

00377



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTONOMA DE MEXICO

POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS
INSTITUTO DE ECOLOGÍA

“JERARQUIAS DE DOMINANCIA EN CRIAS DE
BOBO DE PATAS AZULES (*Sula nebouxi*)”.

T E S I S

QUE PARA OBTENER EL GRADO ACADÉMICO DE

MAESTRA EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

(BIOLOGÍA AMBIENTAL)

P R E S E N T A

CLAUDIA VALDERRABANO IBARRA

DIRECTOR DE TESIS: DR HUGH DRUMMOND DUREY

MEXICO, D. F.

NOVIEMBRE 2004





Universidad Nacional
Autónoma de México



UNAM – Dirección General de Bibliotecas
Tesis Digitales
Restricciones de uso

DERECHOS RESERVADOS ©
PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

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

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



UNIVERSIDAD NACIONAL
AUTÓNOMA DE
MÉXICO

POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS COORDINACIÓN

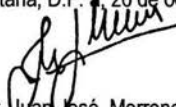
Ing. Leopoldo Silva Gutiérrez
Director General de Administración Escolar, UNAM
Presente

Por medio de la presente me permito informar a usted que en la reunión ordinaria del Comité Académico del Posgrado en Ciencias Biológicas, celebrada el día 21 de septiembre del 2004, se acordó poner a su consideración el siguiente jurado para el examen de grado de Maestría en Ciencias Biológicas (Biología Ambiental) del(a) alumno(a) **Valderrábano Ibarra Claudia**, con número de cuenta **501048855** con la tesis titulada: "**Jerarquías de dominancia en crías de bobo patas azules (Sula nebouxii)**", bajo la dirección del(a) **Dr. Hugo Drummond Durey**.

Presidente:	Dra. Guillermina Alcaraz Zubeldía
Vocal:	Dra. María del Coro Arizmendi Arriaga
Secretario:	Dr. Hugh Drummond Durey
Suplente:	Dra. Elizabeth Robyn Hudson
Suplente:	Dra. Bertha Patricia Escalante Pliego

Sin otro particular, quedo de usted.

Atentamente
"POR MI RAZA HABLARA EL ESPIRITU"
Cd. Universitaria, D.F. el 26 de octubre del 2004



Dr. Juan José Morrone Lupi
Coordinador del Programa

c.c.p. Expediente del interesado

AGRADECIMIENTOS

Al programa de becas de CONACYT (31973) y PAPITT (IN200702-3) por el apoyo económico brindado para el trabajo de campo y realización de esta tesis.

Al Dr. Hugh Drummond por las innumerables revisiones del manuscrito que permitieron darle una estructura y claridad adecuada desde la primera hasta la última versión, por su paciencia y enseñanza a lo largo de estos años y por compartir conmigo el trabajo de campo haciéndolo más ameno y por qué no, divertido.

A la Dra. Guillermina Alcaraz por sus comentarios y sugerencias hechas presente trabajo. Al Dr. José Luis Osorno por su disponibilidad para resolver mis dudas, las correcciones al manuscrito y también por su apreciable amistad y alegría. A la Dra. Robyn Hudson, Dra. María del Coro Arizmendi y la Dra. Patricia Escalante por su disponibilidad para revisar el manuscrito.

A Romeo, Cecilia, Jorge, Alex González y Hugh por su ayuda brindada para el registro de los datos en el campo. Especialmente a Alex González por su disponibilidad de tiempo para leer y discutir varios puntos de la tesis y por brindarme su amistad.

A todos los pescadores de la Isla Isabel, especialmente a Emilio, Javier (calamar), chanfle, Goliat (Fernando), el abuelo (Joaquín) y Poli, por brindarme su amistad y además por esos deliciosos alimentos que siempre estaban dispuestos a compartir con nosotros.

A Cris por su ayuda y enseñanza en la logística de campo y su disponibilidad para enseñarme a editar gráficas.

A Adriana por compartir conmigo la vida isleña haciéndola más divertida. A Larisa por su amistad y por sus chistes que siempre hicieron el trabajo escrito menos aburrido. A Vero y Jime por esa largas horas de pláticas en un café.

A todos los estudiantes del laboratorio (Carmen, Irene, Jaime, César, Omar, Migue, Emma, Cheko, Claudia Wolf, Nadja, Erika, Edgard, Ireri, Itz, Vero, Beti, Arturo y Chelen por su apoyo brindado cuando lo necesite, por aguantar y compartir conmigo horas de trabajo y sobre todo de risa. Esta es mi tercera familia.

A Javier Manjarrez por impulsarme a seguir trabajando dentro de la ciencia pero sobre todo por su amistad.

A Jorge Contreras, Chema, Gis y Gabi, mis entrañables amigos que siempre han estado cerca de mí apoyándome moralmente y brindándome su amistad.

A Armando por compartir conmigo todo este tiempo, apoyándome y escuchándome cuando más lo necesite haciendo mis ratos de tristeza una alegría. Gracias "monstruo".

A "Maricosilla" por enseñarme a hacer de la vida un carnaval lleno de alegría. A Guille y Yola por estar conmigo en las buenas y en las malas. Las quiero mucho.

DEDICATORIA

A MIS PADRES, AUGUSTO Y PAULINA

Por enseñarme, con su ejemplo, a luchar siempre por lo que uno quiere hasta alcanzarlo, por su apoyo y cariño.

A MIS HERMANOS

Por el apoyo y cariño que siempre me han brindado.

A ANGELINA

Con mucho cariño, porque siempre me impulsado a seguir adelante.

ÍNDICE

RESUMEN	6
INTRODUCCIÓN	
Reducción de la nidada	7
Fratricidio obligado y facultativo	8
Dominancia	9
Concepto de dominancia	9
Tipos de dominancia	10
Sumisión	11
Dominancia en diferentes taxa	11
Mamíferos.	11
Aves	12
Dominancia en el bobo de patas azules	14
Agresión y alimentación	14
Crías entrenadas para ganar o perder	15
MÉTODOS	
Muestra	18
Conducta.	19
Registro de conducta	19
Criterios de categorías.	19
Análisis de datos	20
Desarrollo de las crías	21
RESULTADOS	
La jerarquía de dominancia	22
El desarrollo de la agresión	22
Comparación de la agresión a la misma edad	24
El desarrollo de la sumisión	25
Entrenamiento de la cría B	27
La cría C como "desperado"	28
Desarrollo de las crías	29
Mortalidad	29
Crecimiento	29
a. Peso	29
b. Pico y ulna.	30
c. Alimentación.	30

DISCUSIÓN	
El contexto ecológico	31
La jerarquía de dominancia	31
El desarrollo de la sumisión	32
Entrenamiento de la cría B	33
La cría C como "desperado"	33
FIGURAS Y TABLA	35
APÉNDICE A	44
APÉNDICE B.	47
LITERATURA CITADA	49

RESUMEN

En muchas especies de aves las crías compiten agresivamente por el alimento proporcionado directamente por los padres estableciéndose jerarquías de dominancia. En nidadas de dos crías del bobo de patas azules (*Sula nebouxii*) se establece una relación de dominancia-subordinación donde la cría mayor agrede con picotazos, mordidas y gritos a la cría menor y ésta responde con posturas ritualizadas de sumisión. Experimentalmente se ha demostrado la importancia del aprendizaje en este proceso: cada una de las crías es entrenada para ganar o para perder. Hasta ahora se sabe poco acerca del desarrollo de la jerarquía de dominancia en nidadas de tres crías, donde el aprendizaje y el papel de la segunda cría podrían ser complejos. El objetivo de este estudio fue describir el desarrollo de la jerarquía de dominancia en nidadas de tres crías del bobo de patas azules. Se observaron 18 nidadas de tres crías en la Isla Isabel, Nayarit registrando la frecuencia absoluta de la agresión (picotazos y mordidas) y si esta provocó sumisión en la víctima. Durante las primeras cuatro semanas de vida, se estableció una jerarquía de dominancia lineal de acuerdo al orden de eclosión donde la cría mayor agredió más a la menor que viceversa. La tasa de agresión y la proporción de agresión que causó sumisión aumentaron con la edad de las crías. Sorprendentemente, las tres crías adoptaron o mantuvieron una conducta de sumisión aunque la cría A nunca se sometió a más del 40% de las agresiones recibidas mientras que las crías B y C se sometieron más del 90%. La cría B posiblemente tuvo un proceso de aprendizaje doble (como perdedor y como ganador) porque fue más agresiva con la cría C que con la cría A pero fue más sumisa con la cría A que con la cría C. En la cría A también se observó un entrenamiento doble aunque el entrenamiento como perdedor fue mínimo. La cría C no se comportó como un "desperado" porque no agredió intensamente a la cría B y fue sumisa con sus hermanos mayores. Durante el desarrollo de las crías hubo dos procesos de aprendizaje progresivo (formación para perder o para ganar) que ocurrieron de manera independiente y que pueden darse de manera simultánea en el mismo individuo.

INTRODUCCIÓN

Reducción de la nidada

En muchas especies de aves ocasionalmente los padres producen más crías de las que pueden criar hasta su independencia (Lack, 1947). Entre las crías hay competencia por los recursos (principalmente alimento) y a veces la cría menor de la nidada muere por inanición o por la agresión recibida de sus hermanas. Pero ¿por qué o para qué tener una cría extra, si hay costos en la producción de esa cría que posiblemente muera antes de su independencia? ¿Cuál es el beneficio de tener una cría extra?

Forbes y Mock (1994) citan al menos tres hipótesis que explican por qué tener una cría extra. Primero, Lack (1947) propuso que los padres tienen nidadas grandes que ellos esperan criar si el alimento es suficiente pero si el alimento es insuficiente, permiten que la nidada sea reducida (hipótesis de la reducción facultativa de la nidada). Segundo, la cría extra sirve como seguro (hipótesis del seguro), si la cría mayor (o el huevo) falla por causa de algún daño o sufre un defecto congénito podría ser usado como reemplazo. Tercero, una cría extra permite la selección de la progenie, es decir, se puede seleccionar la cría de mejor calidad. En el caso de especies donde se presenta agresión, la cría de mayor calidad será la que emplume después de haber sobrevivido a las agresiones de su hermano (fratricidio).

La reducción de la nidada en aves puede ser facilitada por la eclosión asincrónica, la diferencia en el tamaño de huevos o ambas. La eclosión asincrónica ocurre cuando la incubación de los huevos empieza antes de que el último huevo sea puesto. Así que la cría que eclosiona primero tiene una ventaja sobre su hermano en cuanto a su desarrollo y tamaño (Lack, 1947) mientras que la última cría en eclosionar es usualmente la primera en sucumbir ya sea por inanición y/o por la agresión de la cría mayor (Mock, 1984).

Fratricidio obligado y facultativo

La reducción de la nidada puede llevarse a cabo por medio de conductas agresivas (picotazos, empujones, mordidas, golpes) o sin ellas. En especies que no demuestran agresión, la reducción de la nidada ocurre mediante la competencia por solicitud e inanición diferencial de las crías. Por ejemplo, en aves paserinas generalmente el hermano más grande consume más alimento y sólo deja una porción pequeña para la cría más chica y así la cría mayor causa la muerte de su hermano menor de manera indirecta (Lamey y Mock, 1991).

En especies agresivas, la agresión entre las crías puede variar desde el fratricidio obligado donde el pollo mayor invariablemente picotea, muerde o empuja a su hermano provocando siempre su muerte debido a las lesiones, la expulsión del nido o por inanición; hasta el fratricidio facultativo donde la agresión suele ser menor y la probabilidad de muerte del hermano menor varía de acuerdo a la disponibilidad del alimento.

Generalmente, el fratricidio obligado se presenta en especies de aves con puestas de dos huevos y eclosión asincrónica. Por ejemplo, el águila negra *Aquila verreauxi*, que fue una de las primeras especies donde se observó el fratricidio obligado, pone dos huevos y la cría mayor ataca implacablemente a su hermano menor desde el momento que éste eclosiona. Se ha reportado que durante los tres días de su vida, el segundo pollo fue picoteado por el hermano mayor al menos 1569 veces (Gargett, 1978). Desde la perspectiva de los padres el segundo huevo o pollo sirve como un seguro en el caso de que falle el primero (Cash y Evans, 1986). Se ha propuesto que el fratricidio obligado ocurre independiente de la cantidad de alimento al tiempo que el hermano menor muere (Forbes y Mock, 1994). Sin embargo, cuando se hicieron pares artificiales de crías de bobo café *Sula leucogaster* donde se suministró artificialmente una cantidad de alimento a las crías mayores de cada par, se encontró que la ingesta de alimento está relacionada con la agresión de las crías. Una menor

cantidad de alimento ingerido por la cría mayor resultó en un tiempo de actividad más amplio, y una tasa y frecuencia absoluta de empujones más grande. Además, a mayor privación de alimento la cría mayor más frecuentemente expulsó a su hermano menor del nido, lo que puede causarle la muerte (Osorno y Drummond, 2003).

El fratricidio facultativo ha sido descrito en Ardeidos como la garza garrapatera *Bubulcus ibis*, donde las crías hermanas luchan frecuentemente intercambiando picotazos y golpes y entre ellas se establece una jerarquía de dominancia lineal de acuerdo al orden de eclosión (Ploger y Mock, 1986; Mock et al., 1990). En otras especies como el bobo de patas azules se forma una relación de dominancia-subordinación y la agresión entre las crías suele ser unidireccional. La cría mayor picotea, muerde y a veces amenaza con vocalizaciones a su hermano menor y está generalmente responde adoptando o manteniendo conductas ritualizadas de sumisión (Drummond, 1989; Drummond, González y Osorno, 1986).

Dominancia

Concepto de dominancia

A pesar de los numerosos estudios acerca de la dominancia, el concepto aun sigue siendo controversial y discutido. Alrededor de los años 20, los estudios acerca de la dominancia se hicieron principalmente en grupos de aves, mamíferos y en algunos otros animales que formaban grupos con jerarquías de dominancia (Archer, 1988). En 1920, los estudios en gallinas y patos hechos por Schjelderup - Ebbe demostraron que hay una estructura de dominancia en donde cada individuo responde a otro como dominante o subordinado. Esta jerarquía de dominancia fue definida como "orden de picotazos". A partir de estos estudios, se definió el concepto contemporáneo de "dominancia social" que en investigaciones posteriores no sólo se refirió al resultado de las interacciones agresivas sino también a la prioridad de acceso a recursos que dicha dominancia debía conferir (Archer, 1988).

Posteriormente, durante los años treinta y cuarenta la investigación respecto a la agresión fue en relación al conocimiento y establecimiento de los factores fisiológicos y sociales responsables de la dominancia en grupos de gallinas y también de roedores de laboratorio (Archer, 1988).

Tipos de dominancia

La dominancia ha sido definida como una consistente asimetría en la relación agonística de dos individuos (Dewsbury, 1982). Bernstein (1981) definió cuatro categorías de dominancia: dominancia-subordinación verdadera, dominancia territorial, entrenados para perder y ganar y asimetría de atributos. Una relación *dominancia-subordinación verdadera* se forma cuando hay una serie de interacciones entre dos individuos que conduce a que uno de ellos actúe como sumiso cada vez que existen encuentros con el otro. Esta relación depende del reconocimiento individual. Una *dominancia territorial* ocurre cuando el resultado de un enfrentamiento no depende de las identidades de los individuos sino de la localización espacial del encuentro (Kaufmann, 1983). La relación de *entrenados para ganar y perder* también depende del aprendizaje, pero no involucra una identidad individual o localización. Hay una historia de victorias y derrotas que convierte al animal en agresivo o sumiso hacia otros coespecíficos, entonces es un ganador o perdedor entrenado, respectivamente. En algunas especies, la madurez, el sexo y otras variables pueden predecir cual individuo va a rendirse en una confrontación o competencia por algún recurso. Por ejemplo, el macho domina a la hembra (o viceversa), los dominantes adultos a los juveniles o el color de un morfo domina a otro. De esta manera las interacciones entre clases de coespecíficos reflejan una *asimetría de atributos*.

Estas cuatro categorías son de dominancia porque uno de los contendientes se rinde, emitiendo una respuesta (por ejemplo volar, retroceder, o una señal de sumisión) que reduce la probabilidad de agresión del otro individuo.

Sumisión

Durante un enfrentamiento, uno de los contendientes puede exhibir posturas ritualizadas que sirven como señales para terminar la lucha y disminuir o evitar ser atacado (Brain, 1981). Sin embargo, los individuos necesitan aprender en que momento y cómo reaccionar sumisamente. El aprendizaje de esta conducta se da mediante experiencias repetidas de derrota, que causan que el individuo se someta de una manera más rápida o más ritualizada después de varios ataques o intentos de ataque (Brain, 1981).

Dominancia en diferentes taxa

La dominancia está ampliamente distribuida en vertebrados e invertebrados pero su naturaleza varía según la especie. En vertebrados ha sido estudiada tanto en especies de aves: águilas (Gargett, 1978; Stinson, 1979; Edwards y Collopy, 1983) garzas (Mock, 1984; Mock, 1985; Ploger y Mock, 1986; Mock y Lamey, 1991; Fujioka, 1985), pelícanos (Ploger, 1997; Pinson y Drummond, 1993) y bobos (Drummond, González y Osorno, 1986; Osorno y Drummond, 1995; Drummond y Osorno, 1992; Drummond, et al 2001 a y b, entre otros) como en especies de mamíferos: hienas manchadas (Frank et al., 1991; Frank, 1994), puercos domésticos (Fraser y Thompson, 1991) y primates (Harrison, 1983). La dominancia frecuentemente está correlacionada con factores como el sexo, el tamaño, la antigüedad dentro de un grupo, los niveles hormonales y la experiencia agonística. La dominancia se puede establecer en individuos adultos como entre crías hermanas de una misma camada o nidada (Harrison, 1983; Bernstein, 1981; Nuñez de la Mora, et al., 1996).

Mamíferos

La dominancia en algunos mamíferos se puede establecer entre los machos adultos que compiten por el acceso a las hembras o para defender un territorio. En algunos ungulados y carnívoros, los machos adultos se enfrentan entre ellos para defender un

territorio en el cual puede haber una o más hembras (Huntingford y Turner, 1987). En otros mamíferos donde se forman grupos sociales, como en el mono araña *Ateles geoffroyi*, ocurren agresiones entre los adultos que van desde amenazas, sonidos emitidos con los dientes hasta golpes. Generalmente los machos son dominantes sobre las hembras y juveniles (Huntingford y Turner, 1987)

Durante las primeras horas de su nacimiento, las crías de los puercos domésticos compiten vigorosamente por el acceso a las tetas de la madre. La lucha entre ellos es violenta, pues las crías nacen con los colmillos e incisivos desarrollados para agredirse unos a otros. El conflicto inicial cesa gradualmente una vez que se establece un "orden de tetas". Al parecer hay una preferencia por las tetas anteriores que contienen más leche que las posteriores (Fraser y Thompson, 1991).

En las hienas manchadas la lucha entre las crías de una camada es intensa. Al igual que los puercos domésticos nacen con los colmillos desarrollados, valiéndose de éstos para agredir a sus hermanos, a veces hasta matarlos. Al principio del nacimiento la primera cría ataca a la segunda y luego las agresiones son mutuas. La dominancia entre las crías se establece durante las primeras horas o días del nacimiento (Frank, et al., 1991; Frank, 1994).

Aves

Entre los adultos de aves que viven en grupos sociales como la codorniz japonesa *Coturnix coturnix japonica* y el lagópodo *Lagopus lagopus scoticus*, se han observado jerarquías de dominancia relacionadas con la experiencia con sus compañeros del mismo sexo en la nidada (Boag y Alway, 1980). En otra especie como los pavos silvestres *Meleagris gallipavo* los machos hermanos tienen enfrentamientos físicos y el macho ganador es el dominante de ese grupo. Así mismo, los grupos de pavos machos obtienen dominancia sobre otros grupos como resultado de enfrentamientos entre grupos (Watts y Stokes, 1971).

Las jerarquías de dominancia pueden establecerse por medio de picotazos, golpes, empujones, despliegues visuales y vocalizaciones de amenaza. Por ejemplo, en nidadas de aves precoces como el ganso gris doméstico *Anser anser* se han observado peleas durante los primeros días de su vida. Los gansos se muerden frecuentemente unos a otros durante las primeras veinticuatro horas sin que ocurra una reacción de huida, evasión o alejamiento. Después de este tiempo cada agresión es contestada con alejamientos, evasiones, saludos o mordiscos (Kalas, 1977).

En crías de aves no precoces la agresión puede ser escalada o bien se puede formar una relación de dominancia-subordinación. Por ejemplo, en el bobo café los picotazos y empujones de la cría mayor hacia su hermano pueden empezar a los 6 días de edad y provocar su muerte (Drummond, 1989; Osorno y Drummond, 2003) pero cuando en condiciones experimentales, la cría menor sobrevive durante los 15 días, la agresión entre las crías suele ser escalada y la cría menor no se somete a la agresión del hermano mayor, volviéndose incontrolable. Osorno y Drummond (2003) observaron que de 24 crías menores en pares artificiales, 21 demostraron agresión durante los primeros dos días de observación y las crías menores expulsaron 6 veces a las crías mayores cuando estas últimas eran 32% más pesadas. Sin embargo, su tasa de agresión fue 3 a 8 veces más baja que la de las crías mayores.

En la gran garza *Casmerodius albus* que tiene nidadas de tres crías con intervalos de eclosión de dos días, la sobrevivencia de las crías aparentemente depende de la cantidad de alimento proporcionado por los padres. Los pollos luchan alrededor de cinco veces al día y las luchas ocurren sin conductas de ritualización durante o fuera del tiempo que son alimentadas. Los pollos se empujan e intercambian golpes hasta que uno de ellos se agacha o huye. Entonces el pollo victorioso puede desistir o continuar picoteando o a veces lo persigue y lo golpea contra el nido. La nidada mantiene una jerarquía lineal y estable (Mock y Parker, 1997; Mock, 1985).

La jerarquía de dominancia se ha estudiado en nidadas de dos crías y en muy pocas especies se ha visto la relación en nidadas de tres crías (ejemplos en Mock y

Lamey, 1991; Groves 1984). En nidadas de tres crías la dominancia suele ser lineal pero la intensidad de la agresión puede variar entre los pares de crías (Mock y Lamey, 1991; Mock y Parker, 1986). En Ardeidos como la garza garrapatera la mayoría de la agresión en una nidada de tres crías se presenta entre las dos crías menores (B y C) y hay poca agresión entre las crías A y B. En otras especies como el pelicano café *Pelecanus occidentalis* la dominancia en las nidadas de tres crías es lineal y la agresión es mayor entre las crías A y B que entre B y C (Ploger, 1997).

Dominancia en el bobo de patas azules

El bobo de patas azules es una especie con fratricidio facultativo. Pone de uno a tres huevos en las islas del Océano Pacífico y las crías de una nidada nacen con un intervalo promedio de eclosión de 4 días. Las crías jóvenes reciben alimento predigerido (sardinas y anchoas) por regurgitación directamente de sus padres (Nelson, 1978). En las nidadas de dos crías, el pollo mayor ataca y amenaza diariamente a su hermano y éste responde con posturas ritualizadas de sumisión ("bill down and face away" BDFA) formándose entre ellas una relación de dominancia -subordinación (Nelson, 1978).

Agresión y alimentación

La agresión en las crías del bobo de patas azules involucra picotazos en la cabeza y el cuerpo de la víctima ya sea con el pico abierto o cerrado. En nidadas de dos crías, la mayor picotea y muerde a la menor más frecuentemente a la edad de 10 a 20 días cuando el hermano menor tiene alrededor de 6 a 16 días (Drummond, 1989; Drummond et al., 1986). La cría mayor tiene más probabilidades de sobrevivir hasta el emplumado que su hermano menor, en parte porque tiene mayor acceso al alimento. Guerra y Drummond (1995) reportan que las crías mayores recibieron 26 % más alimento que las menores durante la primera semana de vida y después continuaron recibiendo porciones más grandes durante al menos las primeras cinco semanas. En otro estudio, Drummond y García-Chavelas (1989) reportan que en crías privadas de alimento

experimentalmente, las crías mayores aumentaron los picotazos hacia sus hermanos alcanzando valores máximos en el día en el que el déficit de peso de los mismos estaba entre 20 - 25 %.

Crías entrenadas para ganar o perder

Experimentalmente se ha probado que las crías de 12-55 días de edad que han crecido como dominantes o subordinados en su nido natal suelen ser más agresivas o más sumisos, respectivamente, sin importar que su compañero (desconocido) fuera dominante o subordinado. Sin embargo, en ausencia de experiencia social con un hermano, el tamaño relativo o la edad pueden determinar la dirección de la dominancia. En pares experimentales de crías con diferencias en edad y tamaño, se encontró que los subordinados que fueron apareados con dominantes más pequeños y jóvenes de edad inicialmente se comportaron agresivamente. Ninguno de los subordinados controles apareados con un dominante más grande en tamaño y edad fueron agresivos (Drummond y Osorno, 1992).

Por otra parte, también se ha visto que en pares experimentales de (1) crías únicas de 13-20 d más grandes (sin experiencia social) con dominantes y (2) crías únicas más pequeñas con subordinados, el entrenamiento para perder produce un efecto más persistente que el entrenamiento para ganar (Drummond y Canales, 1998). Los dominantes fueron seis veces más agresivos que las crías únicas y los subordinados fueron siete veces menos agresivos. Sin embargo, durante los primeros 6 días los subordinados mantuvieron su papel de subordinado, mientras que la mitad de los dominantes perdieron su papel de dominante (Drummond y Canales, 1998). De esta manera, sabemos que en las nidadas de dos crías del bobo de patas azules, las crías establecen una relación de dominancia-subordinación con cada una de las crías aprendiendo su papel de dominante o sumiso.

Hasta ahora los estudios experimentales y descriptivos de la relación entre crías de aves se han limitado a investigar las causas próximas relacionadas con la

agresión entre hermanos como: alimento, método de alimentación, tamaño de nidada. Poco sabemos del desarrollo de la relación de dominancia-subordinación en crías de aves. Estudios anteriores en el bobo de patas azules nos han reportado el papel de las crías en esta relación solo en nidadas de dos crías pero ¿Cómo se desarrolla esta jerarquía de dominancia? y ¿Qué ocurre con la cría intermedia (segunda cría) en una nidada de tres? Posiblemente la cría intermedia tenga que aprender un doble papel, como dominante pero también como subordinada. En cambio, la cría más pequeña podría comportarse como cría "desperado" (Drummond, 1993; Drummond, 2001 a; Grafen, 1987) al igual que la segunda cría del bobo café. El concepto de "desperado" (Grafen, 1987) sugiere que la cría menor, que tiene una probabilidad de sobrevivencia cercana a cero, debería intentar derrotar a su hermano mayor agrediéndolo implacablemente a pesar de sus enormes desventajas físicas, porque el costo de perder es mínimo. La hipótesis del "desperado" podría ser aplicada a especies donde los padres rara vez o nunca pueden criar la nidada completa hasta la independencia y, además, existe una víctima designada (en este caso la cría más joven). Por ejemplo, en el bobo café, sólo de 1-3% de las segundas crías logran sobrevivir junto con su hermano (Amerson y Shelton, 1976 ; Woodward, 1972) y se supone que generalmente los padres son incapaces de alimentar a dos crías hasta el emplumado. Se ha observado que la segunda cría no adopta una conducta de sumisión y es capaz de atacar a su hermano mayor con violencia desenfrenada, comportándose como "desperado" (Drummond et al. 2003). Esto ha sido comprobado formando experimentalmente 11 pares de crías con la segunda cría de bobo café en nidadas de crías únicas de bobo patas azules y 9 pares control con la segunda cría de bobo de patas azules en nidadas de crías únicas de bobo de patas azules. Las segundas crías de bobo café fueron 7 veces más agresivas que las segundas crías de bobo de patas azules del control y la mayoría de ellos dominaron en algún momento a su compañero más grande y mayor de edad. Cuatro de las nueve crías de bobo café demostraron una

agresión implacable emitiendo una tasa de agresión arriba de 711 picotazos, empujones y mordidas por hora a su compañero de nidada (Drummond et al. 2003).

Este es el primer estudio en aves y en el bobo de patas azules que describe el desarrollo de la dominancia -subordinación en nidadas de tres crías. El objetivo principal de este estudio fue describir el desarrollo de la jerarquía de dominancia en nidadas de tres crías, considerando las siguientes hipótesis:

I. La agresión entre las crías varía de acuerdo al orden de eclosión y se establece tempranamente una jerarquía lineal.

Predicción 1. La frecuencia de agresiones de la cría mayor de cada uno de los tres pares es más intensa que la de la cría menor.

Predicción 2. Se presenta un pico de la intensidad de agresión tempranamente y luego la agresión disminuye.

II. La cría B es entrenada para ganar con respecto a la cría C y para perder con respecto a la cría A.

Predicción 1. La agresión emitida por la cría B hacia la cría A es menor que la agresión emitida por la cría B hacia la cría C.

Predicción 2. La cría B es más sumisa con la cría A que con la cría C.

Predicción 3. La cría B responde con la misma sumisión que C, cuando es agredida por la cría A.

Predicción 4. La cría B agrede a la cría C tanto como la cría A lo hace.

III. Si los padres generalmente son incapaces de alimentar tres crías hasta la independencia, la cría C debe intentar destituir violentamente a la cría B.

Predicción 1. La cría C se lanza con agresión intensa contra la cría B.

Predicción 2. La cría C no aprende a ser sumisa.

Predicción 3. La frecuencia de agresión entre el par B y C es mayor que entre el par A y B o A y C.

Predicción 4. La agresión entre B y C se mantiene elevada (mientras que entre A y B es intensa al principio y luego disminuye).

MÉTODOS

Muestra

El trabajo de campo se realizó de marzo a abril del 2002 en la Isla Isabel, Nayarit, México (21° 52' N, 105° 54' W). En dos zonas de estudio (Zona de Trabajo y Costa Fragatas) se marcaron con estacas de madera numeradas los nidos que contenían de 1 a 3 huevos y/o crías. Las crías se marcaron con alambres de colores para poder identificarlas de acuerdo al orden de eclosión (A, B y C). Cada tercer día se hicieron revisiones del contenido de los nidos. Las nidadas que se observaron se escogieron de las nidadas de tres crías disponibles dando prioridad a las de menor edad. Las observaciones de cada nidada finalizaron cuando una de las tres crías moría o desaparecía del nido, lo cual ocurrió en todas las nidadas.

Para las crías A y B que no se conocía la fecha de eclosión, la edad se estimó en base a curvas de crecimiento de pico y ulna para nidadas de dos crías (Drummond et al., 1987). En el caso de las crías C, la edad se determinó restando cuatro días de la edad de la cría B, que es el promedio del intervalo de eclosión entre las crías B y C (3.60 ± 0.74 , $x \pm e. e.$, Castillo y Chávez-Peón, 1983).

Se observaron un total de 54 crías de 18 nidadas cuya edad estuvo entre los 2-49 días. La edad promedio de las crías A al inicio de las observaciones fue de 16.16 ± 0.85 d (10 - 23 d) y al final de 27.33 ± 2.59 d (13 - 49 d). La diferencia de edad entre la cría A y B fue de 3.16 ± 0.21 d (2- 5 d) y entre cría B y C de 4.16 ± 0.18 d (3-6 d). El número promedio de días de observación por nidada fue de 10.16 ± 1.92 d (1 - 31 d). En los análisis no se incluyeron datos de las edades antes de los 5 días y después de 44 d, porque las muestras eran muy pequeñas ($n \leq 4$).

Conducta

Registro de conducta

Las observaciones se hicieron de 0700 a 1000 h y de 1500 a 1800 h y las tres crías de cada nidada se marcaron en la cabeza y en la cola con diferentes colores de pintura vinílica Vinci (rojo, azul y amarillo) asignados arbitrariamente para su identificación individual. El primer día de observación, las crías se midieron (pico y ulna), pesaron y marcaron antes de iniciar las observaciones y en días posteriores estos datos se tomaron al final de cada observación. El observador se sentó a 5 metros de distancia de uno o dos nidos, registrando la frecuencia absoluta de las agresiones (picotazos + mordidas) anotando en cada caso el actor y el receptor de la agresión y si la víctima que era agredida respondía o adoptaba una postura de sumisión (BDFA, bill down and face away, Nelson, 1978). En adición, se registró la frecuencia de alimentación de las crías.

Al inicio del estudio, los observadores fueron entrenados registrando conducta en cuatro nidadas de tres crías de 9 - 20 días de edad durante 4 días. Durante el entrenamiento, dos observadores registraron de manera independiente la conducta en el mismo nido para confirmar que estaban registrando las mismas categorías de conducta, midiendo y pesando de igual manera y luego se compararon sus datos.

Criterios de las categorías de conductas

Picotazo: Cuando hubo un impacto de la punta del pico (abierto o cerrado) sobre el cuerpo de la otra cría. *Mordida*: Cuando una de las crías prensó con las mandíbulas una parte del cuerpo de la otra cría. Cuando la cría renovó el movimiento con un nuevo apretón o desplazamiento, se registraba otro evento, sin importar que no soltara a la víctima antes de renovar el movimiento. *Sumisión*: La cría adoptó o mantuvo una postura de BDFA (bajar el pico y voltear la cabeza). *Alimentación*: Cuando hubo una unión del pico de la cría y del adulto o una inserción de la cabeza de la cría en el pico

del adulto y se observó una distensión del cuello de la cría que indicó que el alimento estaba pasando a través de su cuello.

Análisis de datos

Los datos de cada cría fueron agrupados en bloques progresivos de 5 días de edad: 5 - 9 d, 10 - 14 d, 15 - 19 d, 20 - 24 d, 25 - 29 d, 30 - 34 d, 35 - 39 d, 40 - 44 d. Para todas las variables (agresión, alimentación, peso, pico y ulna) se aplicó una prueba estadística a los datos solo cuando toda(s) la(s) muestra(s) en consideración tenían una $n \geq 8$, y utilizando todos los bloques de edad que satisfacían este criterio. El requisito de $n \geq 8$ se relajó en dos casos: 1) cuando para una comparación no existía ningún bloque de edades con $n \geq 8$, entonces se incluyeron los bloques con $n \geq 7$ y 2) cuando se querían detectar cambios progresivos con la edad, se obtuvieron muestras de tres bloques de edad consecutivos permitiendo la inclusión de no más de una muestra de $n \geq 5$ en pruebas Friedman o Kruskal - Wallis.

Cuando fue posible, se compararon crías de la misma nidada usando pruebas estadísticas dependientes (Wilcoxon o Friedman), pero cuando el tamaño de la muestra no era adecuado para hacerlo así ($n < 8$), entonces se formaron las muestras utilizando todas las crías disponibles, incluyendo crías de distintas nidadas, y se usaron pruebas de muestras independientes (U de Mann-Whitney o Kruskal-Wallis). En todos los casos donde la muestra utilizada para una prueba estadística fue diferente a la muestra (completa) representada en el histograma de las figuras, se reportan los valores ($\bar{x} \pm e.e$) en el texto de resultados. Todas las pruebas se aplicaron con un nivel de significancia de 0.05 y se reporta la media y el error estándar.

Cuando se comparó la agresión de las crías A, B y C, se usaron pruebas de Wilcoxon o U de Mann Whitney entre pares de crías: A vs B, B vs C exclusivamente. No se hizo una comparación global seguida por comparaciones post hoc (Gibbons, 1976) entre pares de crías porque de esa manera se aumenta el número de pruebas estadísticas y la inflación del nivel de significancia.

Para expresar la magnitud de la diferencia entre dos categorías de las crías (p. ej; A vs. B) se compararon siempre las medias de las dos muestras, reportando por ejemplo que la frecuencia promedio de A era tres veces mayor que la de B. La magnitud de la diferencia no pudo ser calculada para cada par de crías porque los ceros en las muestras fueron comunes.

Para cada par de crías (A-B, B-C, A-C) de cada nidada y para cada uno de los bloques de edad, se calculó la tasa individual de agresiones por hora de observación y la proporción de agresiones que causaron sumisión. Además, se calculó la tasa de agresión total de cada una de las crías hacia sus dos hermanas (p. ej; la agresión de A hacia B + la agresión de A hacia C) y la agresión sumada de los tres pares de crías (p. ej; en el par A-B: la agresión de A hacia B + la agresión de B hacia A) por hora de observación.

Desarrollo de las crías

Para el análisis de desarrollo de las crías se calculó la proporción de mortalidad de las crías. Para el análisis de crecimiento de las crías se calculó el promedio del peso, pico y ulna por nidada y bloque de edad para cada una de las crías, la tasa de alimentación por hora de observación por nidada en cada bloque de edad y para cada una de las crías.

RESULTADOS

La jerarquía de dominancia

Durante las primeras cuatro semanas de vida de las tres crías, se estableció una jerarquía de dominancia lineal de acuerdo al orden de eclosión. A través de este periodo, cuando las crías de cada par diferían sustancialmente en edad y madurez, la agresión de la cría A hacia la cría B fue 4 -15 veces más que viceversa y hacia la cría C de 21 - 100 veces más que al contrario (Fig. 1. Tabla 1). La agresión de la cría B hacia la cría C fue 6 - 29 veces más que viceversa (Fig. 1. Tabla 1).

La dominancia de la cría mayor en cada par fue consistente en las 18 nidadas de tres. En todas las nidadas la cría A agredió más a B que viceversa, tanto en la suma total de agresiones a través de todos los días de observación como en cada uno de sus bloques de edad. De la misma manera, en las 18 nidadas la cría B agredió más a C que viceversa, tanto en la suma total de agresiones a través de todos los días de observación, como en cada uno de los bloques de edad. Por supuesto, la consistencia de la dominancia de A sobre C también fue total.

Además en los tres pares de crías, la agresión de la cría menor no aumentó a lo largo del tiempo (Fig. 1). Debido a que la agresión de las crías A y B aumentó con la edad y que las crías hermanas diferían en edad, las diferencias en conducta entre A, B y C necesitaban confirmarse con comparaciones entre agresores de la misma edad. Primero se reporta el desarrollo de la agresión en cada cría y a continuación las comparaciones de las crías a la misma edad.

El desarrollo de la agresión

Como puede apreciarse en la Fig. 2, la agresión total de la cría A incrementó con su edad (15 - 19 d, 5.27 ± 3.01 ; 20 - 24 d, 9.37 ± 3.35 ; 25 - 29 d, 16.60 ± 6.70 agresiones / h, Friedman: $n = 8$, $p = 0.043$) al igual que la agresión total de la cría B (10 - 14 d vs

15 - 19 d vs 20 - 24 d, Kruskal - Wallis: $H = 5.86$, $n = 10, 14, 10$, $g.l. = 2$, $p = 0.05$). En la agresión total de la cría C también se encontró un efecto de la edad (5 - 9 d vs 10 -14 d vs 15 - 19 d, Kruskal-Wallis: $H = 5.98$, $n = 8, 13, 11$, $g.l. = 2$, $p = 0.05$). Debido a que en las muestras, la agresión total de C llegó a su máximo a la edad de 10 -14 d y luego disminuyó, se aplicó una prueba post-hoc Dunn pero no hubo diferencias significativas entre los pares de edad adyacentes (post-hoc Dunn con un valor crítico [z^*] y α global de 0.05: 5 - 9 d vs 10 - 14 d, $10.06 > 9.87^*$; 10 -14 d vs 15 - 19 d, $9.14 > 3.31^*$; Fig. 2). Este resultado sugiere que efectivamente la agresión total a los 10 - 14 d rebasó la agresión total de la edad 5 - 9 d y 15 - 19 d combinadas.

Parece que la agresión total de cada cría llegó a un máximo y luego disminuyó y que las crías A y B alcanzaron su máximo a mayor edad que la cría C (30 - 34 d para A, 25 - 29 d para B y 10 - 14 d para C), pero las muestras no fueron suficientes para afirmar esto con seguridad (Fig. 2).

Se hizo un análisis individual de las crías observadas en los bloques de edad consecutivos donde aumento la agresión de las crías para saber si la tasa de agresión de cada individuo aumentó (el mismo procedimiento se hizo para la proporción de agresiones que causaron sumisión; ver sección: El desarrollo de la sumisión, p. 24). Al analizar el desempeño individual de las 3 crías A que fueron observadas en al menos dos bloques de edad consecutivos. Once de ellas mostraron de uno a dos aumentos entre bloques sucesivos y sólo 3 de ellas disminuyeron. En el caso de las 12 crías B, 8 de ellas mostraron uno o dos aumentos en su agresión entre bloques sucesivos y sólo 5 mostraron una disminución en la agresión. En cambio, de las 11 crías C que fueron observadas de manera consecutiva, 3 de ellas no mostraron agresión, 5 presentaron de 1 a 2 aumentos en su agresión y 5 disminuyeron su agresión. Estas observaciones de individuos apoyan los análisis estadísticos de tendencias centrales, indicando que los individuos A y B mostraron una tendencia del aumento de la agresión entre los 10 y 29 días de edad.

Comparación de la agresión a la misma edad

En la Fig. 2 se puede observar la agresión de las tres crías a la misma edad. La agresión total de la cría A hacia sus dos hermanos fue mayor que la agresión total de la cría B (15 - 19 d, cría A: 5.73 ± 2.14 , cría B: 1.95 ± 0.65 , Wilcoxon: $T = 14$, $n = 12$, $p = 0.04$; 20 - 24 d, cría A: 8.85 ± 2.72 , cría B: 3.78 ± 1.04 , Wilcoxon: $T = 10$, $n = 10$, $p = 0.05$) y la agresión total de la cría B fue mayor que la de la cría C (10 - 14 d, U de Mann - Whitney: $U = 34$, $n = 10, 13$, $p = 0.05$; 15 - 19 d, cría B: 2.56 ± 0.75 , cría C: 0.17 ± 0.079 , Wilcoxon: $T = 3$, $n = 11$, $p = 0.007$, Fig. 2).

Entre cada par de crías hubo agresión de cada individuo, pero la cría mayor de cada par fue generalmente la más agresiva (Fig. 3). En el par A- B, la agresión de la cría A fue 4 - 9 veces más que la agresión de la cría B (15 - 19 d, cría A: 2.66 ± 0.88 , cría B: 0.64 ± 0.20 agresiones/ h, Wilcoxon: $T = 6$, $n = 12$, $p = 0.009$; 20 - 24 d, cría A: 6.19 ± 0.88 , cría B: 0.66 ± 0.20 agresiones/ h, Wilcoxon: $T = 0$, $n = 10$, $p = 0.007$) y en el par B - C, la cría B agredió de 2 - 11 veces más que la cría C (10 -14 d, U de Mann-Whitney: $U = 33.5$, $n = 10, 13$, $p = 0.05$; 15 - 19 d, cría B: 1.92 ± 0.54 , cría C: 0.17 ± 0.07 agresiones/h; Wilcoxon: $T = 3$, $n = 11$, $p = 0.007$). A la edad de 15 - 19 d, la cría A agredió a la cría C, pero no hubo agresión de la cría C a la cría A (15 - 19 d, cría A: 2.60 ± 1.58 , cría C: 0.00 ± 0.00 , Wilcoxon: $T = 0$, $n = 10$, $p = 0.007$).

La agresión varió de intensidad dependiendo a cuál de las dos hermanas estaba dirigida. En la Fig. 3 puede observarse que durante los primeros 15 - 30 d, cada cría concentró sus agresiones cada vez más sobre la cría más pequeña de las dos disponibles. A la edad de 15 - 19 d, la cría A agredió de manera similar a sus dos hermanas (Wilcoxon: $T = 24$, $n = 13$, $p = 0.72$) pero a la edad de 20 - 24 d, agredió 2 veces más a la cría B que a la cría C (Wilcoxon: $T = 3.0$, $n = 14$, $p = 0.001$) y a los 25 - 29 d agredió 4 veces más a B que a C (Wilcoxon: $T = 0.0$, $n = 9$, $p = 0.007$). La agresión de la cría B hacia sus dos hermanas no fue significativamente diferente a la edad de 10 - 14 d (Wilcoxon: $T = 9$, $n = 10$, $p = 0.10$), pero a la edad de 15 - 19 d la cría B

agredió 2 veces más a la cría C que a la cría A (Wilcoxon: $T = 1.0$, $n = 14$, $p = 0.01$) y a la edad de 20 - 24 d, 5 veces más (Wilcoxon: $T = 1.0$, $n = 10$, $p = 0.017$). A la edad de 10 - 14 d, la cría C agredió similarmente a sus dos hermanas mayores (Wilcoxon: $T = 15$, $n = 13$, $p = 0.67$), mientras que a la edad de 15 - 19 d, agredió 28 veces más a la cría B que a la cría A (Wilcoxon: $T = 0.00$, $n = 11$, $p = 0.04$, Fig. 3).

De las dos crías menores, la cría C fue más agredida en conjunto por sus dos hermanas que la cría B, a la edad de 10 - 14 d (10 - 14 d: cría C: 3.39 ± 0.86 cría B: 1.22 ± 0.44 , agresiones /h, U de Mann - Whitney: $U = 33$, $n = 10, 13$, $p = 0.04$) pero a la edad de 15 - 19 d, tanto la cría B como la cría C fueron agredidas similarmente en conjunto por sus dos hermanas (cría C: 5.27 ± 1.74 , cría B: 4.97 ± 2.09 agresiones/h, Wilcoxon: $T = 10$, $n = 10$, $p = 0.13$)

El desarrollo de la sumisión

Este análisis se hizo en base a la edad de la cría que recibió las agresiones y dado que los últimos tres bloques de edad (30 - 34, 35 - 39, 40 - 44) incluían muestras muy pequeñas (≤ 4) no se consideraron para el análisis. La proporción de agresiones que causó sumisión en la cría B cuando fue agredida por la cría A, aumentó entre los 10 y 24 d de edad de la cría B (10 - 14 d vs 15 - 19 d vs 20 - 24 d, Kruskal - Wallis: $H = 15.39$, $n = 8, 13, 10$, g.l. = 2, $p < 0.001$, Fig. 4). De la misma manera, la proporción de agresiones que causó sumisión en la cría C, entre los 10 y 24 d de edad, cuando fue agredida por la cría A aumentó significativamente (10 -14 d vs 15 - 19 d vs 20 - 24 d, Kruskal - Wallis: $H = 11.63$, $n = 11, 8, 6$, g.l. = 2, $p = 0.003$) y cuando fue agredida por la cría B también hubo un incremento en su sumisión (10 -14 d vs 15 -19 d vs 20 -24 d, Kruskal - Wallis: $H = 8.57$, $n = 11, 10, 5$, g.l. = 2, $p = 0.01$). Sorprendentemente, la proporción de agresiones que causó sumisión en la cría A cuando fue agredida por la cría B aumentó significativamente entre los 15 y 29 d de edad (15 - 19 d vs 20 -24 d vs 25 - 29 d, Kruskal - Wallis: $H = 6.32$, $n = 10, 12, 7$; g.l. = 2, $p = 0.04$, Fig. 4).

El desarrollo de la sumisión de las crías B y C fue muy parecido. Aunque entre los 10 -14 d de edad la cría C se sometió dos veces más a la cría A que la cría B a la cría A (cría B vs cría C; U de Mann-Whitney: $U = 18, n = 8, 11, p = 0.03$), a los 15 - 19 d de edad, C y B no difirieron en este sentido (cría B vs cría C, U de Mann - Whitney: $U = 47, n = 13, 8, p = 0.71$). El aumento progresivo en la sumisión de las crías B y C entre los 10 y 24 d se ve parecido en magnitud y pendiente, con las dos cuadruplicando o quintuplicando su sumisión original en las dos segundas semanas de vida. Sin embargo, las crías A fueron sustancialmente menos sumisas que las crías B y C, y al parecer la sumisión se desarrolló más tarde. Por ejemplo, a la edad de 15 - 19 d, las agresiones de B provocaban ocho veces más sumisiones en las crías C que en las crías A (15 -19 d, cría C: 0.66 ± 0.11 , cría A: 0.08 ± 0.07 , Wilcoxon: $T = 0.0, p = 0.007$); y entre las 15 - 24 d de edad, las crías B se sometían a la cría A entre cuatro y cinco veces más frecuentemente que viceversa (15 -19 d, B: 0.51 ± 0.11 , A: 0.10 ± 0.08 , Wilcoxon: $T = 2, n = 8, p = 0.04$; 20 - 24 d: 0.85 ± 0.04 , A: 0.22 ± 0.10 , Wilcoxon: $T = 0.0, n = 10, p = 0.005$).

Además cuando se consideraron individualmente a las 11 crías A que fueron observadas en bloques consecutivos de edad, se encontró que 5 de ellas mostraron de 1 a 2 aumentos en sumisión entre bloques sucesivos, y sólo 3 crías disminuyeron su sumisión (incluyendo 2 crías A que también aumentaron en otros bloques). Al considerar las 10 crías B, se observó que 7 de ellas mostraron de 1 a 2 aumentos en su sumisión entre bloques sucesivos y sólo 3 disminuyeron en su sumisión. Cuando se consideraron las 15 crías C (agredidas por A o B) observadas en bloques consecutivos, se encontró que 14 de ellas presentaron de 1 a 2 aumentos en su sumisión entre bloques sucesivos y sólo 6 crías mostraron disminución en la sumisión. Estas observaciones nos permiten ver que de manera individual las crías también aumentan en su sumisión.

La cría C no pareció discriminar entre las agresiones de sus dos hermanas mayores sometiéndose a proporciones similares de agresión emitidas por la cría A o por la cría B (10 -14 d, cría A: 0.38 ± 0.09 , cría B: 0.41 ± 0.13 , Wilcoxon: $T = 14$, $n = 9$, $p = 0.57$; 15 - 19 d, cría A: 0.59 ± 0.09 , cría B: 0.73 ± 0.10 , Wilcoxon: $T = 11$, $n = 8$, $p = 0.32$).

La sumisión de la cría A alcanzó un máximo de solo 40 % (0.40 de las agresiones provocaron sumisión) a la edad de 25 - 29 d (0.43 ± 0.13) y después de esta edad no se graficó porque solo una cría A fue agredida (Fig. 4). En el caso de la cría B, la proporción de agresiones que causaron sumisión alcanzó su máximo aproximadamente al 90 % (0.84 ± 0.08). La sumisión de la cría C al ser agredida por las crías A y B llegó hasta el 100 % (1 ± 0.0) y 90 % (0.85 ± 0.11) respectivamente (Fig. 4).

Entrenamiento de la cría B

Evidentemente la cría B fue entrenada para ganar contra la cría C y someterse a la cría A. Entre los 10 y 24 d de edad, la cría B agredió cada vez más a la cría C (10 - 14 d: 0.49 ± 0.13 agresiones /h, 15 - 19 d: 1.73 ± 0.46 , 20 - 24 d: 3.09 ± 0.98 ; Kruskal - Wallis: $H = 1.53$, $n = 10, 14, 10$, g.l. = 2, $p = 0.05$, Fig. 3) y entre los 15 y 24 d de edad, la tasa de agresión de la cría B hacia la cría C fue significativamente superior (2 - 5 veces más) que hacia la cría A (ver sección: Comparación de la agresión a la misma edad, p. 24). La cría B fue 4 veces más sumisa a las agresiones de la cría A que a las de la cría C (15 -19 d: cría A: 0.62 ± 0.08 agresiones / h, cría C: 0.14 ± 0.09 , U de Mann - Whitney: $U = 9.5$, $n = 13, 7$, $p = 0.04$ y 20 - 24 d: cría A: 0.85 ± 0.04 , cría C: 0.22 ± 0.13 , U de Mann - Whitney: $U = 6.0$, $n = 10, 7$, $p = 0.004$). Cabe resaltar que el entrenamiento doble (como ganador y como perdedor) también se observó en la cría A, quien aprendió a atacar y a someterse ante *la misma* cría: cría B (ver sección: El desarrollo de la sumisión, p. 25), aunque el entrenamiento como perdedor fue mínimo

La cría C como "desperado"

Cuatro resultados indican que la cría C no se comportó como "desperado". Primero, la cría C nunca agredió intensamente a la cría B. En cambio, la cría B agredió 2 - 11 veces más a la cría C que viceversa (ver sección: Comparación de la agresión a la misma edad, p. 24) y la cría C respondió muy pocas veces con agresión. Las tasas de agresión máximas observadas en cualquier día en las 18 crías C variaron entre 0 y 1.78 picotazos por hora (0.15 ± 0.097), lo cual muestra que ninguna de las crías C en ningún día mostró agresión de "desperado". Segundo, cuando la cría C fue agredida por la cría A o B, está adoptó o mantuvo una conducta sumisa que aumentó con su edad hasta alcanzar un máximo de 100 y 90 % de la proporción de agresiones que causó sumisión (ver sección: El desarrollo de la sumisión, p. 25 y Fig. 4).

Tercero, como puede apreciarse en la Fig. 5, la agresión sumada entre las crías B y C versus la agresión sumada entre A y C, calculada a la edad de la cría mayor de cada par, no difirió significativamente (15 - 19 d: B y C: 1.63 ± 0.45 versus A y C: 3.40 ± 1.36 ; Wilcoxon: $T = 22$, $n = 12$, $p = 0.32$; 20 - 24 d: B y C versus A y C: 2.53 ± 1.10 , Wilcoxon: $T = 21$, $n = 10$, $p = 0.51$). Al parecer hubo menos agresión sumada entre B y C versus A y B pero no difirieron significativamente (15 - 19 d, B y C: 1.63 ± 0.45 versus A y B: 3.40 ± 1.36 ; Wilcoxon: $T = 16$, $n = 12$, $p = 0.07$; 20 - 24 d: B y C: 3.30 ± 0.92 versus A y C: 7.04 ± 1.87 ; Wilcoxon: $T = 12$, $n = 10$, $p = 0.11$). De hecho en las muestras la agresión sumada entre B y C no llegó a la mitad de la agresión sumada entre A y B o A y C.

Cuarto, en la Fig. 5 se puede observar que la agresión sumada entre B y C solo aumentó entre los 10 - 24 d y después disminuyó manteniéndose baja (10 - 14 d versus 15 - 19 d versus 20 - 24 d, Kruskal - Wallis: $H = 6.49$, $g.l. = 2$, $n = 10, 14, 10$, $p = 0.03$), mientras que la agresión sumada entre A y B siguió aumentando hasta los 29 o 34 d antes de disminuir (15 - 19 d: 3.19 ± 1.45 , 20 - 24 d: 7.49 ± 2.30 , 25 - 29 d: 14.17 ± 5.67 , Friedman: $n = 8$, $p = 0.002$).

Desarrollo de las crías

Mortalidad

Durante el periodo de observación de las 18 nidadas, la proporción de mortalidad de las crías A, B y C fue del 5.5 %, 16.6 % y 100 %, respectivamente. El intervalo de edades de muerte de las crías A, B y C respectivamente fue de: 30 d, n = 1; 21 - 29 d, n = 3; y 5 - 42 d, n = 18. Las crías B murieron a los 26.00 ± 2.51 días de edad promedio y las crías C a los 23.4 ± 3.65 días de edad promedio. La sobrevivencia de las 18 crías A y B fue similar (17 de 18 crías A vs. 15 de 18 crías B; Prueba exacta de Fisher: $p = 0.60$) mientras que la sobrevivencia fue mayor para las crías B que para las crías C (15 de 18 crías B vs. 0 de 18 crías C; Prueba exacta de Fisher: $p < 0.001$).

De la misma manera, la sobrevivencia de las 18 crías A y B hasta los 90 d de edad no fue significativamente diferente (16 de 18 crías A vs. 14 de 18 crías B; Prueba de Fisher: $p = 0.65$) y la sobrevivencia de las crías B fue mayor que las crías C (14 de 18 crías B vs. 0 de 18 crías C; Prueba exacta de Fisher: $p < 0.001$).

Crecimiento

a. Peso

A la edad de 15 - 19 d de cada cría, la cría A pesó 21.2 % más que la cría B (cría A: 393.63 ± 24.15 g, cría B: 324.67 ± 14.87 g, Wilcoxon: $T = 3.0$, $n = 12$, $p = 0.004$) y a esta misma edad, la cría B pesó 76.4 % más que la cría C (cría B: 335.07 ± 17.85 g, cría C: 189.98 ± 23.08 g, Wilcoxon: $T = 1.0$, $n = 11$, $p = 0.004$, Fig. 6). La ventaja porcentual (ventaja porcentual = $100 \times (\text{Diferencia de peso} / \text{peso de la cría C})$) en tamaño de las dos crías mayores sobre la cría C al principio fue enorme (hasta 448 % más peso) y luego disminuyó progresivamente durante las tres primeras semanas de vida de la cría C (Fig. 7). Sin embargo, hasta la edad de 6 semanas de la cría C, cada una de las dos hermanas siempre mantuvo un peso promedio como mínimo del doble del peso de la cría C (Fig. 7).

b. Pico y ulna

A la edad de 15 - 19 d, el pico y la ulna de la cría A fueron 11.57 % y 12.59 % más grandes, respectivamente, que el de la cría B (pico: cría A: 48.76 ± 1.18 , cría B: 43.7 ± 0.84 , Wilcoxon: $T = 0.0$, $n = 12$, $p = 0.002$; ulna: cría A: 63.11 ± 2.29 , cría B: 56.05 ± 1.10 , Wilcoxon: $T = 4.0$, $n = 12$, $p = 0.006$, Fig. 6).

A la edad de 15 - 19 d, el pico de la cría B fue 21.64 % más grande que el de la cría C (cría B: 44.40 ± 0.90 , cría C: 36.5 ± 1.43 , Wilcoxon: $T = 2.0$, $n = 11$, $p = 0.005$) y la ulna fue 23.39 % más grande que la de la cría C (cría B: 56.59 ± 1.16 , cría C: 45.86 ± 0.93 , Wilcoxon: $T = 0.00$, $n = 11$, $p = 0.003$).

En la Fig. 6 también puede observarse que las curvas de peso, pico y ulna de las crías A y B incrementaron casi a la par y la curva de la cría C siempre estuvo por debajo de las curvas de las crías A y B.

c. Alimentación

A la edad de 15 - 19 d, la tasa de alimentación de las crías A y B no fue significativamente diferente (cría A: 0.30 ± 0.07 alimentaciones/h, cría B: 0.15 ± 0.02 , Wilcoxon: $T = 15$, $n = 11$, $p = 0.10$) ni tampoco la tasa de alimentación de las crías B versus C (cría B: 0.27 ± 0.08 , cría C: 0.14 ± 0.06 , Wilcoxon: $T = 12$, $n = 11$, $p = 0.21$, Fig. 8). Sin embargo, en la Fig. 8 puede apreciarse que la tasa de alimentación de la cría A parece ser mayor que la de sus dos hermanas menores y al parecer también se puede observar que la cría C recibió alimento con menor frecuencia que las crías A y B.

DISCUSIÓN

El contexto ecológico

Durante 2002 la proporción de mortalidad de las crías A, B y C fue de 5.5%, 16.6% y 100%, respectivamente (n = 18 nidadas). Posiblemente en este año, la colonia de bobos de patas azules se vio afectada por el fenómeno de El Niño que provocó un incremento de la temperatura normal de la superficie del mar (1.16 y 1.19 ° C mayor la temperatura normal en marzo y abril, fuente de información: <http://www.noaa.com>). Se ha visto que el incremento de la temperatura de la superficie del mar disminuye la producción de plancton y las poblaciones de peces migran de Sudamérica hacia otras zonas y por ende hay una escasez de alimento. Posiblemente esta escasez de alimento provocó una alta mortalidad de las crías C. En un estudio de 18 años, Rodríguez y Drummond (en preparación) encontraron que en 155 nidadas de tres crías, el 30% de las crías A, 32% de las crías B y el 59% de las crías C no emplumaron junto con sus hermanos. Estos porcentajes son mucho más altos de los que se observaron en el 2002. Los resultados que se reportan en este estudio se generalizan únicamente a condiciones de escasez de alimento y alta mortalidad.

La jerarquía de dominancia

La jerarquía lineal en nidadas de tres crías se estableció durante las primeras cuatro semanas de vida. La cría A fue la más agresiva y dirigió su agresión principalmente hacia la cría B. La agresión de las crías subordinadas en cada par fue mínima. La mayor agresión de la cría A quizás se deba a la combinación de varios factores como: 1) un mayor desarrollo en capacidad motriz debidas a las diferencias en edades, 2) su ventaja en tamaño, dado que las crías del bobo patas azules están más dispuestos a agredir a una cría de menor tamaño (Osorno y Drummond, 2003), 3) una experiencia social como agresor que le permite desarrollar mayor tendencia a atacar y 4) fue

expuesta relativamente a pocas agresiones. La agresión de cada una de las crías aumentó con la edad llegando a un máximo y luego disminuyó. El máximo de agresión de cada una de las crías se alcanzó a diferentes edades: 30-34 para A, 25 - 29 para B y 10 - 14 para C.

La disminución de la agresión de las crías A posiblemente se debió a su propia maduración o podría ser que ocurrió cuando la sumisión de las demás crías llegó a un umbral. La reducción de la agresión de las crías B y C ocurrió a una edad más temprana posiblemente porque las crías recibieron muchas agresiones por parte de sus hermanas, lo cual les impidió físicamente expresar su propia agresión; o porque la agresión previa las entrenó para ser poco agresivas. Esta última alternativa es apoyada por los experimentos de Drummond y Osorno (1992) y Drummond y Canales (1998).

Es importante resaltar que las diferencias en la conducta de las crías A, B y C muchas veces no dependen de diferencias en su responsividad sino a diferencias en oportunidad y su contexto social. Por ejemplo, la cría C puede estar sumamente limitada en su expresión agresiva porque tiene dos hermanas agrediéndola y que además son más grandes en tamaño (ver Fig. 7), mientras que la cría A no es hostigada por ninguna cría de tamaño superior. En cambio, hay que considerar que la cría B, aunque fue agredida por dos crías, una de ellas (cría C) era mucho más pequeña en edad y desarrollo, lo que seguramente disminuye el impacto de su agresión. De la misma manera, podría ser que A agredió más a la cría B que a C, así como también la cría C agredió más a la cría B que a la cría A porque tuvieron más oportunidad de agredir a esas crías y no porque tengan una preferencia por dirigir sus agresiones a ellas.

El desarrollo de la sumisión

La proporción de agresiones que causó sumisión en las tres crías aumentó con la edad y la proporción máxima de sumisión fue mayor en las crías B y C que en la cría A. La proporción máxima de sumisión de la cría A fue a la edad de 25 - 29 d y a esta misma

edad también la tasa de agresión de la cría A hacia las crías B y C llegó a un nivel máximo. Parece que la conducta de sumisión de las crías se desarrolla progresivamente y en función de la cantidad cuantitativa de agresión que han recibido.

A pesar de dominar a sus dos hermanas menores, la cría A también adoptó una conducta de sumisión hacia la cría B; es decir, la cría A aprendió a ser dominante y además a ser sumisa. Lo anterior implica dos procesos de aprendizaje con cierto grado de independencia entre ellos: sumisividad y agresividad, que pueden darse simultáneamente en un individuo.

Entrenamiento de la cría B

Es claro que la cría B aprendió a ser sumisa (entrenada para perder) con la cría A, pero no es tan claro que aprendió a ser dominante con la cría C porque posiblemente su agresión fue reprimida por la agresión que recibió de la cría A. Aunque la tasa de agresión total de la cría B aumentó con la edad, ésta solo correspondió al 25 % de la tasa de agresión total de la cría A y disminuyó a la edad de 20 - 24 d, (cf. 25 - 29 d en la cría A). Además, la agresión de la cría A hacia B fue de 4 - 9 veces más que la agresión de la cría B hacia la cría C (15 - 19 d, cría A: 2.66 ± 0.88 , cría B: 0.64 ± 0.20 agresiones/ h, Wilcoxon: $T = 6$, $n = 12$, $p = 0.009$; 20 - 24 d, cría A: 6.19 ± 0.88 , cría B: 0.66 ± 0.20 agresiones/ h, Wilcoxon: $T = 0$, $n = 10$, $p = 0.007$). Probablemente, la cría B no puede expresar su agresividad con la cría C cuando esta recibiendo mucha agresión por parte de la cría A. Para saber si la cría B aprende a ser agresiva será necesario hacer un experimento controlando el nivel de agresión a al que este expuesta.

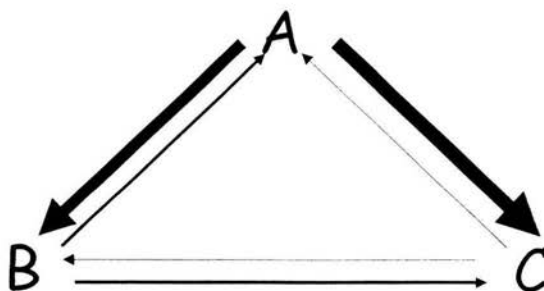
La cría C como "desperado"

La tercera cría del bobo de patas azules no se comportó como "desperado": no agredió intensamente a la cría B, y adoptó una conducta de sumisión cuando fue agredida por sus hermanos. Así, la agresión sumada entre el par B y C fue menor que entre A y B o A y C. Posiblemente para la tercera cría de bobo patas azules comportarse como

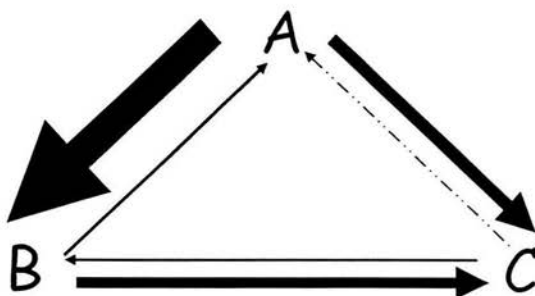
"desperado" no podría funcionar porque tiene dos hermanos más grandes en cuanto a edad y desarrollo locomotriz y eso la pone en desventaja terminante. En las nidadas de tres crías, la cría A tuvo una ventaja promedio en tamaño con respecto a la cría C hasta del 448 % y la cría B hasta de 253 % (Fig. 7). En cambio, en las nidadas de dos crías del bobo café, la ventaja porcentual de tamaño en peso de la cría A respecto a la cría B (a la edad de 0.5 a 2.5 d de edad de A y B) fue de 9.21 % hasta 35.72 % (calculado a partir de datos de Cohen-Fernández, 1988). La cría C recibe agresiones tanto de la cría A como de la cría B, por lo que el desafío sería mayor que el que enfrenta una cría B del bobo café.

Por otro lado, se ha visto que la probabilidad de que las crías C emplumen junto con sus hermanos no es tan baja como se esperaba. Rodríguez y Drummond (en preparación) encontraron en un estudio de 18 años que en 155 nidadas de tres crías, el 70 % de las crías A, 68 % de las crías B y el 41% de las crías C emplumaron junto con sus hermanos. Entonces, bajo estas condiciones la cría C no enfrenta una probabilidad de sobrevivencia muy baja y no se comporta como una cría "desperado". Posiblemente la cría C tiene otras estrategias para sobrevivir: 1) disminuir su agresión y mejor adoptar un papel de sumisión rápidamente para evitar recibir mucha agresión de sus hermanas, 2) solicitar alimento en el momento en que A y B no lo hacen (cuando están dormidas o ya se han saciado), para evitar su agresión, 3) mantenerse alejada de sus dos hermanas refugiándose debajo de los padres, por lo menos durante sus primeros 10 días de vida. Los últimos dos componentes de su posible estrategia merecen investigarse, analizando la sobreposición de actividades de las tres crías.

15-19 d
n = 13 nidadas



20-24 d
n = 14 nidadas



25-29 d
n = 9 nidadas

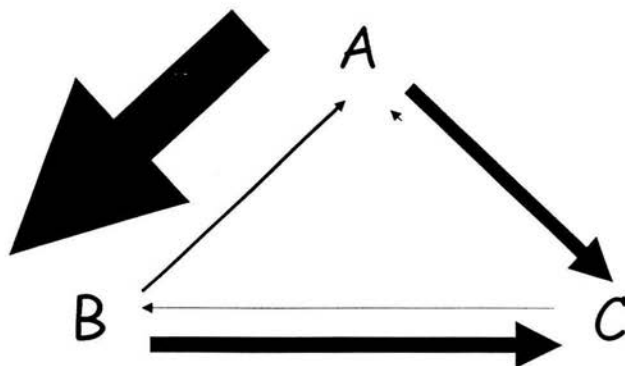


Fig. 1. Establecimiento de la jerarquía de dominancia. Tasa de agresión en los tres pares de crías a la edad de la cría A. El grosor de la flecha representa la frecuencia promedio de agresiones/h. La flecha mayor de grosor tiene un valor de 12.18, la punteada de 0.03 y la que no tiene línea de cero. Datos y pruebas estadísticas en la tabla 1.

Tabla 1. Tasa de agresiones (picotazos+mordidas/hora) en los tres pares de crías a la edad de la cría A durante el establecimiento de la jerarquía de dominancia. Las dos crías de cada par se comparan a diferente edad debido al intervalo de eclosión.

Pares de crías Edad de la cría A	Agresiones / hora		Prueba de Wilcoxon	
	Media	e.e	T	p
<u>15 - 19 d (n=13)</u>				
A→B	2.59	0.81		
B→A	0.63	0.27	1.0	0.002
B→C	0.73	0.20		
C→B	0.12	0.05	13	0.01
A→C	3.15	1.26		
C→A	0.15	0.09	0.0	0.002
<u>20 - 24 d (n=14)</u>				
A→B	7.06	2.44		
B→A	0.72	0.21	1.0	0.001
B→C	2.40	0.66		
C→B	0.51	0.34	9.50	0.02
A→C	2.85	1.21		
C→A	0.03	0.01	0.0	0.002
<u>25 - 29 d (n=9)</u>				
A→B	12.18	4.99		
B→A	0.79	0.29	0.0	0.007
B→C	3.40	1.29		
C→B	0.12	0.06	1.0	0.01
A→C	3.16	1.26		
C→A	0	0	1.0	0.007

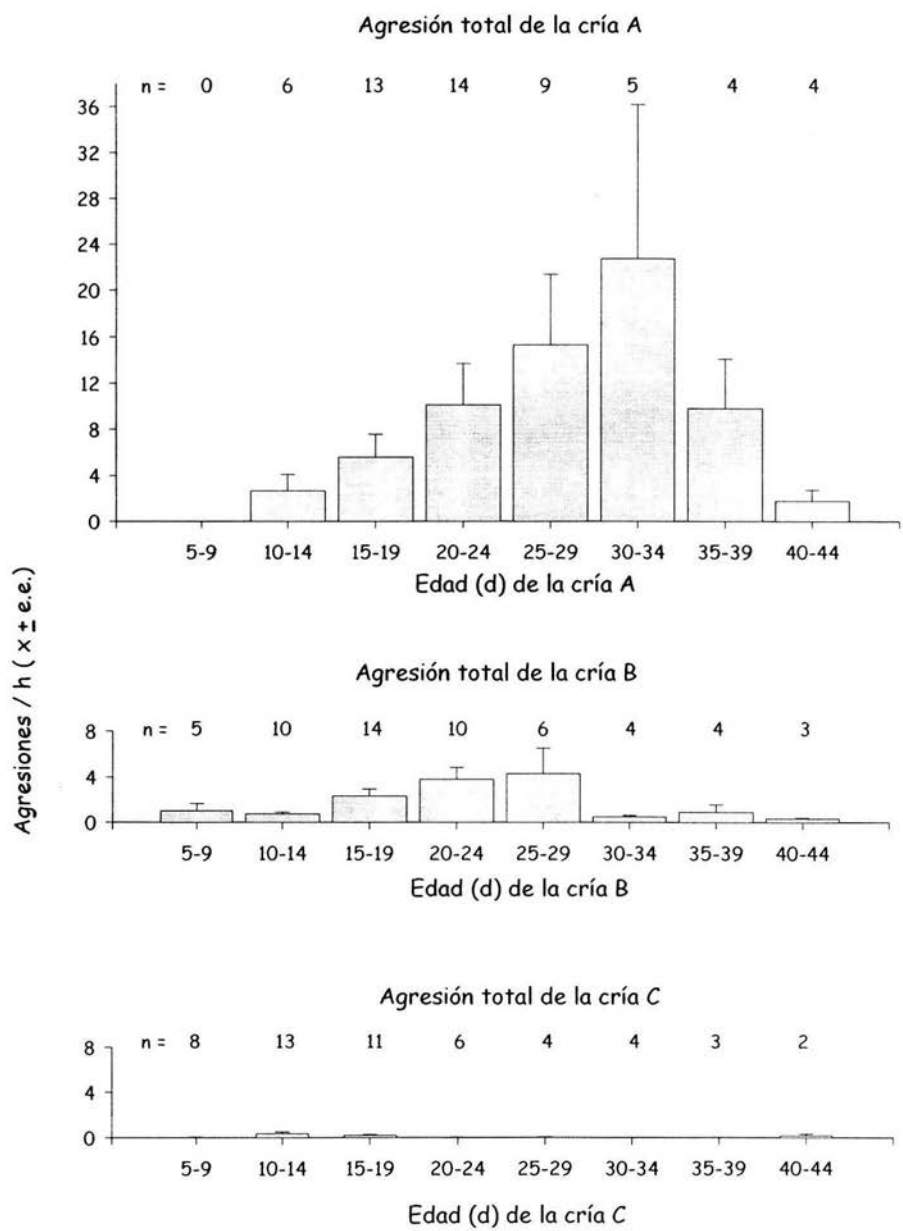


Fig. 2. Pico de agresión de los tres pares de crías a la misma edad.

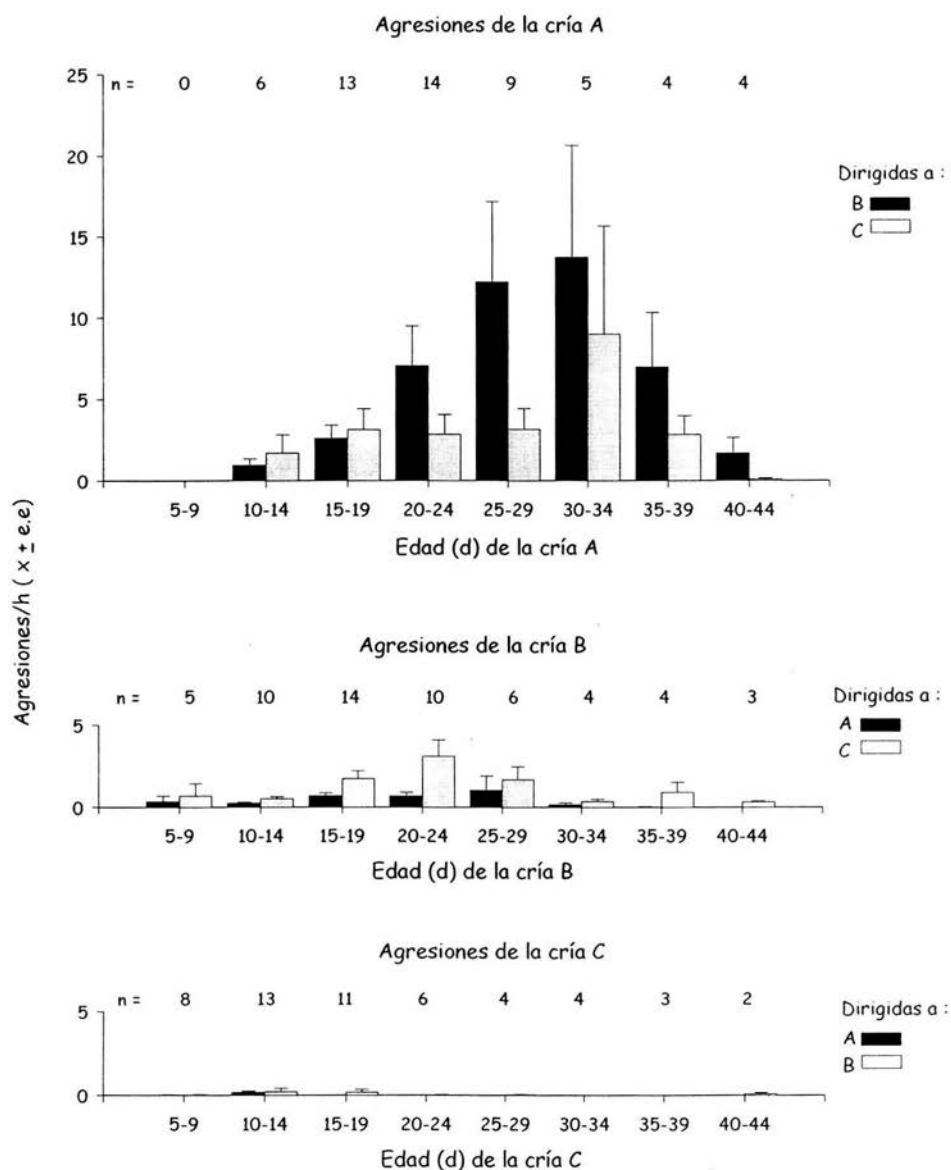


Fig. 3. Desarrollo de la agresión de las tres crías hermanas a la misma edad.

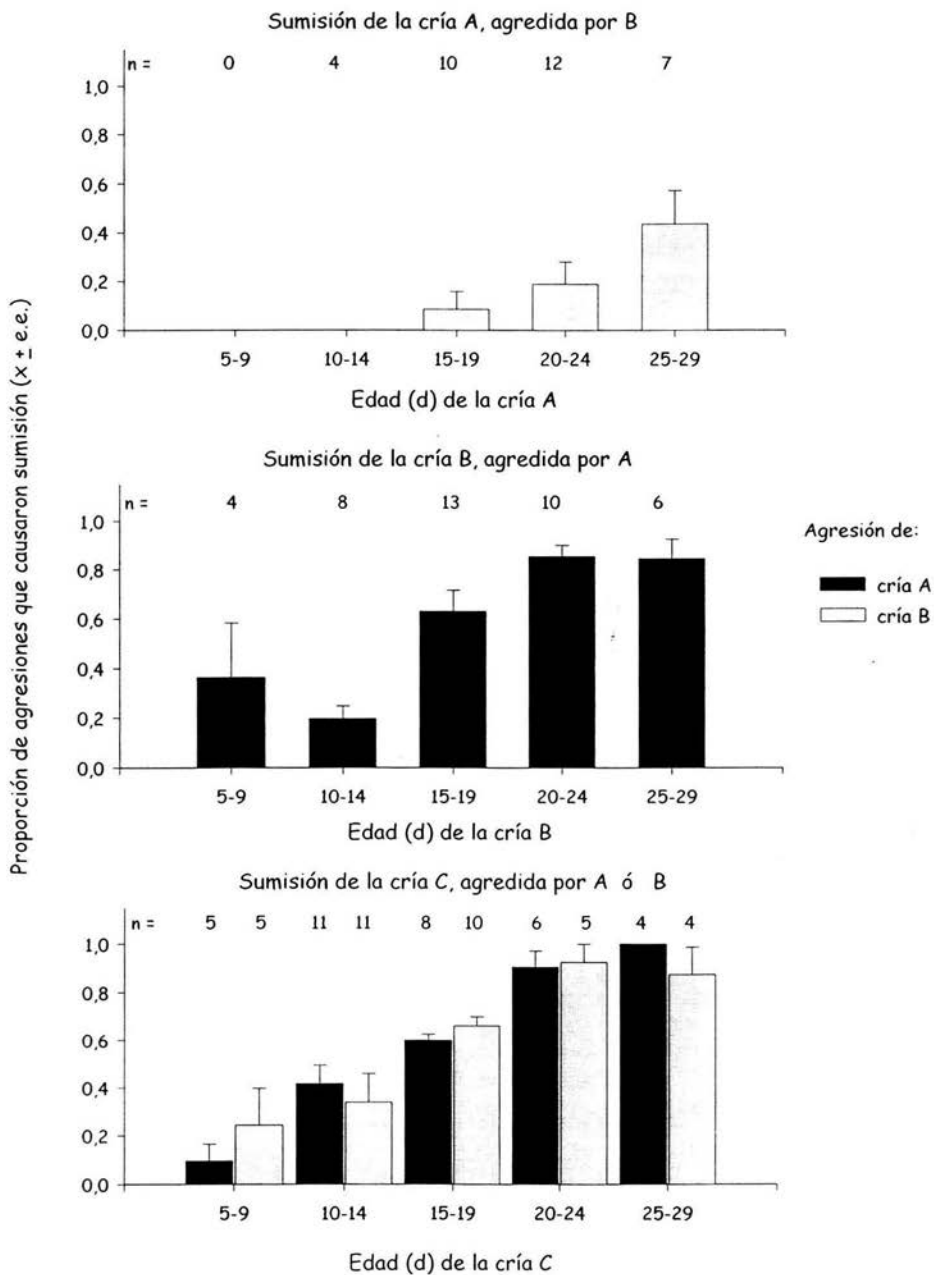


Fig. 4. Desarrollo de la sumisión de las tres crías a la misma edad.

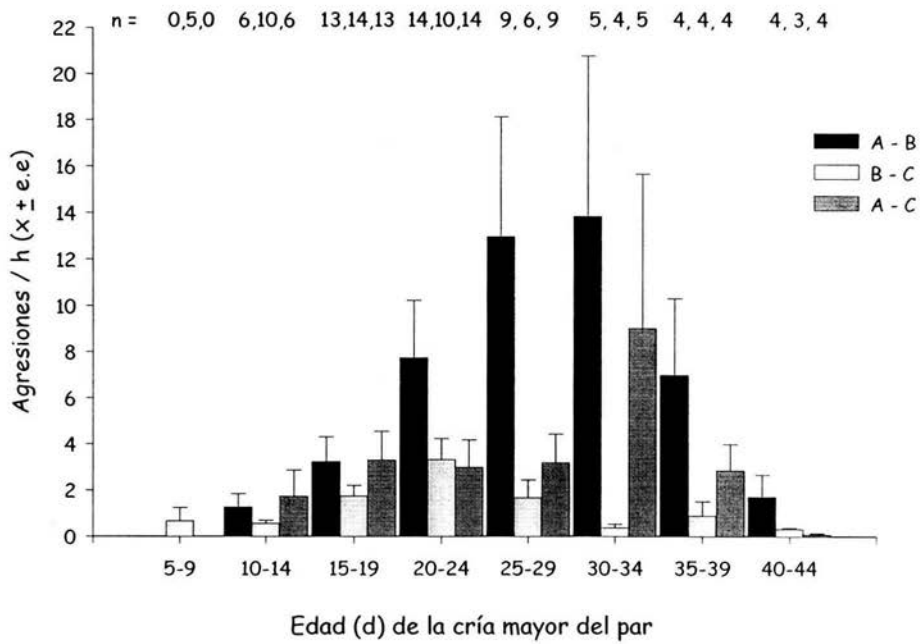


Fig. 5. Agresión sumada de las dos crías de cada par.

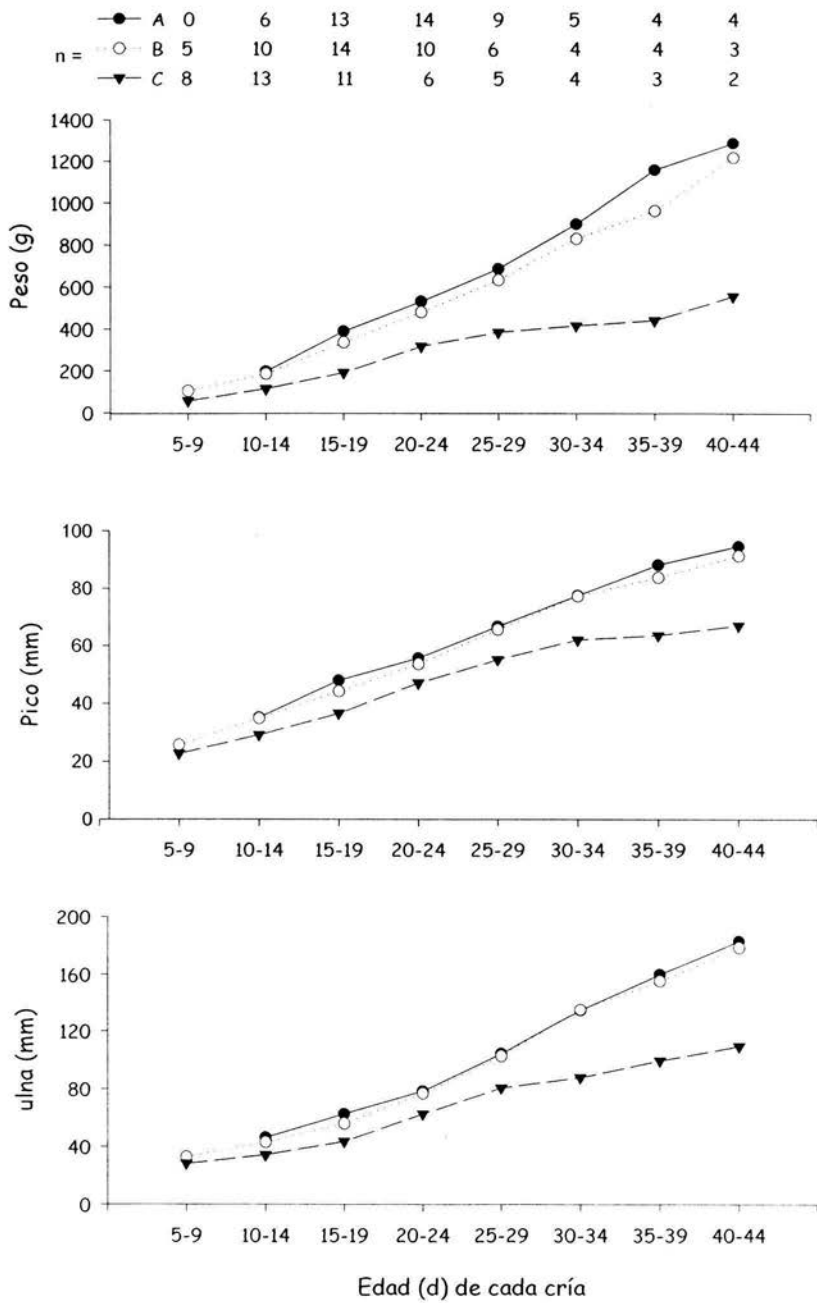


Fig. 6. Crecimiento de la tres crías hermanas a la misma edad

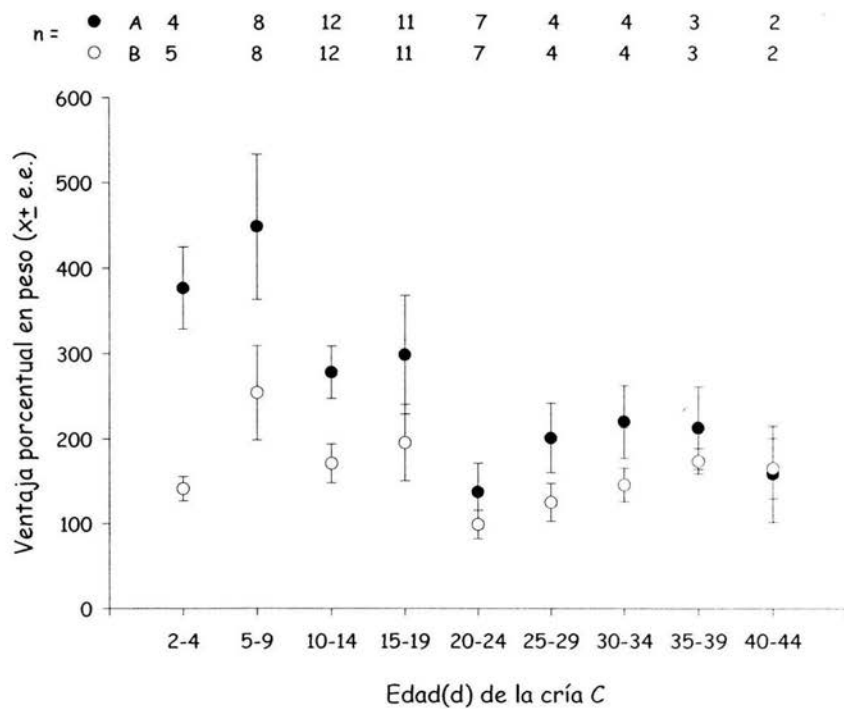


Fig. 7. Ventaja de peso de las crías mayores respecto a la cría C.
 Ventaja porcentual = 100 (Diferencia / peso de la cría C)

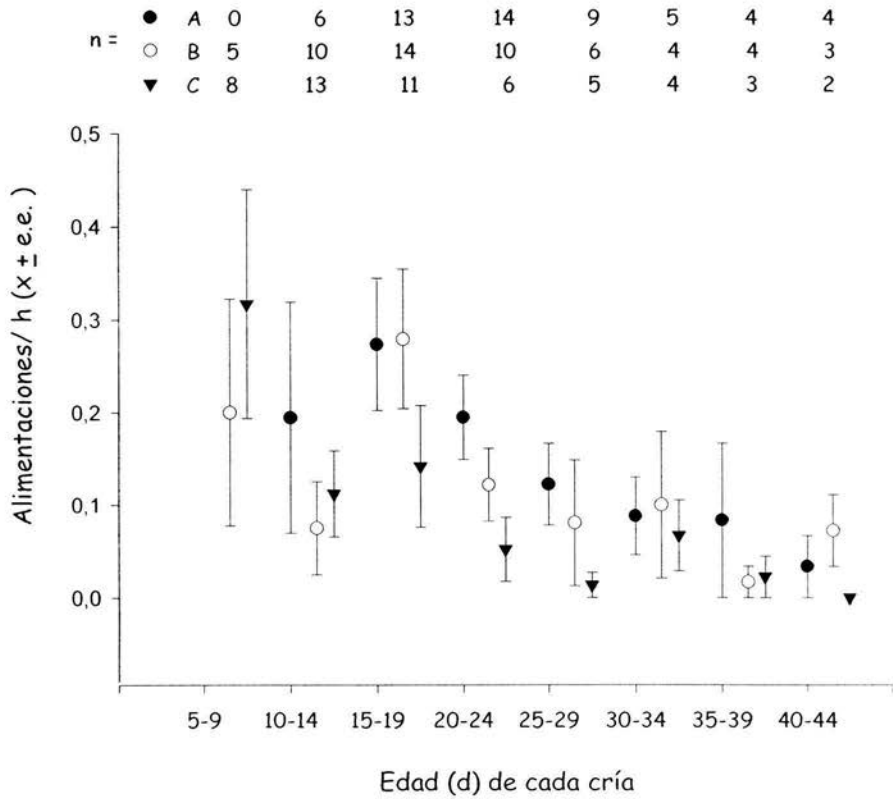


Fig. 8. Alimentación de las tres crías por sus dos padres

APÉNDICE A

Conducta agresiva de los padres a sus crías

Nido 125

Este nido se encontraba en el cuadrante 47, cerca de la playa. Alrededor de este nido se encontraban tres nidos a una distancia aproximada de 0.50 - 1.50 m. El primer día que se observó agresión de los padres a las crías fue el 27 de marzo, en los días anteriores a esta fecha solo se había registrado agresión entre las crías y ya se había establecido la jerarquía de dominancia. La cría A agredió 11 veces a la cría C mientras que la cría B la agredió 5 veces. Generalmente, la cría C respondía con sumisión a las agresiones de sus hermanas mayores aunque ella casi no agredió a sus hermanas. Las agresiones que recibió la cría C de sus hermanos, no le causaron heridas. Los padres estuvieron presentes en el nido.

27 de marzo, cría A: 39, B: 35, C: 31 días. Durante la observación de las 1500 - 1800 h, se encontró a la cría C en la orilla del nido (aproximadamente a 0.50 m del centro del nido), picoteada y con heridas en la cabeza. Los padres estaban ausentes a las 1500 h, llegaron a las 1700 y el macho y la hembra picotearon a la cría C con impactos fuertes dejándola con la cabeza sangrada. Después de que la hembra dejó el nido (1725 h), el macho picoteó a la cría C cuando está intento acercarse a él para solicitar alimento. Minutos más tarde (1735 h), el macho la picoteó nuevamente. La cría se alejó del macho para evitar los picotazos y salió del territorio de los padres; en su intento de huida fue alcanzada por un adulto vecino que también la agredió con picotazos. La cría C fue agredida tanto por el macho (padre, anillo confirmado) como por el adulto vecino, al mismo tiempo. Los padres no agredieron en ningún momento a las crías A y B.

28 de marzo, A: 40, B: 36, C: 32 días. Durante la observación de la mañana (0700- 1000 h), la cría C estaba dentro del nido y su aspecto era mejor porque ya

habían sanado un poco las lesiones y estaba más activo. A las 0935 h la cría fue picoteada por el macho cuando se acercó a él. Al inicio de la observación en la tarde (1530), el macho estaba en el nido y picoteó a la cría C. A las 1700 h la hembra relevó al macho en el nido y cuando la cría solicitó alimento (1510 h) la hembra la acicaló. Durante todo este tiempo la cría permaneció dentro del territorio de los padres.

29 de marzo, A: 41, B: 37, C: 33 días. Al inicio de la observación, el macho estaba en el nido junto con las crías. A las 0845 h, la cría C se alejó como un metro del nido y fue picoteada por un adulto vecino y el macho acudió a defenderlo agrediendo al adulto vecino. Sin embargo, a las 0935 h cuando la cría C ya estaba dentro del nido, fue agredido por la cría B y al mismo tiempo el macho también la picoteó. Las agresiones del adulto vecino que recibió la cría C le causaron heridas en la cabeza que le sangraban.

30 de marzo, A: 42, B: 38, C: 34 días. Durante el periodo de observación de la tarde, a las 1730 h la cría C fue picoteada por un adulto vecino. Cuando la cría se encontraba como a un metro de la orilla del nido. Luego cuando la cría C recibió picotazos de B, el macho picoteó tres veces a la cría B y luego a C. Cuando B picoteó nuevamente a la cría C, el macho también picoteó a la cría C. Parecía como si el adulto interviniera para evitar las agresiones de la cría B hacia C.

3 de abril, A: 45, B: 41, C: 38 días. En este día no se observó la conducta de las crías, pero durante las revisiones se encontró a la cría C con heridas de picotazos en la cabeza. No sabemos si la cría estaba dentro del nido.

Durante los siguientes días y hasta el último día que se registró la conducta en esta nidada, ya no se observó agresión de los padres y/o adultos vecinos hacia las crías, solo agresión entre las crías. Las dos crías mayores sobrevivieron hasta los 90 días pero la cría C murió entre los 70 y 90 días de edad. Días después se registró muerte con heridas de picotazos en la cabeza. Las crías A y B de esa nidada se

registraron vivas hasta el final de la temporada de revisiones (edad de 90 días). A la edad de 70 días, el peso, pico y ulna de la cría A fue de 1400 g, 106 mm y 198 mm respectivamente. En el caso de la cría B, estas medidas fueron: 1890 g, 115 mm y 208 mm, respectivamente.

Nido 6

El nido 6 se empezó a observar el 2 de marzo del 2002 cuando las crías A, B y C tenían 19, 16 y 12 días de edad, respectivamente. Para el día 18 de marzo ya se había establecido una jerarquía de dominancia en las crías de acuerdo al orden de eclosión y la cría C recibía agresiones tanto de la cría A como de la cría B.

Durante la observación del día 19 de marzo, cuando la edad de las crías A, B y C era de 36, 33, y 29 d, respectivamente, se registró agresión por parte de los padres a la cría C. Al inicio de la observación vespertina (1500 h) ninguno de los adultos estaba presente en el nido. Las crías se encontraban separadas unas de otras dentro de la periferia del nido y de su territorio. A las 1720 h la hembra llegó al nido aterrizando muy cerca de la cría C y cuando la cría C se acercó a ella, la hembra la agredió con un picotazo. El impacto de la agresión no pareció ser muy fuerte como para causar heridas a la cría.

En el día 21 de marzo la cría C casi no se movía y permanecía dormida la mayor parte del día, posiblemente porque estaba muy débil (el peso de A, B y C era de 160, 148 y 92 g, respectivamente). El 23 de marzo las crías se encontraban separadas unas de otras, la cría A y B estaban dentro del nido y C fuera del nido aproximadamente a un metro. El macho, que se encontraba en el nido, picoteó a la cría C que en ese momento le estaba solicitando el alimento.

La cría C se encontró muerta el 24 de marzo sin lesiones en el cuerpo y las observaciones de conducta de ese nido se dieron por terminadas.

APÉNDICE B

Curvas de la tasa de agresión en el par de crías A-B y B-C

En la Fig. I se puede observar la tasa promedio de la agresión de la cría A y la sumisión que provocó su agresión en la cría B. La agresión de la cría A aumentó con la edad y alcanzó un máximo a la edad de 30 - 34 d y después empezó a disminuir. En cambio, la proporción de sumisión de la cría B incrementó alcanzando un máximo a la edad de 25 - 29 d y después se mantuvo elevado. La cría B alcanzó un nivel máximo de sumisión antes de que la cría A alcanzará el máximo de su agresión. Una posible explicación al comportamiento de estas curvas es que la cría B va aprendiendo a ser sumisa a medida que la agresión de A incrementa y una vez que la cría B ha sido entrenada por A, la agresión disminuye y la sumisión parece tener una tendencia estable.

En las crías B y C observamos un comportamiento parecido (Fig. II). La agresión de la cría B incrementó con la edad alcanzando un máximo a los 20 - 24 d y después empezó a disminuir. La proporción de sumisión de la cría C aumentó con la edad y alcanzó un pico máximo a la edad de 20 - 24 d y después incremento.

En ambos casos, una posible interpretación de las gráficas es que las crías dominantes (A o B) disminuyeron su agresión una vez que las crías menores habían sido entrenadas para someterse. Este mismo patrón se observó en las Fig. 3 y 4 de los resultados.

La curva de la proporción de agresiones que causaron sumisión en ambos casos disminuyen a la edad de 30 - 34, pero posiblemente esta disminución se ve afectada por que disminuye el tamaño de muestra disminuye.

Fig. I. Agresión promedio de la cría A y sumisión promedio de la cría B

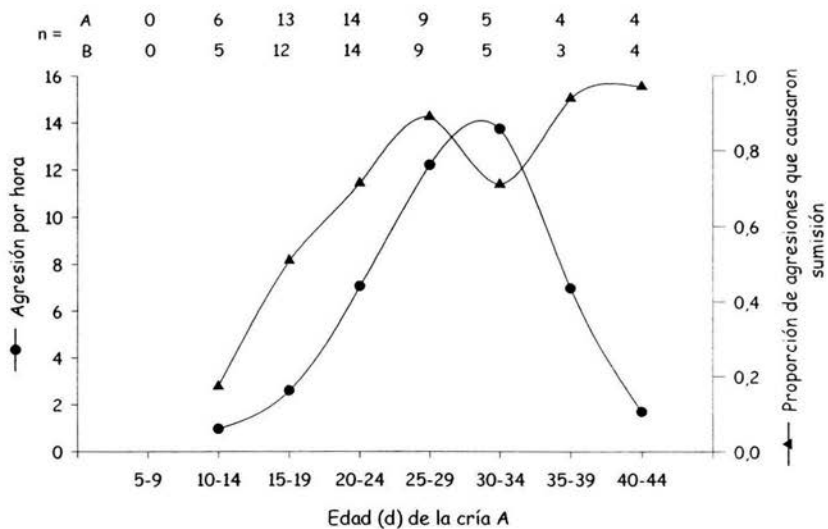
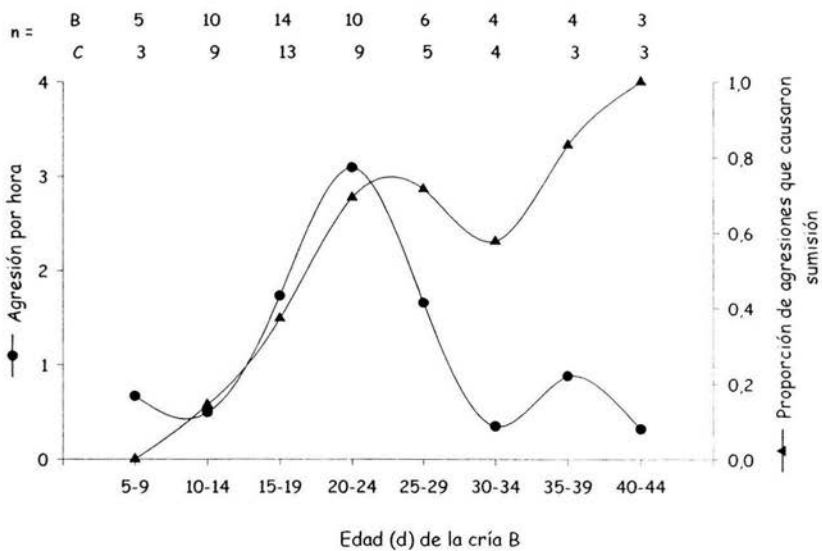


Fig. II. Agresión promedio de la cría B y sumisión promedio de la cría C



LITERATURA CITADA

Amerson, B. A. y Shelton, P. C. 1976. The natural history of Johnston Atoll, Central Pacific Ocean. *Atoll Research Bulletin* 192: 213-235.

Archer, J. 1988. *The behavioural biology of aggression*. Cambridge University Press. New York, USA. pp. 257

Bernstein, I. S. 1981. Dominance: The baby and the bathwater. *Behavior and Brain Science* 4: 419-457.

Boag, D. A. y Alway, J. H. 1980. Effect of social environment within the brood on dominance rank in gallinaceous birds (Tetraonidae and Phasianidae). *Canadian Journal of Zoology* 58: 44-49.

Brain, P. F. 1981. Differentiating types of attack and defence in rodents. En *Multidisciplinary Approaches to Aggression Research*. Ed. P. F. Brain and D. Benton, Amsterdam: Elsevier. pp. 53-78

Cash, K. J. y Evans, R. M. 1986. Brood reduction in the American white pelican. *Behavioural Ecology and Sociobiology* 18: 413-418.

Castillo, A. y Chávez Peón, M. C. 1983. Ecología reproductiva e influencia del comportamiento en el control del número de crías en el bobo de patas azules (*Sula nebouxii*) en la Isla Isabel, Nayarit. Tesis de licenciatura. Facultad de Ciencias. Universidad Nacional Autónoma de México.

Cohen- Fernández, E. J. 1988. La reducción de la nidada en el bobo café (*Sula leucogaster nesiotis*, Sëller y Snodgrass 1901) Tesis de licenciatura. Facultad Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México.

- Dewsbury, D. A. 1982. Dominance rank, copulatory behaviour, and differential reproduction. *The Quarterly Review of Biology* 57: 135-159.
- Drummond, H., González, E. y Osorno, J. L. 1986. Parent-offspring cooperation in the blue-footed booby (*Sula nebouxii*): social roles in infanticidal brood reduction. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 19:365-373.
- Drummond, H. 1989. Parent-offspring conflict and siblicidal brood reduction in boobies. *Acta XIX Congressus Internationalis Ornithologic.* University Ottawa Press pp. 1244-1253.
- Drummond, H. y García Chavelas, C. 1989. Food shortage influences sibling aggression the blue-footed booby. *Animal Behaviour* 37:806-819.
- Drummond, H. y Osorno, J. L. 1992. Training sibling to be submissive loser: dominance between booby nestlings. *Animal Behaviour* 44:881-893.
- Drummond, H. 1993. Have avian parents lost control of offspring aggression? *Etología* 3: 187-198.
- Drummond, H. y Canales, C. 1998. Dominance between booby nestling involves winner and loser effects. *Animal Behaviour* 55:1669-1676.
- Drummond, H. 2001 a. The control and function of agonism in avian broodmates. En: Slater, P.J.B., Rosenblatt, J.S., Snowdon, C.T., Roper, T.J. (eds). *Advances in the Study of Behaviour*, vol. 30. Academic Press, New York, pp 337-360
- Drummond, H. 2001 b. A revaluation of the role of food in broodmate aggression. *Animal Behaviour* 61, 517-526.

Drummond, H., Rodríguez, C., Vallarino, A., Valderrábano, C., Rogel, G. y Tobón, E. 2003. Desperado siblings: uncontrollably aggressive junior chicks. *Behavior Ecology and Sociobiology* 53: 287-296.

Edwards, T. y Collopy, M. 1983. Obligate and facultative brood reduction in eagles: on examination of factors that influence fratricide. *The Auk* 100: 630 - 635.

Forbes, S. y Mock, D. W. 1994. Proximate and ultimate determinants of avian brood reduction. En: *Infanticide and Parental Care*. Parmigiani, S. and Saal Vom, F. S. Vol 13. Harwood and Academic publisher. pp. 237-256.

Fraser, D. y Thompson, B. K. 1991. Armed sibling rivalry among suckling piglets. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 29: 9-15.

Frank, L., Glickman, S., Licht, P. 1991. Fatal sibling aggression, precocial development, and androgens in neonatal spotted hyenas. *Science* 252:702-704.

Frank, L. 1994. When hyenas kill their own. *New Scientist* 141: 38-41.

Fujioka, M. 1985. Sibling competition and siblicide in asynchronously hatching broods of the cattle egret *Bubulcus ibis*. *Animal Behaviour* 33: 1228-1242.

Gargett, V. 1978. Sibling aggression in the black eagle in the Matopos, Rhodesia. *The Ostrich* 49 (2): 57-63.

Gibbons, J. D. *Nonparametric Methods for Quantitative Analysis*. Holt, Rinehart and Wiston, New York. pp. 463

Grafen, A. 1987. The logic of divisively asymmetric contest: respect for ownership and the desperado effect. *Animal Behaviour* 35:462-467.

Groves, S. 1984. Chick growth, sibling rivalry, and chick production in American black oystercatchers. *The auk* 101: 525-531.

Guerra, M. y Drummond, H. 1995. Reversed sexual size dimorphism and parental care: minimal division of labour in the blue-footed booby. *Behaviour* 132: 479-496.

Harrison, M. S. J. 1983. Territorial behaviour in the green monkey *Cercopithecus sabaeus*: seasonal defense of local food supplies. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 12: 85-94.

Huntingford, F. y Turner, A. 1987. *Animal conflict*. Ed. Chapman and Hall. New York. pp 448.

Kalas, V. S. 1977. Ontogenic und funktion der Rangordnung innerhalb einer Geschwisterschar von Graugänsen (*Anser anser L*). *Z. Tierpsychol.* 45: 174-198.

Kaufmann, J. H. 1983. On the definitions and functions of dominance and territoriality. *Biological Reviews*. 58: 1-20.

Lack, D. 1947. The significance of clutch size. *Ibis*. 302-352

Lamey, T. y Mock, D. 1991. Nonaggressive brood reduction in birds. *Acta XX Congressus Internationalis Ornithologici* 1741-1751.

Mock, D. W. 1984. Siblicidal aggression and resource monopolization in birds. *Science* 225: 731-733.

Mock, D. W. 1985. Siblicidal brood reduction: The prey - size hypothesis. *American Naturalist* 125: 327-343.

- Mock, D. W. y Parker, A. G. 1986. Advantages and disadvantages of ardeid brood reduction. *Evolution* 40: 459-470.
- Mock D. W., Lamey, T. y Ploger, B. 1987. Proximate and ultimate roles of food amount in regulation egret sibling aggression. *Ecology* 68: 1760-1772.
- Mock, D. W., Drummond, H. y Stinson, C. 1990. Avian Siblingicide. *American Scientist* 78: 438-449.
- Mock, D. W. y Lamey, T. C. 1991. The role of brood size in regulating egret sibling aggression. *American Naturalist* 138: 1015-1026.
- Mock, D. W. y Parker, A. G. 1997. *The evolution of sibling rivalry*. Oxford University Press. UK.
- Nelson, J. B. 1978. *The Sulidae: Gannets and boobies*. Oxford University Press, U.K.
- Núñez- de la Mora, A., Drummond, H. y Winfield, J. C. 1996. Hormonal correlates of dominance and starvation induced aggression in chick of the blue-footed booby. *Ethology* 102:748-761
- Osorno, J. L. y Drummond, H. 1995. The function of hatching asynchrony in the blue-footed booby. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 37:265 - 273.
- Osorno, J. L. y Drummond, H. 2003. Is obligate siblicidal aggression food sensitive? *Behavior Ecology and Sociobiology* 54: 547-554
- Pinson y Drummond, H. 1993. Brown pelican siblicide and the prey-size in the hypothesis. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 37: 265 -273

Ploger, B. J. 1997. Does brood reduction provide nestling survivors with a food bonus? *Animal Behaviour* 54:1063-1076.

Ploger, B. J. y Mock, D. W. 1986. The role of sibling aggression in distribution of food to nestling cattle egrets (*Bubulcus ibis*). *Auk* 103:768 -776.

Schjelderup- Ebbe , T. 1920. Beitrâge zur Sozialpsychologie des Haushuhns. *Z. Psychol.*, 88 : 225-252.

Stinson, C. 1979. On the selective advantage of fratricide in raptors. *Evolution* 33(4):1219-1225.

Watts, C. T. y Stokes, A. W. 1971. The social order of turkeys. *Scientific American*. 224: 112-118.

Woodward, P. W. 1972. The natural history of Kure Atoll, North-Western Hawaiian Islands. *Atoll Research Bulletin* 64:1-318.