



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTONOMA
DE MEXICO

FACULTAD DE CIENCIAS

EXITO REPRODUCTIVO DE LA GAVIOTA PLOMA DE
EDAD CONOCIDA *Larus heermanni* DURANTE LAS
TEMPORADAS DE REPRODUCCION 1989 - 1992 Y
1995 - 1997, EN ISLA RASA, BAJA CALIFORNIA,
MEXICO.

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

LETICIA VIEYRA MEJIA



FACULTAD DE CIENCIAS
UNAM

DIRECTORA DE LA TESIS: DRA. MARIA ENRIQUETA VELARDE GONZALEZ

2004



FACULTAD DE CIENCIAS
SECCION ESCOLAR



Universidad Nacional
Autónoma de México

Dirección General de Bibliotecas de la UNAM

Biblioteca Central



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
AUTÓNOMA DE
MÉXICO

ACT. MAURICIO AGUILAR GONZÁLEZ
Jefe de la División de Estudios Profesionales de la
Facultad de Ciencias
Presente

Comunicamos a usted que hemos revisado el trabajo escrito: Exito reproductivo de la gaviota ploma de edad conocida Larus heermanni durante las temporadas de reproducción 1989-1992 y 1995-1997 en Isla Rasa, Baja California, México.

realizado por P. de B. Leticia Vieyra Mejía

con número de cuenta 83184 17-6 , quien cubrió los créditos de la carrera de: **BIOLOGÍA**

Dicho trabajo cuenta con nuestro voto aprobatorio.

Atentamente

Director de Tesis Propietario Dra. María Enriqueta Velarde Gonzalez *M. Enriqueta Velarde G.*

Propietario Dr. Exequiel Ezcurra Real de Azua *Exequiel Ezcurra*

Propietario M. en C. Kathleen Ann Babb Stanley *K. Babb*

Suplente M. en C. María Fanny Rebón Gallardo *M. Fanny Rebón*

Suplente Dr. Adolfo Gerardo Navarro Sigüenza *Adolfo Navarro*

Consejo Departamental de Biología.

Juan Manuel Rodríguez Chávez
 M. en C. Juan Manuel Rodríguez Chávez
 Coordinador de la Unidad de Enseñanza

FACULTAD DE CIENCIAS



**UNIDAD DE ENSEÑANZA
DE BIOLOGÍA**

A mi Madre María Leova Mejía Bonilla por su apoyo, por sus incansables comentarios positivos y por la fe depositada en mi.

A mi padre Jorge Vieyra Benítez por su apoyo y su confianza.

A mis hermanos Martha, Hilda, Jorge y Patricia por su apoyo, por sus palabras de aliento y su confianza en todos los momentos de mi vida.

A mis sobrinos Gabriela, Elizabeth, Georgina, Jorge, Martha, Kevin Emilio y Julián Alfredo por su amor, y por darme la fuerza para seguir adelante.

A Jorge Ernesto por su amor.

A mi familia.

A mis amigos.

AGRADECIMIENTOS

Durante el tiempo que tomé a través de los años en dedicarme a este trabajo de tesis conocí a varias personas, a todas y a cada una de ellas aunque no les mencione aquí, gracias por su apoyo.

Agradezco a la Dra. María Enriqueta Velarde González por la dirección de mi tesis, por su tiempo que dedicó a las innumerables revisiones de este trabajo, por su apoyo y confianza a mi persona, por sus enseñanzas en el campo y laboratorio, y por su enorme paciencia que me tuvo a lo largo de tantos años.

Agradezco al Dr. Exequiel Ezcurra Real de Azua por sus valiosas enseñanzas y por su apoyo en el análisis estadístico de mi tesis. Gracias por su enorme entusiasmo y comprensión para finalizar este trabajo.

Agradezco a la M. en C. Kathleen Ann Babb Stanley por sus aportaciones claras y concretas a este trabajo. Gracias por sus comentarios oportunos, por sus enseñanzas y por su tiempo que dedicó a mi tesis.

Agradezco a la M. en C. María Fanny Rebón Gallardo por la revisión de mi tesis y por sus comentarios precisos y claros para dar una estructura final a este trabajo. Gracias por su tiempo que dedicó a mi tesis.

Agradezco al Dr. Adolfo Gerardo Navarro Sigüenza por sus observaciones concretas y sus valiosas anotaciones para terminar mi tesis. Gracias por su tiempo que dedicó a mi trabajo.

Agradezco a Lulú por compartir conmigo su amor a las aves y a la Isla Rasa, y por sus enseñanzas que recibí en la isla. A Chuy por hacer la estancia en la isla más placentera, por compartir conmigo su conocimientos de navegación y de las Grandes Islas del Golfo de California, y por todas las veces que nos llevó a pescar.

Agradezco a Fulvio Eccardi por compartir su entusiasmo en el campo y en la fotografía, y por hacer la estancia en la isla más agradable.

Agradezco a Susan Adams por sus fotografías y sus dibujos, por su ayuda en el campo y por su enorme entusiasmo.

Agradezco a Anaidalia Esquivel por su apoyo en el campo, por su gran entusiasmo, y por que siempre lleva con ella una sonrisa y una respuesta amable a cualquier situación.

Agradezco a Mónica Isabel por sus fotografías, por sus dibujos de los valles de la isla y por su apoyo en el campo.

Agradezco a Lana, Raúl, Adrián, Arcelia, Tania, Rocío, Gabriela, Pablo, Claudia, Ernesto, por su apoyo en el campo, sin su ayuda la recolecta de datos en el campo hubiera sido imposible.

Agradezco a Aldi de Oyarzabal por la revisión literaria, por su entusiasmo, por su apoyo y su cariño.

Agradezco a Martha, a Elizabeth y a Noé por la revisión literaria.

Agradezco a Alberto por su apoyo y por sus palabras de aliento.

Agradezco en especial a la Armada de México, a la 4ta. Zona Naval de Guaymas, Sonora. A los almirantes, capitanes, tenientes e infantes de marinas por sus valiosos apoyos en el Mar de Cortéz.

CONTENIDO

ÍNDICE DE FIGURAS	iv
ÍNDICE DE CUADROS	v
AGRADECIMIENTOS	2
RESÚMEN	4
INTRODUCCIÓN	5
OBJETIVOS	6
ANTECEDENTES Y GENERALIDADES	7
LA EDAD EN AMBOS MIEMBROS DE LA PAREJA	7
LA EDAD	
En el tamaño de nidada.....	8
En el éxito de eclosión	9
En la sobrevivencia y mortalidad de polluelos.....	10
En el éxito de vuelo	10
En el éxito reproductivo	11
LA EDAD Y LA EXPERIENCIA	12
En el tamaño de nidada.....	12
En el éxito de eclosión	12
En el éxito reproductivo	13
LA EDAD Y EL ESFUERZO REPRODUCTIVO	13
En el éxito de vuelo	14
En el éxito reproductivo	14
LA EDAD Y EL CUIDADO DE LAS CRÍAS	
En el éxito de vuelo	15
PESO DE LAS AVES.....	16
SITIO DE ANIDACIÓN	16

LA DISPONIBILIDAD DE ALIMENTO	
En el tamaño de nidada.....	17
En el éxito de vuelo	17
En el éxito reproductivo	17
EL FENÓMENO DEL NIÑO	18
GENERALIDADES DE <i>Larus heermanni</i>	21
ÁREA DE ESTUDIO	25
MÉTODOS	29
Tamaño de nidada	30
Captura de adultos	30
El éxito de eclosión	34
El éxito a la edad juvenil	35
El éxito reproductivo	36
La disponibilidad de alimento anual	36
RESULTADOS	
Ocupación del sitio de anidación en Isla Rasa.....	37
Época y hábitat de anidación	37
Valles y años de estudio	38
Tamaño de nidada	38
La edad de los adultos.....	42
Peso de los adultos	43
Medidas	45
El éxito de eclosión	45
Sobrevivencia y mortalidad de polluelos	48
El éxito a la edad juvenil	58
El éxito reproductivo	61
El año de estudio en relación a la disponibilidad de alimento	64

DISCUSIÓN

LA EDAD

La relación de la edad de adultos..... 65

Tamaño de la nidada 66

El éxito de eclosión 66

Sobrevivencia y mortalidad de polluelos 67

El éxito a la edad juvenil 67

El éxito reproductivo 68

LA DISPONIBILIDAD DE ALIMENTO ANUAL..... 69

Tamaño de la nidada 69

El éxito de eclosión 70

Sobrevivencia y mortalidad de polluelos 71

El éxito a la edad juvenil 72

El éxito reproductivo 72

SITIO DE ANIDACIÓN (VALLE DE ESTUDIO) 73

PESO DE LAS GAVIOTAS..... 74

CONCLUSIONES 77

LITERATURA CITADA 79

ÍNDICE DE FIGURAS

Figura 1. Gaviota ploma adulto <i>Larus heermanni</i>	21
Figura 2. Gaviota ploma juvenil <i>L. heermanni</i>	22
Figura 3. Gaviota ploma subadulto <i>L. heermanni</i>	22
Figura 4. Isla Rasa situada en el Golfo de Baja California, México.....	25
Figura 5. Isla Rasa, Baja California, México.....	26
Figura 6. Valles en Isla Rasa, Baja California.....	29
Figura 7. Trampa de tela de gallinero.....	31
Figura 8. <i>L. heermanni</i> siendo pesada.....	32
Figura 9. Medición de pico de <i>L. heermanni</i> con calibrador.....	33
Figura 10. Reanillamiento con anillo de acero inoxidable.....	34
Figura 11. Nacimiento de uno de los primeros polluelos.....	35
Figura 12. Hábitat de anidación, valle y colina rocosa	38
Figura 13. El tamaño promedio de la nidada por año.....	40
Figura 14. El tamaño promedio de nidada por valle.....	40
Figura 15. El tamaño promedio de nidada por edad.....	41
Figura 16. Promedio del peso de los adultos de <i>L. heermanni</i>	44
Figura 17. Promedio de éxito de eclosión por año.....	46
Figura 18. Promedio de éxito de eclosión por valle.....	47
Figura 19. Promedio de éxito de eclosión por edad.....	47
Figura 20. Promedio de polluelos nacidos por año.....	49
Figura 21. Promedio de polluelos nacidos por valle.....	49
Figura 22. Promedio de polluelos nacidos por edad.....	50
Figura 23. Polluelos observados vivos de <i>L. heermanni</i>	52
Figura 23a. Polluelos sobrevivientes en cada edad <i>L. heermanni</i>	53
Figura 24. Polluelos observados muertos de <i>L. heermanni</i>	54
Figura 24a. Mortalidad acumulada de polluelos <i>L. heermanni</i>	55
Figura 25. Promedio de polluelos juveniles producidos por año.....	56
Figura 26. Promedio de polluelos juveniles producidos por valle.....	57

Figura 27. Promedio de polluelos juveniles producidos por edad.....	57
Figura 28. Promedio del éxito a la edad juvenil por año.....	59
Figura 29. Promedio del éxito a la edad juvenil por valle.....	59
Figura 30. Promedio del éxito a la edad juvenil por edad	60
Figura 31. Promedio del éxito reproductivo por año.....	61
Figura 32. Promedio del éxito reproductivo por valle	62
Figura 33. Promedio del éxito reproductivo por edad.....	63
Figura 34. Variación de la Captura Por Unidad de Esfuerzo de sardina Monterrey (<i>S. caeruleus</i>) reportada por estado de Sonora.....	64

ÍNDICE DE CUADROS

Cuadro 1. Valles y años de estudio	39
Cuadro 2. Ji- cuadrada del tamaño de nidada	42
Cuadro 3. Gaviotas capturadas <i>L. heermanni</i>	43
Cuadro 4. Medidas de <i>L. heermanni</i>	45
Cuadro 5. Resultado del Anova para el éxito de eclosión.....	48
Cuadro 6. Resultado de la ji-cuadrada del número polluelos nacidos.....	50
Cuadro 7. Resultado de la ji-cuadrada del número de polluelos juveniles.....	58
Cuadro 8. Resultado del Anova para el éxito a la edad juvenil	61
Cuadro 9. Resultado del Anova para el éxito reproductivo.....	63

RESUMEN

El objetivo de este trabajo es determinar el efecto de la edad de los padres y de la disponibilidad de alimento anual, sobre el éxito reproductivo de la gaviota ploma (*Larus heermanni*), en las temporadas reproductivas 1989-1992 y 1995-1997 en la Isla Rasa, Baja California. Para ello se describió la sobrevivencia y su mortalidad de los polluelos en relación a su edad. Se analizó la influencia del sitio de anidación sobre los parámetros reproductivos. Se determinó la relación de la disponibilidad de alimento anual con el éxito de eclosión, con el éxito a la edad juvenil y con el éxito reproductivo de la gaviota ploma. Se comparó el peso promedio de la gaviota ploma entre el año de El Niño de 1992 con los años de disponibilidad de alimento. Se encontraron los siguientes resultados: 1) Los machos se aparean con las hembras de la misma edad; 2) El tamaño de la nidada, el número de polluelos nacidos, el número de polluelos juveniles, el éxito de eclosión, el éxito a la edad juvenil y el éxito reproductivo aumentaron conforme se incrementó la edad en la gaviota ploma; 3) La edad de los padres es el factor más importante que influye en el tamaño de la nidada, seguido por la disponibilidad de alimento anual; 4) La disponibilidad de alimento anual es el principal factor que influye en el éxito de eclosión y en el éxito reproductivo, seguido por la edad de los padres; 5) La disponibilidad de alimento anual es el principal factor que influye en el éxito a la edad juvenil, seguido por el sitio de anidación; 6) La edad de los padres y la disponibilidad de alimento anual influyen de igual manera, para el número de polluelos nacidos y en el número de polluelos juveniles; 7) La sobrevivencia de los polluelos fué alta en los años de disponibilidad de alimento y disminuyó drásticamente en el año del El Niño de 1992, en el cual el alimento escaseó; 8) El sitio de anidación sólo tuvo influencia en el éxito a la edad juvenil y en el éxito reproductivo; 9) La disponibilidad de alimento anual se relacionó positivamente con el éxito de eclosión y con el éxito reproductivo, sin embargo con el éxito a la edad juvenil estuvo al límite de la significancia; 10) Se encontraron diferencias significativas entre el peso promedio de la gaviota ploma entre el año de El Niño de 1992 con los años de disponibilidad de alimento, para el macho y para la hembra. La disminución del peso de las aves en el año de El Niño de 1992 coincidió con los valores más bajos de la Captura Por Unidad Esfuerzo de la sardina Monterrey (*Sardinops caeruleus*) reportados por la flota pesquera del Estado de Sonora. Sin embargo el peso de las aves más alto no coincidió con los valores más altos de la CPUE, esto es probablemente debido a que la disponibilidad de la sardina Monterrey no sea igual para las gaviotas plomas que para la flota sardinera. Se concluye que la edad de los padres en la gaviota ploma y la disponibilidad de alimento anual son los dos factores más importantes que influyen en el éxito reproductivo.

INTRODUCCIÓN

A partir de la conducta y la ecología de la reproducción de la gaviota ploma (*Larus heermanni*) que ha sido estudiada ampliamente en la población que anida en Isla Rasa, Baja California, se han planteado varias interrogantes en relación a su biología reproductiva, como son los movimientos migratorios, las tendencias de regresar a anidar al sitio de nacimiento, la duración del vínculo de la pareja a través de los años, la eficiencia de la búsqueda de alimento, las variaciones del tamaño de nidada, entre otros, en relación a la edad de los individuos.

En éste trabajo se estudió por primera vez la influencia de la edad de los padres, de la disponibilidad de alimento anual y del sitio de anidación en el éxito reproductivo y sus parámetros reproductivos en individuos marcados a través de varios años.

Éste estudio proporciona elementos que nos permiten contribuir al conocimiento de la biología reproductiva de esta especie.

OBJETIVOS

El propósito del presente trabajo es determinar tanto el efecto de la edad de los padres en el éxito reproductivo; como el efecto de la disponibilidad de alimento anual en el éxito reproductivo de la gaviota ploma (*Larus heermanni*), en diferentes temporadas reproductivas en Isla Rasa, Baja California.

Esto se llevó a cabo mediante los siguientes objetivos particulares:

- Conocer si se aparean individuos de la misma edad.
- Conocer como varían los parámetros reproductivos al avanzar la edad de los padres.
- Determinar si los parámetros reproductivos se relacionan con la disponibilidad de alimento anual.
- Describir la sobrevivencia y mortalidad de los polluelos (*Larus heermanni*) con relación a su edad.
- Comprobar el efecto del sitio de anidación en los parámetros reproductivos.
- Conocer como varían los parámetros reproductivos cuando se presentan las condiciones del fenómeno de El Niño.
- Determinar la relación entre la disponibilidad de alimento anual con el éxito de eclosión, el éxito a la edad juvenil y el éxito reproductivo de la gaviota ploma (*L. heermanni*).
- Conocer como varía el peso de la gaviota ploma (*L. heermanni*) en los años de estudio y determinar si existe alguna relación entre peso de los adultos con la disponibilidad de alimento anual.

ANTECEDENTES Y GENERALIDADES

En los seres vivos la reproducción se lleva a cabo en forma discontinua y la función reproductiva no puede ser maximizada en todas las etapas de la vida del individuo (Partridge 1989). La fecundidad estacional, ocupa sólo una parte del ciclo anual, la cual es llamada reproducción discontinua que ha sido estudiada extensamente (Lack 1968, Perrins 1970, Murton y Westwood 1977). Algunos organismos, como los animales de vida relativamente larga, muestran reproducción decadente o senescente, cuando esta se suspende antes del final de sus vidas (Fowler 1995). Existen 4 fases distintas en la reproducción: 1) La reproducción no se intenta, cuando hay una disminución anual de la salud o condición física, o cuando no se ha alcanzado la madurez sexual; 2) Comienza la reproducción, cuando hay un incremento anual de la salud o condición física en cada año; 3) En la etapa adulta, se alcanzan los éxitos reproductivos altos y se adquiere experiencia reproductiva; y 4) Cuando el incremento anual de la condición física disminuye y la reproducción finaliza antes que el individuo muera, se presenta reproducción decadente (Fowler 1995).

La reproducción en las aves depende de varios factores como por ejemplo: la edad, la probabilidad de adquirir pareja, la fecha de puesta, el tamaño de huevo, el tamaño de nidada, la habilidad de crianza y la sobrevivencia de los individuos (Ainley 1978, Saether 1990, Robertson et al. 1994), entre otros.

El éxito reproductivo de las aves marinas tiene varios componentes: como son el tamaño de nidada, el éxito de eclosión, y el éxito de vuelo. Cada uno de estos pueden ser afectados por diversos factores, tanto intrínsecos de los padres (la edad, la experiencia, la condición física, el esfuerzo, etc.) como del ambiente (disponibilidad de alimento, disponibilidad de sitios para anidar, condiciones climáticas, etc.). El conjunto de estos factores determinarán las presiones selectivas que afectan a los individuos de cada especie y cómo cada uno de ellos se ha adaptado a las diferentes condiciones a la que esta sujeto.

LA EDAD EN AMBOS MIEMBROS DE LA PAREJA

Se reportó una correlación cercana entre la edad de los machos con la de hembra en parejas en reproducción, en la gaviota patanegra (*Rissa tridactyla*) (Coulson 1966), en el charrán ártico (*Sterna paradisaea*) (Coulson y Horobin 1976) y en la gaviota de pico-

anillado (*Larus delawarensis*) (Haymes y Blokpoel 1980). En la gaviota de californiana (*Larus californicus*), Pugesek y Diem (1983) reportaron que en 22 parejas de las cuales se conocía la edad de ambos miembros, que el 61% fueron exactamente de la misma edad, y la diferencia en el promedio de edad de las parejas fué menor a medio año.

Rockwell et al. (1993) encontraron una correlación positiva entre la edad de las hembras y sus parejas machos en el pequeño ganso blanco (*Chen caerulescens caerulescens*), que es monógamo y la pareja dura de por vida. Al igual, Jouventin et al. (1999) encontraron una correlación significativa entre la edad del macho y la edad de la hembra en el albatros viajero (*Diomedea exulans*), demostrando un vínculo de la pareja en reproducción, al cual, se le atribuye un proceso de selección de parejas de la misma edad, la primera vez que se reproducen los machos de albatros viajeros (*D. exulans*) lo hacen con parejas hembras de la misma edad pero de diferente experiencia.

LA EDAD

En el tamaño de nidada

El tamaño de nidada es definido como el número de huevos puestos, incluyendo los huevos reemplazados que fueron encontrados en cada nido en la gaviota californiana (*L. californicus*) (Pugesek 1983). El tamaño de nidada también es definido como el número de huevos puestos por nido en la gaviota occidental (*Larus occidentalis*) (Ainley y Boekelheide 1990).

En la literatura revisada se encontró que en el pingüino ojo-amarillo (*Megadyptes antipodes*) (Richdale 1957), en la gaviota patanegra (*R. tridactyla*) (Coulson 1966), en el charrán ártico (*S. paradisaea*) (Coulson y Horobin 1976), en el charrán común (*Sterna hirundo*) (Hays 1978), y en la gaviota californiana (*L. californicus*) (Pugesek 1983), el tamaño de nidada aumentó conforme avanza la edad de los padres. Al igual, en el ganso de cara blanca (*Branta leucopsis*) (Forsslund y Larsson, 1992), y en el ganso blanco (*Anser caerulescens*) (Rockwell et al. 1993), se observó que individuos de mayor edad ponen nidadas de mayor tamaño. Individuos muy jóvenes de cormorán de Brandt (*Phalacrocorax penicillatus*) pusieron nidadas de tamaños menores que las aves de mayor edad (Boekelheide y Ainley 1989) y las parejas con machos de mayor edad, también produjeron nidadas de tamaños similares a las que ponen las hembras de mayor edad, confirmando que, los machos de mayor edad son parejas de las hembras de mayor edad (Boekelheide y Ainley 1989). Sin embargo, Davis (1975), reportó en la gaviota plateada

Antecedentes y generalidades

(*Larus argentatus*), un tamaño de nidada mayor en gaviotas de mediana edad, y que conforme avanza la edad, el tamaño de nidada disminuye un poco. Por otro lado, en la gaviota de pico-anillado (*L. delawarensis*), el tamaño de nidada se incrementa con la edad de los padres de 2 a 4 años de edad, bajó un poco a los 5 años, se incrementó ligeramente hasta los 7 años y nuevamente bajó de los 8 años (Haymes y Blokpoel 1980).

En el éxito de eclosión

El éxito de eclosión es definido como el número de huevos eclosionados expresados como el porcentaje del total del número de huevos puestos para la gaviota de pico-anillado (*L. delawarensis*) (Haymes y Blokpoel 1980). Pugsek y Diem 1983 mencionan que se define como el número de huevos por nido que exitosamente eclosionaron en la gaviota californiana (*L. californicus*). El éxito de eclosión también es definido como el número de huevos incubados, divididos entre el número de huevos puestos ($\times 100$) en gaviota occidental (*L. occidentalis*) (Ainley y Boekelheide 1990), y para la misma especie, como la proporción de huevos puestos que eclosionan por nido (Sydeman et al. 1991, Pyle et al. 1991).

En la gaviota pico-anillado (*L. delawarensis*), el éxito de eclosión aumentó conforme se incrementa la edad de los padres de 2 a 5 años, bajo un poco de 6 a 7 años y disminuyó en gaviotas de 8 a los 11 años de edad (Haymes y Blokpoel 1980). Davis (1975) observó que el éxito de eclosión fué mayor en la gaviota plateada (*L. argentatus*) de mayor edad. En la gaviota californiana (*L. californicus*) se encontró que el éxito de eclosión, aumentó con la edad de los padres (de 3 a 17 años) (Pugsek y Diem 1983). Éste se ve afectado por el número de huevos perdidos por depredación y, en menor grado, a los huevos que fracasaron al eclosionar, ambos, huevos depredados y eclosiones fracasadas disminuyeron conforme aumentó la edad de los padres (Pugsek y Diem 1983). También en la gaviota occidental (*L. occidentalis*) se encontró que, el éxito de eclosión aumentó conforme avanza la edad de los padres (de 3 a 9 años) (Pyle et al. 1991). Sin embargo, para la misma especie Sydeman et al. 1991, encontraron que el éxito de eclosión aumentó con la edad de los padres entre las gaviotas occidental jóvenes (3-5 años) y las gaviotas occidental de mediana edad (6-12 años), pero el éxito de eclosión se nivela entre las gaviotas occidental de mediana edad y las gaviotas occidental de mayor edad (13 -21 años).

En la sobrevivencia y mortalidad de polluelos

En la gaviota occidental (*L. occidentalis*), el número promedio de juveniles aumentó entre las aves jóvenes (3-5 años) y en las aves de mediana edad (6-12 años), pero el número promedio de juveniles se nivela entre las aves de mediana edad y las aves mayores (13-21 años) (Sydeman et al 1991).

La mortalidad de los hijos disminuyó al aumentar la edad en la gaviota de californiana (*L. californicus*), (Pugesek y Diem 1983), esta reducción de la mortalidad aumenta el éxito de vuelo (Pugesek y Diem 1983). En otros estudios con la gaviota californiana (*L. californicus*) han demostrado que individuos de mayor edad, defienden y alimentan más frecuentemente a sus hijos y pasan más tiempo en el cuidado paterno, comparado con aves jóvenes (Pugesek 1981, 1983). Los riesgos emprendidos por los padres de la gaviota californiana (*L. californicus*) en defender a sus hijos aumentan con la edad (Pugesek 1983) y las defensas contra el canibalismo intraespecífico resultaron en heridas o mortalidad en varios padres (Pugesek 1983). Revisando la literatura citada se encontró que en la gaviota occidental (*L. occidentalis*), los padres jóvenes no son capaces de defender a sus polluelos de la depredación intraespecífica, y /o muerte accidental debido a picotazos cuando los polluelos entran a territorios de adultos que no son parientes (Spear et al. 1987 y Penniman et al. 1990).

En el éxito de vuelo

El éxito de vuelo es definido como el número de jóvenes producidos por nido para la gaviota patanegra (*R. tridactyla*) (Coulson y White 1958). También es definido como el número de jóvenes producidos a la edad de volar en cada de nido para el pelicano pardo (*Pelecanus occidentalis californicus*) (Anderson et al. 1980). El éxito de vuelo se midió como el número de polluelos que sobrevivieron por nido, a 5 semanas o más en la gaviota californiana (*L. californicus*) (Pugesek y Diem 1983). El éxito de vuelo además es definido como el número de polluelos que alcanzaron la edad de volar entre el número de huevos incubados (x100) en la gaviota occidental (*L. occidentalis*) (Ainley y Boekelheide 1990), y para la misma especie, como la proporción de polluelos que eclosionan y alcanzan la edad de volar, de 6 a 7 semanas de edad (Sydeman et al. 1991, Pyle et al. 1991).

Davis (1975) reportó que el éxito de vuelo fué mayor para la gaviota plateada (*L. argentatus*) de mayor edad. En la gaviota californiana (*L. californicus*) se encontró que el éxito de vuelo, aumentó con la edad de los padres (de 3 a 17 años), y disminuyó la mortalidad de los hijos (Pugesek y Diem 1983). De igual forma, el éxito de vuelo en la gaviota occidental (*L. occidentalis*) aumentó

conforme aumenta la edad de los padres (de 3 a 9 años) (Pyle et al. 1991) y para la misma especie, Sydeman et al. (1991) reportaron que el éxito de vuelo aumentó de las aves jóvenes (3-5 años) a las aves de mediana (6-12 años) edad, pero entre las aves de mediana edad a las aves mayores (13-21 años) se estabilizó.

En el éxito reproductivo

Dentro de las estrategias de la historia de vida de las aves marinas, se han planteado cuatro hipótesis para explicar el aumento en el éxito reproductivo con la edad de las aves: 1) La experiencia reproductiva; 2) La fidelidad de la pareja a través de los años; 3) Las aves de mayor edad, aumentan el esfuerzo reproductivo para contrarrestar o compensar, el riesgo de la mortalidad; y 4) El aparente incremento en el éxito reproductivo con la edad es sencillamente una manera de explicar, el aumento en la sobrevivencia por una alta condición física individual, sin importar la edad o la experiencia (Nol y Smith 1987, Wooller et al. 1990).

El patrón general para las aves marinas es que la sobrevivencia y el éxito reproductivo de los individuos aumenta conforme avanza la edad; en algunas especies, el éxito reproductivo disminuye, cuando las aves son muy viejas (Lack 1968, Curio 1983, Fowler 1995).

El éxito reproductivo es determinado por el número de polluelos sobrevivientes por nido que alcanzan la edad de volar, a las 5 semanas de edad, por cada pareja en la gaviota californiana (*L. californicus*) (Pugesek 1981, Pugesek y Diem 1983). El éxito reproductivo también es definido por Ainley y Boekelheide (1990), como el número de polluelos que alcanzan la edad de volar dividido entre el número de nidos en los cuales fueron puestos los huevos (x100) para la gaviota occidental (*L. occidentalis*), y para la misma especie, como el número de polluelos que alcanzan la edad de vuelo por nido (Pyle et al. 1991).

En el charrán común (*S. hirundo*) (Austin 1945), en el pingüino ojo-amarillo (*M. antipodes*) (Richdale 1957), en el pingüino Adelie (*Pygoscelis adeliae*) (Ainley y Schlatter 1972), en la gaviota de pico-rojo (*Larus novaehollandiae scopulinus*) (Mills 1973), en la gaviota de pico-anillado (*L. delawarensis*) (Ryder 1975), en el charrán ártico (*S. paradisaea*) (Coulson y Horobin 1976), el charrán común (*S. hirundo*) (Hays 1978), salteador parásito (*Stercorarius parasiticus*) (Davis 1976), en el fulmar nortño (*Fulmarus glacialis*) (Ollasen et al. 1978), en la pardela común (*Puffinus puffinus*) (Brooke 1978), en la gaviota californiana (*L. californicus*) (Pugesek 1981), y en la pardela colacorta (*Puffinus tenuirostris*) (Wooller et al. 1990), el éxito reproductivo aumentó conforme aumenta la edad de los padres. En la gaviota occidental (*L. occidentalis*), el éxito reproductivo

aumentó conforme se incrementa la edad de los padres de 3 a 6 años, se estableció de 6 a los 8 años (Pyle et al. 1991), como resultado, de la fecha de puesta temprana, del aumento del tamaño de nidada, y de la mayor sobrevivencia de los huevos y de los polluelos.

LA EDAD Y LA EXPERIENCIA

La edad y la experiencia reproductiva están fuertemente correlacionadas, como la experiencia reproductiva no puede ser adquirida sin que además se incremente la edad, sin embargo, los dos no son idénticos. Un animal puede estar avanzando en su edad, pero todavía no tener experiencia reproductiva porque éste nunca ha intentado reproducirse o se ha reproducido. Así, la experiencia reproductiva es definida como la suma de las habilidades adquiridas a lo largo de la vida reproductiva (Fowler 1995).

En el tamaño de nidada

Existen algunos individuos marcados de los que se conoce su edad y su experiencia reproductiva, sean realizado algunos estudios que tienen considerados los efectos independientes de estos factores (Saether 1990, Fowler 1995), como en el salteador parásito (*S. parasiticus*) (Davis 1976), en el fulmar norteño (*F. glacialis*) (Ollason y Dunnet 1978), en el pingüino Adelia (*P. adeliae*) (Ainley et al. 1983). En la gaviota occidental (*L. occidentalis*), se encontró que el tamaño de nidada aumentó con la edad de los padres (de 3 a 9 años), y al igual, el tamaño de nidada se incrementó con la experiencia de los padres (Pyle et al. 1991). Sin embargo, en el pingüino Adelia (*P. adeliae*) (Ainley et al. 1983), en el ganso blanco (*A. caerulescens*) (Hammann y Cooke 1987) y en el cormorán de Brandt (*P. penicillatus*) (Boekelheide y Ainley 1987), el tamaño de nidada aumentó más con la edad de los padres, que con la experiencia reproductiva. Por otro lado, en la pardela colacorta (*P. tenuirostris*), el tamaño de nidada aumentó con la experiencia de las aves más experimentadas (Wooller et al. 1990).

En el éxito de eclosión

Pyle et al. (1991) reportaron que el éxito de eclosión aumentó con la edad de los padres y con la experiencia en la gaviota occidental (*L. occidentalis*) a través su aprendizaje reproductivo.

En el éxito reproductivo

La acumulación de la experiencia de un adulto en reproducción puede influenciar en el éxito reproductivo. Los efectos de la experiencia pueden ser medidos por comparación del éxito reproductivo en animales de la misma edad, pero, variando su experiencia, mientras que los efectos de la edad pueden ser identificados por comparación de animales de diferente edad con los que se reproducen por primera vez. Los componentes del éxito reproductivo son afectados tanto por la experiencia como por la edad (Fowler 1995). El éxito reproductivo aumenta con la edad y la experiencia en muchas especies de aves (Ryder 1981, Clutton-Brock 1988). La conducta, en la cual la experiencia de los padres puede influir en el éxito reproductivo se divide en dos componentes: 1) pueden ser más eficientes al incrementar el tamaño de nidada y/o el tamaño de los huevos, y criar mayor número de hijos y, 2) puede implicar un proceso en el cual, los procesos reproductivos previos pueden ser aprendidos y/o resultar en cambios fisiológicos que causa un mayor esfuerzo reproductivo en los padres (Pugesek 1983).

En la gaviota occidental (*L. occidentalis*) se demostró por separado que la edad y la experiencia reproductiva, aumentaron el éxito reproductivo (Ainley et al. 1983), y para la misma especie, Pyle et al. 1991 reportaron que el éxito reproductivo aumentó con la edad (de 3 a 9 años) y la experiencia de las aves, además de la condición física individual (Sydeman et al. 1991). En la pardela colacorta (*P. tenuirostris*) la edad tuvo mayor influencia en el aumento del éxito reproductivo que con la experiencia reproductiva (Wooller et al. 1990). En el fulmar norteño (*F. glacialis*), el éxito reproductivo aumentó con la experiencia de 3 años. (Ollasen et al. 1978). En la gaviota californiana (*L. californicus*) se encontró que con mayor experiencia, tiene mayor éxito reproductivo, porque ellas seleccionan mejores sitios para anidar (Pugesek y Diem 1983).

LA EDAD Y EL ESFUERZO REPRODUCTIVO

El esfuerzo reproductivo se mide en términos de energía invertida y, en el cual, aumenta el riesgo de mortalidad del individuo. (Fisher 1930). La energía invertida en los hijos actuales, reduce la disponibilidad de energía para el mantenimiento somático y el desarrollo, lo cual puede afectar a los futuros éxitos reproductivos. Así mismo aumenta la probabilidad de mortalidad y reduce la oportunidad de una reproducción futura. La selección natural, determina el tiempo

Antecedentes y generalidades

y el esfuerzo asignado en cada intento reproductivo, es consecuencia de la historia de vida de los organismos y su medio ambiente (Fisher 1958).

El esfuerzo reproductivo puede ser medido como la energía invertida en la incubación y termorregulación, en la búsqueda y obtención de alimento, en la obtención y defensa de un territorio para anidar, en el cortejo, en el número de huevos puestos, crianza de los polluelos, en la defensa contra depredadores, entre otros. Por lo tanto, el costo de este esfuerzo reproductivo, puede provocar un incremento de la mortalidad de los adultos.

En el éxito de vuelo

Para el pelícano pardo (*P. occidentalis californicus*) el esfuerzo reproductivo se midió como el número de parejas que intentan anidar y/o reproducirse en cada año (Anderson et al. 1981). En la gaviota californiana (*L. californicus*) el éxito de vuelo, aumentó con la edad de los padres jóvenes (3-6 años), de mediana edad (7-9 años) y mayores (11-18 años) y con el incremento del esfuerzo reproductivo (Pugesek 1981, 1983).

En el éxito reproductivo

El hecho de que el esfuerzo reproductivo puede aumentar con la edad del padre o de la madre, fué propuesto inicialmente por Williams (1966a, b), seguido por Gadgil y Bossert (1970), Schaffer (1974), Pianka y Parker (1975), Charlesworth y León (1976), Michod (1979), Pugesek (1981). En la gaviota californiana (*L. californicus*), el éxito reproductivo aumenta conforme se incrementa la edad de los padres y esfuerzo reproductivo. Por lo que se concluyó, que altos niveles de esfuerzo aumentaron el éxito reproductivo (Pugesek 1983). También, se encontró que en las gaviotas californianas (*L. californicus*), de mayor edad (de 11 a 17 años) realizan mayor esfuerzo en la defensa de las crías, que los padres jóvenes (menores de 10 años) (Pugesek 1983).

LA EDAD Y EL CUIDADO DE LAS CRÍAS

En el éxito de vuelo

El éxito de vuelo de la gaviota occidental (*L. occidentalis*) se ve afectado por la desaparición de los polluelos jóvenes y el hambre (Sydeman et al. 1991). Los riesgos emprendidos por los padres en la gaviota californiana (*L. californicus*) en defensa de sus hijos aumentaron con la edad de los padres. Las defensas en contra del canibalismo intraespecífico resultaron en heridas o mortalidad de varios de los padres. La duración del cuidado paterno de los polluelos, aumentó al incrementar la edad de los padres (Pugesek 1983). En la gaviota californiana (*L. californicus*) la mortalidad de los hijos disminuyó con el aumento de la edad de los padres. Por lo tanto, un mayor número de huevos y la disminución de la mortalidad de los hijos, contribuyeron al aumento del éxito de vuelo en padres de mayor edad (de 11 a 17 años) (Pugesek y Diem 1983).

PESO DE LAS AVES

El peso de las aves ha tenido gran relevancia en otros estudios, en la gaviota californiana (*L. californicus*) ambos sexos pierden peso continuamente a través del ciclo reproductivo (Pugesek 1984). En la gaviota californiana (*L. californicus*) de mayor edad pierden significativamente más peso durante la estación reproductiva comparado con gaviotas jóvenes (Pugesek 1984). La mayor pérdida de peso entre gaviotas de más edad es presumiblemente un resultado de criar a hijos más grandes, al mayor aporte de alimento y la mayor duración en el cuidado de los padres (Pugesek 1983). En la gaviota californiana (*L. californicus*) se encontró que la energía adicional invertida y la mayor pérdida de peso por padres de mayor edad al realizar grandes esfuerzo reproductivos a lo largo de la temporada de reproducción, puede debilitarlos, lo cual, puede aumentar el riesgo de mortalidad debido a que son más expuestos a las enfermedades, a la depredación ó reducir la condición física para a completar el regreso migratorio (Pugesek 1983, 1987).

Kartaschew en 1960 informó para el frailecillo ártico (*Fratercula arctica*) que en el peso de anidación, existe un máximo en donde gana peso y después lo pierde, el peso promedio del adulto es de 440 gr, un máximo en el peso de anidación de $\frac{3}{4}$ del peso del adulto (336gr) y en peso en el período de vuelo es $\frac{2}{3}$ del adulto (292gr). Y correspondiendo con los valores proporcionados por la USSSR son 500 gr, 400-450 gr (85%) del peso del adulto, y 330-370 gr (70%) del adulto respectivamente.

SITIO DE ANIDACIÓN

En la mayoría de las colonias de aves marinas, durante la estación reproductiva, las aves de mayor edad son las primeras en regresar a la colonia, y ocupar sus territorios reproductivos y en reproducirse, que las aves más jóvenes. (Coulson y White 1958, Mills 1973, Coulson y Horobin 1976, Ainley et al. 1983, Pugesek 1983, Boekelheide y Ainley 1989, Pyle et al. 1991).

En la gaviota californiana (*L. californicus*) se encontró que conforme aumenta la edad de los padres, los nidos fueron localizados al interior y más lejos de la orilla de la colonia, quedando protegidos del viento (Pugesek y Diem 1983). Las aves jóvenes pueden no ser capaces de procurar un sitio adecuado para anidar, porque ellos son menos competitivos o socialmente menos dominantes (Gilchrist et al. 1994, Part y Gustaffson 1994, Forslund y Larsson 1992, Wheelwright y Schultz 1994, Wiebe y Martin 1994). Además, las aves jóvenes pueden ser menos conocedoras en su elección de sitios de crianza para sus

polluelos, menos atentas a peligros externos y/o menos competentes en defender a sus progenies de los depredadores o ser menos expertas en proveer abrigo y alimento a sus crías (Martin 1995).

LA DISPONIBILIDAD DE ALIMENTO

En el tamaño de nidada

El tamaño de nidada y la disponibilidad de alimento han sido relacionados en diferentes estudios (Perrins 1970, Anderson et al. 1982, Anderson y Gress 1984, Coulson y Thomas 1985b, Boekelheide y Ainley 1989, Ainley y Boekelheide 1990, Pyle et al. 1991, Sydeman et al. 1991). El tamaño de nidada esta relacionado a la cantidad de alimento disponible en la gaviota californiana (*L. californicus*) (Pugesek 1983). El promedio del tamaño de nidada en la gaviota occidental (*L. occidentalis*), fué mayor en los años donde el alimento fué abundante, comparado con los años donde el alimento fué escaso (años de El Niño) (Ainley y Boekelheide 1990). Coulson y Thomas (1985b) también encontraron una disminución en el tamaño de nidada, en la gaviota patanegra (*R. tridactyla*) en años donde el alimento escaseó. La cantidad de alimento disponible y la eficiencia en la búsqueda de alimento están relacionadas con el número de huevos puestos por nido en la gaviota occidental (*L. occidentalis*) (Sydeman et al. 1991).

En el éxito de vuelo

Existen algunos estudios en aves marinas con relación a su éxito de vuelo y la disponibilidad de alimento (Perrins 1970, Anderson y Grees 1984, Coulson y Thomas 1985b, Boekelheide y Ainley 1989, Ainley y Boekelheide 1990, Pyle et al. 1991, Sydeman et al. 1991). Por otra parte, el éxito de vuelo depende en gran medida de los niveles de abundancia de la anchoveta norteña (*Engraulis mordax*) y su disponibilidad para el pelícano pardo (*P. occidentalis californicus*) (Anderson et al. 1980), para la misma especie el éxito de vuelo esta relacionado fuertemente con la abundancia de la anchoveta norteña cerca de las colonias reproductivas y a la abundancia en la región de la Bahía del Sur de California (Anderson et al. 1982).

En el éxito reproductivo

En el pelícano pardo (*P. occidentalis californicus*) (Anderson et al. 1982, Anderson y Gress 1984), en la gaviota de patanegra (*R. tridactyla*) (Coulson y Thomas 1985b), en el cormorán de Brandt (*P. penicillatus*) (Boekelheide y Ainley 1989), en la gaviota occidental (*L. occidentalis*) (Ainley y Boekelheide 1990, Pyle et al.

1991 y Sydeman et al. 1991), el éxito reproductivo está relacionado directamente con la disponibilidad de alimento. El éxito reproductivo del pelícano pardo (*P. occidentalis californicus*) está relacionado con la disponibilidad y la abundancia de la anchoveta norteña (*E. mordax*) (Anderson et al. 1980, Sunada et al. 1981). La disponibilidad de alimento explica, en parte, la variación anual de éxito reproductivo en la gaviota occidental (*L. occidentalis*) (Sydeman et al. 1991). En los años de baja disponibilidad de alimento, se encontró que el éxito reproductivo fue mayor en las gaviotas occidentales mayores (*L. occidentalis*) que en gaviotas occidentales jóvenes (*L. occidentalis*) (Sydeman et al. 1991). En gaviotas occidentales (*L. occidentalis*), la eficiencia en la búsqueda de alimento aumentó con la edad (Pyle et al. 1991). En años donde la disponibilidad de alimento es alta muchos cormoranes de Brandt jóvenes (*P. penicillatus*) se reprodujeron o intentaron reproducirse, pero en años donde la disponibilidad de alimento escasea (años de El Niño) pocos cormoranes de Brandt (*P. penicillatus*) o ninguno se reprodujeron (Boekelheide y Ainley 1989).

EL FENÓMENO DEL NIÑO

Se conoce con el nombre de "El Niño", no solamente a la aparición de corrientes oceánicas cálidas en las costas de América, sino a la alteración del sistema global océano-atmósfera que se origina en el Océano Pacífico Ecuatorial (es decir, en una franja oceánica cercana al Ecuador), generalmente durante un periodo comprendido entre diciembre y marzo. Este fenómeno se presenta a intervalos de dos a siete años y se caracteriza porque la superficie del mar y la atmósfera sobre él presentan una condición anormal durante un período que va de doce a dieciocho meses. Modernamente se nombra al fenómeno ENOS (ENSO en inglés), al evento de El Niño, Oscilación del Sur, denotando con ello el conjunto de alteraciones en los patrones normales de circulación del océano y la atmósfera (Magaña et al. 1994).

El fenómeno se inicia en el Océano Pacífico Tropical, cerca de Australia e Indonesia, y con él se altera la presión atmosférica en zonas muy distantes entre sí, se producen cambios en la dirección y en la velocidad de los vientos y se desplazan las zonas de lluvia en la región tropical (Magaña et al. 1994).

En condiciones normales, también llamadas condiciones No-Niño, los vientos Alisios (que soplan de este a oeste) apilan una gran cantidad de agua y calor en la parte occidental de este océano. El nivel superficial del mar es, en consecuencia, aproximadamente medio metro más alto en Indonesia que frente a las costas de Perú y

Ecuador. Además, la diferencia en la temperatura superficial del mar es de alrededor de 8° C entre ambas zonas del Pacífico (Magaña et al. 1994).

Las temperaturas más frías que se presentan frente a las costas de América del Sur se deben a otro fenómeno oceánico denominado surgencia, el cual se produce por la acción conjunta de los vientos y la rotación de la Tierra. Cuando los vientos provocan que el agua superficial se aleje de la costa o que diverja de una masa de agua superficial, el agua profunda emergerá hacia la superficie del océano, creando una corriente de surgencia. Mientras que las aguas superficiales son generalmente pobres en nutrientes (como fosfatos y nitratos), que son esenciales para el desarrollo del fitoplancton, las aguas profundas tienen altas concentraciones de estos nutrientes, lo que permite soportar altos niveles de productividad primaria, diversos ecosistemas marinos y, en consecuencia, grandes pesquerías. Las surgencias, por lo tanto, enfrían las aguas superficiales y las enriquecen con los componentes nutricionales necesarios para la productividad biológica. Las regiones donde hay surgencias, como las costas de California y Baja California, son entonces de las más ricas áreas biológicas del mundo (Magaña et al. 1994).

En condiciones No-Niño, las lluvias se localizan en el sureste de Asia, pues la formación de nubes y consecuente precipitación está asociada al aire ascendente que proviene del calentamiento del agua en esa zona del Pacífico. En cambio, el Pacífico Oriental (cerca de América) es relativamente seco (Magaña et al. 1994).

Durante "El Niño", por diferencia en la presión atmosférica, los vientos Alisios se debilitan o dejan de soplar. Las altas temperaturas superficiales del mar que había en la zona occidental gradualmente se desplazan hacia el este y, alrededor de seis meses después, alcanza la costa de América del Sur, en el extremo este del Pacífico. El desplazamiento de las altas temperaturas superficial del mar va acompañado de un enfriamiento relativo en el Pacífico Occidental, es decir, cerca de Asia (Magaña et al. 1994).

Los cambios en la temperatura influyen en la salinidad de las aguas, cambiándose, por lo tanto, las condiciones ambientales para los ecosistemas marinos. Estos cambios afectan las poblaciones de peces, especialmente en las áreas del Pacífico americano y, por ende, la actividad pesquera en ellas (Magaña et al. 1994).

La ocurrencia de El Niño significa que muchas regiones normalmente húmedas, como Indonesia, llegan a ser secas, mientras que las áreas normalmente secas, como las de la costa oeste de

Antecedentes y generalidades

América, se humedecen con precipitaciones intensas (Magaña et al. 1994).

Los cambios en la circulación atmosférica alteran el clima global, con lo que se afectan la agricultura, los recursos hídricos, la disponibilidad y abundancia de las poblaciones de peces que cambian en áreas costeras. Esto tiene repercusiones no deseadas, con impactos adversos en la producción y exportación pesquera y de otros productos alimenticios. Otros impactos adversos incluyen un aumento en la frecuencia de incendios forestales, inundaciones, erosión costera, alteraciones en el anidamiento de aves marinas y en los arrecifes coralinos, así como la presencia de tormentas tropicales (Magaña et al. 1994).

GENERALIDADES DE *Larus heermanni*

Larus heermanni es una especie perteneciente al Orden Charadriiformes, familia Laridae. El nombre común en castellano es gaviota ploma (Escalante et al. 2000). Es una ave marina de tamaño mediano (48 cm de largo y 130 cm de envergadura) (Murphy et al. 1987). El pico es robusto terminando ligeramente en forma de gancho. El adulto en plumaje de reproducción tiene la cabeza blanca, el anillo ocular y el pico rojos, el pecho y el cuello gris claro, el dorso y las alas gris oscuro, la cola y las plumas primarias y secundarias negras, con el ápice blanco y las patas negras (Figura 1).



Figura 1. Adulto de *Larus heermanni*

El plumaje fuera de la época de reproducción es similar al de reproducción pero presenta la cabeza jaspeada de color pardo grisáceo. No hay dimorfismo sexual en la coloración del plumaje. La gaviota ploma juvenil (*L. heermanni*) tiene todo el cuerpo de color café oscuro con el borde de todas las plumas de color beige, dándole un aspecto jaspeado (Figura 2).



Figura 2. Juveniles de *Larus heermanni*

En los subadultos son la cabeza, el pecho y el cuello de color pardo; la cola, las alas y las patas negras, el pico negro de color rojizo hacia la base, de 32 a 45 cm de longitud (Blake 1965) (Figura 3).



Figura 3. Subadulto de *Larus heermanni*

Se distribuye a lo largo de la costa oeste de Norte América en el Pacífico desde el sur de Canadá hasta el sur de México, incluyendo el Golfo de California e islas mexicanas. Durante la temporada de reproducción se encuentra en las islas, Rasa, Cardonosa, Choyuda, San Idelfonso, Carmen, San Jorge, Salsipuedes, Monserrat y San Esteban en el Golfo de California, y en las islas, Isabel, Marietas, Pajarera (en la Bahía de Chamela), La Peña y Cerotero (en Bahía Guayabitos) en Nayarit (Velarde 1989). Esta especie presenta una migración invertida con respecto al patrón general de migración del Hemisferio Norte, ya que viaja al norte en invierno hasta el sur de Canadá y al sur en verano hasta la costa sur de México (Velarde 1989).

La población de la gaviota ploma (*L. heermanni*) que anidan en Isla Rasa es el 95 % del total de la población mundial aproximadamente, con 260,460 individuos aproximadamente (Velarde 1999).

Los principales depredadores de huevos y polluelos de la gaviota ploma (*L. heermanni*) son la gaviota patas amarillas (*Larus livens*) (Velarde 1992), y en algunos años de este estudio la rata negra (*Rattus rattus*) que fué erradicada en 1995 (Velarde 1999), seguida de el cuervo común (*Corvus corax*), y el depredador de los adultos es el halcón peregrino (*Falco peregrinus*) (Velarde 1993).

La gaviota ploma (*L. heermanni*) anidan en colonias de tamaño y densidad variables. En promedio la densidad de anidación es de 71 nidos/100m² en valles, 9.5 nidos/100m² en rocas en Isla Rasa (Velarde 1989).

Los nidos reciben constante atención paterna, y ambos miembros de la pareja toman turnos de incubación después de primer huevo puesto (Velarde 1999). El pico de puesta de huevo ocurre 10 días después. La anidación es muy sincrónica y se ha demostrado tener un efecto positivo para evadir a sus depredadores (Velarde 1992, 1993). La sincronía de anidación también coincide con el período en el cual su alimento es más abundante en el área (Sokolow 1974, Hammann et al. 1988, Hammann 1991).

El territorio es de aproximadamente 1 m² en zona valle y mayor en zona de rocas, hasta 10 m²; es defendido por ambos sexos, durante el cortejo, el periodo de incubación y crianza de los polluelos. (Velarde comunicación personal).

Las gaviotas plomas (*L. heermanni*) cuidan a sus polluelos constantemente los primeros días después de eclosionar. Si los polluelos salen del territorio los padres vuelan hacia ellos y tratan de

obligarlos a regresar al territorio (Velarde 1999). Velarde (1989) reportó que a los 20 días de edad, los polluelos de la gaviota ploma (*L. heermanni*) ha pasado la fase de mayor mortalidad.

La gaviota ploma (*L. heermanni*) es pescadora y transporta el alimento dentro de su buche. Tanto el macho como la hembra se alternan para alimentar y cuidar a los polluelos, que se desarrollan rápidamente, alcanzando la talla del adulto a las 6 semanas de edad. Los juveniles son capaces de volar y obtener algo de alimento en forma independiente, a lo largo de la migración (Velarde 1999). Los adultos regurgitan el alimento y lo sostienen en el pico, de donde es tomado por sus polluelos. Durante un promedio de 6 a 8 semanas siguen siendo alimentados por sus padres en la isla. La alimentación esta constituida de un 60% - 97% por dos pequeños peces pelágicos, la sardina Monterrey (*Sardinops caeruleus*) y la anchoveta norteña (*E. mordax*) (Velarde et al. 1994), en aguas del Golfo de California; pocas roban alimento a otras gaviota plomas (*L. heermanni*) o a los charranes elegantes (*Sterna elegans*).

La sardina Monterrey (*S. caeruleus*) y la anchoveta norteña (*E. mordax*) migran de la Bahía de Guaymas hacia adentro de la Región de las Grandes Islas en primavera y verano (Sokolov 1974, Hammann et al. 1988, Hammann 1991) debido a la baja temperatura superficial del agua que prevalece en esta área (Bandan-Dangon et al. 1985). Cuando ocurre el evento de El Niño, que es la fase de ciclo caliente, la sardina Monterrey (*S. caeruleus*) y la anchoveta norteña (*E. mordax*), comienza a ser menos abundante en Región de las Grandes Islas (Hammann et al. 1988) y se han observado colapsos en la reproducción de las aves marinas (Velarde y Ezcurra 2002, Velarde et al. en prensa, Vieyra observación personal).

ÁREA DE ESTUDIO

Isla Rasa está situada en el Golfo de California, a los 28° 49' 24" latitud Norte y a los 112° 59' 03" longitud Oeste, a 60 km aproximadamente al sureste de Bahía de los Ángeles, Baja California, México (Velarde 1989) (Figura 4). La isla data del Mioceno Superior, en la formación Comondu, posterior a la Falla de San Andrés. Esta formación consta principalmente de conglomerados basálticos, aglomerados y lava con depósitos sedimentarios intercalados (Gastil et al. 1983). El clima es del tipo Bwx', muy seco y con lluvias escasas, repartidas a lo largo de todo el año, pero principalmente entre agosto y septiembre (García 1987). La temperatura superficial media del agua varía entre los 14 °C en febrero y los 30 °C en agosto (Robinson 1973 citado por Velarde 1989).



Figura 4. Isla Rasa situada en el Golfo de California, México

La isla es plana, de donde se deriva su nombre, con una superficie aproximada de 0.6 km² y una elevación máxima de 30 metros sobre el nivel del mar (Figura 5). Tiene aproximadamente una longitud de 1200

metros y 800 metros de ancho. La orilla de la isla esta formada por playas rocosas y acantilados de roca volcánica de altura variable. En el noroeste existen tres lagunas que se comunican con el mar y entre si durante las mareas más altas. El interior de la isla esta compuesta principalmente por colinas bajas de rocas volcánicas y grandes valles con enormes depósitos de guano (Velarde 1989). Vidal (1967) publicó una descripción muy detallada de la isla, con base en unos perfiles edafológicos que se hicieron en varios valles. Este autor sugiere, que algunos de estos se originaron directamente a partir de las acumulaciones de deyecciones de aves marinas y sedimentos sobre el lecho rocoso. Los valles más bajos pudieron haberse originado a partir de lagunas semejantes a las actuales. Se cree que estas antiguas lagunas probablemente emergieron por levantamientos tectónicos, que se cubrieron por sedimentos y guano, en donde posteriormente se fijaría la vegetación.



Figura 5. Isla Rasa, Baja California, México

La vegetación es muy escasa, la especie más abundante es el chamizo (*Atriplex barclayana*), seguida por las chollas (*Opuntia cholla*) y (*O. bigelovii*), escasos cardones (*Pachycereus pringleyi*), pitahayas agrias (*Machaerocereus gummosus*) y viejitos (*Lophocereus schottii*). Así como hay asociaciones de plantas halófitas típicas de vegetación de dunas costeras, a la que pertenecen las jaujas y las saladillas (*Sessuvium verrucosum*, *Salicornia pacifica* y *Abronia maritima*) y algunos arbustos (*Lycium brevipes*) y (*Cressun truxillensis*) (Velarde 1989).

En ella anidan gran cantidad de aves como el charrán elegante (*S. elegans*) aproximadamente con 180,000 individuos (Velarde comunicación personal). El charrán real (*Sterna maxima*) aproximadamente con 17,000 individuos (Velarde 1989 y Tobón 1992). Además, han anidado aves acuática y terrestres en diferentes años, una o varias veces, tales como el ostrero americano (*Haematopus palliatus*), la garceta rojiza (*Egretta rufescens*), el águila pescadora (*Pandion haliaethus*), el halcón peregrino (*F. peregrinus*), la lechuza de campanario (*Tyto alba*), el cuervo común (*C. corax*), el chivirín saltaroca (*Salpinctes obsoletus*), y el gorrión mexicano (*Carpodacus mexicanus*) (Velarde 1989,1999).

Se encuentran dos reptiles, uno endémico, el geko (*Phylodactylus tinkley*), y una pequeña lagartija introducida (*Uta stansburiana*) (Bourillon et al. 1988 y Velarde 1989). Existían hasta 1995 dos mamíferos introducidos, la rata negra (*R. rattus*) y el ratón europeo (*Mus musculus*) (Bourillón et al. 1988, Velarde 1989), los cuales fueron erradicados (Velarde 1999).

La presencia de gran número de aves reproduciéndose en la isla es debido a alta productividad marina en la Región de las Grandes Islas del Golfo de California (Velarde y Anderson 1994), que resulta de las corrientes de surgencia (Álvarez-Borrego 1983).

La Isla Rasa esta situada en una de las regiones oceánicas más productivas de océano en el mundo (Álvarez-Borrego y Lara-Lara 1991). La productividad marina es muy alta como resultado de una combinación de la zona costera y las mareas de surgencias (debido respectivamente al viento a lo largo de las áreas costeras y también a la acción de la marea en contra de las paredes costeras debajo del agua). La productividad marina varia anualmente, particularmente durante los años de El Niño (debido al fenómeno conocido como Oscilación del Sur de El Niño (ENSO), pero no es tan fuerte como en el océano Pacífico o el sur del Golfo de California (Álvarez-Borrego y Lara-Lara 1991).

Bourillón et al. (1988) reportaron que de la Isla Rasa se extrajeron 10 000 toneladas de guano cuando comenzó su explotación en los años de 1850, cuya mayor parte se embarcó hacia puertos europeos. Para el año de 1875 se estimó que aún restaban por extraerse 60 000 toneladas. Esta explotación concluyó casi por completo al inicio del siglo pasado, aunque se reportan explotaciones aisladas aún para 1911. Se cree que debido a esta actividad fué introducida la rata negra y el ratón europeo, así como se perturbó la vegetación y se despejaron zonas rocosas para facilitar la recolección del guano, modificando la topografía.

Por 1940 los colectores de huevo llegaban a extraer hasta 50 000 huevos en una temporada de reproducción, los cuales eran vendidos en los mercados de Hermosillo, Guaymas, San Felipe, Bahía Kino, La Paz, Mulegé y Santa Rosalía. Esto provocó una importante disminución en la población de las aves que anidan en la isla en la década de 1950 (Bourillon et al. 1988).

La Isla Rasa fué declarada Zona de Reserva Natural y Refugio de Aves Migratorias y de la Fauna Silvestre, por el Gobierno de los Estados Unidos Mexicanos el 30 de mayo de 1964 (Urdanivia 1964). Se construyó una pequeña casita en la isla, para la vigilancia e investigación que hasta la actualidad es ocupada cada temporada reproductiva de las aves de abril a junio, por investigadores. Durante la época de reproducción la isla es visitada por aproximadamente 300 turistas extranjeros y nacionales (Velarde comunicación personal). En el resto del año la Isla Rasa es habitada ocasionalmente por pescadores que se transportan en lanchas, para acampar y refugiarse del mal tiempo por algunos días (Velarde comunicación personal).

MÉTODOS

El presente estudio abarca los años de 1989 a 1992 y de 1995 a 1997, en los meses de abril a mayo con 3600 horas de trabajo de campo aproximadamente. Como continuación del programa anual de anillamiento de polluelos con anillos de aluminio del USFish & Wildlife Service iniciado en 1984, se buscaron a las gaviotas plomas (*L. heermanni*) marcadas anidando en los valles, en donde fueron anilladas cuando eran juveniles. Se trabajó en valles debido a que ahí es más fácil atrapar a los adultos y observar a los polluelos cuando nacen que en las colinas rocas. En la primera semana de abril cuando las gaviotas plomas (*L. heermanni*) se establecieron definitivamente en la isla, se entró caminando muy despacio junto al los nidos al interior de los valles de estudio (Figura 6). Las gaviotas se levantan momentáneamente y es posible verles el anillo. Cada nido en

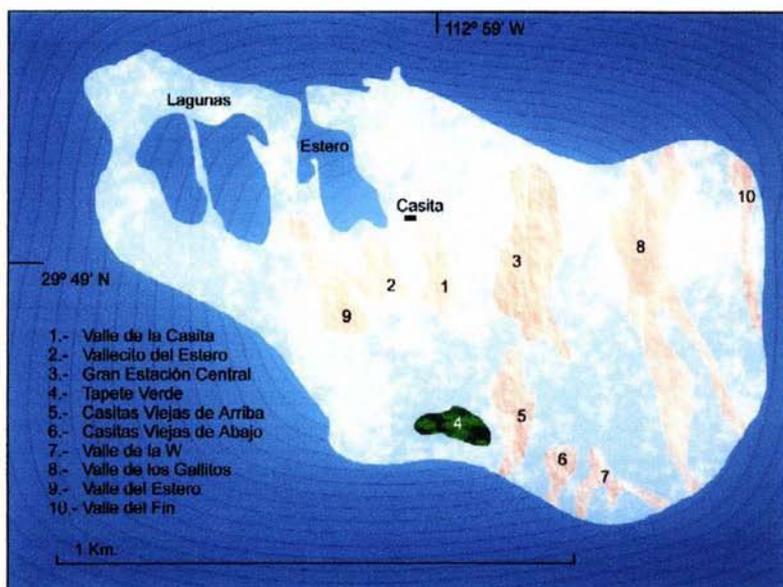


Figura 6. Valles en Isla Rasa, Baja California

donde se encontró una gaviota anillada fué marcado con una estaca de madera, pintada y numerada, a una distancia aproximada de 5 cm a la izquierda del nido (viéndose de frente el nido a partir de un punto de referencia preestablecido). Durante el período de puesta de huevos se revisó cada nido por lo menos cada tercer día y cuando fué posible, a

diario. Se marcó cada huevo de cada nido progresivamente de acuerdo al orden de puesta y de color diferente con un marcador indeleble. Un huevo se consideró perdido si este se encontraba roto o desaparecido. Durante el período de incubación se revisó cada huevo de cada nido, desde el primer día de puesta hasta el nacimiento del primer polluelo observado en cada año de estudio.

Tamaño de nidada

Se determinó el tamaño de nidada mediante el número de huevos puestos por nido a lo largo de la temporada reproductiva, incluyendo los huevos reemplazados. Se registró el tamaño de nidada final mediante el número de huevos puestos por nido menos el número de huevos rotos, depredados y/o desaparecidos, a lo largo de la temporada reproductiva, incluyendo el número de huevos reemplazados.

Se obtuvo el tamaño de nidada promedio y desviación estándar en los años y los valles de estudio, y por edad de las gaviotas plomas. Para conocer si la edad de los padres, el año de estudio y el sitio de anidación influyen en el tamaño de nidada, se empleó la prueba de ji-cuadrada. La significancia estadística fué asumida si $P < 0.05$.

Captura de adultos

Durante los últimos 10 días del período de incubación, se capturaron a las gaviotas plomas adultas (*L. heermanni*) de los nidos marcados. Para ello se entró nuevamente a los valles muy despacio para colocar trampas sobre los nidos marcados (desde 1 hasta 6 trampas como máximo, a la vez), las trampas son hechas con tela de gallinero con luz de malla de 3 cm, en forma de cilindro con paredes y techo, la base es libre. La entrada es de 15 cm de ancho aproximadamente, en forma de embudo sostenida por dos palos de madera de 30 cm de alto aproximadamente (Figura 7). La trampa se coloca tratando de no dirigir la entrada hacia otro territorio, ya que esto dificulta la entrada de la gaviota ploma (*L. heermanni*) a la trampa, ésta se fija sobre el guano y encima de ella se colocan un par de pequeñas piedras para dar soporte a la misma y una pequeña tela para proporcionar sombra a los huevos, debido a que, de lo contrario, los huevos recibirían más calor del necesario por irradiación del sol, afectando el desarrollo embrionario y/o provocando incluso la muerte del embrión. Una vez que la gaviota ploma (*L. heermanni*) localiza la entrada, entra a la trampa y se sienta a incubar, no dándose cuenta que está encerrada. Cuando la mayoría o todas las trampas están ocupadas se entra al valle muy despacio, se apresura o disminuye el paso dependiendo de cada situación (gaviota intranquila, tratando de

salir, etc.). Se toma a la gaviota ploma (*L. heermanni*) juntándole sus alas y patas al cuerpo se saca de la trampa y se encapucha para tranquilizarla.



Figura 7. Trampa de tela de gallinero

Se identificaron y se determinó la edad de los adultos marcados y capturados, mediante el número del anillo de aluminio. El número del anillo nos indica el año de nacimiento y el valle de nacimiento. Se observó en la mayoría de las 40 parejas capturadas en las cuales ambos miembros estaban anillados, que se apareaban con gaviotas de la misma edad, por lo que se hizo una prueba de correlación lineal de la edad. La significancia estadística asumida si $P < 0.05$.

A la gaviota ploma (*L. heermanni*) con anillo capturada se lleva a la estación provisional que está fuera del valle oculta entre alguna formación de rocas preexistente, donde se le pone una fajita de manta o de mezclilla para inmovilizarla y manejarla con facilidad. Se pesa con una pesola de 1000 g de capacidad y 10 g de precisión (Figura 8).



Figura 8. *Larus heermanni* siendo pesada

Se determinó el sexo de la gaviota ploma (*L. heermanni*) por el peso, por la altura del pico que se midió con un calibrador con una presión de 0.1 mm (Figura 9), y/o por observaciones del tamaño relativo en la pareja cuando sólo se capturó a un miembro de la pareja ya que se sabe que, en esta especie se presenta un dimorfismo sexual de talla y peso, los machos son un 15-20% mayores que las hembras (Velarde 1989, Velarde y Ecurra 2002).

Se obtuvo el peso promedio, la desviación estándar y el error estándar de las gaviotas por cada año de estudio. Para obtener la variación del peso de las gaviotas plomas (*L. heermanni*) en los años de estudio, se determinó por medio de la Prueba t para dos muestras suponiendo varianzas desiguales. La significancia estadística para todas las pruebas de t fué asumida si $P < 0.05$.

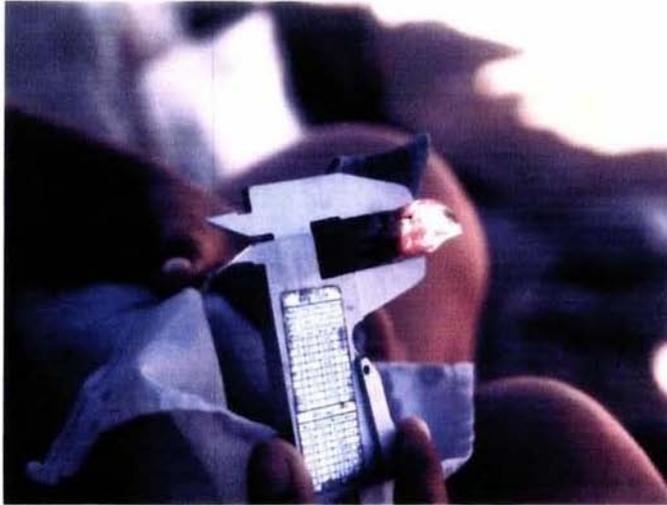


Figura 9. Medición de pico de *Larus heermanni* con calibrador

A las gaviotas plomas (*L. heermanni*) anilladas capturadas que tenían anillo de aluminio se les cambió por uno de acero inoxidable (Figura 10) que les dura de por vida. Se libera a la gaviota ploma (*L. heermanni*) y por último se quita la trampa del nido (las horas de trabajo fueron cuando la radiación del sol no era muy intensa, 7:00 a 10:30 aprox. y 16:00 a 18:30 aprox.). A los individuos capturados en 1989, 1991, 1992 1995, 1996 y 1997 se les cambió el anillo de aluminio por uno de acero inoxidable, en 1990 no se contó con anillo de acero, en 1989, 1990 y 1991 al otro miembro de la pareja se le anillo de color rojo, en 1992 además del anillo de acero, se les colocó 3 anillos de color diferentes, combinaciones únicas para cada pareja.



Figura 10. Reanillamiento con anillo de acero inoxidable

En los valles de estudio se registraron diariamente los nacimientos (Figura 11) y el número de polluelos vivos, desde los últimos días de abril y a principios de mayo, hasta mediados de junio, cuando comienzan a formarse las guarderías. Se utilizaron binoculares (10X40 110m/1000m) y/o telescopio (10x, 40x, 100x) en la revisiones. Las observaciones se realizaron en las horas de menos radiación mencionadas anteriormente (ya que es la hora en que se facilita la observación de los anillos, por llegar los rayos del sol en forma oblicua), alternándose en cada valle para confirmar la existencia de los polluelos.

El éxito de eclosión

El éxito de eclosión se determinó mediante el número de polluelos nacidos, entre el número de huevos puestos por nido. Se calculó el éxito de eclosión promedio y desviación estándar por el año y el valle de estudio, y por edad de las gaviotas plomas (*L. heermanni*). Para determinar si la edad de los padres, el año de estudio y el valle de estudio influyen en el éxito de eclosión se utilizó la prueba multivariada ANOVA, modelo lineal factorial. La significancia estadística fué asumida si $P < 0.05$. Se obtuvo el número de polluelos nacidos promedio y desviación estándar por año y valle de estudio, y por edad de las gaviotas. Para determinar si la edad de los padres, el año de estudio y el valle de estudio influyen en el número de polluelos nacidos promedio se utilizó la prueba de Ji-cuadrada. La significancia estadística fué asumida si $P < 0.05$.



Figura 11. Nacimiento de uno de los primeros polluelos *Larus heermanni*

La sobrevivencia de los polluelos se determinó mediante el porcentaje de polluelos que sobreviven a cada edad, fué calculada con el número de polluelos vivos para cada edad entre el total de polluelos observados vivos ($\times 100$). La mortalidad se determinó mediante el porcentaje de polluelos que murieron a cada edad, a través del número de polluelos que murieron para cada edad entre el total de polluelos observados vivos ($\times 100$). Se obtuvo la sobrevivencia acumulada y la mortalidad acumulada según la edad, y se comparó entre años cuando la disponibilidad de alimento es mayor (1990, 1991 y 1995 (años tomados al azar)) y en un año donde la disponibilidad de alimento es más baja, cuando se presenta el fenómeno de El Niño (1992).

El éxito a la edad juvenil

El éxito a la edad juvenil se determinó mediante el número de polluelos juveniles que sobrevivieron a la edad de 27 días o más (edad determinada por la sobrevivencia que será explicada en resultados), entre el número de polluelos nacidos por nido para la gaviota ploma (*L. heermanni*).

Se obtuvo el número de polluelos juveniles promedio y desviación estándar según el año y el valle de estudio, y por edad de las gaviotas. Se calculó el éxito a la edad juvenil promedio y desviación estándar por año y valle de estudio, y por edad de las gaviotas. Para determinar si el año de estudio, el valle de estudio y la edad de los padres influyen en el éxito a la edad juvenil se realizó por medio de la prueba multivariada ANOVA modelo lineal factorial. La significancia estadística fué asumida si $P < 0.05$.

El éxito reproductivo

El éxito reproductivo se determinó mediante el número de polluelos juveniles que sobrevivieron a la edad de 27 días o más, entre el número de huevos puestos por nido. Se calculó el éxito reproductivo promedio y desviación estándar por año y valle de estudio, y por edad de los padres. Para determinar si la edad de los padres, el año de estudio y, valle de estudio influyen en el éxito reproductivo se empleó por medio de la prueba multivariada ANOVA modelo lineal factorial. La significancia estadística fué asumida si $P < 0.05$.

La disponibilidad de alimento anual

Durante los años de estudio se presentan diferencias en los factores ambientales como el clima, el fenómeno de El Niño, la disponibilidad de alimento, entre otros. En el presente estudio se relacionó el factor año de estudio sólo con la disponibilidad de alimento. La disponibilidad de alimento anual se infirió a través de los valores anuales de la Captura Por Unidad de Esfuerzo de la sardina Monterrey, reportada en toneladas métricas por la flota sardinera del estado de Sonora que opera en el Golfo de California de febrero a julio (Cisneros et al. 1991) y coincide con la temporada de reproducción de la gaviota ploma (*L. heermanni*) ya que esta flota captura el producto en el área coincidente con el área de estudio (Luch-Belda et al. 1986). La flota sardinera de Sonora captura el producto entre la Bahía de Guaymas y la región de las Grandes Islas (Cisneros et al. 1991). Los peces pelágicos menores que principalmente capturan son la sardina Monterrey y la anchoveta norteña entre otros.

Se determinó la relación entre la disponibilidad de alimento anual con el éxito de eclosión, el éxito de vuelo y el éxito reproductivo, a través de una prueba de correlación lineal. La significancia estadística fué asumida si $P < 0.05$.

RESULTADOS

Ocupación del sitio de anidación en Isla Rasa

Las gaviotas plomas (*L. heermanni*) llegan a la Isla Rasa desde principios de febrero hasta finales de marzo, cuando han llegado la mayoría de las aves comienzan a concentrarse en grandes grupos circulares en el mar cerca de la isla, del centro de estos grupos levantan el vuelo, en varios puntos en el mar cerca de la isla. Estos vuelos son concéntricos, sincronizados y circulares, las gaviotas plomas (*L. heermanni*) comienzan a entrar a la isla volando en círculos cada vez más amplios hasta entrar a los valles y a las colinas, empiezan a aterrizar en sus territorios desde las orillas hacia el interior de la isla. Estos vuelos comienzan alrededor de las 18.00 pm y continúan hasta al anochecer. Las aves permanecen en la isla hasta la mañana siguiente, al amanecer empiezan los vuelos circulares nuevamente y abandonan la isla durante el día, esto se repite por varias semanas llevándose a cabo cortejos, cópulas, formación de nidos, luchas y defensas de los territorios, la formación y el reconocimiento de parejas durante la noche, hasta que un día entre finales de marzo y principios de abril, ya no abandonan la isla.

Época y hábitat de anidación

A principios de abril las gaviotas plomas (*L. heermanni*) se han establecido en la Isla Rasa, entonces se forman los territorios, se establecen los nidos y comienza las puestas de huevos e incubación. El nacimiento de los polluelos empieza a principios de mayo, los polluelos comienzan a volar a mediados de junio de cada año (seis semanas es la edad en la cual han emplumado) y a principios de julio empiezan los vuelos migratorios de regreso.

Esta especie, al igual que las demás gaviotas anida siempre en el suelo. En la Isla Rasa anidan en un terreno plano en los valles o rocoso en las colinas (Figura 12). Utiliza como sustratos guano, terrenos con piedras de tamaño irregular o cubiertos parcialmente con arbustos.



Figura 12. Hábitat de anidación en valle y colina rocosa

Valles y años de estudio

Se trabajó en 7 valles de la Isla Rasa a lo largo de 7 temporadas reproductivas (Cuadro 1). En este estudio el número de valles por año dependió del número de gaviotas plomas (*L. heermanni*) anilladas encontradas y del número de personas que ayudaron a la captura de gaviotas plomas (*L. heermanni*).

Tamaño de la nidada

Se marcaron un total de 1560 nidos en cuales se encontró por lo menos a una gaviota ploma (*L. heermanni*) anillada, esto se realizó con el propósito de poder capturar al mayor número posible de gaviotas para tener representadas todas las edades. Para el presente estudio sólo se consideraron los nidos en donde se capturó por lo menos una gaviota ploma (*L. heermanni*) anillada.

Cuadro 1. Valles y años de estudio

VALLES DE ESTUDIO	AÑOS DE ESTUDIO						
	1989	1990	1991	1992	1995	1996	1997
CASITAS VIEJAS DE ABAJO	X	X	X	X	X	X	X
CASITAS VIEJAS DE ARRIBA	X	X	X	X	X	X	X
VALLE DE TAPETE VERDE	X	X	X	X	X		
VALLECITO DEL ESTERO	X		X	X	X	X	X
VALLE DE LA CASITA			X	X	X	X	X
VALLE DE LA GRAN ESTACION CENTRAL				X	X	X	
VALLE DE LA W				X			

El tamaño promedio de nidada en la gaviota ploma (*L. heermanni*) varió anualmente. El tamaño promedio de nidada más alto se observó en 1995 con 2.49 huevos por nido (d.e. \pm 0.56, n=96) y el más bajo en 1996 con 1.78 huevos por nido (d.e. \pm 0.58, n=237). En el año de El Niño de 1992, el tamaño promedio de nidada fué un poco mayor al promedio más bajo, y fué 1.87 huevos por nido (d.e. \pm 0.56, n=203) (Figura 13).

El tamaño promedio de nidada por valles fué comparado entre todos los valles, excepto el Valle de la W debido a que sólo se muestreó un año, en el año de El Niño de 1992 con 1.76 huevos por nido (d.e. \pm 0.61, n=45).

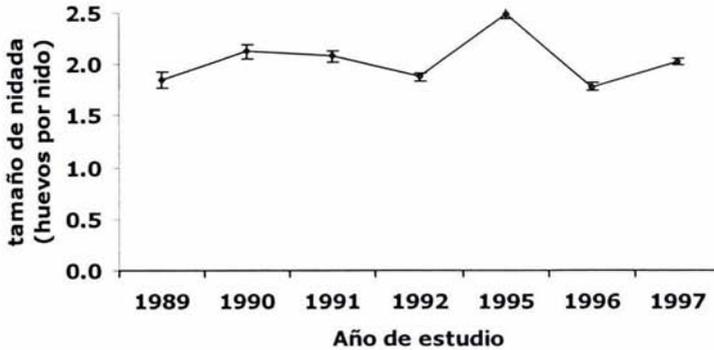


Figura 13. Promedio del tamaño de nidada por año

En el Valle de Casitas Viejas de Arriba se observó el tamaño promedio de nidada más alto con 2.12 huevos por nido (d.e. \pm 0.56, n=183) y en el Vallecito del Estero el más bajo con 1.83 huevos por nido (d.e. \pm 0.65, n=241) (Figura 14).

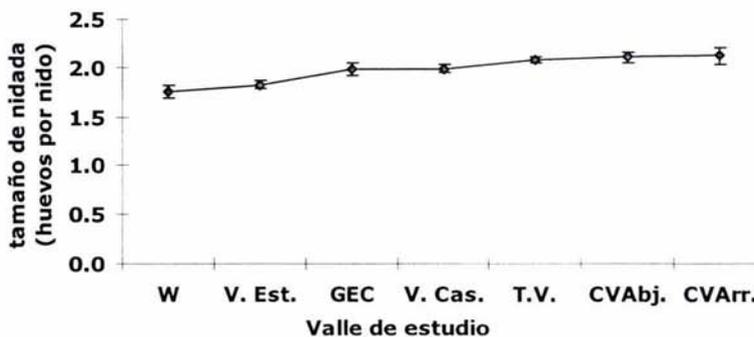


Figura 14. Promedio del tamaño de nidada por valle

- V. Cas. = Valle de la Casita
- CVAbj. = Valle de Casitas Viejas de Abajo
- CVArr. = Valle de Casitas Viejas de Arriba
- V. Est. = Vallecito del Estero
- GEC = Valle de la Gran Estación Central
- T.V. = Valle de Tapete Verde
- W = Valle de la W

A la edad de 13 años se encontró el tamaño promedio de nidada más alto con 2.3 huevos por nido (d.e.±0.50, n=9) y a la edad de 4 años el más bajo con 1.82 huevos por nido (d.e. ±0.67, n=103). El tamaño promedio de nidada aumentó de 4 a 6 años la edad, disminuyó un poco los 7 años, volvió a incrementarse hasta los 11 años, nuevamente disminuyó un poco a los 12 años y a los 13 años aumentó considerablemente (Figura 15).

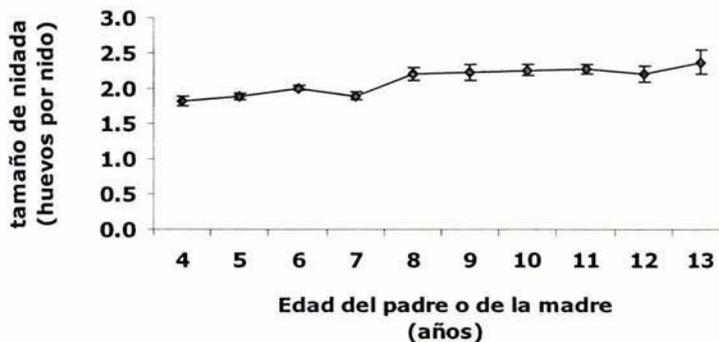


Figura 15. Promedio del tamaño de nidada por edad

Los resultados de la prueba de ji-cuadrada para el tamaño promedio de nidada detectaron que el factor más importante que intervino fué la edad de los padres ($n=10$, $\chi^2=11.68$, g.l.=1, $P<0.0006$), seguido por el año de estudio ($n=7$, $\chi^2= 19.62$, g.l.=6, $P<0.003$), el valle de estudio no fué significativo ($n=7$, $\chi^2= 2.17$, g.l.=6, $P=0.90$) (Cuadro 2).

Cuadro 2. Resultado de la prueba de Ji-cuadrada para la variable tamaño de nidada

FUENTE	X²	g.l.	P
AÑO n=7	19.62	6	< 0.003
EDAD n=10	11.68	1	< 0.0006
VALLE n=7	2.17	6	0.90
ERROR	191.45	1112	
TOTAL	224.92	n=1125	

La edad de los adultos

Se capturó un total de 1183 gaviotas plomas (*L. heermanni*) anilladas y 368 gaviotas plomas (*L. heermanni*) sin anillo que eran parejas de las anilladas, sólo se pudo determinar la edad de 1146 gaviotas plomas (*L. heermanni*) anilladas, debido a que en 37 gaviotas plomas (*L. heermanni*) el anillo de aluminio se encontró gastado y no fué posible leer el número. Se observó un total de 1126 nidos con 830 machos y 316 hembras. Se capturó 40 parejas en las cuales ambos miembros estaban anillados (Cuadro 3).

El rango de edades de las gaviotas fué de 4 a 13 años. El coeficiente de correlación entre las 40 parejas en donde ambos miembros tenían la misma edad fué positivo ($r=0.7608$ $P<0.0005$, $n=40$), por lo cual, se juntaron todos los datos de hembras y de machos para todas las pruebas estadísticas.

Cuadro 3. Gaviotas capturadas *Larus heermanni*

AÑO	NIDOS n=	MACHOS n=	HEMBRAS n=	PAREJAS n=
1989	69	44	25	7
1990	63	40	23	2
1991	133	83	50	14
1992	204	138	65	9
1995	96	70	26	0
1996	237	181	46	4
1997	325	254	81	4
Total	1126	830	316	40

Peso de los adultos

Se pesó un total de 1551 gaviotas plomas (*L. heermanni*) capturadas. El peso de las gaviotas plomas (*L. heermanni*) hembras y machos fluctuó a través de los años de estudio. En años de disponibilidad de alimento, el peso promedio más alto se observó en 1990, para el macho y la hembra, y fué de 505.43 g (d.e.± 27.96, n=51) y 424.93 g (d.e.±41.43, n=44), respectivamente. El peso promedio más bajo, se observó en 1996, para el macho y la hembra, y fué de 481.93 g (d.e.±38.30, n=198) y 396.48 g (d.e.±39.16, n=63), respectivamente. En el año de El Niño de 1992, año de baja disponibilidad de alimento, se observó el peso más bajo de todos los años de estudio, para el macho y la hembra, y fué 460.08 g (d.e.±37.31, n=183) y 380.37 g (d.e.±35.41, n=142), respectivamente (Figura16).

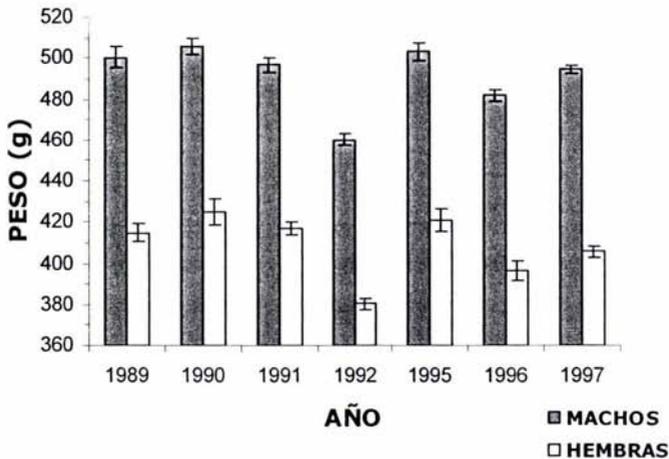


Figura 16. Promedio del peso de los adultos *Larus heermanni*

De acuerdo al análisis de la prueba de t se encontraron diferencias significativas entre el peso promedio de la gaviota ploma (*L. heermanni*) del año de El Niño de 1992 con el peso promedio más alto del 1990, tanto para el macho ($t = 9.470$, g.l.= 105, $P < 9.485E-16$) como para la hembra ($t = 6.443$, g.l.= 64, $P < 1.74731E-08$). Al comparar el peso promedio del año de El Niño de 1992, con el peso promedio más bajo del 1996 también fué significativo para el macho ($t = 5.639$, g.l.= 378, $P < 3.35807E-08$) y para la hembra ($t = 2.831$, g.l.= 112, $P < 0.0055$).

Al llevar a cabo la comparación entre el peso promedio más bajo del 1996 con el peso promedio más alto del 1990 se observaron diferencias para el macho ($t = 4.929$, g.l.=104, $P < 3.1353E-06$), y para la hembra ($t = 3.596$, g.l.=89, $P < 0.0005$).

Medidas

En 1989 y 1990 se tomaron las medidas merísticas de las gaviotas plomas (*L. heermanni*) anilladas. Se encontró que la gaviota macho es generalmente 15% mayor que la gaviota hembra (Cuadro 4).

Cuadro 4. Medidas de *Larus heermanni*

MEDIDA	HEMBRA		MACHO	
	media	$\pm \sigma$	media	$\pm \sigma$
n=107				
PESO g	434.15	39.07	521.08	42.67
DEDO MEDIO mm	44.04	2.12	47.40	2.37
TARSO mm	52.19	2.49	55.72	2.29
LARGO DE PICO mm	42.93	2.06	47.53	3.01
ANCHO DE PICO mm	10.66	0.78	11.81	0.70
ALTURA DE PICO mm	13.24	0.60	15.26	0.55
CUERDA ALAR mm	348.01	6.76	364.69	19.37

El éxito de eclosión

Desde que eclosionan los polluelos permanecen en el nido y dentro del territorio en donde son cuidados y protegidos por sus padres.

El éxito promedio de eclosión más alto se observó en 1997 con 0.89 polluelos nacidos/huevos puestos por nido (d.e. \pm 0.28, n=325) y el más bajo en el año de El Niño de 1992 con 0.36 polluelos nacidos/huevos puestos por nido (d.e. \pm 0.45, n=203) (Figura 17).

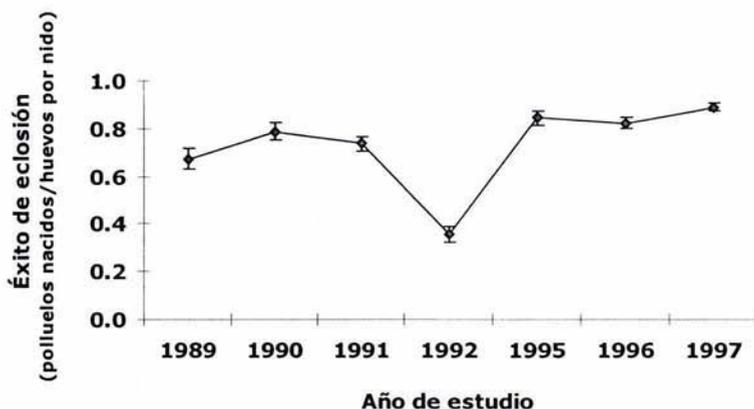


Figura 17. Promedio de éxito de eclosión por año

El éxito promedio de eclosión por valles fué comparado entre todos los valles, excepto el Valle de la W debido a que sólo se muestreó en el año de El Niño, y fué 0.33 polluelos nacidos/huevos puestos por nido (d.e. \pm 0.43, n=45).

En el Vallecito del Estero se observó el éxito promedio de eclosión más alto con 0.80 polluelos nacidos/huevos puestos por nido (d.e. \pm 0.36, n=241) y los más bajo en el Valle de Tapete Verde con 0.71 polluelos nacidos/huevos puestos por nido (d.e. \pm 0.40, n=106) y en el Valle de la Gran Estación Central con 0.71 polluelos nacidos/huevos puestos por nido (d.e. \pm 0.42, n=103) (Figura 18).

A la edad de 12 años se registró el éxito promedio de eclosión más alto con 0.97 polluelos nacidos/huevos puestos por nido (d.e. \pm 0.10, n=34) y a la edad de 4 años el más bajo con 0.71 polluelos nacidos/huevos puestos por nido (d.e. \pm 0.38, n=103). El éxito promedio de eclosión en la gaviota ploma (*L. heermanni*) aumentó conforme se incrementó la edad hasta los 8 años, de los 8 a los 9 años se nivela, bajó a los 10 años y comenzó a subir hasta los 12 años y bajó ligeramente a los 13 años (Figura 19).

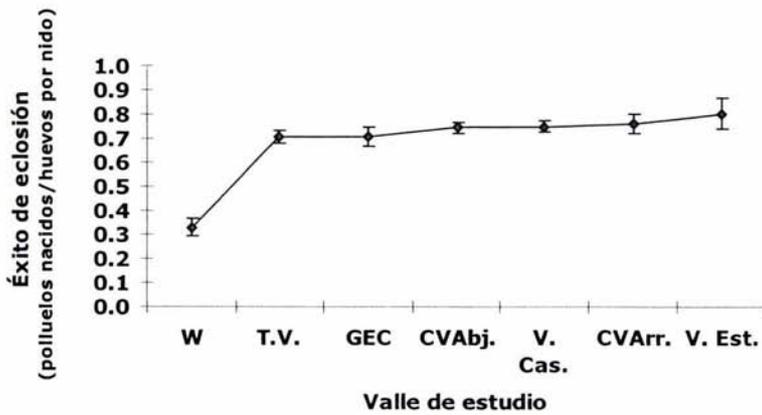


Figura 18. Promedio de éxito de eclosión por valle

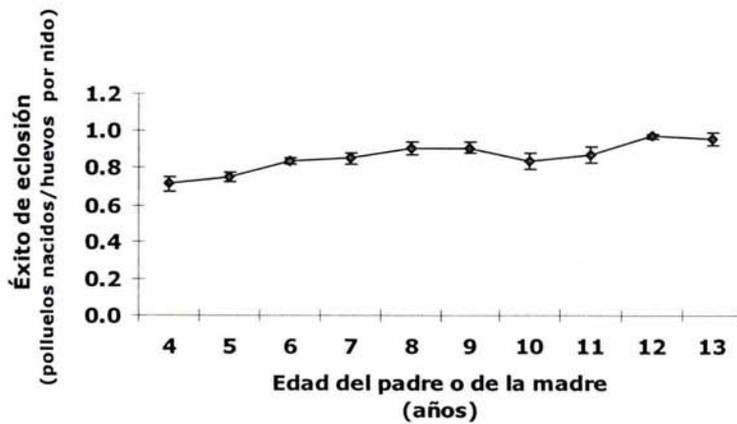


Figura 19. Promedio de éxito de eclosión por edad

De acuerdo al análisis de ANOVA para el éxito de eclosión, el resultado indicó que el año de estudio es el principal factor que intervino ($n=1126$, $F=55.83$, $g.l.=6$, $P<0.00001$), seguido por la edad de los padres ($n=1126$, $F=10.41$, $g.l.=1$, $P<0.001$) pero el valle no tuvo influencia ($n=1126$, $F=1.25$, $g.l.=6$, $P=0.28$) (Cuadro 5).

Cuadro 5. Resultado del Anova para el éxito de eclosión

FUENTE	ÉXITO DE ECLOSIÓN		
	n = 1126	g.l.	F
AÑO n=7	6	55.83	< 0.00001
EDAD n=10	1	10.41	<0.001
VALLE n=7	6	1.25	0.28

Sobrevivencia y mortalidad de polluelos

En 1995 se observó el número promedio de polluelos nacidos más alto con 2.10 polluelos por nido (d.e. \pm 0.89, $n=96$) y en el año de El Niño de 1992 el más bajo con 0.67 polluelos por nido (d.e. \pm 0.83, $n=203$) (Figura 20).

El número promedio de polluelos nacidos por valles fué comparado entre todos los valles, sin incluir el Valle de la W debido a que sólo se muestreó en el año de El Niño, y fué 0.60 polluelos por nido (d.e. \pm 0.78, $n=45$).

En el Valle de Casitas Viejas de Arriba se encontró el número promedio de polluelos nacidos más alto con 1.63 polluelos por nido (d.e. \pm 0.88, $n=183$) y en el Valle de Tapete Verde y el Vallecito del Estero los más bajo con 1.44 polluelos por nido (d.e. \pm 0.82, $n=106$) y 1.44 polluelos por nido (d.e. \pm 0.80, $n=241$) respectivamente (Figura 21).

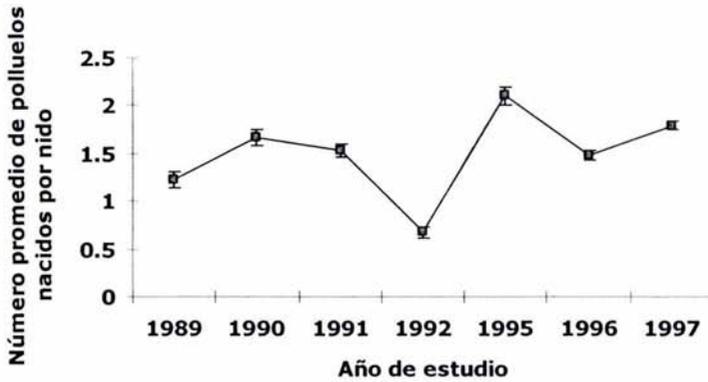


Figura 20. Promedio de polluelos nacidos por año

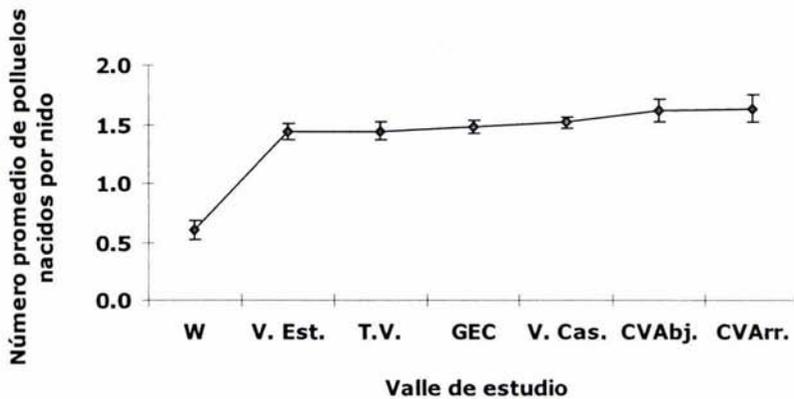


Figura 21. Promedio de polluelos nacidos por valle

El número promedio de polluelos nacidos más alto se observó a la edad de 13 años con 2.22 polluelos por nido (d.e. \pm 0.44, n=9) y el más bajo a la edad de 4 años con 1.26 polluelos por nido (d.e. \pm 0.77, n=103) (Figura 22).



Figura 22. Promedio de polluelos nacidos por edad

El resultado del análisis de Ji-cuadrada indicó que tanto el año de estudio ($n=7$, $\chi^2=159$, g.l.=6, $P<0.00001$) como la edad de los padres ($n=10$, $\chi^2=22.82$, g.l.=1, $P<0.00001$), intervienen para el número promedio de polluelos nacidos, mientras que el valle no tuvo influencia (Cuadro 6).

Cuadro 6. Resultado de la prueba de Ji-cuadrada para la variable polluelos nacidos

FUENTE	χ^2	g.l.	P
AÑO n=7	159	6	< 0.00001
EDAD n=10	22.82	1	< 0.00001
VALLE n=7	3.7	6	0.76
ERROR	684.57	1112	
TOTAL	869.8	n=1125	

Cuando los polluelos cumplen de 4 a 5 semanas de edad son más independientes de sus padres. Después de las 6 semanas de edad empiezan a reunirse en grupos llamados guarderías, día con día más polluelos se unen a estas guarderías obteniendo protección dentro de ellas. Desde estos momentos se pierde la relación con su nido y/o territorio. Los polluelos empiezan a practicar sus primeros vuelos, son capaces de ir a tomar agua en forma independiente y bañarse, así como regresar al territorio en donde se reúnen con sus padres para ser alimentados. En ocasiones, cuando los polluelos salen más jóvenes de sus territorios, no son capaces de regresar con sus padres, debido a que son picados por otros adultos o polluelos más grandes siendo, alejados cada vez más de sus territorios, por lo que se pierden, muriendo de sed, hambre e insolación.

En los años de disponibilidad de alimento la sobrevivencia se estabilizó entre 27 y 28 días de edad, a una semana más temprana comparada con en el año de El Niño de 1992 que fué los 35 días de edad (Figura 23, 23a.).

La mortalidad de los polluelos de la gaviota ploma (*L. heermanni*) fué del 33%-45% en 1990, 1991 y 1995 y se estabilizó entre los 27 y 28 días edad. Se encontró una notable diferencia comparando con el año de El Niño de 1992, en donde la mortalidad de los polluelos fué del 76 % y se estabilizó a partir de los 35 días de edad (Figura 24 y 24a.). La fase de mayor mortalidad en los años de 1991 y 1995 fué en los primeros los 13 días de edad.

En el año de 1990 la mortalidad fué fluctuando al avanzar la edad de los polluelos hasta que se estabilizó a la edad de 27 días, se presentaron varios máximos de mortalidad, en donde murieron el 37 % de los polluelos de la gaviota ploma (*L. heermanni*). Se presentó un patrón similar de fluctuación en la mortalidad de los polluelos con el año de El Niño de 1992, en éste se presentaron varios máximos de mortalidad, pero se estabilizó hasta la edad de 35 días y murieron el 76 % de los polluelos.

Es considerado a un polluelo juvenil cuando sobrevivió a la edad de 27 días o más de vida. A esta edad aún los polluelos no pueden volar, pero han pasado la etapa de mayor mortalidad para la gaviota ploma (*L. heermanni*).

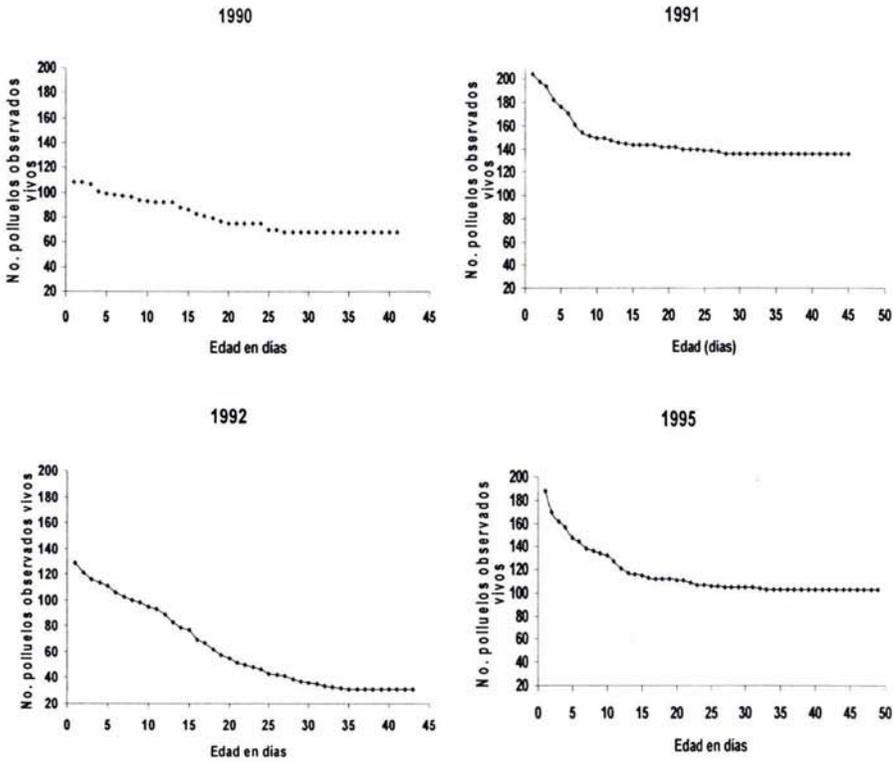
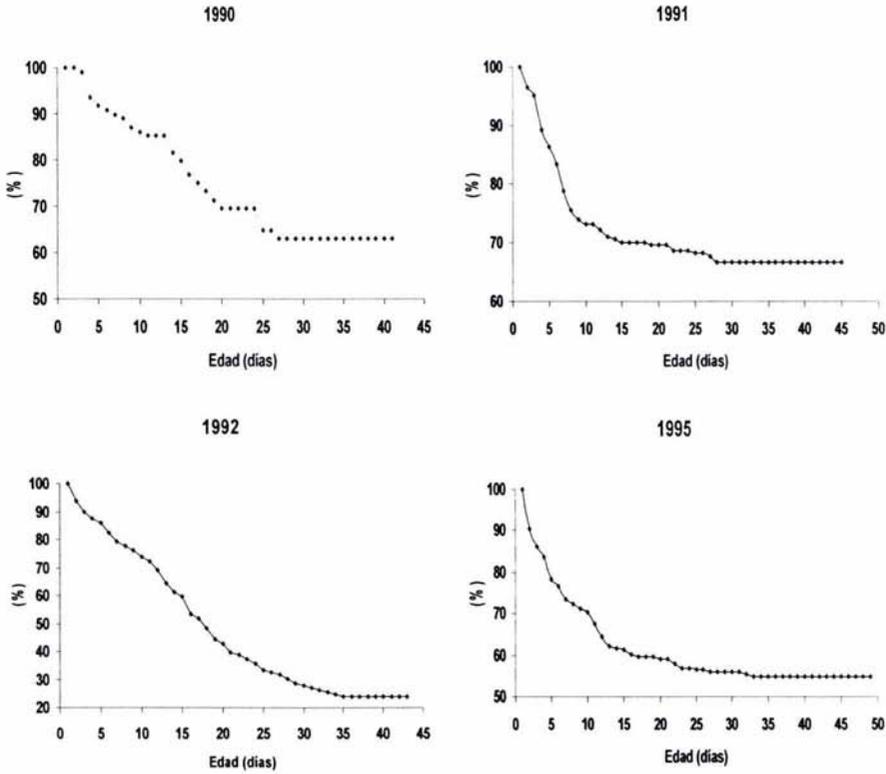


FIGURA 23. Polluelos observados vivos en cada edad de *Larus heermanni*



% = Porcentaje de sobrevivencia

FIGURA 23a. Polluelos sobrevivientes en cada edad de *Larus heermannii*

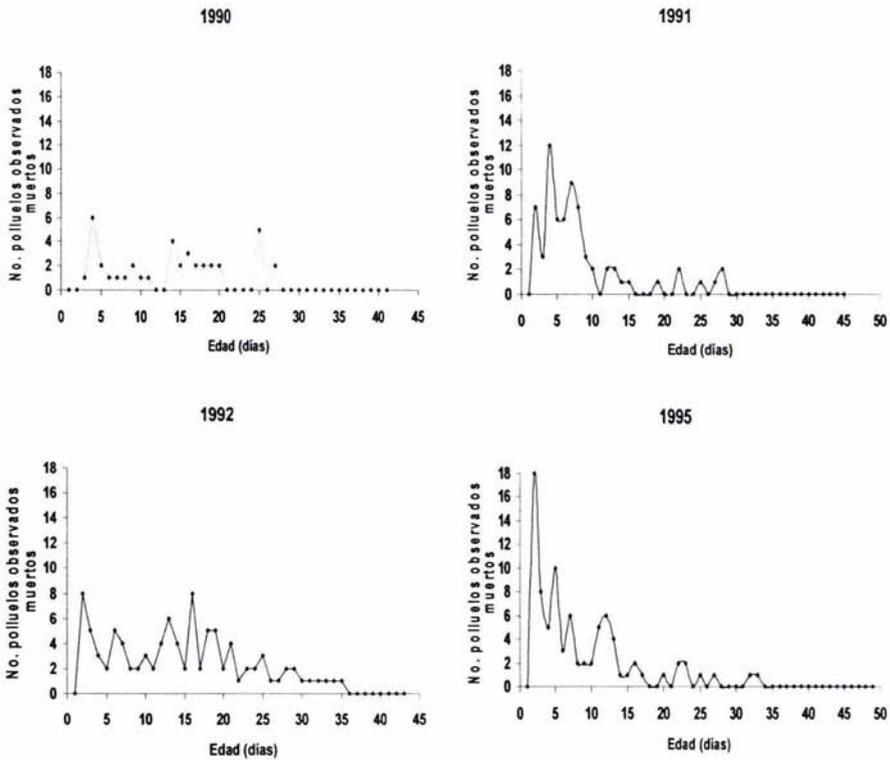


FIGURA 24. Polluelos observados muertos en cada edad de *Larus heermanni*

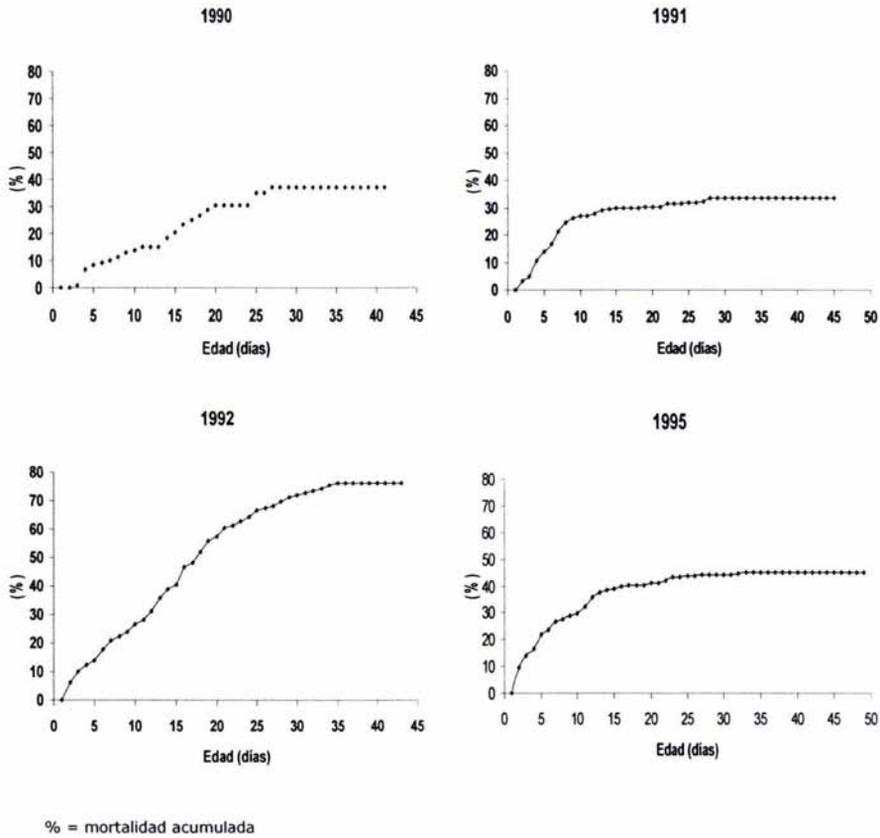


FIGURA 24a. Mortalidad acumulada de los polluelos *Larus heermanni*

En 1990 se encontró el número promedio de polluelos juveniles más alto con 1.06 polluelos por nido (d.e.±0.80, n=63) y en el año de El Niño de 1992 el menor con 0.22 polluelos por nido (d.e.±0.43, n=203) (Figura 25).

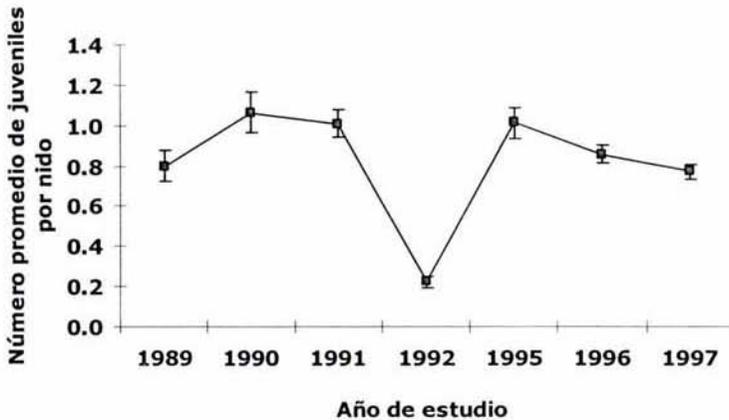


Figura 25. Promedio de polluelos juveniles producidos por año

El número promedio de polluelos juveniles por valles se comparó entre todos los valles, se excluyó el Valle de la W ya que sólo se muestreó en el año de El Niño, con 0.24 polluelos por nido (d.e.±0.43, n=45).

En el Valle de Casitas Viejas de Abajo se observó el número promedio de polluelos juveniles más alto con 0.97 polluelos por nido (d.e.±0.77, n=104) y en el Vallecito del Estero el menor con 0.69 polluelos por nido (d.e.±0.59, n=241) (Figura 26).

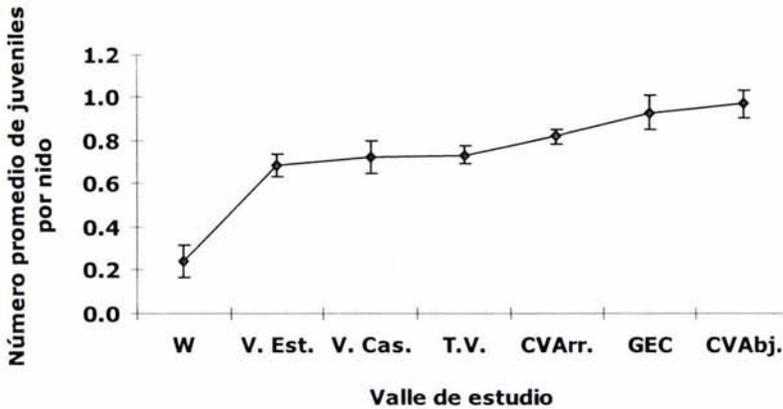


Figura 26. Promedio de polluelos juveniles producidos por valle

A la edad de 10 años se observó el número promedio de polluelos juveniles más alto con 1.15 polluelos por nido (d.e. \pm 0.67, n=46) y el menor para padres de 4 años de edad con 0.70 polluelos por nido (d.e. \pm 0.68, n=103). El número promedio de polluelos juveniles aumentó de 4 años a los 7 años de edad, bajo ligeramente a los 8 años, se incrementó hasta los 10 años, volvió a bajar a los 11 años, luego se incrementó a los 12 años y bajo considerablemente a los 13 años. (Figura 27).

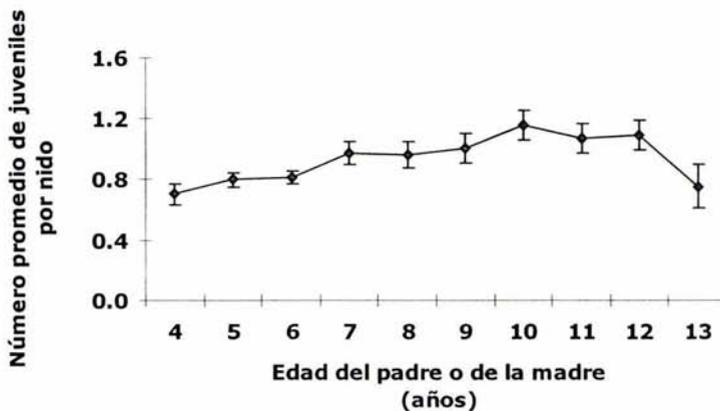


Figura 27. Promedio de juveniles producidos en cada edad

Los resultados de la prueba de Ji-cuadrada indicaron que tanto la disponibilidad de alimento anual ($n=7$, $\chi^2=134.52$, g.l.=6, $P<0.00001$) como la edad de los padres ($n=10$, $\chi^2=23.01$, g.l.=1, $P<0.00001$) influyen para el número promedio de polluelos juveniles, mientras que el valle no tiene influencia (Cuadro 7).

Cuadro 7. Resultado de la prueba de Ji-cuadrada para la variable polluelos juveniles

FUENTE	χ^2	g.l.	P
AÑO n=7	134.52	6	< 0.00001
EDAD n=10	23.01	1	< 0.00001
VALLE n=7	11.85	6	0.07
ERROR	781.96	1112	
TOTAL	951.3	n=1125	

El éxito a la edad juvenil

En 1990 se observó el promedio más alto del éxito a la edad juvenil con 0.62 polluelos juveniles/polluelos nacidos por nido (d.e. \pm 0.44, $n=63$) y en el año de El Niño de 1992 el más bajo con 0.17 polluelos juveniles/polluelos nacidos por nido (d.e. \pm 0.34, $n=203$) (Figura 28).

El promedio de éxito a la edad juvenil por valles se comparó entre todos los valles, excepto el Valle de la W debido a que sólo se muestreó un año, en el año de El Niño, con 0.22 polluelos juveniles/polluelos nacidos por nido (d.e. \pm 0.41, $n=45$).

En el Valle de Casitas Viejas de Abajo se encontró el promedio más alto del éxito a la edad juvenil con 0.54 polluelos juveniles/polluelos nacidos por nido (d.e. \pm 0.42, $n=104$), y en el Valle de la Casita el más bajo con 0.40 polluelos juveniles/polluelos nacidos por nido (d.e. \pm 0.39, $n=344$) (Figura 29).

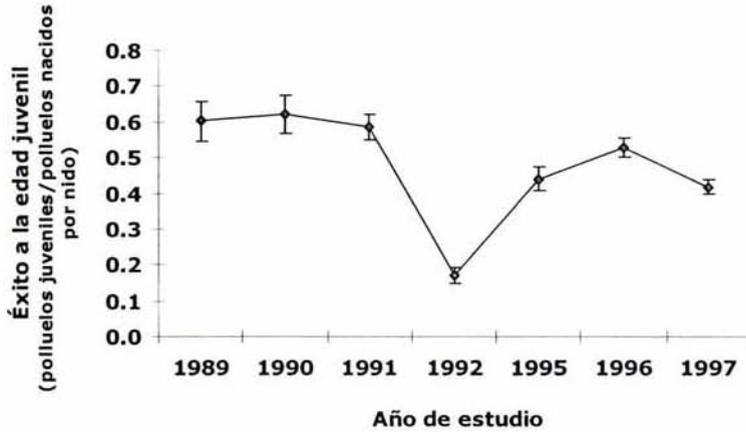


Figura 28. Promedio de éxito a la edad juvenil por año

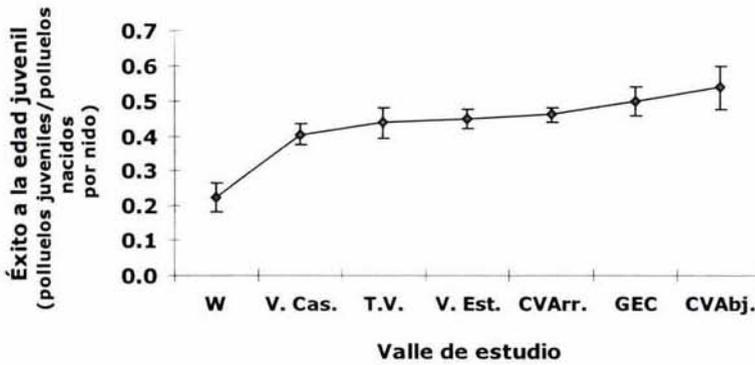


Figura 29. Promedio de éxito de a la edad juvenil por valle.

A la edad de 10 años de los padres se encontró el promedio más alto del éxito a la edad juvenil con 0.60 polluelos juveniles/polluelos nacidos por nido (d.e. \pm 0.37, n=46), y de 13 años de edad el más bajo con 0.35 polluelos juveniles/polluelos nacidos por nido (d.e. \pm 0.21, n=9). El promedio del éxito a la edad juvenil en la gaviota ploma (*Larus heermanni*) aumentó de los 4 a 5 años, bajo a los 6 años, se incrementó a los 7 años, bajo un poco a los 8 años y nuevamente se incremento hasta los 10 años, volvió a baja a los 11, se incrementó ligeramente a los 12 años y bajo considerablemente a los 13 años (Figura 30).

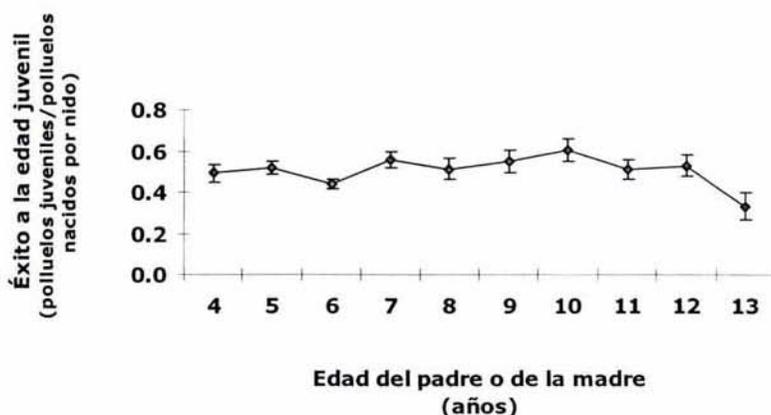


Figura 30. Promedio de éxito a la edad juvenil en cada edad

Se encontró diferencias en la prueba de ANOVA para el éxito a la edad juvenil, siendo el principal factor a ésta significancia al año de estudio (n=923, F=12.5, g.l.=6, P<0.00001), seguida por el valle (n=923, F=3.5 g.l.=6 P<0.002) y finalmente la edad (n=923, F=4.93, g.l.=1, P<0.03) (Cuadro 8).

Cuadro 8. Resultado del Anova para la variable éxito a la edad juvenil

FUENTE	ÉXITO A LA EDAD JUVENIL		
	n = 923	g.l.	F
AÑO n=7	6	12.5	< 0.00001
EDAD n=10	1	4.93	<0.03
VALLE n=7	6	3.5	0.002

El éxito reproductivo

El éxito reproductivo promedio más alto, se presentó en 1990 con 0.51 polluelos juveniles/huevos puestos por nido (d.e. \pm 0.39, n=63) y el más bajo en el año de El Niño de 1992 con 0.12 polluelos juveniles/huevos puestos por nido (d.e. \pm 0.25, n=203) (Figura 31).

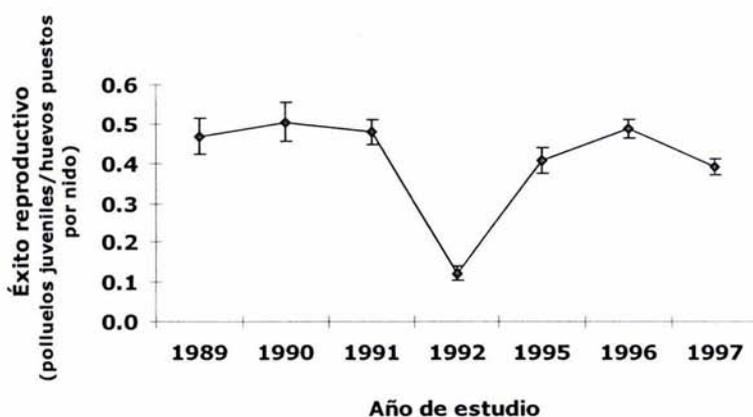


Figura 31. Promedio de éxito reproductivo por año

El promedio de éxito reproductivo por valles se comparó entre todos los valles, sin incluir el Valle de la W debido a que sólo se muestreó en el año de El Niño de 1992, fué 0.14 polluelos juveniles/huevos puestos por nido (d.e. \pm 0.29, n=45).

El éxito reproductivo promedio más alto se encontró tanto en el Valle de La Gran Estación Central como en el Valle de Casitas Viejas de Abajo, y fueron de 0.46 polluelos juveniles/huevos puestos por nido (d.e. \pm 0.41, n=103) y 0.46 polluelos juveniles/huevos puestos por nido (d.e. \pm 0.37, n=104), respectivamente, y el más bajo en el Valle de Tapete Verde con de 0.35 polluelos juveniles/huevos puestos por nido (d.e. \pm 0.39, n=106) (Figura 32).

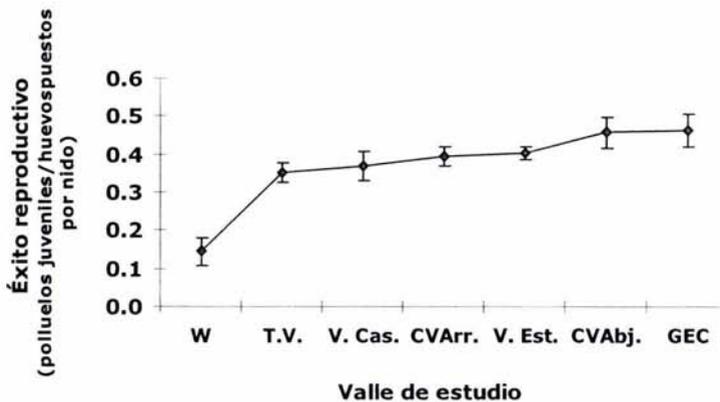


Figura 32. Promedio de éxito reproductivo por valle

A la edad de 10 años se presentó el éxito reproductivo promedio más alto con 0.54 polluelos juveniles/huevos puestos por nido (d.e. \pm 0.34, n=46) y a la edad de 13 años se encontró el éxito reproductivo promedio más bajo con 0.35 polluelos juveniles/huevos puestos por nido (d.e. \pm 0.21, n=9). El éxito reproductivo aumentó de 4 a los 5 años, disminuyó ligeramente a los 6 años, después se incrementó a los 7 años, luego bajo nuevamente y se estabilizó de 8 a 9 años, subió a los 10 años, bajo a los 11 años, volvió a subir a los 12 y bajo considerablemente a los 13 años (Figura 33).

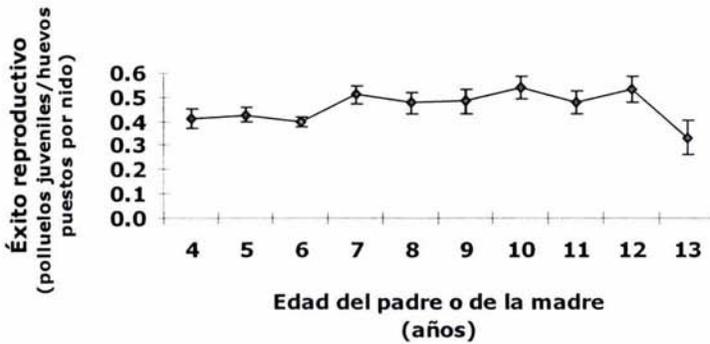


Figura 33. Promedio de éxito reproductivo por edad

El análisis de ANOVA indicó diferencias para el éxito reproductivo, el año de estudio fué el principal factor que intervino ($n=1126$, $F=26.67$, $g.l.=6$, $P<0.00001$), seguido por la edad de los padres ($n=1126$, $F=15$, $g.l.=1$, $P<0.0001$) y el valle ($n=1126$, $F=2.5$, $g.l.=6$, $P<0.02$) (Cuadro 9).

Cuadro 9. Resultado del Anova para la variable éxito reproductivo

FUENTE	ÉXITO REPRODUCTIVO		
	n = 1126	g.l.	F
AÑO n=7	6	26.67	< 0.00001
EDAD n=10	1	15.0	<0.0001
VALLE n=7	6	2.5	0.02

El año de estudio en relación a la disponibilidad de alimento

La variación anual de disponibilidad de la sardina Monterrey según los reportes de Capturara Por Unidad de Esfuerzo de la flota pesquera que opera fuera de Guaymas, fué más abundante entre 1996-1997, y menos abundante entre 1991-1992 (Año de El Niño) (Figura 34).

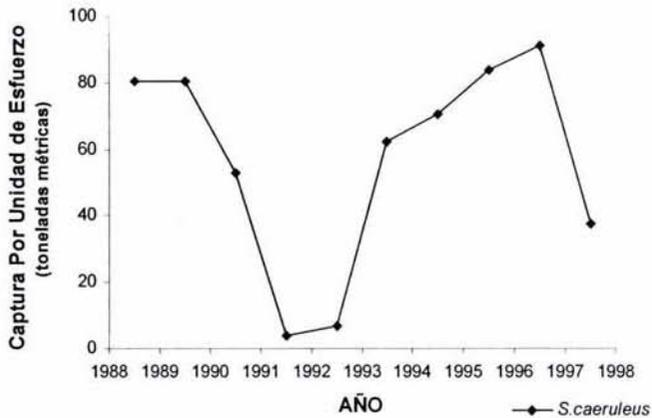


Figura 34. Variación de la captura por unidad de esfuerzo de sardina Monterrey (*Sardinops caeruleus*) reportada por la flota sardinera del estado de Sonora

Se encontró una correlación lineal positiva entre Captura Por Unidad de Esfuerzo (disponibilidad de alimento anual) con el éxito de eclosión promedio ($r=0.905$, $n=7$ g.l.= 6 $P<0.005$), y con el éxito reproductivo promedio ($r=0.835$ $n=7$, g.l. 6, $P=0.019$), en todos los años de estudio. No se observó una correlación lineal positiva entre CPUE con el éxito de vuelo ($r=0.728$, $n=7$, g.l.= 6, $P=0.064$), en todos los años de estudio.

DISCUSIÓN

LA EDAD

La relación de la edad en adultos

En el presente estudio, los resultados indicaron que las gaviotas plomas (*L. heermanni*) se aparean con individuos de la misma edad, en la población que anida en Isla Rasa, probablemente puede estar vinculado a la monogamia, a la fidelidad de las parejas al reunirse cada año en el sitio de anidación para reproducirse, como en el pequeño ganso blanco (*C. caerulescens caerulescens*) (Rockwell et al. 1993), en el albatros viajeros (*D. exulans*) (Jouventin et al. 1999), en la gaviota patanegra (*R. tridactyla*) (Coulson 1966), en el charrán ártico (*S. paradisaea*) (Coulson y Horobin 1976) y en la gaviota de pico-anillado (*L. delawarensis*) (Haymes y Blokpoel 1980). Una de las ventajas que se han planteado en relación a la monogamia es que las parejas que se reencuentran después de un invierno para reproducirse tienen mayor número de progenie que las aves que cambian de pareja (Lack 1968).

Los efectos de la edad (con la covariante, experiencia) y la duración del vínculo de la pareja no son mutuamente excluyentes; ambos pueden influenciar el éxito reproductivo simultáneamente (Coulson 1966, Mills 1973, Ollasen y Dunnett 1978, Perrins y McCleery 1985, Bradley et al. 1990, Wooller et al. 1990). Idealmente uno puede estudiar 4 tipos de parejas: 1) Seguimiento de parejas con experiencia, 2) parejas con experiencia que están formando nuevas parejas como resultado de divorcios o pérdida de la pareja, 3) parejas donde ambos miembros son jóvenes, y es la primera vez que se reproducen y 4) parejas en donde uno de la pareja es experimentado y el otro es la primera vez que se reproducen. Si es la primera vez que se reproducen y son de diferentes edades, entonces los efectos relativos de la edad y la experiencia puede también ser identificados, los éxitos de las parejas es monitoreado a través del tiempo (Fowler 1995). Como se señaló anteriormente para otras especies, se considera que sí se mantiene este vínculo entre las parejas de la misma edad en la gaviota ploma (*L. heermanni*) a lo largo de su vida reproductiva, entonces esta unión, probablemente podría explicar el aumento del éxito reproductivo al incrementar la edad de los padres. Con el propósito de conocer éste vínculo entre las parejas de *L. heermanni*, en 1992 se anillaron ambos miembros de las parejas con anillos de colores con combinaciones únicas para cada una de las parejas, y recopilar información en años posteriores, pero

desafortunadamente estos anillos se perdieron al siguiente año, lo mismo ocurrió con los anillos rojos se les colocaron en el primer año de este estudio a las parejas que no se conocían la edad.

Tamaño de nidada

El tamaño de nidada en la gaviota ploma (*L. heermanni*) aumentó conforme se incrementó la edad de los padres, fluctuando a lo largo de su vida reproductiva, lo que ocurre para otras gaviotas como la gaviota pico-anillado (*L. delawarensis*) (Haymes y Blokpoel 1980) y en la gaviota plateada (*L. argentatus*) (Davis 1975). Por otro lado, se ha reportado para otras especies un aumento en el tamaño de nidada conforme avanza la edad de los padres, sin que se presente fluctuaciones, como en la gaviota patanegra (*R. tridactyla*) (Coulson y White 1958) en la gaviota californiana (*L. californicus*) (Pugesek y Diem 1983) y en la gaviota occidental (*L. occidentalis*) (Pyle et al 1991), (Sydeman et al. 1991).

Sydeman et al. (1991) explican para la gaviota occidental (*L. occidentalis*), que el aumento en el tamaño de nidada en padres de mayor edad, puede ser debido a su experiencia, a que ellos pueden tener mayores reservas nutricionales, así como mayor habilidad para la obtención de alimento. El aumento del tamaño de nidada con la edad de los padres en la gaviota ploma (*L. heermanni*) esta vinculado con la disponibilidad de alimento anual y probablemente, a su experiencia reproductiva, a sus reservas nutricionales, y a la habilidad en la obtención del alimento.

Las gaviotas plomas (*L. heermanni*) de mayor edad probablemente ya tienen un territorio establecido, el cual, defienden durante la noche (entre finales de febrero y en marzo) año tras año, en donde se reencuentran con sus parejas. Por lo tanto, serán las primeras en poner huevos y, serán más eficientes en la incubación y en la alimentación y protección de sus polluelos. En comparación con las gaviotas plomas jóvenes que se reproducen por primera vez, quienes tienen que buscar y defender un territorio para establecerse, en donde se llevaran acabo el cortejo y las copulas. Por lo cual, las parejas jóvenes pondrán sus huevos días más tardes que las aves de mayor edad.

El éxito de eclosión

El éxito de eclosión en la gaviota ploma (*L. heermanni*) aumentó conforme se incrementó la edad de los padres hasta 12 años, después disminuyó un poco, fluctuando a lo largo de su vida reproductiva. Al igual que en la gaviota de pico-anillado (*L. delawarensis*) (Haymes y Blokpoel 1980). Lo que difiere para otras gaviotas como en la gaviota plateada (*L. argentatus*) (Davis 1975), y en la gaviota californiana

(*L. californicus*) (Pugesek y Diem 1983) y en la gaviota occidental (*L. occidentalis*), en ésta última especie se estabiliza entre las gaviotas de mediana edad y en gaviotas de mayor edad (Sydeman et al. 1991).

El aumento en el éxito de eclosión con la edad de los padres en la gaviota ploma (*L. heermanni*), probablemente puede ser explicado al considerar que las aves de mayor edad invierten más tiempo en el cuidado de los huevos y del nido, y ser más competentes en la defensa contra la depredación intra y interespecífica, como lo señalaron Penniman et al. (1990) para la gaviota occidental (*L. occidentalis*), que la edad de los padres puede influir en el éxito de eclosión en relación a la calidad de la incubación y a la capacidad de defensa contra la depredación intraespecífica. Coulson (1966) y Coulson y White (1958) sugirieron que la gaviota patanegra (*R. tridactyla*) de mayor edad tiene mejor coordinación en la incubación por turnos. Otros estudios indican que las gaviotas occidentales (*L. occidentalis*) jóvenes no pueden defender eficientemente a sus huevos de depredadores coespecíficos, o que la coordinación en la incubación y protección del nido es más difícil para parejas jóvenes (Sydeman et al. 1991).

Sobrevivencia y mortalidad de polluelos

Conforme se incremento la edad de los padres el número promedio de polluelos juveniles (*L. heermanni*) aumentó, fluctuando a lo largo de su vida reproductiva, aunque en gaviotas mayores disminuyó. Lo que difiere un poco para otras gaviotas como en la gaviota occidental (*L. occidentalis*) (Sydeman et al 1991).

La sobrevivencia y mortalidad de los polluelos de la gaviota ploma (*L. heermanni*) no se relacionó con la edad de los padres, sólo se relacionó con la edad de los polluelos y será explicado más adelante.

Probablemente, la mortalidad de los polluelos en la gaviota ploma (*L. heermanni*) disminuye con la edad de los padres, como ocurre en la gaviota de californiana (*L. californicus*) (Pugesek 1981, Pugesek 1983 y Pugesek y Diem 1983,) y en la gaviota occidental (*L. occidentalis*) (Spear et al. 1987 y Penniman et al. 1990).

El éxito a la edad juvenil

En éste estudio se consideró el éxito a la edad juvenil como parámetro de comparación con el éxito de vuelo de otras especies de aves, debido a la imposibilidad de seguir a todos los volantones hasta las 6 semanas de edad. Por lo que, se estableció para *L. heermanni* el éxito a la edad juvenil a los 27 días de edad, período en el cual, los polluelos han pasado la mayor etapa de mortalidad.

El éxito a la edad juvenil en la gaviota ploma (*L. heermanni*) aumentó conforme se incrementó la edad hasta los 10 años, fluctuando a lo largo de su vida reproductiva, sin embargo en gaviotas mayores disminuyó. Lo que varió en otras gaviotas como en la gaviota plateada (*L. argentatus*) (Davis 1975), en la gaviota californiana (*L. californicus*) (Pugesek y Diem 1983) y en la gaviota occidental (*L. occidentalis*), en ésta última especie se estabilizó el éxito de vuelo entre las gaviotas de mediana edad y en gaviotas de mayor edad (Sydeman et al. 1991).

La disminución en el éxito a la edad juvenil en la gaviota ploma (*L. heermanni*) a la edad de 13 años, puede ser explicado probablemente como ocurre en otras especies de aves marinas, que conforme avanza la edad de los padres el éxito de vuelo disminuye, las cuales presentan reproducción decadente o senescente, (Fowler 1995).

Pugesek (1983) explica para la gaviota californiana (*L. californicus*) entre los 11 años a 17 años, que el aumento en el éxito de vuelo con la edad es debido a que ellas tuvieron nidadas mayores, y la mortalidad de los hijos fué menor, además se relaciona con el incremento del esfuerzo reproductivo y el cuidado paterno. En la gaviota ploma (*L. heermanni*) de edad conocida no fué posible medir el esfuerzo reproductivo a lo largo de éste estudio, por lo que sería de gran importancia plantear la metodología a seguir para completar éste estudio considerando esta relación, y saber como influye en el éxito a la edad juvenil.

El éxito reproductivo

El éxito reproductivo en la gaviota ploma (*L. heermanni*) aumentó conforme se incrementó la edad de los padres, fluctuando a lo largo de su vida reproductiva, a los 10 años fué el valor óptimo y a los trece disminuyó considerablemente. Al comparar con otras especies se encontró que el éxito reproductivo aumentó conforme se incrementa la edad sin que se presente alguna disminución ó fluctuación, tal es el caso en la gaviota de pico-rojo (*L. novaehollandiae scopulinus*) (Mills 1973), en la gaviota de pico-anillado (*L. delawarensis*) (Ryder 1975) y en la gaviota californiana (*L. californicus*) (Pugesek 1983). Sin embargo en la gaviota occidental (*L. occidentalis*), el éxito reproductivo se estabilizó en gaviotas de mayor edad (Pyle et al. 1991).

La disminución en el éxito reproductivo en la gaviota ploma (*L. heermanni*) probablemente puede ser inicio de la reproducción decadente o senescente (Fowler 1995). Se han observado gaviotas plomas que ocupan y defienden su territorio, formando un nido, pero sin poner huevo en años de disponibilidad de alimento, probablemente sean individuos de mayor edad que han alcanzado la reproducción

decadente y también migran en la temporada de reproducción a la isla Rasa.

Todavía falta mucho que conocer de esta especie, desafortunadamente nuestras gaviotas mayores sólo tienen 13 años de edad, los cual quizás están en la mitad de su vida, sólo a través de investigaciones por más años controlando la edad de la gaviota podremos decir con exactitud su edad máxima de vida, ya que comparada con las investigaciones de la gaviota occidental (*L. occidentalis*) y en la gaviota californiana (*L. californicus*), que son de tamaño grande y de ellas se tiene registrado individuos de 17 hasta 21 años de edad. Algunas aves marinas después del pico alto en su reproducción presentan una baja fecundidad llamada decadencia en la reproducción, en aves de más edad se puede reflejar en un decaimiento en la habilidad física (Rockwell et al. 1993). Cuando se conozca el tiempo de vida de la gaviota ploma (*L. heermanni*) que es una gaviota de tamaño mediano se podrán hacer más comparaciones, para conocer como es el éxito reproductivo en gaviotas en las cuales ya se conoce por completo su ciclo de vida.

LA DISPONIBILIDAD DE ALIMENTO ANUAL

Las variaciones que observamos a lo largo del período de estudio de la Captura Por Unidad de Esfuerzo de la sardina Monterrey (*S. caeruleus*) pueden ser explicadas en su mayor parte por las fluctuaciones de la temperatura superficial del agua, que influyen en su disponibilidad (Lluch-Belda et al. 1986). La sardina Monterrey (*S. caeruleus*) puede moverse hacia el norte de la Bahía de Guaymas por un largo período y en una extensa área, resultando un aumento en el desembarco y en la Captura Por Unidad de Esfuerzo de la misma, lo cual ocurre en los años normales cuando la temperatura del agua es más baja que en los años de El Niño (Hammann et al. 1988).

Tamaño de nidada

El tamaño de nidada en la gaviota ploma (*L. heermanni*) varió anualmente. En el año de El Niño de 1992 de baja disponibilidad de alimento se encontró una disminución en el tamaño de la nidada, lo que coincide con lo que reportaron Sydeman et al. (1991) y Boekelheide (1990) para la gaviota occidental (*L. occidentalis*), ellos encontraron una variación anual del tamaño de nidada en 7 años de estudio de 1983 a 1989. El tamaño de nidada fué mayor en los años de disponibilidad de alimento, pero el tamaño de nidada fué menor tanto en los años de El Niño donde el alimento escaseó como en los años donde la disponibilidad de alimento fué menos abundante. Estudios en la gaviota patanegra (*R. tridactyla*) también se reportó un

tamaño de nidada menor en los años de El Niño (Coulson y Thomas 1985b).

En 1996 se encontró el promedio más bajo en el tamaño de nidada para la gaviota ploma (*L. heermanni*), por lo que se considera que probablemente está relacionado con la disponibilidad de alimento, la experiencia y la edad, tal como ocurre en (*L. occidentalis*) (Sydeman et al. 1991), además en el período de 1996-1997 se registró la mayor CPUE de la sardina Monterrey, esto puede ser explicado de acuerdo al patrón de migratorio de la sardina Monterrey (*S. caeruleus*) establecido por Sokolow y Wong-Ríos (1973) y Cisneros et al. (1989), así como los reportes de las temporadas de pescas realizadas por el CRIP Guaymas (Cisneros et al. 1991), la mayor disponibilidad de la sardina Monterrey (*S. caeruleus*) se da principalmente de mayo a octubre, siendo la Región de las Grandes Islas el área de mayor concentración de la especie. La fase de puesta de huevos en la gaviota ploma (*L. heermanni*) ocurre a principio de abril, lo cual no coincide con la mayor disponibilidad de la sardina Monterrey (*S. caeruleus*).

En la gaviota ploma (*L. heermanni*) se ha observado durante el cortejo, que los machos usualmente proveen de comida a las hembras. Aunque no se ha hecho de manera sistemática, probablemente este factor influye en el tamaño de nidada como lo señaló Pugsek (1983) para la gaviota californiana (*L. californicus*), él relaciona el tamaño de nidada con la cantidad de alimento disponible. El factor más importante para determinar el tamaño de nidada, es la cantidad de alimento que la hembra obtiene durante el cortejo. Los machos cortejan a las hembras con alimento, por lo tanto, ambos sexos contribuyen a la inversión en la producción de huevos en la gaviota californiana (*L. californicus*).

Éxito de eclosión

El éxito de eclosión en la gaviota ploma (*L. heermanni*) varió anualmente. El éxito de eclosión más bajo se presentó en el año de El Niño de 1992. Lo que coincide al compararlo con la gaviota occidental (*L. occidentalis*), el éxito de eclosión fué alto en todos los años de disponibilidad de alimento, excepto en 1983 y 1984 años de baja disponibilidad de alimento (Sydeman et al. 1991).

Se comprobó una relación positiva entre la disponibilidad de alimento anual (CPUE) con el éxito de eclosión anual de la gaviota ploma (*L. heermanni*). De acuerdo a esta relación se confirmó que el éxito de eclosión en la gaviota ploma (*L. heermanni*) disminuyó drásticamente en el año del Niño en 1992 de baja disponibilidad de alimento. Como parte complementaria a esta investigación, sería interesante medir el tiempo que tarda la gaviota ploma (*L. heermanni*)

en relevar a su pareja y relacionarlo con la disponibilidad de alimento por año de estudio y su edad.

Sobrevivencia y mortalidad de polluelos

La sobrevivencia de los polluelos de la gaviota ploma (*L. heermanni*) disminuyó drásticamente en el año de El Niño de 1992, se observó que al escasear el alimento los padres tardaron más tiempo en regresar a su nido para alimentar a sus polluelos y hacer el relevo de sus parejas. Cuando trascurrió más de un día, el padre en turno dejó el nido momentáneamente para ir por agua para sus polluelos o poder ir en búsqueda de alimento. Entonces el nido quedó desprotegido, aumentando la probabilidad de muerte de los polluelos por depredación intraespecífica por sus vecinos más cercanos y por hambre ó por depredación interespecífica por la gaviota de patas amarilla (*L. livens*). Además los polluelos quedaron expuestos a picotazos cuando entraron a otros territorios. Las agresiones por otros adultos en algunas ocasiones los llevaron a la muerte. Estas fueron las principales causas de desaparición de los polluelos en el año de El Niño de 1992.

A pesar de lo explicado anteriormente y en base a los registros diarios del número de polluelos observados vivos en cada nido marcado con una gaviota ploma anillada (*L. heermanni*), en el año del Niño del 1992 se observó por primera vez adopciones por parte de otros adultos, quienes proporcionaron refugio, alimento y agua a algunos polluelos que se encontraban solos. Cuando regresaban sus padres a su nido con alimento, los llamaban y aún los encontraban vivos. En otros años donde las condiciones son mejores (años de supuesta disponibilidad de alimento) también se observó que algunos polluelos eran cuidados por parte de otros adultos, ya que de repente se registraron nidos con más polluelos, y al paso pocos días, estos polluelos regresaban con sus padres. Sería interesante plantear una metodología adicional a esta investigación para comprobar si existe algún parentesco entre los adultos que adoptan, los polluelos adoptados y sus padres, y sí es una ventaja adaptativa el anidar en el mismo valle de nacimiento (filopatría) para la sobrevivencia de los polluelos.

Al considerar que existe disponibilidad de alimento, podemos suponer que los padres pueden alimentar a sus hijos, que los polluelos no quedan solos en el territorio y que los cambios de turno de los padres pueden ser más frecuentes.

El éxito a la edad juvenil

El éxito a la edad juvenil en la gaviota ploma (*L. heermanni*) varió anualmente. El éxito a la edad juvenil fué mayor en los años de disponibilidad de alimento, comparado con el éxito a la edad juvenil menor que se presentó en El Niño de 1992. Lo cual coincide al compararlo con lo que reportaron Sydeman et al. (1991) para la gaviota occidental (*L. occidentalis*), el éxito de vuelo más bajo correspondió con el año de baja disponibilidad de alimento, y los éxitos de vuelos mayores se presentaron en los años de disponibilidad de alimento. Anderson et al. (1982), y Anderson y Grees (1984) reportaron en el pelícano pardo (*P. occidentalis californicus*) que el éxito de vuelo aumentó considerablemente en los años donde la abundancia de alimento fué mayor.

En año de El Niño de 1992 cuando el alimento escasea, se infiere que la edad en la gaviota ploma (*L. heermanni*) junto con la experiencia reproductiva adquirida a lo largo de su vida, juegan un papel importante en la habilidad para la obtención de alimento y el cuidado de los hijos, como lo señalaron Wunderle (1991), y Ainley y Schlatter (1972), la edad está positivamente correlacionada con el éxito en la obtención de alimento en muchas especies de aves. Por otro lado, Boekelheide y Ainley (1989) reportaron que en los cormoranes de Brandt (*P. penicillatus*) de más edad, el número de juveniles que llegaron a volar es igual en años buenos que moderados, sin embargo, los cormoranes de Brandt (*P. penicillatus*) jóvenes producen juveniles que llegan a volantones sólo en años buenos. En años malos, pocas aves de cualquier edad intentan reproducirse y las que lo hacen fallan.

Aun que no se encontró una relación entre el éxito a la edad juvenil en la gaviota ploma (*L. heermanni*) con la disponibilidad de alimento anual (CPUE), se considera una relación cercana entre ambas variables, debido a que el éxito a la edad juvenil disminuyó drásticamente en el año de El Niño de 1992, lo que coincide con lo mencionado anteriormente y con lo que reportaron Anderson et al. (1980) para el pelícano pardo (*P. occidentalis californicus*), su éxito de vuelo depende en gran medida de los niveles de abundancia de la anchoveta norteña (*E. mordax*) y su disponibilidad.

El éxito reproductivo

El éxito reproductivo en la gaviota ploma (*L. heermanni*) también varió anualmente. En los años de alta disponibilidad de alimento el éxito reproductivo fué alto, comparado con el año de El Niño de 1992 que fué menor. Al revisar la literatura se encontraron estudios sobre pelícano pardo (*P. occidentalis californicus*) (Anderson et al. 1982, y

Anderson y Gress 1984), la gaviota de patanegra (*R. tridactyla*) (Coulson y Thomas 1985b) y la gaviota occidental (*L. occidentalis*) (Ainley y Boekelheide 1990, Pyle et al. 1991, Sydeman 1991), en donde reportan la misma relación entre el éxito reproductivo con la disponibilidad de alimento.

Se considera que cuando se presentan las condiciones de El Niño, el factor edad adquiere gran importancia, aunada a la experiencia reproductiva y a la habilidad en la obtención del alimento por parte de las gaviotas plomas (*L. heermanni*) de mayor edad, como lo explican Sydeman et al. (1991) para la gaviota occidental (*L. occidentalis*), en los años de El Niño en donde el alimento escasea, el éxito reproductivo fué mayor en las gaviotas de mayor edad que en las gaviotas más jóvenes. También reportaron algo similar con el cormorán de Brandt (*P. penicillatus*), en los años donde hay disponibilidad de alimento muchos cormoranes de Brandt (*P. penicillatus*) jóvenes se reproducen o intentan reproducirse, pero en los años de El Niño pocos cormoranes o ninguno lo hacen (Boekelheide y Ainley 1989).

Se encontró una relación positiva entre la disponibilidad de alimento anual (CPUE) y el éxito reproductivo en la gaviota ploma (*L. heermanni*), lo que confirmó el bajo éxito reproductivo en el año de El Niño en 1992. Estos resultados son similares a lo observado por otros autores en otras especies de aves marinas. Broekelheide y Ainley (1989), observaron un fracaso reproductivo general en años de baja disponibilidad de alimento, en el cormorán de Brandt (*P. penicillatus*).

SITIO DE ANIDACIÓN (VALLE DE ESTUDIO)

El valle de la W se excluyó de todas las comparaciones con otros valles de estudio debido a que sólo se muestreo en un año y fué el año del Niño en 1992, pero si se incluyó en las pruebas estadística de ji-cuadrada y Anova.

Las pruebas estadísticas no detectaron diferencias significativas en el tamaño de nidada, en el éxito de eclosión, en el número de polluelos nacidos y en el número de polluelos juveniles en todos los valles de estudio. Esto nos indica que: 1) las gaviotas ponen sus huevos indistintamente del valle, 2) el éxito de eclosión no depende de las condiciones del valle, 3) los polluelos nacen en cualquier valle y 4) los polluelos que alcanzan la edad juvenil sobreviven independientemente del valle.

Por otro lado, los análisis estadísticos detectaron diferencias significativas en el éxito a la edad juvenil y en el éxito reproductivo en todos los valles de estudio, lo que nos indicó que existe algún factor

del valle que intervine sobre el éxito a la edad juvenil y el éxito reproductivo. Probablemente esto es debido como ya se menciono anteriormente, que las gaviotas plomas (*L. heermanni*) de mayor edad son las primeras en establecerse en sus territorios que las jóvenes, siendo la edad un factor importante para ambos éxitos. Pugsek y Diem (1983) señalaron que la edad de los padres también puede influir en la selección del sitio de anidación, ya que encontraron a las gaviotas californianas (*L. californicus*) de mayor edad anidando en el interior y más lejos de la orilla de la colonia, lo cual proporciona mayor protección a los polluelos contra los depredadores. Sin embargo, para la misma especie, la obtención de un sitio para anidar por los padres tuvo poca influencia en el éxito reproductivo. Por lo tanto, la gran experiencia o habilidad para obtener un sitio óptimo de anidar, no explicó el aumento del éxito reproductivo con la edad de los padres.

Como parte integral a este estudio seria conveniente considerar otros factores del sitio de anidación que pudieran intervenir tales como la vegetación, la localización del nido en la colonia, la dirección y fuerza del viento.

En relación a la influencia del sitio de anidación, Velarde 1999, reportó que tanto el éxito de vuelo como el éxito reproductivo fueron más altos entre las gaviotas plomas (*L. heermanni*) que anidan a muy altas densidades, sin embargo, en el presente estudio no se tomó en cuenta la densidad del sitio de anidación. Como complemento al presente estudio, seria importante conocer la densidad de anidación en la cual anidan la gaviota ploma (*L. heermanni*) de edad conocida y así poder relacionarla con su éxito de vuelo y su éxito reproductivo.

EL PESO DE LAS GAVIOTAS

El peso junto con el altura del pico en la gaviota ploma (*L. heermanni*) son determinantes para conocer el sexo en cada individuo. Dentro de la pareja el peso del macho siempre fué mayor que el peso de la hembra, en todos los años de estudio independientemente de la disponibilidad de alimento anual. En la literatura revisada no existen datos del peso de las aves en relación a la disponibilidad de alimento por lo que no se pudo hacer comparaciones con otra aves, ya que los estudios que existen sobre el peso de las aves sólo son en relación a como varia esté a lo largo de la temporada reproductiva (Pugsek 1984).

Los resultados de la prueba de t para el peso de la gaviota ploma (*L. heermanni*) en ambos sexos, indicaron una diferencia altamente significativa en el peso de las aves entre el año de El Niño de 1992 con todos los años de disponibilidad de alimento, esto es debido

probablemente a que al escasear el alimento el peso de los individuos disminuye. Se considera que la cantidad de alimento regurgitado por los machos a las hembras cortejadas, tiende a disminuir durante los años del El Niño debido a la baja disponibilidad de alimento y, probablemente, este factor puede agravar más la condición física para la hembra.

Velarde et al. (1994) reportaron un colapso de la sardina Monterrey (*S. caeruleus*) entre 1991-1992, lo cual se vio reflejado en este estudio tanto en la disminución del peso de la gaviota ploma (*L. heermanni*) como en la Captura Por Unidad de Esfuerzo.

En los años de disponibilidad de alimento no se encontró una relación entre el peso de la gaviota ploma con los valores de la Captura Por Unidad de Esfuerzo, tal es el caso en el período de 1996-1997 cuando se registró la mayor CPUE pero se presentó el peso más bajo de la gaviota ploma (*L. heermanni*). Éste sólo se vio reflejado en un tamaño de nidada menor en 1996. Lo cual, probablemente es debido como ya se mencionó, que la disponibilidad de la sardina Monterrey (*S. caeruleus*) no fué la misma para las gaviotas plomas (*L. heermanni*) que para la flota pesquera del Estado de Sonora, aunado que las gaviotas fueron pesadas en el mes de abril y la mayor disponibilidad de la sardina Monterrey (*S. caeruleus*) es a partir de mayo.

Las gaviotas plomas (*L. heermanni*) están sujetas a diferentes condiciones ambientales, además de la edad y calidad de los organismos que consumen, lo que suponemos no es la misma en cada año. Aunado a esto, la dieta de las gaviotas plomas (*L. heermanni*) esta constituida también por la anchoveta Norteña (*E. mordax*) y la macarela (*Scomber japonicus*), entre otros organismos, lo cual no se mido. Aunque no existe información completa sobre el patrón migratorio de la anchoveta Norteña (*E. mordax*), se ha propuesto que muy probablemente sigue una ruta similar a la sardina Monterrey (*S. caeruleus*) (Hamman y Cisneros 1989), según las investigaciones del proyecto pelágicos menores del CRIP Guaymas, la concentración de la anchoveta norteña en las Regiones de las grandes Islas se incrementa entre fines de abril a principios de mayo, y no es sino hasta octubre cuando migran nuevamente al sur del Golfo de California. Por otro lado, observamos que las aves tienen diferentes repuestas a las diferentes condiciones por las que atraviesa a lo largo de su vida.

En estudios realizados con la gaviota occidental (*L. occidentalis*) se cree que además de la disponibilidad de alimento y la experiencia, la calidad individual medida como la corpulencia o peso de las aves, entre otros, es importante en éxito reproductivo. (Sydeman et al. 1991).

Éste trabajo se realizó como una aportación al conocimiento del éxito reproductivo de la gaviota ploma (*L. heermanni*), en el cual se controló la edad de los individuos, el peso de las aves, el año de estudio en relación a la disponibilidad de alimento y el sitio de anidación, para el estudio del como los individuos responden a las diferentes presiones selectivas a las que están sujetos, como una parte integral a la investigación a largo tiempo que se lleva a cabo en la Isla Rasa, y como una continuidad al estudio del ciclo de vida de *L. heermanni*, con el propósito de fundamentar las bases de posteriores investigaciones.

CONCLUSIONES

- 1.- En la gaviota ploma (*Larus heermanni*) los machos se aparean con hembras de la misma edad como en otras aves marinas.
- 2.- En *Larus heermanni* el tamaño de la nidada aumentó conforme se incrementó la edad de los padres, siendo a los 13 años cuando se da el tamaño de nidada mayor.
- 3.- En *Larus heermanni* el éxito de eclosión, el número promedio de polluelos juveniles, el éxito a la edad juvenil y el éxito reproductivo aumentaron conforme se incrementó la edad de los padres, de los 10 años a los 12 años de edad fueron los valores óptimos, después disminuyó a los 13 años de edad.
- 4.- En *Larus heermanni* la edad de los padres y la disponibilidad de alimento anual están relacionados estrechamente, debido a que ambos factores influyen en el éxito reproductivo y en cada una de las etapas reproductivas.
- 5.- La edad de los padres en *Larus heermanni* es el principal factor que interviene en el tamaño de la nidada, seguido del año de estudio.
- 6.- La edad de los padres y la disponibilidad de alimento anual en *Larus heermanni* son factores que intervienen de igual manera, sobre el número de polluelos nacidos y en el número de polluelos juveniles de 27 días de edad o más.
- 7.- La disponibilidad de alimento anual en *Larus heermanni* es el factor más importante en el éxito de eclosión, de la edad juvenil y el reproductivo, seguido por la edad de los padres.
- 8.- En los años de disponibilidad de alimento la sobrevivencia de los polluelos juveniles *Larus heermanni*, se estabilizó entre los 27 y 28 días de edad.
- 9.- En el año de El Niño de 1992 de baja disponibilidad de alimento la sobrevivencia de los polluelos juveniles *Larus heermanni*, se estabilizó a los 35 días de edad.
- 10.- En el año de El Niño de 1992 se observó una considerable disminución en los parámetros reproductivos del éxito reproductivo de *Larus heermanni*.

Conclusiones

11.- La disponibilidad de alimento anual inferida a través de los valores de la CPUE de la sardina Monterrey (*S. caeruleus*), se relacionó positivamente con el éxito de eclosión y el éxito reproductivo, pero con el éxito a la edad juvenil se consideró una relación cercana para *Larus heermanni*.

12.- El sitio de anidación sólo tuvo influencia en el éxito a la edad juvenil y en el éxito reproductivo.

13.- El peso de *Larus heermanni* disminuyó drásticamente en el año de El Niño de 1992, coincidiendo con los valores más bajos de la CPUE de la sardina Monterrey (*S. caeruleus*) en el mismo año, en cual se observó un colapso en las pesquerías y en la reproducción de las aves.

14.- El peso de *Larus heermanni* difirió significativamente entre en el año de El Niño de 1992 y los años de disponibilidad de alimento.

LITERATURA CITADA

- Ainley, D. G. 1978. Activity patterns and social behavior of non-breeding Adelle penguins. **Condor**, 80:138-146.
- Ainley, D. G. y R. B. Schlatter. 1972. Chick raising ability in Adelle Penguins. **Auk**, 89: 559-566.
- Ainley, D. G., R. E. LeReshe y W. J. Sladen. 1983. Breeding Biology of the Adelle Penguin. **University of California Press**. California.
- Ainley, D. G. y R. J. Boekelheide. 1990. Seabirds of the Farallon Islands: Ecology, Structure and Dynamics of an Upwelling-System Community. **Stanford University Press**. Palo Alto, California.
- Álvarez-Borrego, S. 1983. Gulf of California. In Estuaries and enclosed seas, **B. H. Ketchum, ed. Ámsterdam: Elsevier Press**. Pp. 427-449.
- Álvarez-Borrego, S. y R. Lara-Lara. 1991. The physical environment and primary productivity of the Gulf of California. Pp. 555-567 en The Gulf and Peninsular Province of the California's (J. P. Dauphin and B. Simoneit, Eds.). **American Association of Petroleum Geology Memoir**. No. 47.
- Anderson, D. W., F. Gress, K. F. Mais y P. R. Kelly. 1980. Brown Pelicans as anchovy stock indicators and their relationships to commercial fishing. **California Cooperative Fisheries Investigation Report**, 21:54-61.
- Anderson, D. W., F. Gress y K. F. Mais. 1982. Brown Pelicans: Influence of food supply on reproduction. **Oikos** 39:23-31.
- Anderson, D. W. y F. Gress 1984. Brown Pelicans and the anchovy fishery off southern California. Pp. 128-135 en Marine Birds: Their feeding ecology and commercial fisheries relationships (D.N. Nettleship, G. A. Sanger y P. F. Springer, Eds.). **Canadian Wildlife Service**, Ottawa.
- Austin, O. L. 1945. The role of longevity in successful breeding by the Common Tern (*Sterna hirundo*). **Bird-Banding**, 16: 21-28.
- Badán-Dangón, A., C. J. Koblinsky y T. Baumgartner. 1985. Spring and summer in the Gulf of California: observations of surface thermal patterns. **Ocanol. Act** 8:13-22.
- Blake, H. R. 1965. Birds of Mexico. **The University of Chicago Press**, 162 pp.
- Boekelheide, R. J. y D. G. Ainley. 1989. Age, resource availability, and breeding effort in Brandt's Cormorant. **Auk**, 106: 389-401.
- Bourillon, M. L., A. Cantú, F. Eccardi, E. Lira, J. Ramírez, E. Velarde y A. Zavala. 1988. Islas del Golfo de California. **Secretaría de Gobernación/UNAM**, 154 pp.

- Bradley, J. S., R. D. Wooller, I. J. Skira and D. L. Serventy. 1990. The influence of mate retention and divorce upon reproductive success in short-tailed shearwaters *Puffinus tenuirostris*. **Journal of Animal Ecology**, 59:487-496.
- Brooke, M. de L. 1978. Some factors affecting the laying date, incubation and breeding success of the Manx Shearwater, *Puffinus puffinus*. **Journal of Animal Ecology**, 47: 477-495.
- Charlesworth, B. y J. A. León. 1976. The relationship of reproductive effort to age. **American Naturalist**, 110: 449-459.
- Cisneros, M. A., M. O. Nevarez, G. Montemayor, J. P. Santos-Molina, and R. Morales. 1991. Pesquería de la sardina en el Golfo de California 1988/89-1989/1990. **Se pesca/INP**.
- Cisneros-Mata, M. A, G. Montemayor-López y M. O. Nevarez-Martínez. 1996. Modeling deterministic effects of age structure, density dependence, environmental forcing and fishing in the population dynamics of the pacific sardine (*Sardinops sagax caeruleus*) stock of the Gulf of California, **California Cooperative Oceanic Fisheries Investigation Reports**. 37:201-208.
- Clutton-Brock, T. H. 1988. Reproductive success: studies of individual variation in contrasting breeding systems. (T. H. Clutton-Brock Ed.). **University of Chicago Press**, Chicago.
- Coulson, J. C. 1966. The influence of the pair-bond and age on the breeding biology of the kittiwake gull *Rissa tridactyla*. **Journal of Animal Ecology**, 35:269-279.
- Coulson, J. C. 1968. Difference in the quality of birds nesting in the centre and on the edges of a colony. **Nature**, 217: 478-479.
- Coulson, J. C. y J. Horobin. 1976. The influence of age on the breeding biology and survival of the Arctic Tern, *Sterna paradisaea*. **Journal of Zoology**. London, 178: 247-260.
- Coulson, J. C. y C. S. Thomas. 1985b. Changes in the biology of the Kittiwake, *Rissa tridactyla*: a 31-year study of a breeding colony. **Journal of Animal Ecology**, 54: 9-26.
- Curio, E. 1983. Why do young birds reproduce less well? **Ibis**, 125:400-404.
- Davis, J. W .F. 1975. Age, egg-size and breeding success in the Herring Gull, *Larus argentatus*. **Ibis**, 117: 460-473.
- Davis, J. W. F. 1976. Breeding success and experience in the Arctic Skua, *Stercorarius parasiticus* (L.). **Journal of Animal Ecology**, 45:531-536.
- Enticott, J. y D. Tipling 1997. The complete reference seabirds of the world. **Stackpole Books**. Mechanicsburg, PA.
- Escalante, P., A. Sada y J. Robles. 2000. Listado de nombres comunes de las aves de México. **CONABIO. Sierra Madre**.
- Fisher, R. A. 1930. The genetically theory of natural selection. **Clarendon Press**, Oxford.

Literatura citada

- Fisher, R. A. 1958. The genetically theory of natural selection. **2nd ed. Dover**, New York.
- Forslund, P. y K. Larsson. 1992. Age-related reproductive success in the Barnacle Goose. **Journal of Animal Ecology**, 61:195-204.
- Fowler G. S. 1995. Stages of Age-Related Reproductive in birds: simultaneous effects of Age, pair-bond duration and Reproductive experience. **American Zoology**, 35:318-328.
- Gadgil, M. y W. Bossert. 1970. Life historical consequences of natural selection. **American Naturalist**, 104:1-24.
- García, M. E. 1987. Modificaciones al Sistema de clasificación climática de Koppen (para adaptarlo a las condiciones de la República Mexicana). **Instituto de Geografía, UNAM**. 4nd ed. 219 pp.
- Gastil, G., J. Minch y R. P. Phillips. 1983. The Geology and Ages of Islands. Pp. 13-25 en *Island Biogeography in the Sea of Cortéz* (T.J. Case y M.L. Cody Eds.). **University of California Press**, Berkeley.
- Gilchrist, H. G., L. N. Deforest, and A. J. Gaston. 1994. Age and breeding site selection in thick-billed murrelets: Effects of vulnerability to predation by glaucous gulls. **Journal of Ornithology**. 135:279-281.
- Hammann, M.G. y M.A. Cisneros 1989, Range extension and Commercial Capture of the Norte Anchovy *Engraulis Mordax* Girard, in the Gulf of California, México. **Calif. Fish and Game** 75(1):49-53
- Hammann, J. y F. Cooke. 1987. Age effects on clutch size and laying dates of individual female Lesser Snow Geese, *Anser caerulenscens*. **Ibis**, 129:527-532.
- Hammann, M. G., T. R. Baumgartner y A. Badán-Dangón. 1988. Coupling of the Pacific sardine (*Sardinops sagax caeruleus*) life cycle with the Gulf of California pelagic environment. **California Cooperative Fisheries Investigation Report**, 29:102-109.
- Hammann, M.G. 1991. Spawning habitat and egg and larval transport, and their importance to recruitment of Pacific sardine, *Sardinops sagax caeruleus*, in the Gulf of California. Pp. 271-278 en *Long-term variability of pelagic fish populations y their environment* (T. Kawasaki, S. Tanaka, Y. Toba y A. Taniguchi, Eds.). **Pergamon Press, Oxford**.
- Haymes, G. T. y H. Blokpoel 1980. The influence of age on the breeding biology of Ring-Billed Gulls. **Wilson Bull**, 92(2), Pp. 221-228.
- Hays, H. 1978. Timing and breeding success in three-to seven-year-old, Common Terns. **Ibis**, 120:127-128.

- Houston, D. C., P. J. Jones, & R. M. Sibly. 1983. The effect of female body condition on egg laying lesser Black-backed Gulls. *Larus fuscus*. **Journal of Zoology**, 200: 509-520.
- Jouventin, P., B. Lequette y F. S. Dobson. 1999. Age-related mate choice in the wandering albatross. **Animal Behaviour**, 57:1099-1106.
- Lack, D. 1968. Ecological adaptations for breeding in birds. **Metheun**, London. 481 pp.
- Lluch-Belda, D., F. J. Magallon y R. A. Schwartzlose. 1986. Large fluctuations in the sardine fishery in the Gulf of California: Possible causes. **California Cooperative Fisheries Investigation Report**, 27:136-139.
- Magaña R. V. O, J. L. Pérez, C. Conde, C. Gay y S. Medina. 1994. El fenómeno de El Niño y la Oscilación del Sur (Enos) y sus impactos en México. Departamento de Meteorología General Centro de Ciencias de la Atmósfera **Universidad Nacional Autónoma de México**. México D.F.
- Martin, K. 1995. Patterns and Mechanisms for Age-dependent Reproduction and survival in birds. **American Zoology**, 35:340-348.
- Michod, R. E. 1979. Evolution of life histories in response to age-specific mortality factors. **American Naturalist**, 113:531-550.
- Mills, J. A. 1973. The influence of age and pair bond on the breeding biology of the Red-billed Gull *Larus novaehollandiae scopulinus*. **Journal of Zoology**, 42:146-162.
- Montevocchi, W. A. 1978. Nest site selection and its survival value among Laughing Gulls. **Behavioral Ecology and Sociobiology**, 4: 143-161.
- Murton, R. K. y N. J. Westwood. 1977. Avian breeding cycles. **Clarendon Press**, Oxford.
- Murphy R., G. M. Grosvenor, N. D. Hoffman, y W. R. Gray 1987. Field Guide to the Birds of North America. Pp 144. Second Edition **National Geographic Society**, Washington.
- NCEP. 2000. Southern Oscillation Index (SOI), January 1866 - June 1999. Online database of the Climate Prediction Center, National Centers for Environmental Prediction. **National Oceanic and Atmospheric Administration**. Washington, D.C.
- Nol, E. y J. N. M. Smith. 1987. Effects of age and breeding experience on seasonal reproductive success in the song sparrow. **Journal of Animal Ecology**, 6:301-313.
- Ollasen, J. C. y G. M. Dunnet. 1978. Age, experience and other factors affecting the breeding success of the Fulmar, *Fulmarus glacialis*, in Orkney. **Journal of Animal Ecology**, 47: 961-976.

Literatura citada

- Pärt, T. and L. Gustafson. 1994. Age dependent reproduction in the Collared Flycatcher and its relation to optimal clutch size. **Journal of Ornithology**, 135:384.
- Partridge, L. 1989. Lifetime reproductive success and life-history evolution. Pp. 421-440 en Lifetime reproduction in birds (I. Newton ed.). **Academic Press**, San Diego, California.
- Penniman, T. M., M. C. Coulter, L. B. Spear y R. J. Boekelheide. 1990. Ecology Structure and Dynamic of an Upwelling-System Community. Pp. 218-244 en Seabirds of the Farallon Islands. Western Gull. (D.G. Ainley y R. J. Boekelheide Eds.). **Stanford University Press**. Palo Alto, California.
- Perrins, C. M. 1970. The timing of birds breeding season. **Ibis**, 112: 242-253
- Perrins, C. M. and R. H. McCleery 1985. The effect of age and pair bond on the breeding success of great tits (*Parus major*). **Ibis**, 127:306-315.
- Pianka, E.R., y W.S. Parker. 1975. Age-specific reproductive tactics. **American Naturalist**, 109:453-464.
- Pugesek, B. H. 1981. Increased reproductive effort with age in the California Gull (*Larus californicus*). **Science**, 212:822-823.
- Pugesek, B. H. 1983. The relationship between parental age and reproductive effort in the California Gull (*Larus californicus*). **Behavioural Ecology Sociobiology**, 13:161-171.
- Pugesek, B. H., y K. Diem. 1983. A multivariate study of the relationship of parental age to reproductive success in California Gulls. **Ecology**, 64: 829-839.
- Pugesek, B. H. 1987. Age-specific survivorship in relation to clutch size and fledging success in California gulls. **Behavioural Ecology Sociobiology**, 21: 217-221.
- Pyle P., L. B. Spear, W. Sydeman y D. G. Ainley. 1991. The effects of experience and age on the breeding performance of Western Gulls. The **Auk**, 108: 25-33.
- Richdale, L. E. 1957. A population study of Penguins. **Oxford University Press**. London.
- Robertson, G. J., E. G. Cooch, D. B. Lank, R. F. Rockwell y F. Cooke. 1994. Female age and egg size in the lesser snow goose. **Journal Avian Biology**, 25:149-155.
- Rockwell, R. F., E. G. Cooch, C. B. Thompson y F. Cooke. 1993. Age and reproductive success in the female lesser snow goose; Experience, senescence and the cost of philopatry. **Journal of Animal Ecology**, 62:323-333.
- Ryder, J. P. 1975. Egg-laying, egg size, and success in relation to immature-mature plumage of Ring-billed Gulls. **Wilson Bull**, 87:534-542.
- Ryder, J. P. 1981. The influence of age on the breeding biology of colonial nesting seabirds. **Behaviour of Marine Animals, Marine Birds**, 4:153-168

- Saether, B. 1990. Age-specific variation in reproductive performance of birds. **Current Ornithology**, 7:251-283.
- Schaffer, W. M. 1974. Selection for optimal life histories: the effect of age structure. **Ecology**, 55:291-303.
- Sokolov, V. A. 1974. Investigaciones biológicas pesqueras de los peces pelágicos del Golfo de California. **California Cooperative Fisheries Investigation Report**, 17:92-96.
- Sokolov, V. A. y M. Wong R. 19973. Investigaciones efectuados sobre los peces pelágicos del Golfo de California, sardina, crinuda y anchoveta. 1971. Instituto Nacional de Pesca INP/SI 12-20
- Sydeman, W. J., J. F. Penminan, T. M. Penminan, P. Pyle y D. G. Ainley. 1991. Breeding performance of the Western Gull: effects of parental age, timing of breeding, and year in relation to food availability. **Journal of Animal Ecology**, 60:135-149.
- Sunada, J. S., I. S. Yamashita, P. R. Kelly y F. Gress 1981. The brown pelican as a sampling instrument of age group structure in the northern anchovy population. **California Cooperative Fisheries Investigation Report**, Vol. XXII.
- Tobón, G., E. D. 1992. Biología reproductiva de la golondrina-marina elegante (*Sterna elegans*), con énfasis en la conducta dentro de la guarderías en la colonia de Isla Rasa, Golfo de California, Baja California. México. **Tesis profesional Facultad de Ciencias, U.N.A.M.**
- Urdanivia M. D. 1964. Diario Oficial. Órgano del Gobierno Constitucional de los Estados Unidos Mexicanos. Tomo CCLXIV. No. 24:3-4.
- Velarde-González, M. E. 1989. Conducta y ecología de la reproducción de la gaviota parda (*Larus heermanni*) en Isla Rasa Baja, Baja California. México. **Tesis de doctorado. Fac. de Ciencias, UNAM.**
- Velarde, E. 1992. Predation of Heermann's Gull (*Larus heermanni*) chicks by Yellow-footed Gulls (*L. livens*) in dense and scattered nesting sites. **Colonial Waterbirds**, 15:7-13.
- Velarde, E. 1993. Predation of nesting larids by Peregrine Falcons at Isla Rasa, Baja California, Mexico. **Condor**, 95:706-708.
- Velarde, E. 1999. Breeding biology of Heermann's Gulls on Isla Rasa, Gulf of California, Mexico. **Auk**, 116:513-519.
- Velarde, E. y D. W. Anderson. 1994. Conservation and management of seabird islands in the Gulf of California: Setbacks and successes. Pp. 721-765 en **Seabirds on islands: Threats, case studies and action plans**. Birdlife Conservation Series No.1, (D.N. Nettleship, J. Burger y M. Gochfeld, Eds.). **BirdLife International**, Cambridge, United Kingdom.

- Velarde, E. y E. Ezcurra. 2002. Breeding Dynamic of the Heermann's Gulls. Pp. 313-325 en a new island biogeography of the Sea of Cortez. (T. J. Case, M. L. Cody y E. Ezcurra) **Oxford University Press**. San Diego, California.
- Velarde, E., E. Ezcurra, M. A. Cisneros-Mata y M. F. Lavin (en prensa) Seabird as predictors of sardine fisheries. Seabird ecology, El Niño anomalies, and prediction of sardine fisheries in the Gulf of California.
- Velarde, E., M. S. Tordesillas, L. Vieyra y R. Esquivel. 1994. Seabirds as indicators of important fish populations in the Gulf of California. **California Cooperative Fisheries Investigation Report**, 35:137-143.
- Vidal, N. 1967. Aportación al conocimiento de Isla Rasa, Baja California. **Tesis Profesional, Fac. Ciencias, UNAM**.
- Wheelwright, N. T. and C. B. Schultz, 1994. Age and reproduction in Savannah sparrows and tree swallows. **Journal of Animal Ecology**. 63:683-702.
- Williams, G. C. 1966a. Adaptation and natural selection: a critique of some evolutionary thought. **Princeton University Press**. Princeton. N. J.
- Williams, G. C. 1966b. Natural selection, the costs of reproduction and a refinement of Lack's principle. **American Naturalist**, 100:687-692.
- Wiebe, K. L. and K. Martin. 1994. Growing old in the cold: Environment, age and reproduction in two ptarmigan species. **Journal of Ornithology**, 135:385
- Wittenberger, J. F., & G. L. Hunt. 1985. The adaptive significance of coloniality in bird. (D. S. Farner, J. R. King, & K.C. Parkes Eds.). **Avian Biology**, 8: 1-79.
- Wooller, R. D., & J. C. Coulson. 1977. Factors affecting the age of first breeding in the Kittiwake *Rissa tridactyla*. **Ibis**, 119: 339-349.
- Wooller, R. D., J. S. Bradley, I. J. Skira y D. L. Serventy. 1990. Reproductive success of Short-tailed Shearwaters *Puffinus tenuirostris* in relation to their age and breeding experience. **Journal of Animal Ecology**, 59:161-170.
- Wunderle, J. M., Jr. 1991. Age-specific foraging efficiency in birds. **Current ornithology**, 8:273-324.