



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO

FACULTAD DE CIENCIAS

“La influencia de la cantidad de alimento sobre la agresión en crías de bobo café (*Sula leucogaster nesiotis*, Heller y Snodgrass 1901).”

T E S I S
QUE PARA OBTENER EL TÍTULO DE:
B I Ó L O G A
P R E S E N T A :
ALINA MARÍA CEPEDA PÉREZ



FACULTAD DE CIENCIAS
UNAM

DIRECTOR DE TESIS:
DR. HUGH DRUMMOND DUREY

2005



FACULTAD DE CIENCIAS
SECCION ESCOLAR

m 343535



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:
 "La influencia de la cantidad de alimento sobre la agresión en
 crías de bobo café (Sula leucogaster nesiototes, Heller y Snodgrass
 1901)."

realizado por Alina María Cepeda Pérez

con número de cuenta 9957039-8 , quien cubrió los créditos de la carrera de: Biología

Dicho trabajo cuenta con nuestro voto aprobatorio.

Atentamente

Director de Tesis Propietario Dr. Hugh Drummond Durey

Propietario M. en C. Alejandro Emmanuel González Voyer

Propietario Dr. Alejandro Córdoba Aguilar

Suplente M. en C. Enrique González Soriano

Suplente Biól. Luis Antonio Sánchez González

Luis Antonio Sánchez G.

Consejo Departamental de Biología

M. en C. Juan Manuel Rodríguez Chávez

FACULTAD DE CIENCIAS



UNIDAD DE ENSEÑANZA
DE BIOLOGÍA

DEDICATORIA

A mis padres por apoyarme siempre y creer en mí por ayudarme a creer que puedo lograr todo lo que me proponga.

A mis abuelos Graciela Pérez Mendoza y José Pérez Martínez por que siempre han estado pendientes de mí y de mis proyectos y porque su cariño me inspira a ser cada día mejor.

A mi abuela Josefina Vázquez deseo te encuentres llena del amor y tranquilidad que tanto mereces.

A Andrés por su cariño y por estar siempre a mi lado en las buenas y en las malas ya que esta tesis también es producto de tu esfuerzo y dedicación.

A mis hermanas que todos sus sueños y metas en la vida se hagan realidad.

Autorizo a la Dirección General de Bibliotecas de la UNAM a difundir en formato electrónico e impreso el contenido de mi trabajo recepcional.

NOMBRE: Alina Ma Cepeda Pérez

FECHA: 22- abril - 05

FIRMA: *Alina Ma Cepeda Pérez*

AGRADECIMIENTOS

Quiero agradecer a mi director de tesis el Dr. Hugh Drummond Durey por su constante y valiosa asesoría durante la elaboración de esta tesis.

A mis compañeros del laboratorio así como a todos los voluntarios que me apoyaron con el trabajo de campo, especialmente quiero agradecer a Iliana Acosta, Pamela Olguín, César Raziel y David López porque además de brindarme constante ayuda también me brindaron su amistad.

También quiero agradecer al CRIP por ofrecernos hospedaje cada vez que lo necesitamos, en especial al Biól. Pedro Ulloa y a la señorita Hortencia.

Quiero agradecer a Cristina Rodríguez por el apoyo logístico y su apoyo en la organización de los proyectos. También a la gente de SEMARNAT y CONANP en especial a Jorge Castrejón, al Biól. José Luis Menéndez y al Biól. Milton por apoyarnos cada quince días con el reabasto de víveres y la salida de la isla, además de estar pendientes siempre de nosotros.

A la cooperativa de pescadores de Punta de Mita y de La Curz de Huanacastle.

A Andrés de la Fuente por su valiosa ayuda y apoyo en campo así como en el análisis de los datos.

A Tomas Azueta por su invaluable ayuda para la fabricación de los padres artificiales.

A mi padre José Isaac Cepeda Vázquez por su valiosa edición en la redacción de este trabajo y por mantenernos al tanto de las condiciones climáticas de la zona.

El M.en C. Alejandro González, el Dr. Alejandro Córdoba, el M.en C. Enrique González Soriano y el Biól. Luis Antonio Sánchez hicieron valiosas sugerencias para la elaboración final de esta tesis.

El proyecto se realizó gracias al apoyo financiero otorgado al Dr. Hugh Drummond por el Papiit No. Proyecto IN-200 702-3.

También agradezco a la SEMARNAT por otorgar el permiso No. SGPA/DGVS/04759, para hacer el experimento y las observaciones conductuales.

A la UNAM e Instituto de Ecología por el apoyo y préstamo de material y equipo.

Y a todas las personas que, directa o indirectamente, estuvieron involucradas en el éxito de este proyecto.

Índice

	Resumen.....	1
I	Antecedentes.....	3
	1.1 El fratricidio y el conflicto padre-hijo.....	3
	1.2 Reducción facultativa y obligada de la nidada, y asincronía en la eclosión.....	5
	1.3 Control de la agresión e hipótesis de la cantidad de alimento.....	6
	1.4 La cantidad de alimento y la agresión en especies con fratricidio obligado.....	8
	1.5 Hipótesis del seguro e hipótesis de selección de progenie.....	10
	1.6 Hipótesis del desperado: crías pequeñas incontrolablemente agresivas....	11
	1.7 El bobo café.....	14
	a. Descripción y distribución de la especie.....	14
	b. Reproducción e historia natural.....	15
	c. Conducta de crías.....	20
	1.8 Hipótesis y Predicciones.....	21
II	Método.....	22
	2.1 Sitio de Estudio.....	22
	2.2 Selección de la muestra.....	22
	2.3 Alimentación extra.....	23
	2.4 Observaciones conductuales.....	24
	2.5 Análisis de datos.....	27

III	Resultados.....	29
	3.1 Comportamiento general de las crías.....	29
	3.2 Tiempo simultáneamente despiertas.....	29
	3.3 Conducta de crías A.....	30
	a. Proporción de crías que agredieron a su hermano.....	30
	b. Frecuencias absolutas de conductas agresivas.....	30
	c. Tasas de conductas agresivas por hora durante el tiempo simultáneamente despiertas.....	32
	d. Comparación de la agresividad de las crías A alimentadas.....	32
	3.4 Agresión de crías B.....	33
IV	Discusión.....	42
	4.1 Observaciones generales.....	42
	4.2 Comportamiento de crías A.....	42
	4.3 Comparación sobre la magnitud de los efectos de la privación de alimento y sobrealimentación entre especies con fratricidio facultativo y el bobo café.....	47
	4.4 Comparación de la conducta del bobo café en distintas poblaciones.....	45
	4.5 Conducta de crías B.....	50
V	Apéndices.....	52
	Apéndice 1.....	52
	Apéndice 2.....	54
	Apéndice 3.....	55

Literatura Citada.....	56
------------------------	----

Resumen

Se ha comprobado experimentalmente que en algunas especies de aves cuyas crías presentan fraticidio facultativo, los ataques agresivos se incrementan con la privación de alimento. En especies con fraticidio obligado no se espera que las crías presenten esta sensibilidad al alimento; sin embargo, Osorno y Drummond (2003) demostraron que las crías del bobo café (*Sula leucogaster*) en las islas Marietas aumentaron su frecuencia de empujones después de la privación alimenticia. A pesar de esta aparente sensibilidad, no se resolvió si el alimento extra (alimento adicional al parental) puede disminuir la agresión en una especie con fraticidio obligado.

En el presente estudio se formaron pares controles y experimentales de nidadas de bobo café asignadas aleatoriamente. Las crías experimentales mayores fueron suplementadas con alimento adicional y se asignaron a uno de dos tratamientos de latencia de 30 ó 60 minutos. 30 ó 60 minutos después de la alimentación artificial se observaron en nidos artificiales las frecuencias absolutas de picotazos, mordidas, empujones y expulsiones de cada par de nidadas (control y experimental). Las crías control también fueron asignadas a uno de los dos tratamientos de latencia.

Las crías (A y B) control en la latencia de 30 minutos estuvieron más tiempo activas que las crías experimentales. Además, las crías A control de la latencia de 30 minutos dieron más picotazos y empujones que las crías A alimentadas. Las

crías B de la latencia de 30 minutos también fueron agresivas y entre más eran empujadas más aumentaban su frecuencia absoluta de picotazos y mordidas.

Se podría inferir que el alimento en esta población influye sobre la frecuencia de agresiones (empujones) que conllevan a la expulsión de las crías B del nido. Este estudio sugiere que la agresión de las crías de bobo café (Ay B) es más flexible de lo que se espera en una especie con fratricidio obligado.

I. Antecedentes

1.1 El fratricidio y el conflicto padre-hijo

Según la hipótesis de Lack (1947,1954), al tiempo de la puesta, la información accesible sobre la disponibilidad de alimento para la crianza de las crías de muchas especies de aves es escasa o poco precisa. Por lo tanto, la selección debería favorecer que las aves pusieran siempre el número de huevos que corresponde al número máximo de crías que son capaces de alimentar en condiciones favorables de alimento. Cuando resulta que el alimento es escaso se reduce el tamaño de la nidada para poder alimentar adecuadamente a las demás. Se supone que todo esto ocurre sin planeación, respondiendo el ave a los estímulos internos y externos con una conducta determinada por la selección natural (Drummond 1992).

Lack (1947,1954) consideraba a la reducción de la nidada como una estrategia de los padres para maximizar su adecuación personal (el número de progenie viable), pero los avances teóricos de Hamilton (1964) nos obligan en la actualidad a preguntar cuáles miembros de la familia se benefician de la eliminación de la víctima y cuáles son sus papeles conductuales en dicha eliminación. Estas preguntas surgen de la consideración de que los intereses de adecuación de los diferentes miembros de la familia son distintos. Para un padre todas las crías en la nidada tienen el mismo valor porque guardan con él el mismo grado de parentesco. Sin embargo, desde el punto de vista de cada cría, las crías no son iguales, y un hermano vale sólo la mitad de lo que vale él mismo (dado que la

progenie de un hermano comparte sólo el 25% de sus genes con él, mientras que la progenie propia comparte 50% de sus genes) (Drummond 1992). Basándose en estas consideraciones, Trivers (1974) propuso que en todas las especies con reproducción sexual, se predice un conflicto entre los padres y sus crías sobre la distribución de la inversión parental entre las crías. En esta teoría "conflicto padre-hijo" se espera ver en la naturaleza un conflicto conductual entre adultos y sus crías.

La teoría conflicto padre-hijo fue extendida al caso de la reducción de la nidada por O' Connor (1978), cuyo modelo matemático demostró que el fratricidio puede, según las circunstancias, favorecer a la adecuación inclusiva de los padres y de las crías que sobreviven y, en casos excepcionales, la de la cría víctima. Demostró además que el umbral de escasez de alimento en el cual el fratricidio es benéfico resulta diferente para cada miembro, y que la cría sobreviviente debería favorecer la eliminación de la cría víctima antes que sus padres. Esta discrepancia da lugar al conflicto conductual, especialmente en las aves que ponen pocos huevos, con la cría mayor intentando eliminar a su hermano y los padres defendiéndolo y cuidándolo. Sin embargo, Drummond (datos no publicados) demostró que al menos en el bobo de patas azules (especie con reducción facultativa de la nidada) en lugar de un conflicto conductual sobre el destino de la segunda cría se observa una "cooperación" entre los padres y la cría mayor para lograr la reducción de la nidada. Los padres parecen crear las condiciones para el

fratricidio y la cría mayor lo ejecuta si el alimento disponible resulta inadecuado para dos crías.

1.2 Reducción facultativa y obligada de la nidada, y asincronía en la eclosión

Existen numerosos estudios acerca de la reducción agresiva de la nidada en aves, entre las que se tienen varias especies de rapaces (ej. Gargett 1978; Meyburg 1978), garzas (ej. Mock 1985), bobos (ej. Drummond et al. 1986; Anderson 1990) y pelícanos (ej. Cash y Evans 1986). En estas especies se suscitan peleas agresivas entre crías hermanas, quienes establecen jerarquías de dominancia que pueden llevar a la muerte de una o más crías subordinadas. Entre las agresiones que se han observado, se encuentran impactos directos hacia el cuerpo del hermano como picotazos y mordidas así como empujones y gritos de amenaza (Drummond 2001).

Se reconocen dos tipos principales de especies en donde existe comportamiento agresivo en las crías: especies con fratricidio obligado y especies con fratricidio facultativo; aunque más bien representan los extremos de una variación continua. En el fratricidio **obligado**, la cría menor casi siempre muere a sólo unos pocos días de la eclosión; en el fratricidio **facultativo**, la supervivencia de las crías menores es más baja que la de sus hermanas mayores y depende de la cantidad de alimento que los padres proveen a la nidada (Mock 1984).

Generalmente se observan marcadas diferencias en edad y tamaño entre las crías de una nidada. Estas diferencias se deben a la puesta asincrónica de los huevos y como resultado, los intervalos de eclosión entre las crías hermanas son de 1 a 5 días (Cohen 1988). Las jerarquías de dominancia entre las crías generalmente

siguen el orden de la eclosión, aún cuando los intervalos de eclosión sean de pocas horas como es el caso de algunas especies con crías precoces (Drummond 2001). Las crías menores de ambas categorías casi siempre son subordinadas a sus hermanas mayores, se alimentan con menos frecuencia y crecen más lentamente.

Las asimetrías en las habilidades competitivas de las crías de especies con fratricidio facultativo son producto de una estrategia parental para responder con mayor plasticidad a condiciones ecológicas imprevisibles (Lack 1954). Los móviles de la reducción de la nidada son generalmente la competencia por recursos y la manipulación parental (Mock 1982). En consecuencia, las crías menores mueren de hambre como resultado de una alimentación selectiva o bien, son eliminadas por sus hermanos mayores (O'Connor 1978).

1.3 Control de la agresión e hipótesis de la cantidad de alimento

Se ha sugerido que en especies con reducción facultativa de la nidada un factor influyente en el conflicto entre las crías es el alimento. Algunos estudios basados en observaciones en especies con fratricidio facultativo como la gaviota tridáctila (*Rissa tridactyla*) (Poole 1979), el águila pescadora (*Pandion haliaetus*) (Braun y Hunt 1983), el achichilique occidental (*Aechmophorus occidentalis*) (Irons 1992) y la garcilla bueyera (*Bubulcus ibis*) (Creighton y Schnell 1996) han demostrado que las peleas aumentan en días, temporadas o localidades en las que la disponibilidad de alimento es menor. Además, la agresión parece aumentar durante la alimentación y reducirse después de ésta.

La "hipótesis de la cantidad de alimento" (FAH por sus siglas en inglés) señala que, la agresión fratricida (agresión que conlleva a la muerte de la cría menor) variará de manera inversa a la cantidad de alimento ingerido por la cría, posiblemente mediada por el hambre de la misma (Mock et al. 1987). Esta hipótesis ha sido comprobada experimentalmente para diversas especies con fraticidio facultativo tales como el bobo de patas azules (*Sula nebouxii*) (Drummond y García Chavelas 1989), la gaviota tridáctila (Irons 1992), el águila pescadora (Machmer y Ydenberg 1998), y el guillemot negro (*Cepphus grylle*) (Cook et al. 2000). Los experimentos en campo con estas cuatro especies, han demostrado una relación causal entre la privación del alimento y la agresión. En estos estudios se manipuló la cantidad de alimento de diversas maneras: 1) privándolas del alimento parental mediante cintas que impedían la ingestión por algunos días; 2) removiendo a las crías del nido; o 3) impidiendo el acceso de los padres al nido (Drummond y García Chavelas 1989; Irons 1992; Machmer y Ydenberg 1998; Cook et al. 2000).

Mock et al. (1987) no encontraron una relación causal entre la cantidad estimada de alimento ingerido por las crías de dos especies de garzas y la agresión. En las nidadas donde los padres daban mayor cantidad de alimento a sus crías, las peleas fueron más intensas. La cantidad de alimento ingerida por las crías mayores tampoco se relacionó estadísticamente con su comportamiento agresivo. Sin embargo, en las nidadas estudiadas por Mock et al. (1987) donde ocurrió la reducción de la nidada, las crías peleaban más intensamente y recibieron menos

alimento que en nidadas exitosas donde las tres crías emplumaron (Drummond 2001).

1.4 La cantidad de alimento y la agresión en especies con fratricidio obligado.

Para saber si la hipótesis de la cantidad de alimento se aplica a especies con fratricidio obligado, Osorno y Drummond (2003) hicieron un experimento en las Islas Marietas, Nayarit con crías de bobo café (*Sula leucogaster*). Esta ave marina anida en pendientes y generalmente pone dos huevos; sin embargo, casi nunca logra sacar adelante a dos crías, ya que cuando ambos huevos eclosionan, la cría mayor generalmente mata a su hermano a los pocos días (Dorward 1962; Nelson 1978). El fratricidio en esta especie se considera obligado ya que en todas las poblaciones de bobo café descritas hasta ahora sobreviven menos del 10% de las crías menores (Simmons 1988).

Osorno y Drummond (2003), formaron 24 pares artificiales de crías mayores de 16.8 ± 0.33 días de edad y crías menores de 12.01 ± 0.31 días de edad ($\bar{x} \pm e.e$). La diferencia de edad entre las crías fue de 4.8 ± 0.18 días, similar al valor de las nidadas naturales. La cría mayor de cada par fue asignada aleatoriamente a uno de los 12 tratamientos de alimentación artificial, que iban desde 0% hasta 110% del alimento total que ingieren las crías de estas edades en 24 horas. A las 15:40 horas del día 1 las crías se midieron y pesaron y se transfirieron a nidos abandonados donde fueron observadas durante 30 minutos para registrar su conducta en línea base (antes de cualquier manipulación experimental). Posteriormente se le dio a la cría mayor el primero de tres alimentos y se le colocó una cinta alrededor del

cuello para evitar la alimentación parental durante las siguientes 23 horas. Las siguientes dos alimentaciones artificiales ocurrieron a las 7:00 y a las 12:00 horas del día 2. Las 3 alimentaciones fueron iguales en cantidad y según el tratamiento asignado (de 0% hasta 110%). Las crías asignadas al tratamiento de 0% no recibieron alimento, pero se hacía una simulación de alimentación artificial, abriendo el pico e introduciendo el dedo para que esta variable de perturbación fuera la misma en todos los tratamientos. Las crías menores siguieron recibiendo alimento normalmente de sus padres. A las 17:40 horas del segundo día se removieron las cintas de las crías mayores y se volvió a observar su conducta por 30 minutos. Se registró la frecuencia absoluta de picotazos, mordidas, empujones y "empujones de expulsión" (empujón que conlleva a la expulsión de la cría menor del nido).

Los autores encontraron que la agresión si se relacionó con la cantidad de alimento ingerido. Entre menos comida ingería la cría mayor, pasaba más tiempo activa y aumentaba su frecuencia absoluta de conductas agresivas (empujones). Las 12 crías mayores que recibieron menos del 50% de alimento que ingieren normalmente en 24 horas, incrementaron su tasa de empujones de una línea basal de 10.41 ± 6.7 empujones por hora a 26.3 ± 10.3 empujones por hora después del tratamiento. Se puede especular que, entre menos provisión de alimento tengan las crías mayores, más rápidamente se da la expulsión de las crías menores. Las crías menores también fueron agresivas, y cuanto más agresivamente se comportaba la cría mayor más aumentaba la cría menor su tasa de agresión. El experimento sólo

encontró un efecto en la agresión al reducir la cantidad de alimento a las crías, y no se logró comprobar si el efecto de aumentar la cantidad de alimento reducía o no las conductas agresivas.

Lo anterior sugiere que la agresión de las crías mayores es sensible a la cantidad de alimento al optimizar el momento del fratricidio o volviéndolo ligeramente facultativo. Sin embargo, hace falta un experimento en el que se ponga a prueba si con abundancia de alimento, la agresión disminuye permitiendo la supervivencia facultativa de la cría menor.

1.5 Hipótesis del "seguro" e hipótesis de selección de progenie

En especies con fratricidio obligado, ¿cuáles son los factores selectivos que favorecen la producción de nidadas de dos, si los padres nunca logran sacar adelante a ambas crías? De las muchas hipótesis que se han propuesto, las más aceptadas son la hipótesis del "seguro" propuesta por Dorward (1962), y la hipótesis de selección de progenie (Kozlowski y Stearns 1989 en Mock y Forbes 1995). Las dos hipótesis se derivan históricamente de diferentes tradiciones biológicas (ornitológicas contra botánicas) y ambas hipótesis postulan que las crías menores pueden funcionar como sustitutas en caso de defectos congénitos o pérdida en las mayores.

La hipótesis del seguro propone que los huevos extra tienen un valor de seguro contra la pérdida o no viabilidad del primero. La selección favorecerá la puesta de los "huevos seguro" cuando su costo de producción sea menor que su beneficio, al incrementar la posibilidad de que al menos una cría eclosiona y

sobreviva. La hipótesis de selección de progenie fue creada para sistemas botánicos donde el énfasis se encuentra en la variación intrínseca en la calidad de la progenie y solamente la más prometedora (que potencialmente tenga la mayor probabilidad de supervivencia) recibirá toda la inversión parental (Kozlowski y Stearns 1989 en Mock y Forbes 1995). Al igual que en la hipótesis del seguro, los padres se benefician al generar una gran cantidad de progenie con mucha variabilidad genética de la cual eligen un número reducido en el cual invertir su energía. Ambas hipótesis implican una reducción de la progenie y un elemento de control de calidad. Con el respaldo del segundo huevo o cría, los padres no tienen que invertir grandes cantidades de energía en crías de baja calidad, ni tienen que comenzar de nueva cuenta con todo el ciclo reproductivo en el caso de que uno de los huevos no sea viable (Mock y Forbes 1995).

1.6 Hipótesis del “desesperado”: crías pequeñas incontrolablemente agresivas

Esta hipótesis se deriva del concepto de “desperado” de Grafen (1987). La hipótesis del desesperado (Drummond et al. 2003), señala que en especies con fratricidio obligado, las crías mayores matan a sus hermanos menores lo antes posible eliminando así el riesgo de que éstos se conviertan en competidores cada vez más agresivos. La hipótesis del desesperado aplica en aquellas especies donde los padres nunca o casi nunca pueden sacar adelante a dos crías, y la cría menor es una víctima designada con casi ninguna probabilidad de sobrevivir. En esta situación, la cría menor podría tratar de reemplazar a su hermano mayor utilizando la violencia. El asesinato temprano de las crías menores en especies con

reducción obligada de la nidada bien podría ser una respuesta evolutiva a la potencial amenaza que representa una cría menor en estas especies y las crías mayores aprovechan de esta manera la ventaja competitiva que confiere la eclosión asincrónica. Más aún la urgencia de deshacerse de un hermano menor cada vez más peligroso, trae como consecuencia la pérdida temprana del “seguro” familiar y la posibilidad (aunque escasa) de poder sacar adelante a dos crías aún en temporadas con buena disponibilidad de alimento (Drummond et al. 2003). Sin embargo, la conducta de las crías menores de bobo café (y otras especies con fratricidio obligado) es prácticamente desconocida ya que pasan la mayor parte de su corta vida escondidos bajo sus padres, y cuando llegan a estar a la vista son agredidos ferozmente por sus hermanos mayores, y sus intentos por escapar de las agresiones generalmente son observados con menor frecuencia por los investigadores.

Con la finalidad de conocer mejor la conducta agresiva de las crías menores de bobo café, Drummond et al. (2003) transfirieron crías de bobo café de 7.0 ± 0.77 días de edad a nidos con una cría de bobo de patas azules (especie con fratricidio facultativo) de 12.4 ± 1.15 días de edad (media \pm e.e.). Este intercambio de crías de dos especies se hizo con el fin de conocer mejor la conducta de las crías menores del bobo café al enfrentarse con crías menos agresivas de mayor edad y tamaño. Los controles fueron crías menores de bobo de patas azules de 7.3 ± 1.18 días de edad que se transfirieron a nidos donde había una cría de bobo de patas azules de 13.2 ± 1.27 días de edad (media \pm e.e). También se compararon las tasas agresivas de

las crías menores de las diferentes especies en nidadas naturales. Se observaron 16 nidadas naturales con crías menores de bobo café de 29-51 días de edad (40.2 ± 1.67 días) y crías mayores de 30-60 días de edad (42.9 ± 2.19 días) y 17 nidadas naturales con crías menores de bobo de patas azules de 28-59 días de edad (43.3 ± 2.24) y crías mayores de 30-64 días de edad (46.3 ± 2.43 días). Cada par fue observado diariamente durante 3 horas registrando la frecuencia absoluta de picotazos, mordidas, empujones y expulsiones.

En el experimento, las crías menores de bobo café fueron 7 veces más agresivas que las crías menores de bobo de patas azules y muchas de ellas dominaron a sus compañeros mayores. Cuatro de nueve crías menores de bobo café agredieron constantemente, dando hasta 711 picotazos, mordidas y empujones (incluyendo expulsiones) por hora en los periodos de actividad de las dos crías, sobrepasando agresivamente a las crías mayores de bobo de patas azules. Una cría menor de bobo café expulsó permanentemente del nido a la cría mayor. De manera similar, en nidadas naturales en donde sobrevivieron dos crías de bobo café, las crías menores fueron 13 veces más agresivas que las crías menores de bobo de patas azules, tendencia que se mantuvo hasta alrededor de las siete semanas de edad de las crías menores.

Como se predijo por la hipótesis del desesperado, las crías menores de bobo café fueron más agresivas que las crías menores de bobo de patas azules, a las que atacaron y agredieron incesantemente a pesar de compartir el nido con un competidor más grande en edad y tamaño. En nidadas naturales de bobo café

donde la cría menor continuaba viva siguió siendo muy agresiva hasta las 7 semanas de edad, trayendo como consecuencia una dinámica muy agresiva entre las crías hermanas. Se postularon dos posibles costos para la familia en caso de tolerar a la cría menor: 1) una cría menor puede en algunos casos matar a la cría mayor (sin embargo, se podría argumentar que esto podría ser un beneficio para los padres ya que la cría menor sería de mejor calidad al derrotar a un competidor de mayor edad y tamaño) ó 2) si logra sobrevivir mas allá de los 25 días (días donde es más probable la muerte de la cría B), durante las siguientes semanas puede no solo estar compitiendo por el alimento con su hermano mayor sino sumergirse en una dinámica de agresión constante que podría resultar en la generación de heridas en ambos hermanos. Sin embargo, aún no se sabe en cuantos casos una cría menor podría efectivamente matar a una cría mayor. El contraste en la evolución de las conductas agonísticas de las crías menores en estas dos especies de bobo, sugiere que la selección ha actuado en las crías menores asignadas a ser víctimas, de tal forma que expresen un nivel apropiado de agresividad dependiendo de la probabilidad de sobrevivir que puedan tener (Drummond et al. 2003).

1.7 El bobo café

a. Descripción y distribución de la especie

Sula leucogaster nesiotus (Heller y Snodgrass 1901 en Cohen 1988) es conocido comúnmente como bobo café y pertenece a la familia Sulidae del orden Pelicaniformes. Tiene una longitud total aproximada de 70cm y una envergadura

de poco menos de metro y medio (Heller y Snodgrass 1901 en Cohen 1988). El aspecto general es de color café, con vientre y región pectoral blancos. La hembra presenta una coloración café uniforme en la cabeza, el dorso, las alas y la cola. El macho presenta las plumas de la frente y la coronilla blancas, al igual que las plumas de la barbilla, colocadas junto a la mandíbula inferior desde la nuca a la garganta comprendiendo los dos tercios superiores del cuello, el plumaje blanco se mezcla con el café, dándole a esta porción un tono café grisáceo. En la hembra la voz es más gruesa y fuerte en contraste con una especie de silbido en los machos. Las patas de ambos sexos son de color entre amarillo y verde pistache (Heller y Snodgrass 1901 en Cohen 1988).

b. Reproducción e historia natural

El bobo café es una especie de ave ampliamente distribuida, anida usualmente en riscos y pendientes escarpadas en islas cercanas a la costa, en la vecindad de aguas costeras, puertos y estuarios (Nelson 1978). Forrajea cerca de tierra, frecuentemente solo. Captura a sus presas buceando y las traga mientras emerge del mar. Se alimenta de peces pequeños, sobre todo de peces voladores (Dorward 1962). Probablemente la tendencia de estos bobos a alimentarse en aguas someras y cerca de las islas los hace menos susceptibles a los cambios climáticos que influyen en la producción del alimento, ya que estas zonas se ven menos afectadas que las de mar abierto (Amerson y Shelton 1976).

La expectativa de vida de un individuo es de 25 años y se estima que la mortalidad en el primer año de vida es del 70%. El bobo café comienza a

reproducirse a los 3 años de edad (Nelson 1978). Anida en grupos o parejas aisladas. Los nidos pueden encontrarse sobre todo tipo de sustratos y están compuestos por un tejido de ramas secas, pastos y algas marinas, con un diámetro aproximado de entre 33 y 45 cm y a una profundidad de 4 cm. El nido protege a los huevos de rodar pendiente abajo. El huevo puede ser ovalado a elíptico y su color varía del blanco grisáceo al azulado (Nelson 1978).

En la Isla Isabel, Nayarit, Cohen (1988) encontró que 51.18% (304) de los nidos contenían dos huevos, 47.81% (284) contenían un huevo, 0.84% (5) contenían tres huevos y 0.17% (1) contenían cuatro huevos. El tamaño de puesta promedio de la población fue de 1.53 huevos y la moda fue de dos huevos. En Isla de Navidad, Ridley y Percy (1958 en Nelson 1978) encontraron que las proporciones de nidos con uno, dos y tres huevos fueron de 57%, 42%, y 1% respectivamente. Woodward (1972), encontró que en la isla de Kure, 83.9% de las puestas fueron de dos huevos, el 7.5% de un huevo, y el 8.6% de tres huevos.

En la Isla Isabel Cohen (1988) encontró que el intervalo de puesta entre el primero y el segundo huevo varió de 3 a 9 días (4.96 ± 1.21 días) y el intervalo de eclosión en los mismos nidos varió de 2 a 9 días (4.63 ± 1.32 días), que coincide con lo reportado en el estudio de Woodward (1972). El periodo de incubación duró de 38 a 45 días y en el primer huevo fue significativamente más largo que el del segundo huevo, en el primer huevo fue de 41.32 ± 1.36 días y en el segundo huevo de 40.98 ± 0.91 días (media \pm d.e). Nelson (1978), documentó que en la Isla de Navidad, el promedio del periodo de incubación fue de 42.8 días, mientras que en

Kure, Woodward (1972) reportó que el periodo de incubación fue de 42.4 días para el primer huevo (intervalo de 39-48 días) y 44 días para el segundo huevo (intervalo de 40-44 días).

Cohen (1988) documentó que el éxito de eclosión (número de eclosiones/ número de huevos puestos) fue del 12.50% en las puestas de un huevo (23/284), 49.01% en las puestas de dos huevos (298/608), 46.67% en las puestas de tres huevos (7/15), y en las de cuatro no eclosionó ningún huevo (0/4). Por lo tanto, el éxito en las eclosiones fue mayor en las puestas de dos y tres huevos, que en las de un huevo. La proporción de huevos eclosionados fue significativamente mayor en las puestas de dos huevos que en las de un huevo y no se encontraron diferencias significativas en la proporción de primeros y segundos huevos que eclosionaron. En Kure el éxito en las eclosiones para puestas de dos durante cinco años consecutivos fue del 70.4%, 58.9%, 55%, 64.9% y 56.4% respectivamente. Nelson (1978) encontró que en la Isla de Navidad, el éxito fue del 51% en una muestra de 84 huevos. En Isla San Pedro Mártir, Tershy et al. (2000), encontraron que durante el año de 1991 el éxito en la eclosión de puestas de uno o dos huevos fue del 63.6% (178 de 220 huevos).

Cohen (1988) mencionó que la población de bobo café de su estudio está sujeta a una fuerte presión de depredación de huevos por parte de gaviotas *Larus hermannii* (observaciones de campo que no fue posible cuantificar), lo que produce una gran pérdida de huevos. La infertilidad y deficiencia en la incubación ocurrió en proporciones muy bajas. No se registró que alguna puesta fuera abandonada

por los padres, por el contrario, estos continuaron incubando huevos no eclosionados hasta que desaparecieron. El fracaso en eclosiones fue mayor en las puestas de un huevo debido a la pérdida de huevos. La depredación diferencial puede deberse a que las puestas de un huevo hayan sido más susceptibles por falta de experiencia de los padres. En las puestas con dos huevos, el fracaso en las eclosiones se debió a la infertilidad o deficiencia en la incubación (Cohen 1988).

Chapman (1908 en Nelson 1978), sugirió que el bobo café sufre una alta tasa de infertilidad en sus huevos y que esto es lo que da a las puestas de dos su valor. Nelson (1978), sugirió que las causas de la no eclosión se deben principalmente a la deserción, sobre todo en lugares como la isla Ascensión, que son sitios sujetos a periodos de baja productividad. En el caso de la falla en la eclosión de segundos huevos, las causas son más claras; muchas veces los padres dejan de prestar atención al huevo y algunas veces lo sacan del nido o lo aplastan una vez que la primera cría eclosionó. Aunque la literatura reporta que la deficiencia en la incubación y/o la infertilidad son las causas principales de la no eclosión de los huevos; en la población de bobo café que anida en el Cerro del Faro de la Isla Isabel, Nayarit, estos factores no fueron de importancia. La no eclosión de los huevos aumentó en proporción directa al aumento en el tamaño de puesta (Cohen 1988).

Cohen (1988) encontró que la mortalidad de las crías fue alta, sólo 5 de las 284 crías (1.76%) de nidadas con un huevo sobrevivieron más de 24.5 días, en tanto que de las nidadas con dos huevos sobrevivió 11.18% (34 de los 304 nidos con dos

huevos), la diferencia entre ambas resultó significativa ($\chi^2=1.60$, $glt=2$, $p<0.05$). El primer huevo produjo el doble de crías sobrevivientes que el segundo huevo (huevo#1= 19 crías, 50%; huevo#2=10 crías, 26.32%; $\chi^2=1.76$, $glt=2$, $p<0.05$).

Ninguna cría sobrevivió en las puestas de tres huevos. Las causas principales de la mortalidad de las crías fueron en primer lugar la depredación por culebras falso coralillo, que fue intensa desde la eclosión del huevo hasta que la cría pesó entre 60 y 80gr y tenía alrededor de 5.5 días de edad. En segundo lugar el fratricidio, ya que cuando el nido era ocupado por dos crías la mayor expulsó del nido a la menor o la mató a picotazos. De 31 nidos donde las dos crías eclosionaron y compartieron simultáneamente el nido no sobrevivió ninguna cría menor. Por último, la deficiencia en el cuidado paterno, la inanición, enfermedad y/o la presencia de depredadores no observados, pudieron ser la causa de muerte de las crías desde los 6.5 días de edad hasta los 14.5.

En Cohen (1988) la función de la segunda cría pareció ser la de seguro contra la pérdida de la primera. Es decir, la segunda cría sobrevivió sólo cuando la primera cría murió antes de la eclosión del segundo huevo. Las crías producto del segundo huevo (las segundas crías) que lograron sobrevivir, representan 26.32% del total de crías sobrevivientes registradas y es la proporción más elevada documentada hasta el momento (Amerson y Shelton 1976; Nelson 1978; Woodward 1972).

En la Isla San Pedro Mártir, Tershy et al. (2000), encontraron que la cría producto del segundo huevo murió o desapareció en un plazo de una semana

después de su eclosión. En las nidadas con puestas de dos que emplumaron crías, el 7% de las parejas sacó a dos crías adelante, por lo cual los autores sugirieron que por lo menos en esta población, el bobo café pudo ser falsamente catalogado como una especie con fratricidio obligado. Sin embargo Simmons (1988) y Anderson (1990) consideran que el fratricidio es obligado cuando menos del 10% de las crías menores sobreviven. Por otro lado, Amerson y Shelton (1976) encontraron que en la población de Johnston Atoll, sólo 1.4% de las nidadas produjo dos crías.

c. Conducta de crías

Un aspecto muy interesante de la biología del bobo café es el método por el cual las crías reducen la nidada de dos a una. La expulsión de la cría del nido no es atribuible a los padres sino a la primera cría. Nunca se ha visto que los adultos interfieran para evitar que la primera cría deje de agredir a su hermano, sin embargo, si la cría menor logra regresar al nido después de su expulsión, siempre es aceptada de nueva cuenta por los padres. A pesar de que cuando la cría mayor es muy joven, la agresión es muy intensa y persiste hasta que logra sacar del nido a la cría menor. La mayoría de las desapariciones de las crías menores se deben a las heridas producidas por sus hermanos mayores, la inanición, o la expulsión de los nidos (Dorward 1962; Woodward 1972; Amerson y Shelton 1976; Nelson 1978; Drummond 1987; Cohen 1988; Tershy 2000).

En especies con reducción facultativa de la nidada, como el caso del bobo de patas azules, se ha observado que después de algunas peleas las crías menores adoptan una postura de sumisión. En esta postura las crías menores bajan el pico y

alejan la cabeza. (BFDA por sus siglas en inglés) (Nelson 1978; Drummond et al. 2003). Cuando esto sucede la cría mayor se convierte en “ganador entrenado” y la cría menor en “perdedor entrenado” (Drummond y Osorno 1992; Drummond y Canales 1998). Sin embargo, no está bien documentado si las crías menores con reducción obligada de la nidada presentan o no esta postura de sumisión.

1.8 Hipótesis y Predicciones

Hipótesis: Drummond (2001) propuso la siguiente reformulación de la hipótesis de la cantidad de alimento: en especies de aves que muestran reducción agresiva de la nidada, la agresión de una cría incrementará en la medida en la que disminuya su ingesta de alimento.

Predicciones: Las crías mayores que reciban un suplemento de alimento serán menos agresivas que las que no lo reciban. Además, se investigó si la reducción de la agresividad es sólo transitoria, comparando la agresividad 30 minutos contra 60 minutos después de la alimentación. Se predice un aumento de la agresividad con el paso del tiempo.

II. Métodos

2.1 Sitio de Estudio

El estudio se llevó a cabo en Isla Larga en donde existe una población de bobo café. Esta isla tiene una extensión de 41.2 has y forma parte de las Islas Marietas las cuales se encuentran ubicadas en la boca de Bahía de Banderas (105°36'N, 20°43'W) en la costa del Pacífico Mexicano (Grant 1964; Rebón-Gallardo 2000 en Osorno y Drummond 2003).

2.2 Selección de la muestra

El trabajo de campo abarcó del 15 de agosto al 30 de septiembre del 2004. Se marcaron 400 nidos en los que hubiera dos huevos, o un huevo y una cría recién eclosionada, y los nidos se revisaron diariamente hasta que la cría mayor (cría A) tenía 30 días de edad. Para que una nidada se incluyera en el tratamiento, debía haber una cría A de entre 5.5 y 7.5 días de edad y una cría menor (cría B) de 1.5 a 3.5 días de edad. Se utilizaron crías de estas edades ya que es cuando típicamente ocurre la muerte de las crías B. No fue necesario marcar a las crías para diferenciarlas ya que la asimetría en tamaño entre la cría A y B era muy marcada.

Conforme fueron apareciendo durante la temporada las nidadas en la colonia, se distribuyeron por pares, asignándose una a tratamiento control y una a tratamiento experimental, de manera aleatoria. Las nidadas control y experimental de cada par fueron tratadas de la misma forma a la misma hora del día.

2.3 Alimentación adicional o suplementaria

El día en que las nidadas se asignaron a tratamiento control o experimental, la cría A experimental se sacó del nido y fue alimentada artificialmente a base de sardina molida en agua. Este alimento le fue administrado abriéndole el pico con los dedos e introduciéndoselo, así se continuó hasta darle todo el alimento teniendo cuidado de esperar a que lo tragara exitosamente. Para facilitar la ingestión del alimento, éste se remojó en agua tibia formando una especie de papilla. Ingirieron un 17% extra de lo que come una cría a esa edad en 24 horas. Los gramos de alimento se estimaron con base en el artículo de Guerra y Drummond (1995). En este último estudio, se hizo una estimación de la cantidad de alimento que comen las crías del bobo de patas azules de 1.5 a 25.5 días de edad. Aunque en el presente estudio se trabajó con crías de bobo café, al ser ambas especies de la misma familia y género, suponemos que la ingesta de alimento es similar. Además, las crías de bobo café son más pequeñas que las crías de bobo de patas azules por lo que probablemente les dimos más gramos de los que necesitaban para saciarse.

A las crías A experimentales de 5.5 días de edad se les administró una ingesta de 11g, a las crías de 6.5 de 13 g y a las crías de 7.5 días de 14g. Estos gramos se pesaron con una balanza electrónica marca OHAUS. Estos gramos extras de alimento fueron suficientes para que quedaran saciadas, ya que al final de la alimentación regurgitaban el alimento o lo rechazaban al no abrir el pico. La alimentación artificial se llevó a cabo a un lado del nido de las crías y duró entre

15-20 minutos por cría y se hizo entre las 9:00 y 14:00 horas del día. Siempre hubo algún padre en el nido.

A las crías A control se les abrió el pico exactamente de la misma manera que a las experimentales introduciéndoles el dedo dentro del mismo, a la misma hora y el mismo número de veces simulando una alimentación artificial para que esta variable de perturbación fuera la misma en ambos tratamientos. Dos personas hicieron el tratamiento al mismo tiempo: una de ellas trabajó con la cría A control y la otra con la cría A experimental. Las crías B permanecieron en el nido durante el tratamiento.

2.4 Observaciones conductuales

Para conocer como varía la agresión con el tiempo después de la alimentación, se realizaron dos tratamientos diferentes: por una parte, después de alimentar a la cría A experimental y simular alimentación con la cría A control, regresamos a las crías A con sus padres, dejándolas en sus nidos bien por 30 o 60 minutos (latencias 30 min o 60 min respectivamente). Estos dos tratamientos de latencia fueron asignados de manera alternada. Después de cualquiera de estos dos tiempos, se sacó al par de crías hermanas del nido (crías A y B) tanto de los controles como de los experimentales. Para llevar a las crías a los nidos de observación trasladamos a las crías dentro de dos bolsitas de fieltro, en una se introdujeron el par de crías control y en otra el par de crías experimental. El recorrido del nido natal al nido de observación fue de aproximadamente 5 minutos. Antes de las observaciones las crías se pesaron con un dinamómetro

marca Pesola de 300g de capacidad. Se les midió el culmen (la mandíbula superior) con una cinta métrica de tela. Estas mediciones se realizaron con el propósito de conocer las diferencias en peso y tamaño entre las crías (A y B) control y experimental. Posteriormente se colocaron las crías hermanas en el centro del nido de observación. Se obtuvo una muestra total de 12 pares de nidadas con latencia de 30 minutos, y 11 pares con latencia de 60 minutos.

Las observaciones se llevaron a cabo en dos nidos de observación fabricados artificialmente expuestos al sol y con un muñeco artificial de peluche con el mismo color de un adulto hembra de bobo café. Las medidas del muñeco son de 38 cm de altura, 45 cm de largo y 25 cm de ancho las cuales son muy parecidas a las medidas originales de una hembra de bobo café (Nelson 1978). Este muñeco se utilizó para que las crías no se sintieran desprotegidas ya que cubría las crías del sol y el viento. Las crías se veían confortables debajo del mismo (en la sombra), ya que frecuentemente se observaron solicitudes de alimentación o dormían.

Cada cría A fue observada junto con su hermano, accionando un cronómetro cuando ambas crías se encontraban simultáneamente despiertas (tenían la cabeza levantada) y apagándolo cuando alguna de las dos tenía la cabeza recargada sobre cualquier sustrato. Cuando las crías hermanas acumulaban en el cronómetro 10 minutos simultáneamente despiertas se daba por terminada la observación, de no acumular este periodo; se seguía con la observación hasta un máximo de duración de la prueba de 60 minutos a partir del inicio de la observación.

Con la ayuda de una señal auditiva que sonaba cada 30 segundos, se registró si la cría A estaba activa (con la cabeza levantada) o inactiva (con la cabeza reposando en algún sustrato o sobre su cuerpo). Las crías expulsadas (ver categoría conductual “expulsión”) se regresaron inmediatamente al centro del nido para continuar la observación.

Las observaciones iniciaron entre las 12:00 hrs y las 14:00 hrs, que es cuando la temperatura era suficientemente alta y no arriesgar que las crías se enfriaran. En 13 de 24 pares de nidos las observaciones conductuales de las nidadas control y experimental fueron a la misma hora y en el mismo lugar (los pares se observaron al mismo tiempo, observando uno o dos pares al día) en los otros 11 las observaciones entre los pares (control y experimental) no pudieron ser el mismo día debido a que las crías alcanzaron la edad requerida para las observaciones en fechas distintas (se observaron con un día de diferencia).

Se registraron las frecuencias absolutas de conductas agonísticas de las nidadas control y experimentales. El observador se sentó a un metro de distancia del nido artificial, registrando las siguientes categorías conductuales: **Picotazos:** cuando la punta del pico, ya sea una o dos mandíbulas (abiertas o cerradas) de una cría se impactó sobre cualquier parte del cuerpo de la otra cría. **Mordidas:** cuando una de las crías prensó con el pico alguna parte del cuerpo de la otra cría. Cada vez que la cría realizó un nuevo apretón o desplazamiento del pico, se contó como otro evento. Si el pico no prensó pero sostuvo la piel por un segundo o más también se contó como mordida. **Empujones:** cuando una de las crías desplazó a la otra por lo

menos 1 cm de su lugar original. **Expulsiones:** la víctima salió de la cresta del nido debido a empujones, picotazos y/o mordidas del agresor impulsada por la agresión o por locomoción propia. Se contó como expulsión cuando al menos 50% del cuerpo de la cría se encontraba fuera de la cresta del nido. **Picotazo fallido:** cuando la punta del pico (abierto o cerrado) se aproximó agresivamente al cuerpo de la otra cría, es de decir de manera rápida y repentina, pero no logró impactarse con ella.

2.5 Análisis de datos

Los datos se analizaron con pruebas no paramétricas ya que éstos no tuvieron una distribución normal y no presentaron homocedasticidad. Para fines prácticos, en la sección de resultados, a la latencia de 30 minutos se le asignó el nombre de tratamiento I y a la latencia de 60 minutos el nombre de tratamiento II.

Con el fin de detectar las diferencias en el tiempo que pasaron despiertos controles y experimentales simultáneamente en ambas latencias, se aplicó una prueba de Wilcoxon para muestras pareadas. Se analizaron las diferencias entre la proporción de agresores control y experimental en ambas latencias mediante una Prueba de Fisher.

Las diferencias en las frecuencias absolutas de conductas agresivas entre crías A control y experimental de ambas latencias fueron analizadas con una prueba de Wilcoxon para muestras pareadas. También se obtuvo un índice de agresión multiplicando picotazos por 1, mordidas por 2, empujones por 3 y

expulsiones por 4 (este criterio se tomó según la magnitud de agresión que implicaba cada categoría conductual hacia la víctima).

Como la alimentación extra podía provocar la somnolencia en las crías, comparamos mediante una prueba de Wilcoxon la tasa de conductas agresivas por hora de las crías A, tomando en cuenta exclusivamente el tiempo que las dos crías (A y B) se encontraban simultáneamente despiertas. En este análisis con tasas del se retiraron 2 pares de nidos del análisis de la latencia de 30 minutos ya que las crías experimentales de estas nidadas no acumularon tiempo simultáneamente despiertas.

Por último, se comparó mediante una prueba de Wilcoxon las frecuencias absolutas de conductas agresivas así como la tasa de conductas agresivas de las crías A alimentadas de la latencia de 30 minutos versus 60 minutos.

La agresión de las crías B control y experimental también se analizó con una prueba de Wilcoxon. El análisis se realizó sumando las frecuencias absolutas de picotazos y mordidas a lo que se le llamó suma de agresión.

Los valores en el texto están expresados como (media \pm e.e.).

III. Resultados

3.1 Comportamiento general de las crías.

Durante las observaciones conductuales las crías parecían cómodas dentro del nido artificial, ya que su conducta durante el periodo de observación, así como su comportamiento agresivo fueron cualitativamente muy similares al observado en nidadas naturales con dos crías (Cohen 1988). En 88% (22/25) de las observaciones conductuales, las crías A iniciaron las conductas agresivas y sólo en 12% (3/25) la cría B fue la que inició la agresión. Dicha agresión se llevó a cabo a través de "trenes de agresión" (agression bouts en inglés): una vez que la cría A comenzaba a agredir a su hermano, lo hacía incesantemente hasta que la cría B dejaba de solicitar o se escondía en algún lugar del nido. En algunas ocasiones la agresión no se detuvo hasta que la cría B fue expulsada del nido. Cabe mencionar que dichos "trenes de agresión" a veces fueron provocados por la solicitud de alimento de las crías B (en el 16% de los casos). También se observó que las crías A control que solicitaron alimento durante la simulación de alimentación fueron más agresivas durante la prueba que las crías A control que no solicitaron alimento durante la simulación.

3.2 Tiempo simultáneamente despiertos.

En general las crías A control de ambos tratamientos estuvieron más tiempo activas y solicitaron más que las crías A experimentales. Sin embargo, sólo en el tratamiento I se observó diferencia significativa en los tiempos simultáneamente despiertos entre las crías control y experimentales. En el tratamiento I las crías

control estuvieron 3.79 veces mas tiempo simultáneamente despiertas que las experimentales (control= 7.94 ± 0.79 min, experimentales= 2.09 ± 0.51 min, prueba de Wilcoxon, T=2, n=14, p=0.002; Figura 1). En el tratamiento II las crías control estuvieron 1.27 veces mas tiempo despiertas simultáneamente que las experimentales pero esta diferencia no fue significativa (control= 6.08 ± 1.06 min, experimentales= 4.76 ± 0.99 min, Prueba de Wilcoxon, T=20, n=11, p=0.445; Figura1).

3.3 Conducta de A.

a. Proporción de crías que agredieron a su hermano.

En el tratamiento I 100% de las crías A control agredieron a sus hermanos, en cambio sólo el 28% de las crías A que recibieron un suplemento de alimento agredieron. En proporción las crías A control del tratamiento I agredieron 3.5 veces mas que las crías A alimentadas y la diferencia fue significativa (Prueba de Fisher, N=14; p=0.0007; Figura 2). En el tratamiento II no se registró diferencia significativa entre la proporción de agresores entre crías A control y crías A alimentadas (Prueba de Fisher, n=11; p=0.0743; Figura 2). Sin embargo, se ve una diferencia en la misma dirección ya que en este tratamiento agredieron 90% (10/11) de las crías A control y 54% (6/11) de las crías A alimentadas.

b. Frecuencias absolutas de conductas agresivas.

En el tratamiento I las crías A control picotearon y empujaron significativamente más que las crías A alimentadas. Las crías A control dieron 3.5 veces más picotazos que las alimentadas (control= 23.79 ± 6.55 picotazos,

alimentadas=6.86 ± 3.14, Prueba de Wilcoxon, T=9.0, n=14, p=0.019; Figura 3) y empujaron 5 veces más que las alimentadas (control=7.64 ± 2.4 empujones, alimentadas=1.43 ± 0.76, T=7.5, n=14, p=0.023; Figura 3). Además, las crías A control mordieron y expulsaron más que las crías A alimentadas; si bien estas diferencias no fueron significativas (control=17.07 ± 6.19 mordidas, alimentadas=4.5 ± 2.7 mordidas, Prueba de Wilcoxon, T=13.0, n=14, p=0.075, control=1.36 ± 0.93 expulsiones, alimentadas=0.21 ± 0.15 expulsiones, Prueba de Wilcoxon, T=0.0, n=14, p=0.109; Figura 3). En cuanto al índice de agresión éste fue 4 veces mayor en las crías A control que en las crías A alimentadas y la diferencia fue significativa (control=86.29 ± 28.01, alimentadas=21.0 ± 9.81, Prueba de Wilcoxon, T=12.0, n=14, p=0.034; Figura 3).

En el tratamiento II los datos en general se comportaron de manera similar que en el tratamiento I pero de acuerdo a la prueba de Wilcoxon no hubo diferencias tan marcadas y no se registró ninguna diferencia significativa entre crías A control y crías A alimentadas. Sin embargo, las crías A control picotearon 4.96 veces más que las crías A alimentadas (respectivamente, 14.45 ± 6.7 versus 2.91 ± 1.33, Prueba de Wilcoxon, T=14.5, n=11, p=0.100; Figura 4). Con respecto a las demás categorías conductuales (mordidas, empujones, expulsiones e índice de agresión) no hubo diferencias marcadas entre crías A control y alimentadas. (mordidas: 6.0 ± 2.68 versus 10.0 ± 5.77, prueba de Wilcoxon, T=16.0, n=11, p=0.779; empujones: 2.64 ± 1.23 versus 2.82 ± 1.82, prueba de Wilcoxon, T=10.5, n=11, p=1.000; expulsiones 0.09 ± 0.09 versus 0.09 ± 0.09, prueba de Wilcoxon,

T=10.5, n=11, n.s.; índice de agresión: 34.73 ± 13.48 versus 31.73 ± 17.62 , T=29.0, n=11, p=0.722; Figura 4).

c. Tasas de conductas agresivas por hora durante el tiempo simultáneamente despiertos.

En el tratamiento I las crías A control tendieron a ser más agresivas que las alimentadas. Las crías A control picotearon en promedio 1.17 veces más por hora que las alimentadas, mordieron 1.29 veces más, empujaron 2.31 veces más y expulsaron 3.45 veces más. Sin embargo, no hubo diferencias significativas en estos números (Cuadro 1).

En el tratamiento II las crías A control picotearon en promedio 5.49 veces más por hora que las alimentadas y esta diferencia fue marginalmente significativa (Prueba de Wilcoxon, T=12, n=11, p=0.06). También mordieron 0.73 veces más, empujaron 1.13 veces más y expulsaron 0.15 veces más que las crías A alimentadas aunque no hubo diferencias significativas entre estos números (Cuadro 1).

d. Comparación de la agresividad de las crías A alimentadas

En este análisis no hubo diferencias significativas entre la agresión de crías A alimentadas 30 minutos antes de la observación y las crías A alimentadas 60 minutos antes de la observación sin embargo, las crías A alimentadas del tratamiento II mordieron 2.22 veces más y empujaron 1.97 veces más que las crías A alimentadas del tratamiento I. Los resultados del análisis se encuentran resumidos en el Cuadro 2.

3.4 Agresión de crías B

Las crías B no fueron tan agresivas como las crías A; de hecho sólo agredieron 36% de las crías B observadas (9/25) y no se observó que las crías B empujaran o expulsaran a sus hermanos mayores razón por la cual no se obtuvo el índice de agresión. Las crías que no agredieron muchas veces solicitaron alimento durante los periodos de inactividad de sus hermanos.

En el tratamiento I al sumar las agresiones (mordidas y picotazos) la diferencia fue significativa (control= 1.43 ± 0.69 , experimental= 0.14 ± 0.14 , prueba de Wilcoxon, $T=0.0$, $n=14$, $p=0.018$; Figura 5). Las crías B control dieron durante el periodo de observación 1.286 ± 0.699 picotazos y 0.143 ± 0.143 mordidas mientras que las B experimentales dieron 0.143 ± 0.143 picotazos y 0.00 ± 0.00 mordidas.

En el tratamiento II (latencia de 60 minutos) la suma de las agresiones no resultó significativa; sin embargo las crías control agredieron ligeramente más que las experimentales (control= 3.55 ± 2.87 alimentadas= 1.55 ± 1.06 , $T=9.0$, $n=11$, $p=0.753$; Figura 5). Las crías B control dieron durante el periodo de observación 1.182 ± 0.903 picotazos y 2.364 ± 1.997 mordidas y las experimentales 0.727 ± 0.506 picotazos y 0.818 ± 0.553 mordidas.

En una nidada del tratamiento II la cría A control estuvo solicitando constantemente durante la simulación de la alimentación. En la observación conductual la cría B comenzó a solicitar ocasionando que la cría A la agrediera. Sin embargo, en esta nidada en particular la cría B fue muy agresiva y logró dar 10

picotazos y 22 mordidas a su hermano, mientras que la cría A picoteó a la cría B en 77 veces, mordió 8 veces y la empujó 9 veces.

En ninguno de los tratamientos se observó sumisión de las crías B tampoco se observó que trataran de defenderse de la agresión. Al estar recibiendo la agresión, las crías B actuaban como “peso muerto” y trataban de arrastrarse hacia el centro del nido, algunas veces se colocaban bajo las alas del padre artificial y/o en lugares de difícil acceso dentro del nido de tal modo que era difícil para las crías A alcanzarlas.

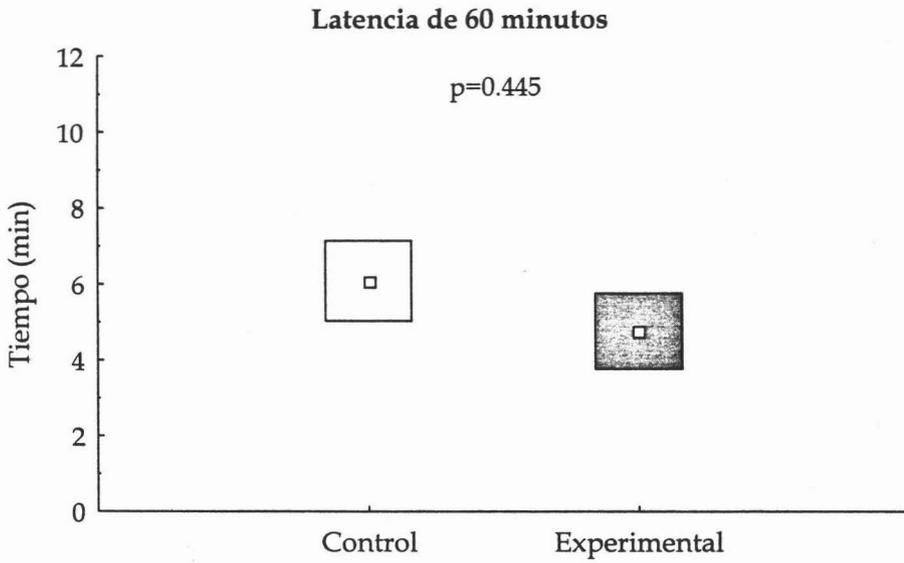
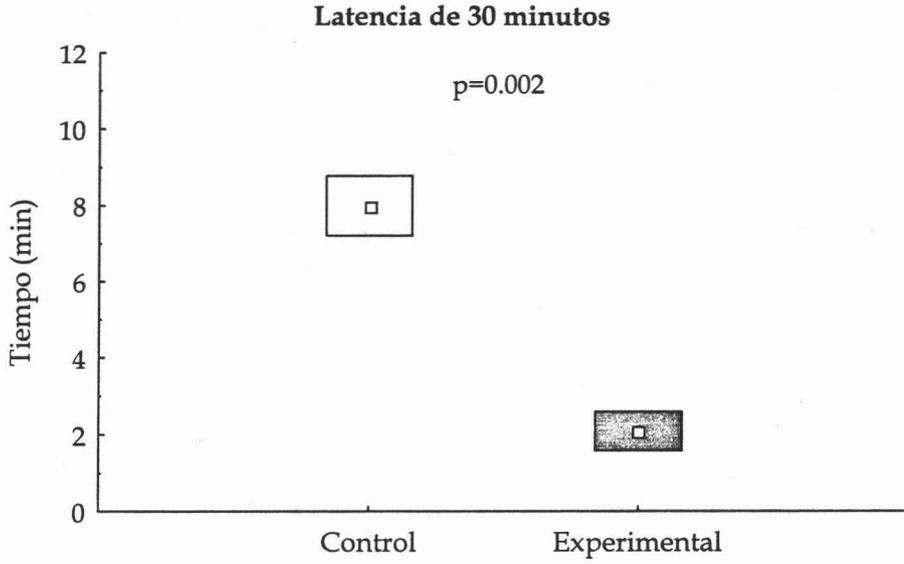


Figura 1. Tiempo ($\bar{x} \pm e.e.$) que las dos crías estuvieron simultáneamente despiertas.

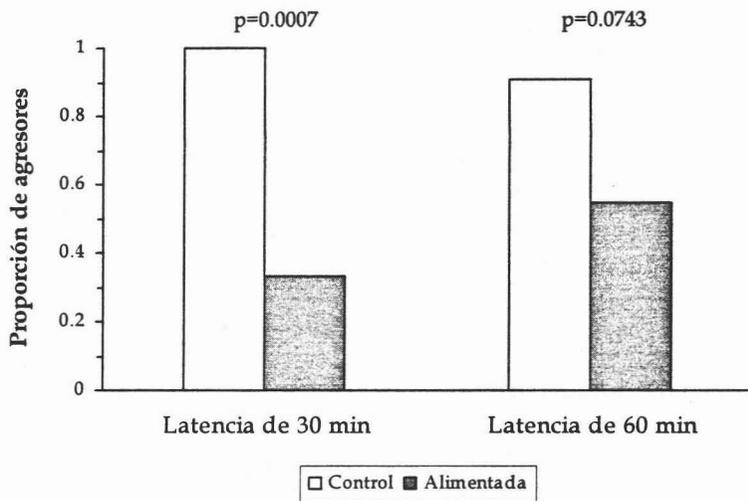
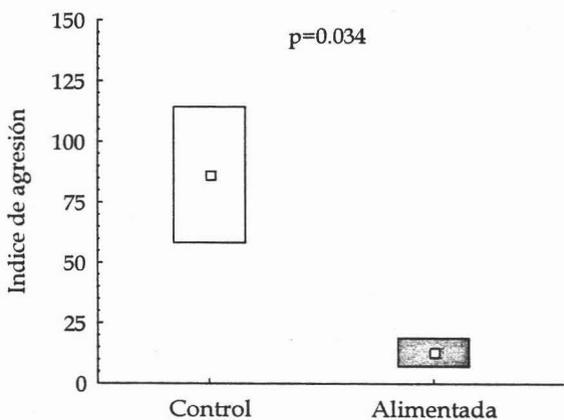
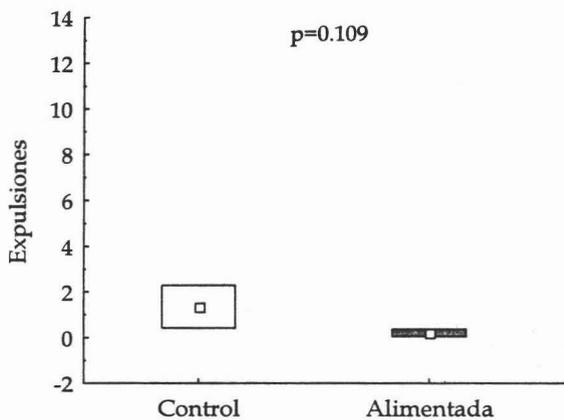
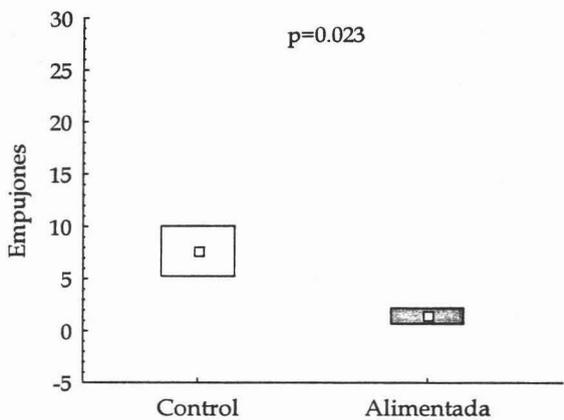
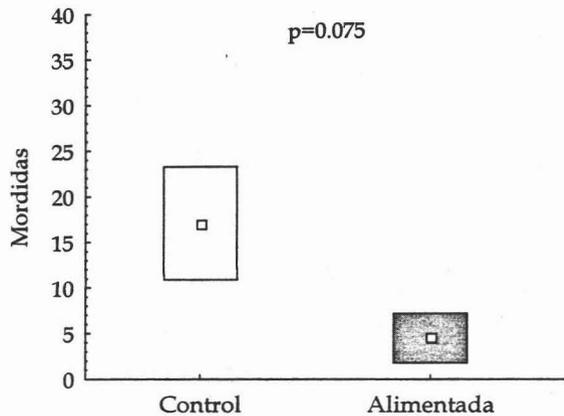
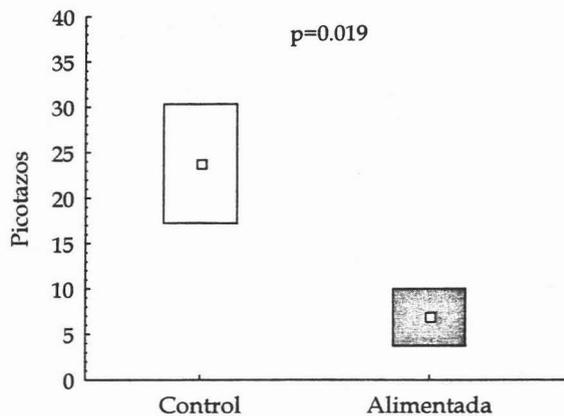
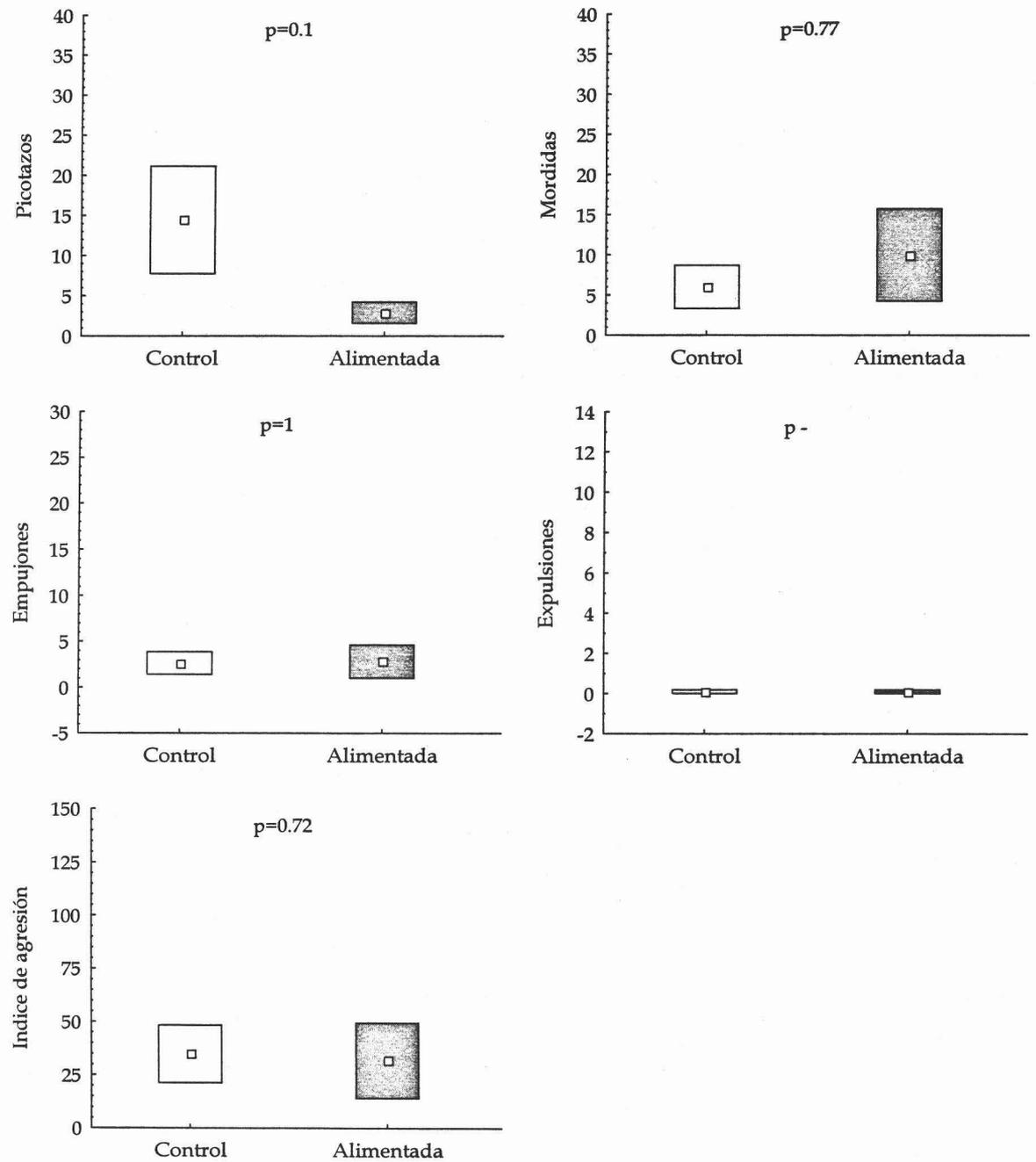


Figura 2. Proporción de crías A que agredieron a su hermano.



gura 3. Frecuencias absolutas de conductas agresivas en crías alimentadas 30 minutos antes de la prueba. Valores representados: edia ± ee.



gura 4. Frecuencias absolutas de conductas agresivas en crías alimentadas 60 minutos antes de la prueba. Valores representados: edia ± ee.

Cuadro 1. Tasas de conductas agresivas de crías control (C) y crías alimentadas (A) durante el tiempo simultáneamente despiertos con la prueba de Wilcoxon.

	Picotazos		Mordidas		Empujones		Expulsiones		Índice de agresión	
	C	A	C	A	C	A	C	A	C	A
Latencia de 30 min (n=12)										
Media	163.16	138.56	115.00	88.74	52.00	22.48	9.50	2.75	587.16	394.46
error estándar	43.75	72.93	42.82	54.06	16.20	11.62	6.46	1.86	190.22	193.67
T		19		17		12		1		20
p		0.39		0.52		0.21		0.14		0.45
Latencia de 60 min (n=11)										
Media	132.32	24.08	48.49	66.51	22.35	19.65	0.80	0.55	299.54	218.23
error estándar	41.47	9.50	19.67	38.19	10.41	13.06	0.80	0.55	92.39	120.26
T		12		17		9.5		9.5		24
p		0.06		0.89		0.83		-		0.42

Cuadro 2. Agresividad de las crías A experimentales alimentadas 30 vs. 60 minutos antes de la observación conductual.

	Picotazos		Mordidas		Empujones		Expulsiones		Índice de agresión	
	30 min	60 min	30 min	60 min	30 min	60 min	30 min	60 min	30 min	60 min
Frecuencias absolutas										
Media	6.86	2.91	4.50	10.00	1.43	2.82	0.21	0.09	21.00	31.73
error estándar	3.14	1.33	2.70	5.77	0.76	1.82	0.15	0.09	9.81	17.62
T	18.5		4		5		0		15.5	
p	0.64		0.34		0.50		-		0.40	
Tasas										
Media	138.56	24.08	88.74	66.51	22.48	19.65	2.75	0.55	394.46	218.23
error estándar	72.93	9.50	54.06	38.19	11.62	13.06	1.86	0.55	193.67	120.26
T	11		3		5		0		13	
p	0.32		0.46		1.00		-		0.48	

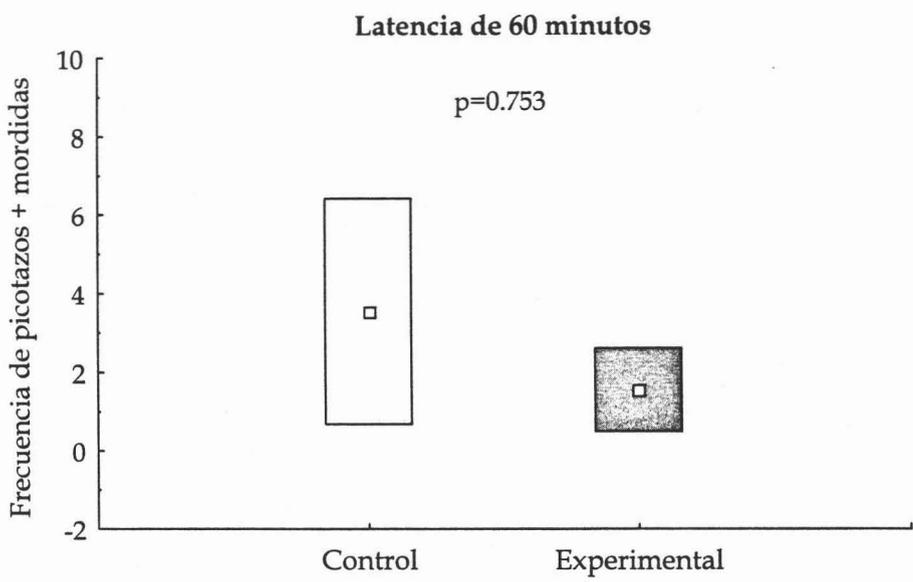
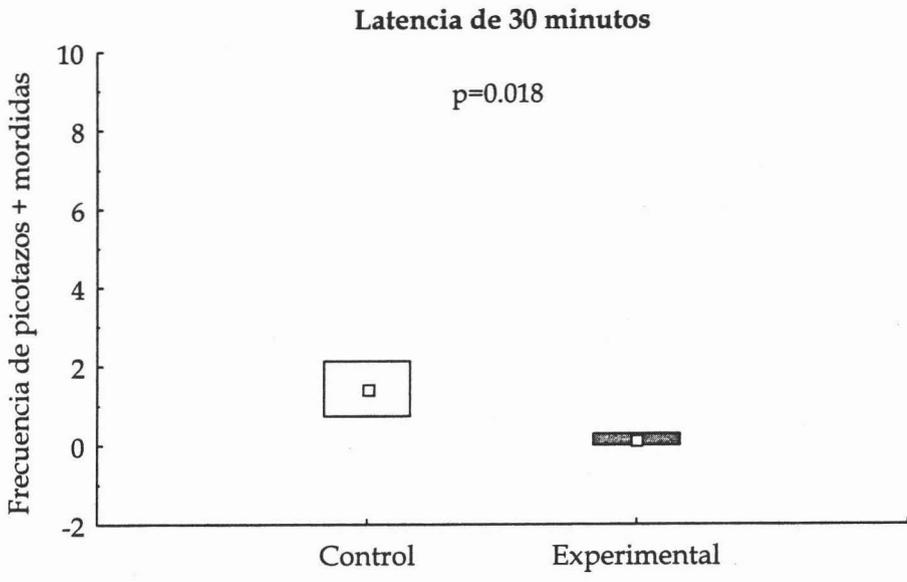


Figura 5. Agresiones de crías B. Valores representados: media ± ee.

IV. Discusión

4.1 Observaciones generales.

Durante las observaciones conductuales las crías A se comportaron de manera muy similar a las observadas por Cohen (1988) en circunstancias naturales: las crías A agredieron a sus hermanos mediante picotazos, mordidas y empujones y la mayoría logró expulsar a sus hermanos del nido en un lapso de 0.5 a 3.5 días de vida. Las crías A control en ambas latencias fueron en general más agresivas que las crías A alimentadas.

Aunque en este estudio no controlamos la cantidad de alimento que los padres dieron a las crías sí sabemos que los padres tuvieron plena libertad de alimentar tanto a las crías experimentales como a las controles y es de esperarse que en algunos casos lo hicieron durante el periodo de latencia. Probablemente nuestros tratamientos no afectaron la probabilidad de los padres de las dos latencias de alimentar a sus crías. Sin embargo, si nuestros tratamientos afectaron diferencialmente la probabilidad de alimentación de las crías de los dos tratamientos, muy probablemente disminuyeron la alimentación parental de las crías A experimentales (porque estaban saciadas de sardina) y afectaron poco o nada a las crías A control. Esto, si ocurrió, habrá introducido un sesgo en contra del efecto experimental que pusimos a prueba, por lo que no es un problema, mas bien haría más conservadora la prueba.

4.2 Comportamiento de crías A.

En la latencia de 30 minutos todas las crías A control agredieron a sus hermanos, por su parte, menos crías A alimentadas agredieron (28%). Además,

las crías control (A y B) en la latencia de 30 minutos estuvieron más tiempo simultáneamente despiertas en comparación con las crías (A y B) experimental. En la latencia de 60 minutos las diferencias fueron parecidas pero no significativas. Se observó agresión en una mayor proporción de crías A control (90%) que de las crías A alimentadas (54%). Sólo se observó que las crías de las nidadas control estuvieran ligeramente más tiempo simultáneamente despiertas que las crías de las nidadas experimentales.

Estos resultados son congruentes con nuestras predicciones: las crías mayores que recibieron un suplemento de alimento fueron menos agresivas que las que no lo recibieron. Además, hay indicaciones de que el efecto del alimento en la reducción de la agresividad fue sólo transitorio, ya que más crías A observadas 60 minutos después de la alimentación agredieron y estuvieron más tiempo activas en comparación con las crías A observadas 30 minutos después de la alimentación. Sin embargo, las diferencias de las frecuencias de conductas agresivas entre las crías A alimentadas de ambas latencias no fueron significativas. Esta podría ser la razón por la cual Osorno y Drummond (2003) no encontraron un efecto del alimento extra sobre la reducción en la agresión de las crías A, ya que dejaron pasar 6 horas entre la alimentación y la observación conductual.

De manera similar a las crías de Osorno y Drummond (2003) que aumentaron significativamente su frecuencia absoluta de empujones después de la privación de alimento, las crías A alimentadas de la latencia de 30 minutos redujeron sus frecuencias absolutas de empujones en comparación con las crías

A control. De manera general se podría inferir que el alimento en esta población influye de manera marcada sobre el tipo de agresiones que conllevan a la expulsión de las crías B del nido como los empujones (Osorno y Drummond 2003). En el presente estudio también se encontró un efecto del alimento extra sobre la frecuencia de *picotazos* de las crías A alimentadas en la latencia de 30 minutos efecto que no fue observado por Osorno y Drummond (2003). Cohen (1988) observó que en Isla Isabel las crías A recién alimentadas dejaban de agredir a sus hermanos y dejaban de solicitar.

Con estos resultados se podría inferir que la hipótesis de la cantidad de alimento se aplica a esta especie de manera limitada: la privación de alimento en las crías mayores aumenta la frecuencia absoluta de empujones (Osorno y Drummond 2003) y el aumento en el alimento reduce las conductas agresivas en general a corto plazo. Parece ser que las crías presentan una línea base de agresión que se reduce inmediatamente después de la alimentación; pero al poco tiempo (alrededor de 60 min después de la alimentación) la agresión podría regresar hacia su línea base. Sin embargo, aún no se puede concluir esto con precisión ya que no se encontraron diferencias significativas entre las frecuencias absolutas de conductas agresivas de las crías A alimentadas de la latencia de 30 minutos versus las crías A alimentadas de la latencia de 60 minutos.

Si el fratricidio en las islas Marietas es obligado ¿por qué entonces las crías A muestran en este experimento y en el realizado por Osorno y

Drummond (2003) una cierta sensibilidad a la cantidad de alimento ingerida? A continuación se discuten las tres hipótesis más aceptadas.

La primera hipótesis es que la agresión dependiente del alimento podría ser un mecanismo a través del cual la cría A optimiza la edad de muerte de la cría B (Osorno y Drummond 2003). Esta edad de muerte tiene importantes consecuencias para la cría A ya que si se deshace prematuramente de su hermano estaría perdiendo el seguro que la cría menor representa antes de tiempo (Evans 1996). Sin embargo, en esta población este seguro actúa principalmente en la etapa de huevo ya que se observó poca mortalidad de crías A (sólo 10 crías de 194 nidos murieron) y sólo 5 crías B sobrevivieron, de las cuales 3 no compartieron el nido con su hermano; las otras dos crías B que sobrevivieron mientras compartían el nido con su hermano tenían 2 y 6 días de edad. La edad de muerte de las crías A fue de 6 y 8 días de edad respectivamente. (A. de la Fuente datos no publicados).

La segunda hipótesis es que, el no presentar el máximo potencial agresivo podría dar como resultado que ocasionalmente haya una sustitución de una cría A débil por una cría B más fuerte. Ciertamente esta "selección de progenie" (Forbes 1991; Forbes y Mock 1998) podría beneficiar a los padres pero de ninguna manera beneficiaría a la cría mayor a menos que este "sacrificio" de la cría mayor estuviera recompensado por la supervivencia de una cría menor marcadamente superior (Hamilton 1964, Osorno y Drummond 2003). Lo anterior sólo ocurriría cuando la adecuación esperada de la cría B fuera el doble de la adecuación esperada de la cría A. Sin embargo, al menos en este año no

vimos ningún caso donde la cría B luchara contra la cría A, la superara y la matara, aunque no se puede descartar que en otros años esto pudiera ocurrir en esta población.

Aunque se observó muy poca mortalidad de crías A (sólo 10 crías A murieron de una muestra total de 194 nidos) y sólo 2 crías B sobrevivieron mientras compartían el nido con su hermano (A. de la Fuente datos no publicados). Aunque no se puede descartar que esta pequeña proporción (0.01% de los casos) pudiera tener un efecto evolutivo a largo plazo.

La tercera hipótesis es que, el mantener la agresión en un nivel bajo podría ocasionalmente beneficiar indirectamente la adecuación inclusiva de la cría mayor si ambas llegaran a emplumar en periodos de abundancia de alimento como en la población de San Pedro Mártir (Tershy et al. 2000). Esta idea sugiere que tal vez el fratricidio en el bobo café no es obligado sino facultativo. En la población de las islas Marietas esto es poco probable ya que a pesar de que en 53% de las nidadas marcadas con 2 huevos, eclosionaron dos crías, sólo en un caso se observó que dos crías sobrevivieran juntas, y aún no habían emplumado. La cría A tenía 30.5 días de edad y la cría B 29.5 días de edad. Esta nidada fue un caso raro ya que la asincronía en la eclosión fue de un día (A. de la Fuente datos no publicados), aunque puede ser que en otros años más pares de crías sobrevivan juntas.

Estas hipótesis podrían ajustarse a otras poblaciones de bobo café. En esta población en particular la evidencia sugiere que la línea base de agresión que presentan las crías A es lo suficientemente alta para expulsar y matar a las

crías B a edades muy tempranas (A. de la Fuente datos no publicados) y que, aunque muestran una cierta sensibilidad a la cantidad de alimento ingerido, esta sensibilidad es mínima y parece no permitir la supervivencia de las crías menores; sin embargo, sólo se observó esta población durante un año y es posible que en otros años sobrevivan más pares de crías.

Al menos durante el año de este estudio, la hipótesis de la cantidad de alimento podría aplicarse a esta población siempre y cuando no se espere que como resultado de una buena alimentación a las crías A, las crías B tengan una mayor probabilidad de sobrevivir. Sin embargo, se desconoce el efecto de un aumento sostenido de alimento a tal grado que mejore significativamente la condición corporal de la cría. Podría ser que la agresión se reduzca mucho más con un aumento de la condición corporal de las crías A, lo cual falta probarse experimentalmente.

4.3 Comparación sobre la magnitud de los efectos de la privación de alimento y sobrealimentación entre especies con fratricidio facultativo y el bobo café.

Las especies donde se ha mostrado experimentalmente una relación causal entre la privación de la cantidad de alimento y el aumento en la agresión son el bobo de patas azules (Drummond y García Chavelas 1989), la gaviota tridáctila (Irons 1992; Braun y Hunt 1983), el águila pescadora (Machmer y Idenberg 1998), y el guillemot negro (Cook et al. 2000). En algunas especies con fratricidio facultativo como el bobo de patas azules, agresiones tales como empujones y expulsiones son muy raros o están ausentes y cuando las crías menores de estas especies abandonan el nido lo hacen debido a la inanición

combinada con la alta frecuencia de picotazos y mordidas que les suministran sus hermanos mayores (Drummond y García Chavelas 1989).

Al comparar la magnitud de los efectos de la privación de alimento en la agresión de las crías A de estos experimentos, observamos que las especies que mostraron una mayor sensibilidad a la privación de alimento fueron el bobo de patas azules y el guillemot negro (Tabla 3). Contrario a lo esperado, no se encontraron diferencias marcadas entre la magnitud del efecto de la privación alimenticia entre especies con fratricidio facultativo y obligado (Cuadro 3). Sin embargo, para poder concluir con precisión faltan experimentos con ambos tipos de especies que pongan a prueba la hipótesis de la cantidad de alimento. Además, esta comparación sólo fue capaz de detectar diferencias superficiales ya que los métodos de privación utilizados en los diferentes experimentos así como la magnitud de la privación fueron muy distintos. Por ejemplo, en el estudio de Drummond y García Chavelas (1989) con el bobo de patas azules la privación fue de varios días mientras que en el estudio de Machmer y Idenberg (1998) con el águila pescadora la privación sólo fue de algunas horas.

4.4 Comparación de la conducta del bobo café en distintas poblaciones.

La línea base de agresión podría ser diferente para cada una de las poblaciones de una misma especie. En el caso de la población de las islas Marietas la línea base de agresión parece ser muy intensa y en consecuencia la mayoría de las crías B son expulsadas del nido al eclosionar o durante sus primeros cuatro días de vida, a pesar de que las crías A presumiblemente no sufren privación de alimento (de la Fuente datos no publicados). En la población de la isla San Pedro Mártir esta línea base de agresión podría ser

menos intensa, ya que durante 1991, en una muestra de 63 nidos el 34% de las crías B vivieron más de una semana (Tershy et al. 2000).

También se ha observado una variación entre la proporción de nidadas de dos huevos que empluman a dos crías. En la población de San Pedro Mártir durante 1991 en una muestra de 41 nidos exitosos que emplumaron alguna cría 4.9% de las nidadas emplumaron 2 crías (Tershy et al. 2000), lo que sugiere que en lugares con más productividad y con una alta disponibilidad de presas como el Golfo de California el fratricidio obligado puede llegar a ser ligeramente facultativo respondiendo de alguna manera a nuevas presiones de selección (Alvarez-Borrego 1983 en Tershy et al. 2000). Sin embargo, en San Pedro Mártir las crías que Tershy et al. (2000) considera que emplumaron en realidad no lo hicieron por completo ya que consideró como crías emplumadas a aquellas crías que pesaron por lo menos 1kg y las únicas plumas que faltaban por reemplazarse eran las de la cabeza y los flancos. Tampoco consideró que después del emplume aún restan dos o tres meses de cuidado parental por lo que no se sabe si éstas crías realmente lograron la transición a la independencia. También falta comprobar si sacar adelante a dos crías afecta o no el éxito reproductivo de los padres.

En los estudios de Amerson y Shelton (1976) y Woodward (1972) se documenta que de 1 al 3% de las crías B emplumaron en compañía de su hermano mayor. Sin embargo, en estos dos estudios no se sabe el criterio que utilizaron para afirmar que las crías ya habían emplumado, ni si las crías realmente lograron la transición a la independencia.

ESTA TESIS NO SALE
DE LA BIBLIOTECA

Hacen falta más estudios poblacionales de bobo café que involucren un seguimiento diario de nidadas con dos huevos. Así podría conocerse con precisión la variación que existe en las distintas poblaciones entre el número de nidadas que empluman a dos crías y el tiempo de vida de las crías B.

4.5 Conducta de crías B.

La falta de sumisión así como el alto potencial agresivo observado en las crías menores de bobo café de esta población concuerdan con las predicciones de la hipótesis del “desperado”: las crías menores de especies con fratricidio obligado no adoptan un papel subordinado algunas veces luchan violentamente por permanecer en el nido y sustituir a sus hermanos mayores (Drummond 1993; Drummond et al. 2003).

Las crías B control en la latencia de 30 minutos fueron significativamente más agresivas que las crías menores experimentales, probablemente por estar recibiendo más empujones. Dado que las crías B no fueron ni privadas ni alimentadas de manera artificial, se sugiere que este aumento en la agresión de las crías B se debió simplemente a una respuesta agresiva ante la alta frecuencia de agresiones de sus hermanos mayores.

En la latencia de 60 minutos no se observaron diferencias significativas entre la agresión de crías B control y crías B experimentales; sin embargo, la tendencia de agresión fue igual que en la de 30 minutos. Además, no todas las crías B agredieron pues las pruebas fueron de un máximo de sólo 60 minutos, por lo que no puede inferirse que algunas eran crías no agresivas. Estos resultados concuerdan con el estudio de Osorno y Drummond (2003) donde las crías B que tuvieron un hermano experimental sujeto a privación de alimento

fueron más agresivas que las crías B control. Por lo que con esto demostramos que existe un efecto sobre la conducta de las crías B cuando se manipula el alimento de las crías A.

Finalmente, aunque aún no se cuenta con una explicación de por qué existe en las crías del bobo café una sensibilidad al alimento, podemos decir que la agresión de las crías de bobo café (A y B) es más flexible de lo que se espera en una especie con fratricidio obligado.

Cuadro 3. Magnitud de los efectos del alimento sobre la agresión en estudios experimentales.

	Edad (d) de crías A	Manipulación		Tipo de agresión	Autores
		subalimentación ¹	sobrealimentación ¹		
Siblicidio facultativo					
bobo de patas azules	8-42	x 3.49		picotazos	Drummond y García Chavelas (1989)
	43-72	x 5.49			
águila pescadora	10	x 1.58		actos agresivos/diada	Machmer y Ydenberg (1998)
guillemot negro	9	x 2-7 ²		picotazos	Cook et al. (2000)
Siblicidio obligado					
bobo café	17	x 1.00		picotazos	Osorno y Drummond (2003)
		x 1.47		mordidas	
		x 3.57		empujones	
		x 2.25		expulsiones	
bobo café	5.5-7.5		x 1.17	picotazos ³	Este estudio
			x 1.29	mordidas ³	
			x 2.33	empujones ³	
			x 3.45	expulsiones ³	
		x 1.48		índice de agresión ³	

¹ Aumento en la agresión en condición de menos alimento.

² x 2 durante deprivación, x 7 durante las 3 horas después de deprivación.

³ Latencia de 30 minutos entre alimentación y observación.

Apéndice 1.

Estudio piloto de suplementación de alimento de crías A

En este estudio intentamos proporcionar alimento adicional a crías A durante varios días para aumentar su condición corporal y luego conocer los efectos sobre su conducta agresiva. Este experimento se llevó a cabo del 3 al 14 de agosto del 2004, usando unos nidos de la muestra de nidos marcados al inicio de la temporada.

Para que una nidada se incluyera en el experimento, debía haber una cría A de 2.5 días de edad y un huevo. Las nidadas se distribuyeron por pares conforme fueron apareciendo en la colonia, asignándose una a control y una a experimental de manera aleatoria. Se obtuvo una muestra de 8 pares. Las nidadas control y experimental de cada par fueran tratadas de la misma forma, al mismo tiempo.

Desde el primer día en el que las crías se asignaron a control o a experimental, las crías A experimentales empezaron a ser alimentadas artificialmente a base de sardina molida en agua. Se les suministró un 50% extra de lo que come una cría A en 24 horas, repartidos en tres partes iguales durante el día. Los gramos de alimento se estimaron con base en Guerra y Drummond (1995) y aumentaron con la edad de la cría A. La tabla con la estimación de los gramos que utilizamos en campo se encuentra en el apéndice 2. El alimento extra se proporcionó entre las 6 y 7 de la mañana, a las 11 y 12 de la tarde y a las 4 y 5 de la tarde. Se escogieron estos horarios ya que son los mismos que usó Roxana Torres en su experimento con manipulación del alimento en 1999

(Torres y Drummond, 1999). Cuando la cría B (control o experimental) de alguna nidada moría se suspendía el experimento para ese par de nidos.

A las crías A control se les abrió el pico exactamente de la misma manera que a las experimentales simulando una alimentación artificial para que esta variable de perturbación fuera la misma en ambos tratamientos. Las crías B permanecieron en el nido.

Se registró diariamente el crecimiento y la mortalidad de las crías midiendo el pico y pesándolas. Sin embargo, no se detectaron diferencias marcadas en cuanto a peso y crecimiento entre crías A control y alimentadas por lo que se suspendió el experimento (Figura A1.1). Este proceso permitió obtener la experiencia necesaria para alimentar a crías pequeñas.

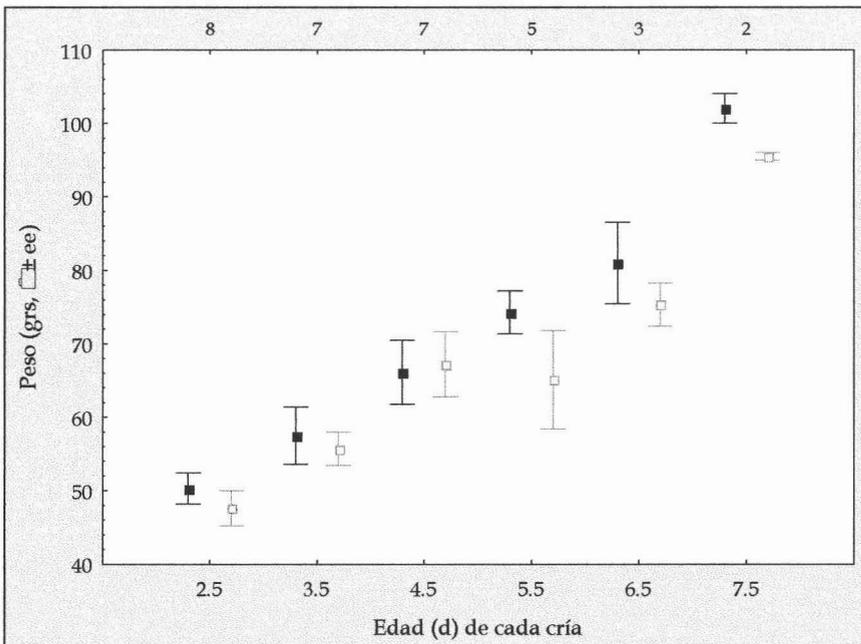


Figura A1.1. Crecimiento de crías A control (■) y crías A suplementadas 3 veces al día (□). En el eje superior se indica el número de individuos de A para cada edad.

Apéndice 2.

Cuadro A2.1. Masa del alimento proporcionado diariamente a las crías A experimentales. A1 A2 y A3 representan los gramos de cada alimentación artificial.

edad (d)	masa (g/24hrs)	50%	50%		
			A1	A2	A3
1.5	30	15	5	5	5
2.5	36	18	6	6	6
3.5	48	24	8	8	8
4.5	60	30	10	10	10
5.5	66	33	11	11	11
6.5	78	39	13	13	13
7.5	84	42	14	14	14
8.5	102	51	17	17	17
9.5	114	57	19	19	19
10.5	126	63	21	21	21

Apéndice 3



Figura A3.1. Crías debajo de la madre artificial.

Literatura citada

- Amerson, B.A. & Shelton, P.C. (1976). The natural history of Johnston Atoll, Central Pacific Ocean. *Atoll. Res. Bull.* **192**, 213-235.
- Anderson, D.J. (1990). Evolution of obligate siblicide in boobies. II. Food limitation and parent-offspring conflict. *Evolution* **44**, 2069-2082.
- Braun, B.M., & Hunt, G.L., Jr. (1983). Brood reduction in black-legged kittiwakes. *Auk*. **100**, 469-476.
- Cash, K.J. & Evans, R.M. (1986). Brood reduction in the American white pelican (*Pelecanus erythrorhynchos*). *Behav. Ecol. Sociobiol.* **18**, 413-418.
- Cohen Fernández, E.J. (1988). La reducción de la nidada en el bobo café (*Sula leucogaster nesiotés*, Heller y Snodgrass 1901). Tesis de Licenciatura, Universidad Nacional Autónoma de México.
- Cook, M.I., Monaghan, P. & Burns, M.D. (2000). Effects of short-term hunger and competitive asymmetry on facultative aggression in nestling black guillemots *Cephus grille*. *Behav. Ecol.* **11**, 282-287.
- Creighton, J.C. & Schnell, G.D. (1996). Proximate control of siblicide in cattle egrets: a test of the food amount hypothesis. *Behav. Ecol. Sociobiol.* **38**, 371-377.
- Dorward, E.F. (1962). Comparative biology of the white booby and brown booby, *Sula spp.* at Ascension. *Ibis*. **103 b**, 174-220.
- Drummond, H., González, E. & Osorno, J.L. (1986). Parent-offspring cooperation in the blue-footed booby (*Sula nebouxii*): Social roles in infanticidal brood reduction. *Behav. Ecol. Sociobiol.* **19**, 365-372.

- Drummond, H. (1987). A review of parent-offspring conflict and brood reduction in the Pelecaniformes. *Col. Waterbirds*. **10**, 1-15.
- Drummond, H. & García Chavelas, C. (1989). Food shortage influences sibling aggression in the blue-footed booby. *Anim. Behav.* **37**, 806-819.
- Drummond, H. (1992). El infanticidio: la aproximación ecológico-conductual. Pp 77-90, en: V.A. Colutla (ed.) *La Investigación del Comportamiento en México*. Academia de la Investigación Científica, Sociedad Mexicana de Análisis de la Conducta, CONACYT. S.E.P.
- Drummond, H. & Osorno, J.L. (1992). Training siblings to be submissive losers: dominance between booby nestlings. *Anim. Behav.* **44**, 881-893.
- Drummond, H. (1993). Have avian parents lost control of offspring aggression? *Etologia*. **3**, 187-198.
- Drummond, H. & Canales, C. (1998). Dominance between booby nestlings involves winner and loser effects. *Anim. Behav.* **55**, 1669-1676.
- Drummond, H. (2001). A reevaluation of the role of food in broodmate aggression. *Anim. Behav.* **61**, 1-10.
- Drummond, H., Rodríguez, C. & Vallarino, A. (2003). Desperado siblings: uncontrollably aggressive junior chicks. *Behav. Ecol. Sociobiol.* **53**, 287-296.
- Evans, R.M. (1996). Hatching asynchrony and survival of insurance offspring in an obligate brood reducing species, the American white pelican. *Behav Ecol Sociobiol.* **39**, 203-209.

- Forbes, L.S. (1991) Insurance offspring and brood reduction in a variable environment: the costs and benefits of pessimism. *Oikos*. **62**, 325-332.
- Forbes, L.S. & Mock, D.W. (1998) Parental optimism and progeny choice: when is screening for offspring quality affordable? *J Theor Biol.* **192**, 3-14.
- Gargett, V. (1978) Sibling Aggression in the Black Eagle in the Matopos, Indonesia. *The Ostrich* **49**, 57-63.
- Grafen, A. (1987) The logic of diversively asymmetric contests: respect for ownership and the desperado effect. *Anim. Behav.* **35**, 462-467.
- Grant, P.R. (1964). The birds of the Tres Marietas Islands, Nayarit, México. *Auk*. **81**, 514-519.
- Guerra, M del C. & Drummond, H. (1995). Reversed sexual size dimorphism and parental care: minimal division of labour in the blue footed booby. *Behaviour*. **132**, 479-496.
- Hamilton, W.D. (1964). The genetical evolution of social behaviour. *Journal of Theoretical Biology*. **7**, 1-52.
- Irons, D.B. (1992). Aspects of foraging behavior and reproductive biology of the black-legged kittiwake. Ph.D. dissertation, Univ. of California, Irvine.
- Lack, D. (1947). The significance of clutch size. *Ibis*. **89**, 302-352.
- Lack, D. (1954). The natural regulation of Animal Numbers. *Oxford Univ. Press*. London. 343.

- Machmer, M.M. & Ydenberg, R.C. (1998). The relative roles of hunger and size asymmetry in sibling aggression between nestling ospreys *Pandion haliaetus*. *Can. J. Zool.* **76**, 181-186.
- Meyburg, B.U. (1978). Sibling Aggression and Cross-fostering of Eagles. S.A. TEMPLE (ed) *Endangered Birds. Univ. of Wisconsin Press: Madison* 195-200.
- Mock, D.W. (1982). Infanticide, Siblicide and Avian Nestling Mortality in Hausfater & Hardy (EDS). *Infanticide: Comparative and Evolutionary Perspectives. Aldine Pub. N.Y.*
- Mock, D.W. (1984). Siblicidal aggression and resource monopolization in birds. *Science.* **225**, 731-733.
- Mock, D.W. (1985). Siblicidal brood reduction: The prey-size hypothesis. *Am. Nat.* **125**, 327-343.
- Mock, D.W., Lamey, T.C., Williams, C.F. & Ploger, B.J. (1987). Proximate and ultimate roles of food amount in regulating egret sibling aggression. *Ecology.* **68**, 1760-1772.
- Mock, D.W. & Forbes, L.S. (1995) The evolution of parental optimism. *Trends Ecol Evol.* **10**, 130-134.
- Nelson, J.B. (1978). "The Sulidae: Gannets and Boobies." Oxford. Univ. Press, Uk.
- O' Connor, R.J. (1978). Brood reduction in birds: Selection for fratricide, infanticide, and suicide. *Anim. Behav.* **26**, 79-96.

- Osorno, J.L. & Drummond, H. (2003). Is obligate siblicidal aggression food sensitive? *Behav. Ecol. Sociobiol.* **54**, 547-554.
- Poole, A. (1979) Sibling aggression among nestling ospreys in Florida Bay. *Auk*. **96**, 415-416
- Simmons, R. (1988) Offspring quality and the evolution of cainism. *Ibis*. **130**, 339-357.
- Tershy, B.R., Breese, D. & Croll, D.A. (2000). Insurance eggs versus additional eggs: Do Brown Boobies practice obligate siblicide? *The Auk*. **117**, 817-820.
- Torres, R. & Drummond, H. (1999). Are daughters of the blue-footed booby more expensive to produce than sons? *Journal of Animal Ecology*. **68**, 1-10.
- Trivers, R.L. (1974). Parent-Offspring conflict. *American Zoologist*. **14**, 249-264.
- Woodward, P. (1972). The natural history of Kure Atoll, North-western Hawaiian Islands. *Atoll. Res. Bull.* **164**, 1-318.