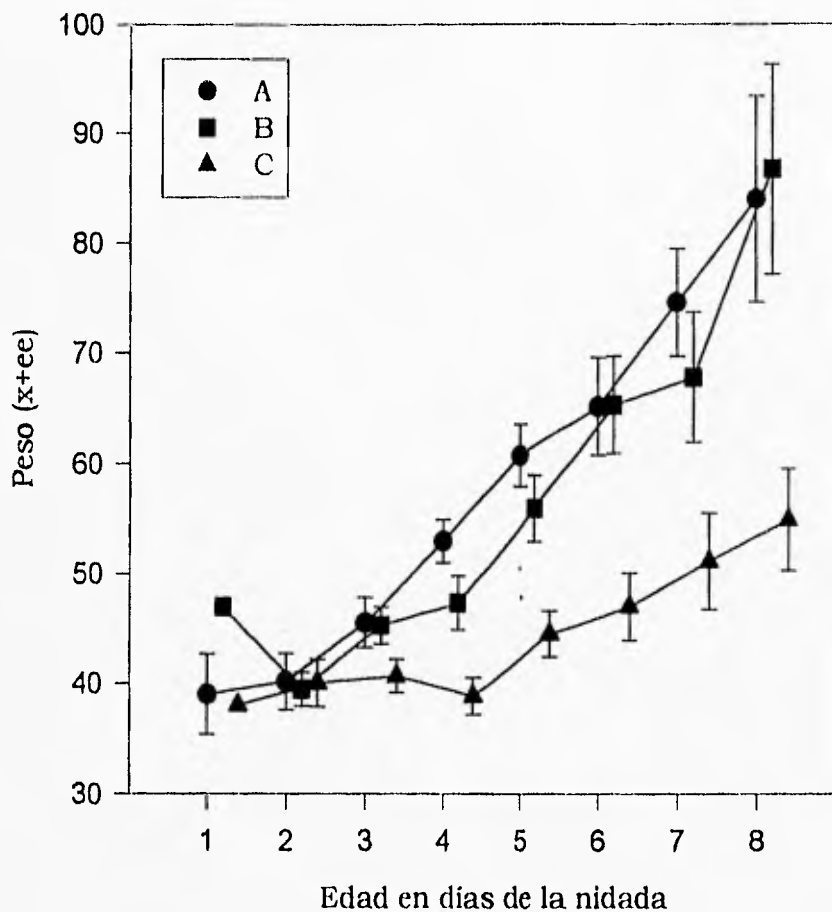


FIGURA 4. Crecimiento en peso (g) de crías A, B y C en nidadas asincrónicas. Según la edad de la primera cría. Los tamaños de muestra en los días 1-8 fueron para crías A: 4, 7, 15, 18, 21, 16, 14, 8; para crías B: 1, 7, 14, 19, 19, 17, 14, 8, y para crías C: 1, 5, 11, 19, 20, 17, 15, 8.

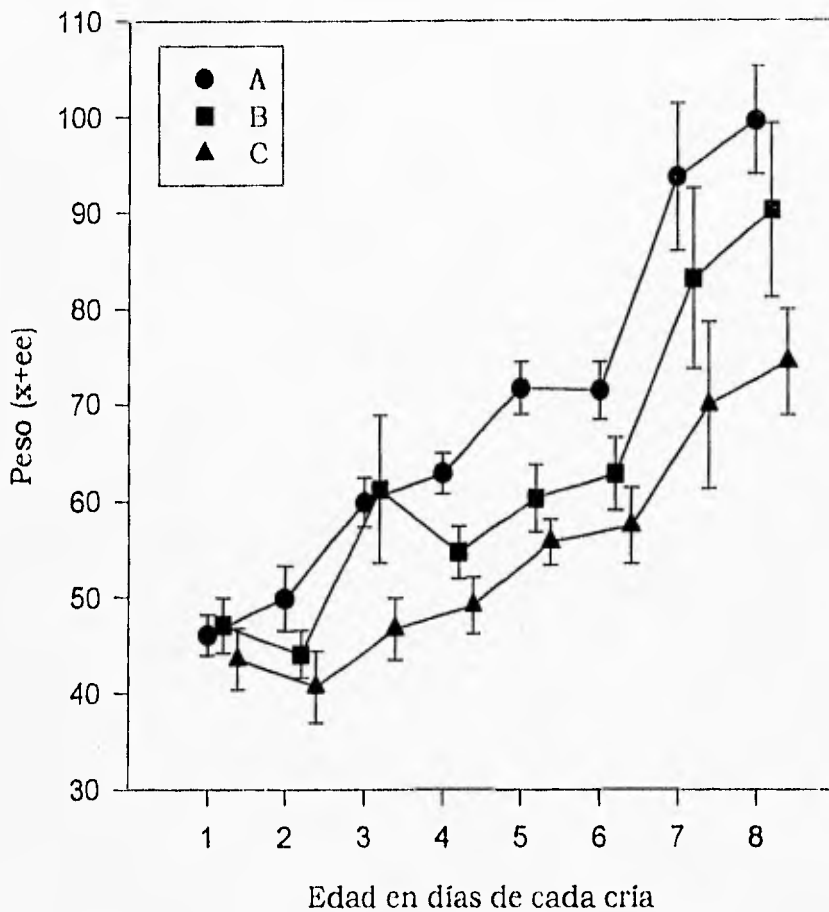


FIGURA 5. Crecimiento en peso (g) en nidadas experimentalmente sincrónicas. Los tamaños de muestra para los días 1-8 fueron para crías A: 4, 8, 14, 15, 19, 16, 11, 11; para crías B: 5, 8, 16, 15, 20, 15, 11, 9, y para crías C: 4, 7, 13, 13, 13, 9, 7, 5.

## DISCUSIÓN

### *Condiciones alimenticias durante este estudio*

Hay evidencias de que tomamos los datos en condiciones de escasez de alimento. Primero, en este estudio las nidadas asincrónicas (manipuladas) de tres crías emplumaron en promedio  $0.59 \pm 0.14$  crías ( $x \pm ee$ ). En comparación, en Isla Rasa, Baja California, las nidadas de tres crías emplumaron en promedio 1.12 crías en 1980 y 1981 (Velarde 1989), mientras que durante 1984 (que también fue año de El Niño) se reportaron para nidadas de 3 crías,  $0.88 \pm 0.68$  crías emplumadas ( $x \pm de$ , Urrutia y Drummond 1990). Segundo, el evento oceanográfico de El Niño presente durante 1995 (año de este estudio, Trenberth y Hoar 1996) probablemente afectó negativamente el alimento disponible para la gaviota parda en Isla Isabel. Además, la larga duración (1990-1995, Trenberth y Hoar 1996) del calentamiento en el Pacífico Tropical ha sido un hecho sin precedentes en el registro climático de los últimos 113 años (Trenberth y Hoar 1996). Saavedra Sordo y García Cerecedo (en prep.) en un estudio con bobos de patas azules (*Sula nebouxii*) en Isla Isabel, reportan una correlación negativa entre la temperatura media superficial del mar y la proporción de crías emplumadas por tamaño de nidada y entre la primera y el total de crías emplumadas. El valor más alto de temperatura media superficial del mar entre enero y julio (temporada reproductiva del bobo de patas azules) de 1982 a 1993 fue  $26.69^{\circ}\text{C}$  (en 1992) y el más bajo  $24.42^{\circ}\text{C}$  (en 1985). Otros autores (e.g. Maridueña 1975, Clark *et al.* 1992) han reportado correlatos entre el evento oceanográfico de El Niño (el cual está relacionado con un calentamiento del Pacífico Tropical) y una menor sobrevivencia de aves marinas. La temperatura media superficial del mar de febrero a junio (temporada reproductiva de la gaviota parda) de 1990 a 1995 fué respectivamente 26.30, 24.80, 26.36, 25.21, 25.27,  $25.05^{\circ}\text{C}$  ( $21^{\circ}5'N$ ,  $105^{\circ}5'O$ , 9 km al SE de Isla Isabel).

### *Hipótesis de la reducción de la nidada*

Los datos de este estudio no apoyan ninguna de las predicciones derivadas de la hipótesis de la reducción de la nidada (Lack 1954). La mortalidad no fué menor y el éxito al emplumado y el crecimiento no fueron mayores en nidadas asincrónicas *versus* sincrónicas. Sin embargo, el poder estadístico fue bajo en general, exceptuando los resultados correspondientes a las predicciones 1 (mayor proporción de nidadas parcialmente exitosas en comparación con aquellas que fracasan completamente) y 4 (mayor número de crías emplumadas). Las diferencias correspondientes a las predicciones 1 y 2 (referentes al éxito y al fracaso de las nidadas) se presentaron en el sentido esperado, pero en el caso de las predicciones 3-6 (edad de muerte de la primera víctima, número de crías emplumadas y crecimiento de las crías) las diferencias van en el sentido que las contradice.

Si la magnitud de la asimetría entre crías afecta los prospectos de sobrevivencia de las crías menores, el hecho de que en nidadas naturales de gaviotas el intervalo de eclosión entre crías B y C haya sido significativamente mayor que entre crías A y B puede ser una estrategia parental consistente con la Hipótesis de la reducción de la nidada y también con la Hipótesis del seguro. Desde el punto de vista de la Hipótesis de la reducción de la nidada, dicha diferencia asegura que, de existir una víctima, sea aquella en la que se ha invertido menos. Desde el punto de vista de la Hipótesis del seguro, los padres facilitan la eliminación de una cría que solo sobreviviría si por lo menos una de las crías mayores muriera. Sin embargo, la función de "seguro" de la tercera cría requiere de un análisis más detallado.

Es probable que la falta de diferencias significativas entre ambos tipos de nidadas se deba al reducido tamaño de muestra (resultado en parte, de la alta mortalidad) o a la manipulación. El hecho de no contar con un grupo de nidadas asincrónicas no manipuladas nos impide descartar ésta posibilidad. Por lo tanto, los resultados reportados en este trabajo no son concluyentes, aún cuando

los patrones observados no difieren de aquellos encontrados en otros trabajos (ver revisión en Amundsen y Stokland 1988).

Las hipótesis que tratan de explicar la eclosión asincrónica no son mutuamente excluyentes, sino complementarias y las especies están sujetas a diferentes presiones ambientales. Si más de una presión selectiva actúa sobre una población, puede haber un balance (o "trade-off") que refleje la importancia de cada una de las presiones selectivas. Si el intervalo de eclosión óptimo que facilita la reducción de la nidada difiere del óptimo que incrementa el ahorro energético, entonces la eclosión asincrónica observada puede ser considerada como aquella estrategia que confiere un "óptimo global" (Magrath 1990). Como resultado, podríamos encontrar que la reducción de la nidada ocurre aún en condiciones de abundancia alimenticia. A veces, no es fácil distinguir cuáles son las posibles fuerzas selectivas, y el problema se complica aún más si la selección en una característica ocasiona una respuesta en otra.

#### *Otras posibles explicaciones*

El hecho de no encontrar diferencias entre nidadas asincrónicas *versus* sincrónicas pudo deberse a otros factores. Es posible que los padres de nidadas sincrónicas hayan absorbido el costo adicional de alimentar a crías de edades similares. La eclosión asincrónica puede ser un mecanismo que permita ahorrar energía intranido, en beneficio de las crías (Hahn 1981) o de los padres (Mock y Ploger 1987). Hahn (1981), trabajando con gaviotas reidoras (*Larus atricilla*), propuso la hipótesis de la reducción de la rivalidad entre crías. Dicha hipótesis parece más relevante en aquellas especies donde existe agresión entre crías: debido a que los beneficios surgen de la reducción del conflicto entre crías (i.e., ahorro de energía) y es posible que se establezca una jerarquía de dominancia. La reducción de la rivalidad entre crías podría jugar un papel importante en el éxito, mortalidad y crecimiento de las crías de nidadas asincrónicas de la gaviota parda ya que existe agresión entre crías (observación personal). Frecuentemente, era la cría mayor de una nidada asincrónica (de dos crías) la que daba picotazos

a la menor, ocasionando en ésta última posturas sumisas (i.e., agachaba la cabeza y la volteaba). Además, el hecho de que las crías de nidadas sincrónicas presentaran pesos diferentes a los 5 días de edad puede ser interpretado como una demostración de la formación de jerarquías entre crías. Por otro lado, aún cuando la tendencia "marginamente" significativa de que las crías C de nidadas sincrónicas mueran más frecuentemente que sus hermanos, puede ser un artefacto de el criterio utilizado para designar el orden intranido en éstas nidadas (ver sección de Métodos), la rápida eliminación de la cría marginal también puede interpretarse como evidencia a favor de la Hipótesis de Hahn (1981) o a favor de la Hipótesis de la reducción del pico de demandas (Husell 1972), o bien a favor de ambas. En ambos casos, la sincronía implica un costo en el aprovechamiento eficaz de la energía intranido. La diferencia es que en el caso de la hipótesis de Hahn (1981) el costo principal es aquel que impone la agresión entre crías.

Existe evidencia de altos costos en nidadas experimentalmente sincrónicas. Fujioka (1985) encontró que los padres de garzas garrapateras (*Bubulcus ibis*) en Japón, proporcionaron hasta un 30% más de alimento (i.e. bolos de alimento ofrecidos por los padres y consumidos por las crías) en nidadas artificialmente sincrónicas comparadas con nidadas con asincronía normal, permitiendo a las crías de nidadas sincrónicas crecer igualmente rápido que la cría mayor de nidadas asincrónicas. Mock y Ploger (1987) trabajando con la misma especie en Texas, encontraron que las peleas eran más frecuentes en nidadas artificialmente sincrónicas y que los padres proveían a estas nidadas con 30% más alimento. Además, la proporción de sobrevivientes hasta los 40 días con respecto al total fué mayor en nidadas sincrónicas. Osorno y Drummond (1995) también encontraron que las peleas entre crías del bobo de patas azules (*Sula nebouxii*) eran más frecuentes en nidadas sincrónicas y que los padres proporcionaban más alimento a las crías de estas nidadas. No obstante, no hubieron diferencias en el crecimiento de las crías entre ambos tipos de nidadas, por lo que es posible que el alimento extra haya sido gastado



en los conflictos entre crías. Los padres podrían haber incrementado su esfuerzo en forrajeo para compensar la energía perdida a través del conflicto entre crías. Es decir, los padres pueden haber ocultado los efectos de la eclosión asincrónica (esperado bajo la hipótesis de Hahn 1981) compensando el elevado consumo de energía de las crías sincrónicas. El esfuerzo parental significativamente más alto observado en nidadas sincrónicas del bobo de patas azules y las garzas garrapateras sugiere que, en condiciones naturales, los adultos generalmente invierten menos de lo que son capaces. Se ha sugerido, que los padres son conservadores en su esfuerzo reproductivo presente para maximizar su adecuación de por vida (Charnov y Krebs 1974).

#### *Consecuencias a largo plazo de la asincronía*

Se ha sugerido (Lack 1954, Williams 1966) que los padres no deberían maximizar el número de crías en cada intento reproductivo, sino maximizar el número de crías sobrevivientes a través de su vida reproductiva. Por lo que son importantes los factores que determinan el número y la calidad de las crías de una nidada. Pijanowski (1992) por medio de un modelo analítico, encontró que la reducción de la nidada y la eclosión asincrónica pueden ser adaptativas cuando el costo de la eclosión asincrónica durante años de abundancia es menor que el costo de la eclosión sincrónica en años de escasez. En otras palabras, la eclosión asincrónica tiende a producir un número mayor de crías sobrevivientes hasta la etapa reproductiva cuando se presentan años de abundancia y de escasez (Pijanowski 1992). Entonces, los años de abundancia no deben ser tan frecuentes como los años de escasez para favorecer la eclosión asincrónica y la reducción de la nidada. Como Lack (1954) mencionó, las temporadas reproductivas en donde las condiciones son óptimas para criar son la excepción y no la regla. Se ha sugerido que la hipótesis de la reducción de la nidada no explica de manera adecuada el significado adaptativo de la eclosión asincrónica si la cría menor muere cuando el alimento es suficiente (Amundsen y Stokland 1988). Pero, tomando en cuenta la teoría de la evolución de historias de vida en

ambientes variables (i.e. años de escasez *vs* años de abundancia), la pérdida de la última cría cuando el alimento es suficiente no puede ser considerada como maladaptativa (Pijanowski 1992).

### *Otros estudios*

La mayoría de los experimentos diseñados para probar la hipótesis de Lack en el campo (revisiones en Amundsen y Stokland 1988, Magrath 1990) han fallado en su intento por demostrar de manera contundente la validez de la hipótesis. Sin embargo, no pueden ser consideradas como pruebas completas de la hipótesis de Lack (1954) porque (1) la abundancia alimenticia y el patrón de asincronía generalmente no han sido manipulados simultáneamente (pero ver Magrath 1989 y Skagen 1988), y (2) no se ha dado seguimiento a la sobrevivencia de los juveniles después del emplumado (pero ver Husby 1986 y Magrath 1989). Estas han sido serias limitaciones ya que de acuerdo a la hipótesis de Lack, la asincronía confiere ventajas únicamente cuando el alimento es escaso, y cada vez es más claro que el éxito al emplumado como índice de productividad es poco confiable (e.g. Husby 1986, Spear y Nur 1994). Otro problema al interpretar los resultados es que las nidadas experimentalmente sincrónicas han sido comparadas, única o principalmente, con nidadas asincrónicas no manipuladas. El efecto de la manipulación puede ser un factor que confunda los resultados. Debido a lo anterior, la afirmación de Amundsen y Stokland (1988) de que "en términos generales, la hipótesis de la reducción de la nidada no es una explicación válida para la eclosión asincrónica" parece prematura.

A pesar de que el estudio de la eclosión asincrónica en aves tiene una larga historia, apenas empieza una comprensión más profunda del fenómeno. Se han realizado numerosos estudios experimentales, pero el estudio de la hipótesis de la reducción de la nidada *per se* ha recibido atención teórica hasta hace relativamente poco tiempo (e.g. Temme y Charnov 1987, Forbes 1991a y b, Pijanowski 1992, Konarzewski 1993, Mock y Forbes 1994). Cada vez es más

claro que una sola hipótesis no explica de manera completa la eclosión asincrónica dentro y entre especies.

## **CONCLUSIONES**

1. Los resultados no apoyan las Hipòtesis de Lack (1954) como una explicación de la asincronía en la gaviota parda, aunque ciertas tendencias en las muestras si la apoyan.
2. Los valores de poder estadístico fueron en general bajos (probablemente por el tamaño de muestra), por lo que los resultados no son concluyentes.
3. La falta de diferencias entre nidadas asincrónicas pudo deberse a varios factores:
  - a. La alta mortalidad en todas las categorías de crías y la manipulación pudieron haber ocultado las posibles ventajas de la asincronía.
  - b. Es posible que los padres hayan absorbido el costo adicional de las crías sincrónicas.
  - c. En este caso, una ventaja para los padres de nidadas asincrónicas podría detectarse en un estudio a largo plazo.
4. La mayoría de los experimentos diseñados para probar la Hipòtesis de Lack han fallado en su intento por demostrar la validez de la hipótesis. Sin embargo, muchos de ellos presentan limitaciones metodológicas (incluyendo el presente).
5. Son necesarios un mayor número de estudios experimentales donde se pongan a prueba varias hipótesis de manera simultánea, así como una reevaluación de los supuestos teóricos y la evidencia experimental.

## LITERATURA CITADA

- Alcock, J. 1979. *Animal Behavior: An Evolutionary Approach*. Second Edition. Sinauer Associates publishers. Massachusetts. EUA.
- Amundsen, T. y Stokland, J.N. 1988. Adaptive significance of asynchronous hatching in the shag: a test of the brood reduction hypothesis. *J. Anim. Ecol.*, **57**: 329-344.
- Blank, J.L. y Nolan, V.Jr. 1983. Offspring sex ratio in red-winged blackbirds is dependent on maternal age. *Proc. Nat. Acad. Sci., USA* **80**: 6141-6145.
- Bollinger, P.B., Bollinger, E.K. y Malecki, R.A. 1990. Tests of three hypothesis of hatching asynchrony in the common tern. *The Auk*, **107**: 696-706.
- Braun, B.M. y Hunt, J.L. Jr. 1983. Brood reduction in black legged kittiwakes. *Auk*, **100**: 469-476.
- Bryant, D.M. 1978. Establishment of weight hierarchies in the broods of house martins *Delichon urbica*. *Ibis*, **120**: 16-26.
- Bryant, D.M. y Tatner, P. 1989. Hatching asynchrony, sibling competition and siblicide in nestling birds: studies of swiftlets and bee-eaters. *Anim. Behav.*, **39**: 657-671.
- Charnov, E.L. y Krebs, J.R. 1974. On clutch size and fitness. *Ibis*, **116**:217-219.
- Clark, A.B. y Wilson, D.S. 1981. Avian breeding adaptations: hatching asynchrony, brood reduction, and nest failure. *Quart. Rev. Biol.*, **52**: 253-273.
- Clark, L., Schreiber, R.W. y Schreiber, E.A. 1990. Pre- and post-El Niño Southern Oscillation comparison of nest sites for red-tailed tropicbirds breeding in the Central Pacific Ocean. *The Condor*, **92**:886-896.
- Cohen, J. 1977. *Statistical Power Analysis for the Behavioral Sciences*. Academic Press, New York.
- Darwin, C. 1872. *El Origen de las Especies*. CONACYT. México.
- Dawkins, R. 1977. *The Selfish Gene*. Oxford University Press, New York.

- Drummond, H., González, E. y Osorno, J.L. 1986. Parent-offspring cooperation in the blue-footed booby (*Sula nebouxi*): social roles in infanticidal brood reduction. *Behav. Ecol. Sociobiol.*, **19**: 365-372.
- Drummond, H. y García Chavelas, C. 1989. Food shortage influences sibling aggression in the blue-footed booby. *Anim. Behav.*, **37**: 806-819.
- Drummond, H. Osorno, J.L., García Chavelas, C. Torres, R. y Merchant Larios, H. 1991. Sexual size dimorphism and sibling competition: Implications for avian sex ratios. *Am. Nat.*, **138**:623-641.
- Drummond, H. y Osorno, J.L. 1992. Training siblings to be submissive losers: dominance between booby nestlings. *Anim. Behav.*, **44**: 881-893.
- Drummond, H. y Osorno, J.L. 1995. The function of hatching asynchrony in the blue footed booby. *Behav. Ecol. Sociobiol.*, **37**: 265-273.
- Forbes, L.S. 1991a. Insurance offspring and brood reduction in a variable environment: The costs and benefits of pessimism. *Oikos*, **62**:325-332.
- Forbes, L.S. 1991b. Burgers or brothers: Food shortage and the threshold for brood reduction. Pages 1720-1726 en Acta XX Congressus Internationalis Ornithologici. Christchurch, New Zealand, 1990. New Zealand Ornithol. Congr. Trust Board, Wellington.
- Fujioka, M. 1985. Food delivery and sibling competition in experimentally even-aged broods of the Cattle Egret. *Behav. Ecol. Sociobiol.*, **17**:67-74.
- Gibbons, D.W. 1987. Hatching asynchrony reduces parental investment in the jackdaw. *J. Anim. Ecol.*, **56**: 403-414.
- Graves, J, Whiten, A. y Henzi, P. 1984. Why does the herring gull lay three eggs? *Anim. Behav.*, **32**: 798-805.
- Hahn, D.C. 1981. Asynchronous hatching in the laughing gull: cutting losses and reducing sibling rivalry. *Anim. Behav.*, **29**: 421-427.
- Haydock, J. y Ligon, J.D. 1986. Brood Reduction in the Chihuahuan Raven: an experimental study. *Ecology*, **67**: 1194-1205.
- Hausfater, G. y Hrdy, S.B. 1984. Infanticide: Comparative and Evolutionary Perspectives. Aldine Publishing Company. NY. 598 pp.

- Hebert P.N. y Barclay, R.M.R. 1986. Asynchronous and synchronous hatching: effect on early growth and survivorship of Herring Gull (*Larus argentatus*), chicks. *Can. J. Zool.*, **64**: 2357-2362.
- Holcomb, L.C. 1969. Breeding biology of the American Goldfinch in Ohio. *Bird banding*, **40**: 23-44.
- Horn, H.S. 1968. The adaptive significance of colonial nesting in the Brewer's blackbird (*Euphagus cyanocephalus*). *Ecology*, **49**: 682-694.
- Horsfall, J.A. 1984. Brood reduction and brood division in coots. *Anim. Behav.*, **32**: 216-225.
- Husby, M. 1986. On the adaptive value of brood reduction in birds: Experiments with the Magpie *Pica pica*. *J. Anim. Ecol.*, **55**:75-83.
- Hussell, D.J.T. 1972. Factors affecting clutch size in arctic passerines. *Ecol. Monogr.*, **42**: 317-364.
- Keller, E.F. y Lloyd, E.A. 1992. *Keywords in Evolutinary Biology*. Harvard University Press. England. 414 pp.
- Konarzewski, M. 1993. The evolution of clutch size and hatching asynchrony in altricial birds: The effect of environmental variability, egg failure and predation. *Oikos*, **67**:97-106.
- Lack, D. y Lack, E. 1951. The breeding biology of the swift *Apus apus*. *Ibis*, **93**: 501-546.
- Lack, D. 1954. *The Natural Regulation of Animal Numbers*. Clarendon Press, Oxford.
- Lack, D. 1966. *Population Studies of Birds*. Clarendon Press Oxford.
- Langham, N.P.E. 1972. Chick survival in terns (*Sterna spp*) with particular reference to the Common Tern. *J. Anim. Ecol.*, **41**: 385-395.
- Lessells, C.M. y Avery, M.I. 1989. Hatching asynchrony in european bee-eaters *Merops apiaster*. *J. Anim. Ecol.*, **58**:815-835.
- Magrath, R.D. 1989. Hatching asynchrony and reproductive success in the Blackbird. *Nature*, **339**: 536-538.

- Magrath, R.D. 1990. Hatching asynchrony in altricial birds. *Biol. Rev.* **65** : 587-622.
- Marchant, S. 1960. The breeding of some S.W. Ecuadorian birds. *Ibis*, **101**: 139-152.
- Maridueña, L. 1975. Influencia del fenómeno de "El Niño" en la anidación de *Sula neboxii excisa* (Piquero de patas azules). *Mem. del II Simp. Latinoam. de Ocean. Biolog.*:101-116.
- Mead, P.S. y Morton, P.L. 1985. Hatching asynchrony in the mountain white-crowned sparrow (*Zonotrichia leucophrys oriantha*): a selected or incidental trait?. *Auk*, **102**: 781-792.
- Mock, D.W. 1984. Siblicidal aggression and resource monopolization in birds. *Science*, **225**: 731-733.
- Mock, D.W. 1985. Siblicidal brood reduction: the prey size hypothesis. *Am. Nat.*, **125**: 327-343.
- Mock, D.W. y Ploger, B.J. 1987. Parental manipulation of optimal hatch asynchrony in cattle egrets: an experimental study. *Anim. Behav.*, **35**: 150-160.
- Mock, D.W., Drummond, H. y Stinson, C.H. 1990. Avian siblicide. *Am. Sci.*, **78**: 438-449.
- Mock, D.W. y Schwagmeyer, D.L. 1990. The peak load reduction hypothesis for avian hatching asynchrony. *Evol. Ecol.*, **4**:249-260.
- Mock, D.W. y Forbes, L.S. 1994. Life historu consequences of avian brood reduction. *The Auk*, **111**(1):115-123.
- Nisbet, I.C.T. 1973. Courtship-feeding, egg-size and breeding success in common terns. *Nature*, **241**: 141-142.
- Nisbet, I.C.T.y Cohen, M.E. 1975. Asynchronous hatching in Common and Roseate Terns, *Sterna hirundo* and *S. dougalli*. *Ibis*, **117**:374-379.
- O'Connor, R.J. 1978a. Brood reduction in birds: selection for fratricide, infanticide and suicide?. *Anim. Behav.*, **26**: 79-96.

- O'Connor, R.J. 1978b. Growth strategies in nestling passerines. *Living Bird*, **16**: 209-238.
- Osorno, J.L. 1991. Manipulación experimental del intervalo de eclosión en el bobo de patas azules . Tesis de Maestría, Facultad de Ciencias. UNAM. México.
- Pijanowski, B.C. 1992. A revision of Lack's brood reduction hypothesis. *Am. Nat.*, **139**:1270-1292.
- Parsons, J. 1976. Factors determining the number and size of eggs laid by the Herring Gull. *Condor*, **78**: 481-492.
- Ploger, B.J. y Mock, D.W. 1986. Role of sibling aggression in food distribution to nestling cattle egrets (*Bubulcus ibis*). *Auk*, **103**: 768-776.
- Quinn, J.S. y Morris, R.D. 1986. Intraclutch egg-weight apportionment and chick survival in Caspian Terns. *Can. J. Zool.*, **64**:2116-2122.
- Richter, W. 1982. Hatching asynchrony: the nest failure hypothesis and brood reduction. *Am. Nat.*, **120**: 828-832.
- Ricklefs, R.E. 1969. An analysis of nesting mortality in birds. *Smithson. Contrib. Zool.*, **9**: 1-48.
- Saavedra Sordo, M.T. y García Cerecedo, M.A.(en prep). Variación interanual en el esfuerzo y éxito reproductivo del bobo de patas azules (*Sula nebouxii*). Tesis de licenciatura, Facultad de Ciencias. UNAM.
- Safriel, U.N. 1982. Effects of disease on social hierarchy of young oystercatchers. *British Birds*, **75**: 365-369.
- Schreiber, R.W. y Schreiber, E.A. 1984. Central pacific seabirds and the El Niño Southern Oscillation: 1982 to 1983 perspectives. *Science*, **225**:713-716.
- Shaw, P. 1985. Brood reduction in the blue-eyed shag *Phalacrocorax atriceps*. *Ibis*, **127**: 476-494.
- Skagen, S.K. 1987. Hatching asynchrony in American goldfinches: an experimental study. *Ecology*, **68**: 1747-1759.
- Skagen, S.K. 1988. Asynchronous hatching and food limitation: a test of Lack's hypothesis. *Auk*, **105**: 78-88.



- Skutch, A.F. 1949. Do tropical birds rear as many young as they can nourish?  
*Ibis*, **91**: 430-455.
- Slagsvold, T. 1982. Clutch size, nest size and hatching asynchrony in birds:  
experiments with the Fieldfare (*Turdus pilaris*). *Ecology*, **63**: 1389-1399.
- Slagsvold, T., Sandvik, J., Rofstad, G., Lorentsen, O. y Husby, M. 1984. On the  
adaptive value of intraclutch egg-size variation in birds. *Auk*, **101**: 685-  
697.
- Slagsvold, T. 1986. Asynchronous versus synchronous hatching in birds:  
experiments with the pied flycatcher. *J. Anim. Ecol.*, **55**: 1115-1134.
- Slagsvold, T. y Lifjeld, J. 1989. Hatching asynchrony in birds: the hypothesis of  
sexual conflict over parental investment. *Am. Nat.*, **134**(2): 239-253.
- Sokal, R.R. y Rohlf, F.J. 1981. Biometry. Tercera edición. Freeman. New York.
- Spear, L. y Nur, N. 1994. Brood size, hatching order and hatching date: effects of  
four life-history stages from hatching to recruitment in western gulls. *J.*  
*Anim. Ecol.*, **63**:283-298.
- Stinson, C.H. 1979. On the selective advantage of fratricide in raptors. *Evolution*,  
**33**: 1219-1225.
- Stokland, J.N. y Amundsen T. 1988. Initial size hierarchy in broods of the shag:  
relative significance of egg size and hatching asynchrony. *Auk*, **105**: 308-  
315.
- Temme, D.H. y Charnov, E.L. 1987. Brood size adjustment in birds: Economical  
tracking in a temporally varying environment. *J. Theor. Biol.*, **126**:137-  
147.
- Trenberth, K.E. y Hoar, T.J. 1996. The 1990-1995 El Niño-Southern Oscillation  
event: Longest on record. *Geophysical Research Letters*, **23** (1): 57-60.
- Trivers, R.L. 1985. Natural Selection. Capítulo 2 en: Social Evolution (Trivers,  
R.L.). Benjamin Cummings: Menlo Park, Ca. EUA.
- Urrutia, L. y Drummond, H. 1990. Brood reduction and parental infanticide in  
Heermann's gull. *The Auk*, **107**: 772-794.

- Velarde González, M.E. 1989. Conducta y ecología de la reproducción de la gaviota parda (*Larus heermanni*) en Isla Rasa, Baja California. Tesis doctoral, Facultad de Ciencias. UNAM.
- Werschkul, D.F. 1979. Nestling mortality and the adaptive significance of early locomotion in the Little Blue Heron. *Auk*, **96**:116-130.
- Williams, G.C. 1966. Natural Selection, costs of reproduction and a refinement of Lack's principle. *Am. Nat.* **100**:687-690.
- Wiklund, C. 1985. Fieldfare *Turdus pilaris* breeding strategy: the importance of asynchronous hatching and resources needed for egg formation. *Ornis Scand.*, **16**: 213-221.
- Zach, R. 1982. Hatching asynchrony, egg size, growth and fledging in tree swallows. *Auk*, **99**: 695-700.

## GRATITUDES

Como esta tesis de licenciatura perdería parte de su encanto si no escribo una interminable lista de agradecimientos, ¡ahí les van!

A la Fundación UNAM por la beca para realización de tesis de licenciatura. Al Laboratorio de Conducta Animal del Centro de Ecología por el apoyo logístico, material y académico a lo largo del proceso de tesis.

A Hugh Drummond, quien nunca sabrá hasta donde llegó (y llegará) su influencia.

A José Luis Osorno y Rodolfo Dirzo por los valiosos comentarios que mejoraron esta tesis.

A las "Mujeres Pro-Cuidado Parental", por el placer de aprender con ellas, por su valiosa ayuda en este agradable comienzo en la investigación y por los comentarios que me ayudaron a mejorar esta tesis. Marce y Rocky: mi gratitud y cariño.

A Constantino Macías, quien es el primer responsable de mi gusto por la ecología de la conducta y por los comentarios y ayuda con la tesis.

A aquellos valientes que contra viento y marea (sobre todo la alta) me ayudaron a obtener los datos y a salir viva de la colonia de gaviotas, ¡ah! y por intentar matar al feroz y temible gato asesino: Irene Romero, Ernesto, Neli, Cristina y por supuesto al Jaime a quien pertenece una buena parte de ésta tesis.

Al Betuncio, por iniciarme en el místico mundo de las máquinas devora datos y más que eso por su cariño, su valiosa amistad y el tiempo compartido. A Yola, porque gracias a ella he sido más feliz los últimos años. A Luis, porque gracias a él pude trabajar (y no trabajar) riéndome y a quien nunca podré pagarle todo lo que le debo. A Tere y Adriana por su ayuda con El Niño (el evento oceanográfico) y a todos los del laboratorio por su valiosísima ayuda.

A mis amigos los biólogos, parte importante en mi formación (y deformación) profesional y personal. A Tarin, Laura y Lety, por los montones de cariño y las profundidades, los cielos y los mares compartidos. A Deni,

Daniella, Ana Gadea y Valérie por las horas y horas de platica que han  
construido nuestra amistad. A Inés (la mejor de las comadres), Toño, Jaime,  
Rene, Andrés Valle, Ale,... porque gracias a ellos aprendi y me divertí  
muchisimo.