

**UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA  
DE MÉXICO**

**FACULTAD DE CIENCIAS**

**¿PUEDEN LOS SUBORDINADOS APRENDER EL  
COMPORTAMIENTO DE DOMINANTE?**

**TESIS**  
QUE PARA OBTENER EL TÍTULO DE:  
BIÓLOGA  
PRESENTA:  
**TATJANA VALENTINA BENAVIDES GROSS**

**DIRECTOR DE TESIS: DR. HUGH MICHAEL DRUMMOND DUREY**

**2006**



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.

## AGRADECIMIENTOS

Quiero agradecer a la Universidad Nacional Autónoma de México (PAPIIT2007023) y CONACYT (47599-Q) por haber financiado el trabajo de campo. También a la SEMARNAT por garantizar los permisos necesarios para poder llevar a cabo esta investigación en el Parque Nacional Isla Isabel (permiso 01916), así como a la Armada de México y a Cristina Rodríguez por apoyar en el trabajo logístico necesario para convivir con la fauna del Parque Nacional Isla Isabel. De la misma forma quiero agradecer a los pescadores de San Blas y Boca de Camichin por ayudarnos durante nuestra estancia en la isla y hacerla más amena.

Agradezco especialmente a Germán Chávez, Fabricio Villalobos, Leonora Milán, Ileri Brumón, Atenea Lima, Oliva Castañeda, Beatriz Peña y María del Carmen Nuñez por su colaboración en la recolección de los datos, ya que sin su ayuda esta tarea hubiera sido imposible.

Además quiero agradecer a toda mi familia por estar al pendiente de los avances de la investigación y por apoyarme cuando el avance no era tan evidente. También a Germán por estar siempre ahí e impulsarme para terminar lo que parecía imposible.

Por último quiero agradecer a mi asesor de tesis, el Dr. Hugh Drummond, por tenerme paciencia y guiarme para realizar ésta investigación y a la Dra. Roxana Torres Avilés, el Dr. Constantino Macías Garcia, la Dra. Robyn Hudson y el Dr. Carlos Cordero Macedo por haber participado como sinodales en este trabajo.

# ÍNDICE

RESUMEN . . . . .	5
INTRODUCCIÓN	
Relaciones de dominancia . . . . .	7
Mecanismos involucrados en el desarrollo de las relaciones de dominancia	11
Jerarquías de dominancia . . . . .	16
Dominancia en las nidadas del bobo de patas azules ( <i>Sula nebouxii</i> ) . .	22
MÉTODO . . . . .	29
RESULTADOS	
Agresión . . . . .	35
Skypointing . . . . .	36
Sumisión . . . . .	37
Influencia del peso . . . . .	38
Correlación entre las variables . . . . .	39
DISCUSIÓN . . . . .	41
APÉNDICE I . . . . .	48
APÉNDICE II . . . . .	49
APÉNDICE III . . . . .	50
APÉNDICE IV . . . . .	51
LITERATURA CITADA . . . . .	52

## RESUMEN

En las primeras 2-3 semanas de vida, las nidadas de dos y tres crías del bobo de patas azules (*Sula nebouxii*) forman una jerarquía de dominancia que generalmente sigue el orden de eclosión de éstas. En las nidadas de 2 crías la estabilidad de la jerarquía involucra que la cría eclosionada primero adquiere tendencias agresivas a través de un entrenamiento a ganar, mientras que la segunda cría en eclosionar adquiere tendencias sumisas a través del entrenamiento a perder.

Si la jerarquía en las nidadas de tres crías está determinada por las tendencias agonísticas de las crías (por el entrenamiento a ganar o perder), se esperaría que la cría intermedia (B) adquiriera un doble entrenamiento. Es decir, que estuviera entrenada para someterse ante la cría que eclosionó primero (A) y a agredir a la última eclosionada (C). Para poner a prueba esta hipótesis de que la cría B aparte de estar entrenada como cría perdedora (Valderrabano 2004) también tiene un entrenamiento como cría ganadora, utilicé crías B de 3-4 semanas de edad provenientes de nidadas de tres y de dos crías que eran similares en tamaño. Contrariamente a lo esperado, las crías B provenientes de nidadas de tres crías (B/3) no se distinguieron por agredir primero, agredir más, realizar más skypointing o someterse menos que las crías B provenientes de nidadas de dos crías (B/2). El hecho de que las crías

B/3 no estén entrenadas como crías ganadoras por atacar a la cría menor puede deberse a que el sometimiento propiciado por las agresiones de la cría A impide su desarrollo.

La estabilidad de la jerarquía en las nidadas de tres crías del bobo de patas azules parece no derivar del desarrollo de tres personalidades agonísticas diferentes. En cambio parece que sólo existen dos personalidades agonísticas bien definidas, dominante y subordinado, y la relación asimétrica entre las dos crías subordinadas (B y C) probablemente esta determinada por las diferencias en edad y tamaño entre ellas.

## INTRODUCCIÓN

### **Relaciones de dominancia**

Las relaciones de dominancia están presentes en las interacciones entre adultos y entre crías de todas las clases de vertebrados. Su estudio inició en 1920 con numerosos trabajos descriptivos y experimentales realizados en bandadas de adultos de especies de gallináceas, entre los que destacan los estudios de Schjelderup-Ebbe con gallinas domésticas (*Gallus domesticus*). Schjelderup-Ebbe (1935) describió una jerarquía lineal en un grupo de gallinas, registrando los picotazos que cada individuo daba y a quién los dirigía. Esta jerarquía partía del individuo “dominante”, el que más picoteaba hasta el “subordinado”, el que sólo recibía picotazos (Archer 1988). Este estudio dio origen al concepto contemporáneo de “jerarquía de dominancia”, el cual en investigaciones posteriores no se refirió solamente al resultado de las interacciones agonísticas, sino más bien a la prioridad en el acceso de los recursos que dicha dominancia suponía brindar (Archer 1988).

En los años 1930s y 1940s la mayor parte de la investigación sobre agresión estuvo dirigida principalmente a esclarecer los factores responsables de la dominancia en roedores de laboratorio. Los primeros estudios de las relaciones de dominancia en condiciones naturales fueron realizados por

investigadores de primates como Gartlan (1968) y Rowell (1974, citados en Archer 1988).

Al mismo tiempo que la atención se centraba en estudiar las relaciones de dominancia entre individuos en condiciones naturales, se iniciaron estudios desde otra perspectiva para conocer los mecanismos que están involucrados en el establecimiento y mantenimiento de las jerarquías lineales. Muchos de estos estudios siguieron realizándose con especies de aves precoces como las gallináceas (Wood-Gush 1971, Barnard y Burk 1979). A partir de estos estudios se generaron durante los últimos 25 años muchos modelos teóricos que intentan explicar cómo se generan estas jerarquías, tales como el entrenamiento a ganar y/o a perder (Bernstein 1981), evaluación e investigación (Mesterton-Gibbons y Dugatkin 1995, Beaugrand 1997), reconocimiento individual (Bernstein 1981), efectos de localización (Cloutier *et. al* 1995) y efectos de espectador (Chase 1982). En los estudios más recientes dichos modelos se han evaluado en diversas especies de vertebrados, tanto en adultos como en crías.

En el caso de las relaciones de dominancia entre crías, éstas han sido estudiadas en una gran diversidad de organismos como peces de la familia de los cíclidos, en aves como el bobo de patas azules (*Sula nebouxii*; Drummond *et. al* 1986), el águila imperial (*Aquila heliaca*; Meyburg 1987), la garza

garrapatera (*Buculus ibis*; Ploger y Mock 1986), y en mamíferos como la hiena moteada (*Crocuta crocuta*; Frank *et. al.* 1991) el coyote (*Canis latrans*; Fox y Clark 1971, citados en Drummond 2006) y el cerdo doméstico (*Sus scrofa*; Hartsock y Graves 1976).

El estudio de las relaciones de dominancia se ha abordado desde diversas perspectivas propiciando que su definición sea una tarea complicada. Algunos autores han enfatizado el aspecto de la prioridad en el acceso a los recursos (alimento), que dicha dominancia supone brindar. Esto se ha apoyado en estudios que han encontrado correlaciones entre el éxito en los encuentros agonísticos (combates, peleas y persecuciones) y la prioridad en el acceso a recursos (Dewsbury 1982). En el cerdo doméstico (*Sus scrofa*), las crías que nacen primero, por medio de conductas agonísticas ganan acceso preferencial a los pezones anteriores (que contienen más leche), se alimentan mejor y crecen más rápido (Mc Bride 1963) que las crías que nacen después. De la misma forma, la ocurrencia de correlaciones entre la dominancia y el acceso a cópulas, y la reproducción diferencial ha hecho que el fenómeno de la reproducción sea asociado a la definición de las relaciones de dominancia. Por ejemplo, en primates se ha reportado que el macho alfa (dominante) copula primero con la hembra o lo hace más cerca al periodo de ovulación (Hausfater 1975, citado en Dewsbury 1982). Cuando los machos del ratón patas blancas

(*Peromyscus maniculatus*) copulan, el macho dominante en general copula primero y además lleva a cabo un mayor número de eyaculaciones que el macho subordinado (Dewsbury 1982). Sin embargo, es necesario recalcar que Dewsbury (1982) notó inconsistencias en los estudios diseñados para evaluar la asociación entre la dominancia, el comportamiento copulatorio y una reproducción diferencial.

Así como algunos autores han centrado su atención al definir dominancia en la prioridad en el acceso a los recursos, otros han enfatizado el comportamiento agonístico (Rowell 1974). Bajo esta última perspectiva, el elemento fundamental para la definición de una relación de dominancia es una asimetría en el comportamiento agonístico (Dewsbury 1982). En este contexto, Bernstein (1981) propuso que existen cuatro categorías diferentes de relaciones de dominancia: 1) *Dominancia territorial* es aquella en la que el resultado de un enfrentamiento no depende de las identidades de los individuos sino de la localización espacial del encuentro. 2) *Entrenados a ganar y/o perder* en la que existe un aprendizaje a través de la propia historia de victorias y derrotas del individuo que modifican sus tendencias agonísticas hacia otros individuos, ya sea comportándose agresivamente o sumisamente. 3) *Asimetría de atributos* cuando algunas variables como la madurez, el sexo y el tamaño relativo predicen cual individuo va a rendirse en una confrontación

o competencia por algún recurso (por ejemplo, en el caso del mono araña, *Ateles geoffroy*, los machos adultos generalmente dominan sobre las hembras y los juveniles; Huntingford y Turner 1987). 4) *Dominancia-subordinación verdadera* cuando una serie de interacciones entre dos individuos conducen a que uno de ellos actúe como sumiso cada vez que existen encuentros con el otro. Este tipo de relación está mediada por un mecanismo de reconocimiento individual.

Las cuatro categorías de Bernstein (1981) cumplen la concepción general de lo que es una relación de dominancia, una asimetría agonística. Dichas categorías difieren entre sí por los mecanismos que las originan.

### **Mecanismos involucrados en el desarrollo de las relaciones de dominancia**

En lugar de simplemente considerar diferentes tipos de relación de dominancia, puede ser más útil pensar en términos de los mecanismos o procesos conductuales que originan o sostienen las relaciones de dominancia. Actualmente se conocen cinco mecanismos principales involucrados en el desarrollo de las relaciones de dominancia en los vertebrados: *la desigualdad competitiva, la evaluación del contrincante, el entrenamiento a ganar y/o a perder, el aprendizaje de relaciones individuales y aprendizaje de un sitio específico*. Es necesario recalcar que estos mecanismos se presentan

generalmente de manera simultánea en las diferentes especies y que fueron establecidos para vertebrados adultos pero también se han estudiado en crías (Drummond 2006). En esta sección daré prioridad al mecanismo de entrenamiento a ganar y/o perder pues éste se presenta en las relaciones de dominancia entre crías del bobo de patas azules.

La *desigualdad competitiva* actúa cuando un organismo es superior a su contrincante en habilidades de combate lo cual le permite ganar los encuentros agonísticos, mientras que el individuo con habilidades competitivas inferiores queda derrotado, inhabilitado o muerto. El establecimiento de una relación de dominancia a través de este mecanismo es más costoso para ambos participantes si se compara con los otros mecanismos en los cuales uno de los individuos cede (Mesterton-Gibbons y Dugatkin 1995).

En el mecanismo de *evaluación del contrincante*, el individuo valora la habilidad competitiva del adversario en relación a sí mismo con base en atributos como el tamaño, la posesión de armamento y el comportamiento con otros individuos del grupo. Cuando un individuo se percibe de menor tamaño y/o menos fuerte que su contrincante, tiende a adquirir el papel de subordinado en lugar de continuar en un combate escalado (como sucede en el mecanismo anterior).

El mecanismo de *entrenamiento a ganar y/o perder* involucra un aprendizaje por medio de la propia historia, ganadora o perdedora, del individuo, la cual modifica sus tendencias agonísticas (Bernstein 1981). El entrenamiento a perder predispone al individuo a realizar conductas de sumisión en encuentros agonísticos subsecuentes, mientras que el entrenamiento a ganar predispone al individuo a agredir en las interacciones agonísticas venideras (Beaugrand y Zayan 1985). Aquí la identidad de los oponentes es irrelevante, se aprende una disposición conductual consistente ante todos los conespecíficos (Bernstein 1981, Mesterton-Gibbons y Dugatkin 1995, Beaugrand 1997). Es probable que este mecanismo ocurra involucrando el condicionamiento operante clásico, es decir a través de la asociación de un comportamiento con sus consecuencias (Flannelly y Blanchard 1981).

Este último mecanismo se ha estudiado en peces juveniles y en crías del bobo de patas azules (Drummond y Osorno 1992). Los efectos de ganar y/o perder se han observado incluso después de 24 hrs. de interacción entre individuos en el gourami azul (*Macropodus opercularis*, Francis 1983) y en el pez cola de espada (*Xiphophorus helleri*; Beaugrand y Zayan 1985, Dugatkin 1997).

El entrenamiento a ganar y/o perder puede involucrar un incremento en los niveles hormonales que a su vez, en algunos casos, reducen la agresividad o

incrementan la sumisión del individuo (Leshner 1981, citado en Drummond y Osorno 1992). El pez cola de espada, al ser derrotado, adquiere un papel de sumiso y su nivel de andrógenos decrece (Hannes *et. al.* 1984, citado en Archer 1988). Lo mismo se ha observado en el ratón casero (*Mus musculus*, Leshner 1981), la rata (*Rattus rattus*, Schurman 1980) y el macaco Rhesus (*Macaca mulatta*, Rose *et. al.* 1972, citado en Archer 1988). Además en el pez cola de espada también se observó un incremento en los niveles de corticosteroides al ser derrotado (Hannes *et. al.* 1984) al igual que en el cerdo (*Sus scrofa*, Bouissou 1983) y en el ratón casero (*Mus musculus*, Leshner 1980, citados en Archer 1988).

En el bobo de patas azules, las crías subordinadas de entre 15 y 20 días de edad muestran niveles de corticosterona circulante del doble que los de los dominantes o de las crías únicas (Nuñez de la Mora *et. al.* 1996). Esta alta concentración más que ser resultado de la experiencia como subordinado parece estar relacionada con la baja ingestión de alimento, probablemente ayude a enfrentar la inanición, pero puede también ser causada por ésta (Drummond y Canales 1998).

A pesar de que el entrenamiento a ganar y/o perder ha sido reconocido en varias especies, se desconoce si ambos procesos pueden darse en un mismo individuo, específicamente en quienes ocupan un lugar intermedio en la

jerarquía. Es decir, no se sabe si ambas tendencias agonísticas se encuentran bajo el control de un mismo eje de aprendizaje, o si son dos ejes de aprendizaje que pueden darse en un mismo individuo con un cierto grado de independencia entre sí. Este punto es el origen de este trabajo pues tratamos de averiguar si es posible un doble aprendizaje utilizando como modelo biológico a las crías del bobo de patas azules.

Cuando las relaciones de dominancia involucran el *aprendizaje de una relación individual*, cada individuo adquiere una forma fija de comportamiento (dominante o subordinado) frente a cada contrincante de acuerdo a su experiencia previa con éste. Así, la forma de comportarse aplica únicamente a las interacciones con un mismo individuo y por lo tanto depende de algún nivel de reconocimiento (Bernstein 1981). Un miembro en un grupo puede aprender a dominar frente a algunos integrantes de éste mientras que se comporta como subordinado frente a otros.

Por último el mecanismo de *aprendizaje de un sitio específico*, es un aprendizaje que ocurre cuando un animal aprende a defender agresivamente un sitio en particular mientras que está dispuesto a ceder o someterse en otros sitios. La dirección de la dominancia en las relaciones establecidas por este mecanismo depende del lugar donde se encuentran los individuos. Este mecanismo parece estar involucrado en las relaciones entre crías de mamíferos

como los cerdos domésticos (*Sus crofa*), donde cada miembro de la camada defiende el acceso a un pezón diferente.

Resumiendo, las relaciones de dominancia se generan por diversos mecanismos y esto ha llevado a que se definan de diferente manera, perdiendo de vista la concepción más general. Por lo tanto en este trabajo nos inclinamos por la definición más general que concibe a las relaciones de dominancia como una asimetría agonística y reconocemos que éstas se pueden generar por cualquiera de los cinco procesos mencionados.

### **Jerarquías de dominancia**

La suma de las relaciones de dominancia que ocurren entre todas las parejas o diadas de individuos en un grupo conforman una jerarquía. Jerarquía de dominancia es un término utilizado para describir la estructura social existente en un grupo (Wilson 1980).

De acuerdo a la estructura las jerarquías se clasifican en: *despotismo*, *transitivas* y *no transitivas*. La versión más simple de una jerarquía es el *despotismo*, donde ocurre la supremacía de uno sobre todos los demás sin ningún tipo de orden entre los subordinados (Wilson 1980). En una jerarquía *transitiva* o lineal, un individuo domina sobre los demás integrantes del grupo, un segundo domina a todos excepto al primero en la jerarquía y así

sucesivamente. Cada rango de la jerarquía está determinado y no se comparte. El último individuo, el subordinado ante todos los integrantes del grupo, generalmente debe permanecer alejado del alcance de los demás miembros, pues de esto depende su existencia (Wilson 1980).

Las jerarquías transitivas ocurren en grupos pequeños (Wood-Gush 1971) y han sido observadas en aves (Schjelderup-Ebbe 1935), peces (Nelissen 1985), insectos (Wilson 1980) y mamíferos (Mesterton-Gibbons y Dugatkin 1995). La linealidad de la jerarquía declina cuando el tamaño del grupo se incrementa. En una parvada de gallinas domésticas el tamaño crítico es de 10 individuos. Un grupo menor desarrolla una jerarquía lineal estable por unos meses mientras que en un número mayor ciertos individuos tienen un estatus estable mientras que otros cambian continuamente (Wilson 1980).

Existen otras jerarquías lineales conocidas como matriarcales en las que las crías están situadas debajo de su madre en un orden invertido de acuerdo a la edad, de tal forma que el más chico ocupa el lugar prioritario (siendo quien requiere más atenciones de la madre). El estatus de la totalidad de la descendencia en la jerarquía de todo el grupo se determina según el estatus de la madre. Este tipo de jerarquía se ha observado en hienas moteadas (*Crocuta crocuta*) donde el tamaño del grupo asciende a los 10 individuos (Frank 1995, citado en Krebs y Davies 1997)

Por su parte, las jerarquías *no transitivas* presentan una estructura triangular o circular, en donde cada lugar jerárquico puede ser compartido por dos individuos y es posible encontrar individuos sin un lugar determinado dentro de la jerarquía. Este tipo de jerarquías parecen ser menos estables que el despotismo o las lineales (Wilson 1980). Usualmente estas jerarquías son consideradas como temporales ya que reflejan inestabilidad dentro del grupo, pero su existencia no invalida la presencia de relaciones agonísticas de dominancia (Bernstein 1981).

Aunado a la clasificación a partir de la estructura, las jerarquías de dominancia pueden clasificarse de acuerdo al contexto en que se presentan en *absolutas y relativas*. Las *absolutas* se caracterizan porque el orden es el mismo en cualquier circunstancia (Wilson 1980), mientras las *relativas* se caracterizan porque existe un orden distinto de los individuos de acuerdo a la circunstancia en la que se encuentre el grupo. En el caso de los gatos domésticos, los individuos dominantes durante la alimentación se someten ante subordinados cuando están en el lugar de dormir de éstos últimos (Leyhausen 1956, citado en Wilson 1980).

Además de las clasificaciones de las jerarquías de acuerdo a la estructura y contexto en que se desarrolla y que son aplicables para todas las clases de animales, existe otra propuesta de especial interés en este trabajo, para el caso

particular de las nidadas de aves. Esta clasificación categoriza las jerarquías en las nidadas de aves en seis tipos de acuerdo a la naturaleza de los roles agonísticos y de los mecanismos por los cuales se generan estos roles: *agresión-sumisión*, *agresión-agresión*, *agresión-resistencia*, *agresión-evasión*, *dominancia rotativa* y *dominancia de grupo* (Drummond 2006).

En las relaciones *agresión-sumisión* se distinguen claramente los dos roles agonísticos: dominante y subordinado. En el establecimiento de este tipo de relaciones el entrenamiento a ganar y a perder, así como la evaluación del contrincante están involucrados. Hay varios estudios hechos en este sentido, pero para nuestros fines basta mencionar sólo dos especies: el bobo de patas azules (*Sula nebouxii*, Nelson 1978, Drummond y Osorno 1992, Drummond y Canales 1998) y el águila pescadora (*Pandion haliaetus*, Poole 1982).

En las relaciones conocidas como de *agresión-agresión*, las dos crías son agresivas y una generalmente prevalece sobre la otra dejándola fuera de combate. En esta relación, la cría subordinada evade la violencia de su agresor agachándose o escondiéndose pero no realiza ningún desplante de sumisión. Debido a que la agresión por parte de la cría dominante es muy intensa, la cría subordinada tiene pocas oportunidades de expresar su agresión y generalmente muere al poco tiempo de haber nacido. La dirección de la dominancia depende en estas relaciones de una simple desigualdad competitiva causada por una

eclosión asincrónica de las crías. No se ha observado ningún tipo de aprendizaje que lleve a una distinción de los roles agonísticos. En esta categoría se encuentran las crías del bobo café (*Sula leucogaster*, Osorno y Drummond 2003), el águila imperial (*Aquila heliaca*, Meyburg 1987) y pudiera darse en todas aquellas aves que tienen nidadas de dos crías con una reducción obligada de la nidada.

La relación *agresión-resistencia* es similar a la anterior, pues los encuentros entre las crías también son violentos y existe poca disposición a la sumisión. Esta categoría podría considerarse intermedia entre las dos anteriores, ya que se ha observado que la distinción de los roles agonísticos depende de la cantidad de agresión recibida por la cría menor. El proceso de evaluación del contrincante está involucrado en el desarrollo de esta relación además es posible que el entrenamiento a ganar y/o perder también esté involucrado en la diferenciación de roles en la diada. La garza garrapatera (*Buculus ibis*, Ploger y Mock 1986) y el pelícano café (*Pelecanus occidentalis*, Ploger 1997) son dos de las especies que presentan este tipo de relaciones de dominancia.

En la categoría de *agresión-evasión* puede existir el rol dominante y el rol subordinado, pero la cría subordinada en lugar de expresar su sometimiento a través de posturas de sumisión, evade cualquier ataque y

contacto con la cría dominante, así los desplantes de sumisión son nulos. En algunos casos parece que ambas crías se comportan agresivamente y evaden la agresión del compañero más que asuman un rol determinado cada uno. El establecimiento de este tipo de relaciones parece estar mediado por un entrenamiento a perder, pero incluye conductas de evasión en lugar de posturas de sumisión. Sin embargo no se puede excluir la idea de que el mecanismo de aprendizaje de relaciones individuales esté involucrado. Las crías del ostrero negro americano (*Haematopus bachmani*, Groves 1984) presentan este tipo de relación, también la gaviota rapaz sudpolar (*Catharacta maccormicki*, Young y Millar 2003).

En la categoría de relaciones que presentan *dominancia rotativa* tanto los desplantes agresivos como sumisos son utilizados y los roles agonísticos están bien definidos, pero éstos no son adoptados permanentemente por una cría, sino que los roles se rotan entre los miembros de una nidada. Esto se ha observado en el ibis crestado (*Nipponia nippon*, Li *et. al.* 2004, citado en Drummond 2006).

Por último, la relación de *dominancia de grupo* se da entre crías que se alimentan independientemente y se asocian en una bandada o grupo móvil. Cuando ya se estableció la relación entre una diada, las conductas agonísticas son poco comunes, pero cuando ocurren, una cría asume el rol dominante y

otra el subordinado. En el establecimiento de los roles agonísticos parece estar involucrado el proceso de aprendizaje de relaciones individuales y no se puede descartar que el entrenamiento a ganar y/o a perder así como el mecanismo de evaluación del contrincante estén involucrados. La dominancia de grupo ha sido observada en diversas especies de anseriformes y galliformes que tienen crías precoces y no presentan conductas siblicidas pero sí muestran cierto grado de agonismo.

### **Dominancia en las nidadas del bobo de patas azules (*Sula nebouxii*)**

En el bobo de patas azules las hembras ponen de uno a tres huevos, siendo lo más común dos, de tamaño y peso similar (Drummond *et. al.* 1986). Estos huevos, son puestos con un intervalo de separación de 1-5 días por lo que eclosionan asincrónicamente con una diferencia promedio de 4 días (Nelson 1978, Drummond *et. al.* 1986). En casi todas las nidadas de dos crías existe una relación de dominancia estable donde la cría menor (última en eclosionar) se somete ante su hermano y donde los padres no interfieren en el agonismo entre las crías (Nelson 1978, Drummond *et. al.* 1991, Drummond y Osorno 1992, Osorno y Drummond 1995).

Al principio, la dirección de la dominancia depende del tamaño relativo y madurez de las crías (Drummond *et al* 1991). La cría primero eclosionada es

dominante porque los cuatro días de intervalo de eclosión le dan grandes ventajas en tamaño, peso y madurez, al contrario de lo que sucede con la cría menor, quien se comporta como subordinada.

Tratando de conocer los mecanismos por medio de los cuales se establecen las relaciones de dominancia en las crías de bobo de patas azules, Drummond y Osorno (1992) realizaron estudios experimentales con crías de aproximadamente 3 semanas de vida. Cuando colocaron dos crías dominantes (de tamaño y edad lo más similar posible) provenientes de diferentes nidadas de dos crías, se observó una agresión escalada. Mientras que al colocar dos crías subordinadas no se presentó agresión y al colocar una cría dominante con una subordinada, la cría dominante se comportó agresiva y la subordinada sumisa. Estos estudios probablemente indican que las relaciones de dominancia establecidas entre las crías mayores de tres semanas en el bobo de patas azules, más que depender de un mecanismo de reconocimiento individual, están determinadas por la experiencia previa de cada individuo. Es decir, hay un entrenamiento a ganar en las crías dominantes y un entrenamiento a perder en las crías subordinadas.

En este mismo estudio realizaron otro experimento colocando crías dominantes con crías subordinadas que eran en promedio 32% más pesadas y como grupo control crías dominantes con crías subordinadas que eran en

promedio 24% menos pesadas, para así comprobar si el efecto de la experiencia agonística prevalecía sobre la diferencia de peso y/o tamaño existente entre las crías. Drummond y Osorno (1992) encontraron que en ambos grupos, los dominantes se comportaron agresivos, sin embargo los subordinados del grupo experimental (que eran más pesados que los dominantes) se comportaron más agresivos ( $X = 0.99 \pm 0.27$ ,  $N = 11$ ) que los subordinados del grupo control ( $X = 0.00 \pm 0.00$ ,  $N = 9$ ; Mann Whitney  $U = 9$ ,  $P = 0.000$ ), a lo que los dominantes del grupo experimental respondieron con una sumisión temporal. Por lo tanto, la agresión de los subordinados experimentales indica que éstas continuamente evalúan el tamaño relativo y/o altura de su compañero y se vuelven agresivos cuando detectan una ventaja personal sustancial. Pero el hecho de que esta agresión no invirtiera la relación de dominancia en la diada muestra la inferioridad competitiva de la cría subordinada.

Por otra parte, Drummond y Canales (1998) en sus estudios de las relaciones agonísticas y para profundizar en el mecanismo involucrado en el establecimiento de la relación de dominancia, establecieron pares experimentales de crías (de 13 a 20 días de edad) subordinadas con crías únicas ligeramente más pequeñas y crías dominantes con crías únicas ligeramente más grandes. Durante las primeras horas las crías subordinadas

eran siete veces menos agresivas que las crías únicas y dos veces más sumisas, y las crías dominantes fueron seis veces más agresivas que las crías únicas. Casi todos los subordinados perdieron los encuentros consistentemente durante los diez días de haberse apareado, mientras que la proporción de crías dominantes que ganaba fue decreciendo progresivamente de tal forma que para el sexto día sólo la mitad eran ganadores. Este estudio reveló que el efecto de ser entrenado como perdedor parece ser más fuerte o persistente que el efecto de ser entrenado a ganar. Las frecuentes inversiones de dominancia en los pares de dominantes con crías únicas muestran que los integrantes no asumían el rol subordinado completamente como en nidos naturales, lo que sugiere lo importante que es la elevada agresión en las primeras semanas por parte de la cría dominante para entrenar a la cría hermana como perdedora.

Sumando los resultados de los estudios antes mencionados podemos concluir que los mecanismos involucrados en el establecimiento de la relación de dominancia en nidadas de dos crías del bobo de patas azules son el entrenamiento a ganar y a perder y la evaluación del contrincante.

Con respecto a las nidadas de tres crías del bobo de patas azules, el estudio de Valderrabano (2004) de dominancia en 18 nidadas de tres crías del bobo de patas azules de entre 2 y 49 días de edad fue el primer estudio que tuvo como objetivo cuantificar el desarrollo de una jerarquía. Este estudio

concluye que en las nidadas de tres crías se forma una jerarquía lineal de acuerdo al orden de eclosión. La cría eclosionada primero (A) es agresiva frente a sus dos hermanos, especialmente hacia la segunda en eclosionar (B), la cría B se somete frente a A y agrede a la tercera en eclosionar (C) pero menos frecuente que la cría A. Y la cría C se somete tanto ante A como B.

Todas las crías en nidadas de tres realizaron conductas agresivas. La agresión de todas las crías se incrementó con la edad y alcanzó su frecuencia máxima a distintas edades (A = 30-34d, B = 25-29d y C = 10-14d). Comparando las tasas de agresión total de las crías a la misma edad, la tasa de agresión total de la cría A fue mayor que la de B y ésta que la de C (20-24d A =  $8.85 \pm 2.72$  agresiones/hr y B =  $3.78 \pm 1.04$  agresiones/hr; 15-19d B =  $2.56 \pm 0.75$  agresiones/hr y C =  $0.17 \pm 0.079$  agresiones/hr). Aunque hubo una mayor agresión de parte de la cría mayor de cada diada, las crías menores de éstas también agredieron, a excepción de la cría C en la diada A-C.

Al igual que las conductas agresivas, las conductas de sumisión también fueron realizadas por todas las crías. La cría A se sometió ante sólo un máximo del 40% de las agresiones recibidas, mientras que la proporción de agresiones que causaron la sumisión de B alcanzó su máximo aproximadamente al 90% y la sumisión de la cría C al ser agredida por las crías A y B llegó hasta el 100% y 90% respectivamente a la edad de 25–29 d.

Las frecuencias de agresión y las proporciones de sumisión de las crías indican que la cría A tiene un entrenamiento como cría ganadora o dominante frente a la cría B y C, y como cría perdedora frente a la cría B. Este hecho podría estar indicando la presencia de dos procesos de aprendizaje con cierto grado de independencia entre sí que pueden darse en un mismo individuo. Con respecto a la cría C, ésta claramente está entrenada como cría perdedora, mientras que la cría B pudiera estar presentando un doble aprendizaje, como cría perdedora o subordinada frente a la cría A y como cría ganadora frente a la cría C. Sin embargo, el hecho de que la cría B tenga un doble entrenamiento no pudo ser comprobado con este estudio, ya que la tasa de agresión de la cría B a la edad de 20-24 d sólo correspondió al 25% de la tasa de agresión total de la cría A (la cual tiene un entrenamiento como cría ganadora) y es necesario otro análisis experimental.

El objetivo de este trabajo fue poner a prueba la hipótesis de que las crías B de una nidada de tres crías tienen un doble aprendizaje, aprendiendo a comportarse como subordinadas y también como dominantes. El aprendizaje de la subordinación es demostrado por las observaciones del estudio de Valderrabano (2004), mientras que el aprendizaje de la dominancia se confirmaría si al juntar dos crías B, una proveniente de una nidada de 3 crías (B/3) y otra originaria de una nidada de 2 crías (B/2), sea B/3 quien:

- (1) agrade primero en la diada,
- (2) emita una mayor frecuencia de conductas agresivas,
- (3) realice una mayor frecuencia de skypointing como expresión de dominancia, o
- (4) adopte o mantenga una postura de sumisión ante una menor proporción de agresiones.

Además determiné si las variables que supuestamente reflejan dominancia (inicio de agresión, intensidad de agresión, frecuencia de skypointing y proporción de sumisión) están correlacionadas entre sí. La correlación entre estas variables confirmará el supuesto de que ellas reflejan la dominancia.

## MÉTODO

Este trabajo lo realicé en los meses de marzo y abril del año 2004 en el Parque Nacional Isla Isabel, en Nayarit, México (21°52'N, 105°54'W), utilizando crías de bobo de patas azules (*Sula nebouxii*) cuyos nidos se encontraban en dos áreas de trabajo (Zona de Trabajo y Costa Fragatas). Escogí crías que eran segundas en eclosionar en cada nido (crías B), de 20-28 días de edad y cuyos hermanos se encontraban vivos. Mi muestra consistió de 42 crías B que tenían en promedio  $24.43 \pm 0.42$  ( $x \pm e.e.$ ) días de edad, de las cuales, 21 provenían de nidadas de tres polluelos (B/3) y 21 de nidadas de dos polluelos (B/2). La edad de las crías la estimé con base en la revisión de todos los nidos cada 2 días durante el periodo de eclosión. A 8 crías que eclosionaron antes de las revisiones, les estimé la edad utilizando curvas de crecimiento de pico y ulna de nidadas de dos crías (Drummond y Osorno 1992). Estas curvas las apliqué también para estimar la edad de las crías provenientes de nidadas de tres; para estimar la edad del pollo C, utilicé las curvas correspondientes a un pollo B (esta técnica también fue usada en el estudio de Valderrabano, 2004).

Realicé 21 ensayos, con 21 pares o diadas compuestas por una cría B/3 y una cría B/2, de las cuales, ninguna fue utilizada en más de un ensayo. Para minimizar el efecto de la diferencia de tamaño en las relaciones agonísticas

(Drummond y Osorno, 1992), traté que el peso y longitud de pico de los integrantes de cada diada fueran tan similares entre sí como fuera posible. Las crías B/3 pesaron en promedio  $614.29 \pm 25.22\text{gr}$  y las B/2  $609.76 \pm 25.39\text{gr}$  ( $t = 0.403$ ,  $gl = 20$ ,  $P = 0.691$ ) mientras que el pico de las crías B/3 midió en promedio  $65.57 \pm 1.26\text{mm}$  y  $65.29 \pm 1.16\text{mm}$  el de las B/2 ( $t = 0.972$ ,  $gl = 20$ ,  $P = 0.343$ ). En 9 de los 21 pares, la cría B/3 fue más pesada, en 11 la cría B/2 fue más pesada y sólo en un caso las crías B fueron iguales en peso (Apéndice I). La diferencia de peso entre los miembros de una diada variaron entre 0.00 y 31.11% ( $6.85 \pm 1.57\%$ ). Por la longitud del pico en 8 de las 21 diadas las crías fueron iguales, en 8 casos la cría B/3 tenía el pico mas grande y en las 5 restantes a la inversa. La diferencia en la longitud del pico entre los miembros de la diada varió entre 0.00 y 4.76% ( $1.46 \pm 0.32\%$ ).

El día previo a cada ensayo, observé a los dos miembros de la diada en su nido natal a una distancia de 3-6m, por un periodo de 6 horas (0700-1000h y 1500-1800h), registrando la frecuencia absoluta de conductas agresivas y de subordinación, para determinar las relaciones de dominancia entre los pares de crías. Diez minutos antes de iniciar la observación, pesé (con una Pesola de  $500 \pm 10\text{g}$ ), medí (longitud del pico y la ulna con una cinta métrica  $\pm 1\text{mm}$ ) y marqué a todas las crías de la nidada con pintura vinílica (amarillo, rojo o azul) en la cabeza y la rabadilla para su distinción. Tanto en la nidada de tres

como de dos, las crías B que formarían la diada las pinté del mismo color, ya fuera azul o rojo, alternando entre cada ensayo. Consideré que la cría dominante en cada par era aquella que emitía una mayor frecuencia de conductas agresivas y una menor frecuencia de conductas de sumisión. Para conformar la muestra, únicamente utilicé aquellos pares donde las crías B/3 y B/2 se comportaron como subordinadas frente a la cría A y donde B/3 fuera dominante sobre la cría C. Por lo tanto, no incluí en la muestra diadas con inversión de dominancia: dos diadas donde la cría B/2 se comportaba más agresiva que la cría A en su nido natal y cuatro donde el pollo B/3 fue dominante frente a A o subordinado ante C.

Quince minutos antes de cada ensayo, retiré a las dos crías B de su nido natal y transporté a cada una en una cubeta con arena al nido artificial, que consistía en un espacio de tierra libre de piedras ubicado entre arbustos del pastizal a la orilla de la colonia. Observé dos diadas, en dos nidos artificiales a la vez, durante 4 horas (0700-1100h) desde una distancia aproximada de 5m, estando los nidos artificiales separados aproximadamente por 3m y no siendo visibles entre sí por los arbustos existentes entre ellos. Para ocultar el origen de cada cría al observador y evitar algún sesgo, el ayudante de éste cambió el anillo de identificación de cada cría por otro y pintó las crías con colores distintivos de pintura vinílica (en la cabeza y la rabadilla) para facilitar el

reconocimiento. Al colocar simultáneamente a las crías de cada par en el nido artificial, éstas fueron amarradas con 75cm de mecahilo atado de su tarso derecho a una estaca pequeña clavada en el centro del nido para evitar que salieran del área de observación. Durante el periodo de observación cuidé que las crías tuvieran acceso a sombra y cuando esto no era posible se colgaron algunas ramas de los arbustos que cumplieran dicho propósito. Si los mecahilos de las crías se enredaban, el ayudante del observador los desenredaba y colocaba a las crías en la dirección y posición en que se encontraban previamente. Cuando retiré el mecahilo a las crías, no observé ningún tipo de herida, inflamación u otro tipo de daño que hubiera sido provocada por la atadura.

Durante el ensayo, registré las frecuencias absolutas de las conductas agonísticas y skypointing conservando el orden de ocurrencia. Categoricé como *Picotazo* cada impacto de la punta del pico (abierto o cerrado) sobre el cuerpo de la otra cría y *Mordida* el que una de las crías prensara con las mandíbulas una parte del cuerpo de la otra cría (Drummond y Osorno 1992). Si la cría renovaba 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. Registré *Grito de amenaza* cuando la cría dirigía su cabeza con el pico abierto en un ángulo horizontal no mayor de 20 grados hacia la

otra cría y emitía una vocalización. La *Postura de sumisión BDFa* "Bill down and face away" era registrada cuando después de un picotazo, mordida o grito de amenaza el receptor bajaba el pico y volteaba la cabeza (Nelson 1978). Registré un *Skypointing* cuando la cría extendía sus alas simultáneamente, dirigiendo su cabeza hacia el cielo y extendiendo el cuello.

Al finalizar cada ensayo, medí y pesé a las crías, les coloqué su anillo original de identificación y regresé a cada cría a su nido natal colocándola debajo del padre que ahí se encontraba y alejada de la cría dominante. Observé el nido por 5 minutos desde una distancia aproximada de 4m para asegurarme de que la cría B fuese aceptada tanto por el padre como por los hermanos, lo cual siempre ocurrió. Durante la semana siguiente verifiqué en la hoja de registro de cada nido si existían reportes de lesiones y/o conductas agresivas que afectaran a la cría B y que pudiesen ser consecuencia de la manipulación, lo que no ocurrió en ningún caso.

En cada diada identifiqué cual cría había sido la primera en agredir y de cada cría calculé la tasa de picotazos+ mordidas, la tasa de gritos, la tasa individual de agresión (picotazos+mordidas+gritos), la tasa de skypointing por hora de observación y la proporción de agresiones que causaron sumisión. Los programas utilizados para el análisis de datos fueron Statistica y Sigma Stat. Para poder aplicar estadística paramétrica fue necesario normalizar tres

variables: la variable picotazos+mordidas/hr, la cual normalicé mediante la transformación de raíz cuadrada y la proporción de sumisión ante picotazos+mordidas y la proporción de sumisión ante gritos las que normalicé utilizando el arcoseno, logrando así una distribución normal de estas variables.

Para saber si existió una diferencia significativa entre las crías B/3 y B/2, realicé pruebas t para muestras pareadas. Para determinar si existía una correlación entre las variables que supuestamente reflejan dominancia utilicé pruebas de signos (en el caso de las variables que no eran cuantitativas, como el orden en que se agredieron las crías) y el índice de correlación de Pearson.

## RESULTADOS

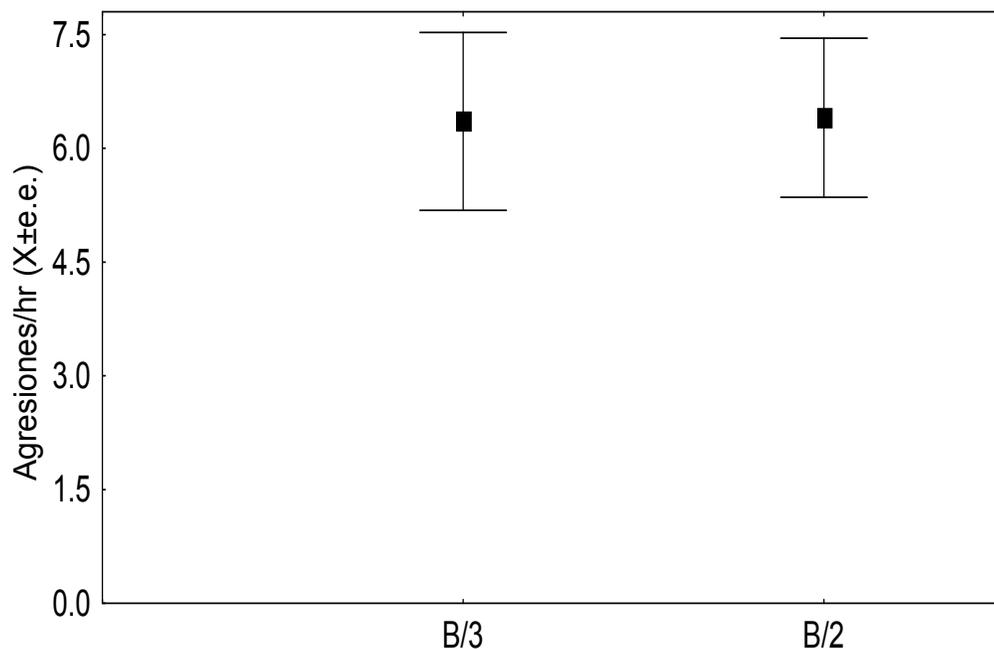
En ninguno de los 21 ensayos, las crías parecían asustadas por el cambio del lugar. Al inicio observaban a su alrededor pero en unos cuantos minutos mostraban un comportamiento natural. Las crías tendían a acercarse entre sí aunque no se agredieran y sólo tiraron del mecahilo en raras ocasiones, aparentemente porque buscaban a la otra cría o un sitio más sombreado. No detectamos ninguna conducta diferente a las observadas en su nido natural y ninguna cría finalizó el ensayo estando herida por su contrincante.

### Agresión

En 10 de las 21 diadas, la cría que primero agredió fue B/3 y en el resto fue B/2 quién inicio la agresión (prueba de signos,  $z = 0$ ,  $p = 1$ ). Esta proporción no es diferente a la esperada por el azar y contradice la predicción número 1.

La tasa de agresión de las crías B/3 y B/2 fue prácticamente igual: los pollos B/3 emitieron  $6.36 \pm 1.17$  agresiones/hr mientras que las crías B/2 realizaron  $6.41 \pm 1.05$  agresiones/hr ( $t = 0.0457$ ,  $gl = 20$ ,  $P = 0.964$ ; Fig. 1). Al analizar independientemente las diferentes conductas agresivas, tampoco se detectó una diferencia significativa entre las crías B/3 y B/2. Las B/3

presentaron en promedio una tasa de  $2.86 \pm 0.86$  picotazos+mordidas/hr, mientras que los B/2 realizaron  $2.04 \pm 0.58$  picotazos+mordidas/hr ( $t = 0.690$ ,  $gl = 20$ ,  $P = 0.498$ ). En el caso de los gritos los pollos B/3 emitieron en promedio  $3.50 \pm 0.56$  y los B/2  $4.37 \pm 0.74$  gritos/hr ( $t = 1.437$ ,  $gl = 20$ ,  $P = 0.166$ ).



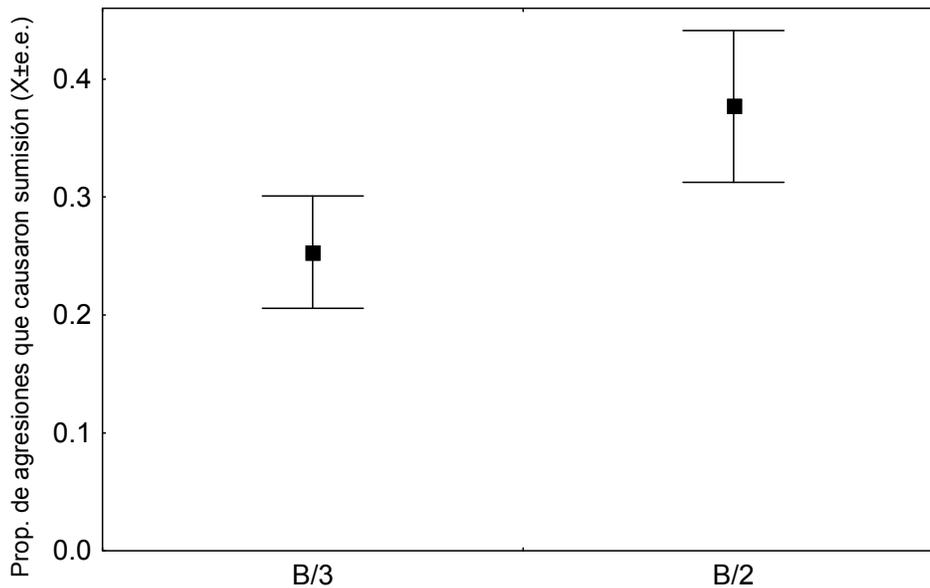
**Fig. 1** Tasa de agresión de las 21 crías B originarias de una nidada de 3 (B/3) y de 2 crías (B/2).

### Skypointing

Contradiendo la tendencia predicha (predicción 3), la tasa de skypointing fue similar entre las crías B/3 y B/2: los polluelos B/3 realizaron  $1.41 \pm 0.30$  y los B/2  $1.68 \pm 0.41$  skypointings/hr ( $t = 0.355$ ,  $gl = 20$ ,  $P = 0.73$ ).

## Sumisión

De acuerdo con la tendencia predicha, las crías B/3 respondieron con sumisión un 12.40% menos de agresiones del contrincante que las crías B/2, pero esta diferencia no fue significativa. Las crías B/3 adoptaron o mantuvieron una postura de sumisión ante el  $25.30 \pm 4.77\%$  de los ataques recibidos de las crías B/2, mientras que los pollos B/2 respondieron el  $37.70 \pm 6.44\%$  de los ataques con posturas de sumisión ( $t = 1.461$ ,  $gl = 20$ ,  $P = 0.160$ ; Fig. 2). Diferencias similares fueron detectadas cuando analicé el porcentaje de sumisión ante picotazos+mordidas independiente del de sumisión ante gritos (B/3 =  $52.8 \pm 7.99\%$  sumisión ante picotazos+mordidas y B/2 =  $61.50 \pm 8.53\%$  sumisión ante picotazos+mordidas;  $t = 0.646$ ,  $gl = 20$ ,  $P = 0.52$ ). Las crías B/3 asumieron o mantuvieron una postura de sumisión ante 10.80% menos de gritos del contrincante que las crías B/2 pero no fue una diferencia significativa (B/3 =  $10.60 \pm 2.94\%$  sumisión ante gritos y B/2 =  $21.40 \pm 5.97\%$  sumisión ante gritos;  $t = 1.53$ ,  $gl = 20$ ,  $P = 0.142$ ).



**Fig. 2** Proporción de agresiones que causaron sumisión de las 21 crías provenientes de una nidada de 3 (B/3) y 2 crías (B/2).

### **Influencia del peso**

Aunque la procedencia de las crías de cada diada (nidada de 3 o de 2 crías) no fue una variable que determinó una diferencia en su agresividad, en cada diada existió una cría que era dominante, en el sentido que agredía más que la otra. Para conocer si la dirección de la dominancia la determinó el tamaño relativo de las crías, por medio de cuatro pruebas de signos, comparé el peso relativo (registrado al terminar cada ensayo) de la cría dominante contra el de la subordinada de cada diada, de acuerdo con quién fue la que agredió primero o más, realizó más skypointing y se sometió menos. Ninguna de estas pruebas fue significativa (Apéndice II). Las crías que primero

agredieron, que agredieron más, que realizaron más skypointing y que se sometieron menos en sus diadas, no fueron las más pesadas del par (13/20,  $p = 0.26$ ; 11/20,  $p = 0.82$ ; 12/19,  $p = 0.36$ ; 10/20,  $p = 0.82$ ; respectivamente). A pesar de que una cría era en promedio  $6.85 \pm 1.57\%$  más pesada que la otra en las 21 diadas, el peso relativo no tuvo un efecto aparente en el orden en que se agredieron las crías, ni en la intensidad de agresión, ni en la frecuencia de skypointing, ni en la sometimiento de las crías. Además para conocer si la diferencia de peso de cada diada se relacionó con la diferencia en agresión realicé un análisis de regresión lineal, el cual tampoco fue significativo ( $R = 0.107$ ,  $p = 0.643$ ).

### **Correlación entre las variables conductuales**

El orden en que se agredieron las crías de cada diada se intentó relacionar con las otras medidas de agonismo (Apéndice III). Las crías que primero agredieron en sus diadas, fueron las que realizaron una mayor frecuencia de conductas agresivas, realizaron una mayor frecuencia de skypointing y se sometieron menos (19/21,  $p = 0.005$ ; 16/20,  $p = 0.014$ ; 16/21,  $p = 0.03$ ; respectivamente).

Los índices de correlación entre las variables cuantitativas (tasa de agresión y de skypointing y proporción de sumisión) calculados tanto para las

crías dominantes como las subordinadas, mostraron una posible correlación negativa, aunque no significativa, entre la tasa de agresión y la proporción de sumisión (dominantes:  $R = -0.27$ ,  $p = 0.24$ ,  $n = 21$ ; subordinados:  $R = -0.31$ ,  $p = 0.17$ ,  $n = 21$ ), una posible correlación positiva, de nuevo no significativa entre la tasa de agresión y la tasa de skypointing (dominantes:  $R = 0.32$ ,  $p = 0.17$ ,  $n = 20$ ; subordinados:  $R = 0.37$ ,  $p = 0.11$ ,  $n = 20$ , respectivamente) y una correlación negativa pero tampoco significativa entre la proporción de sumisión y la tasa de skypointing (dominantes:  $R = -0.44$ ,  $p = 0.052$ ,  $n = 20$ ; subordinados:  $R = -0.38$ ,  $p = 0.10$ ,  $n = 20$ , respectivamente).

## DISCUSIÓN

Las crías B/3 no difirieron en ninguna de sus conductas agonísticas de las crías B/2. No se distinguieron por ser las primeras en agredir, ni por ser más agresivas, o por realizar una tasa de skypointing mayor que las crías B/2, lo cual contradice las primeras tres de las cuatro predicciones. En el caso de la sumisión, la tendencia predicha se cumplió (las crías B/3 se sometieron 12% menos que las B/2), pero esta diferencia fue pequeña y no significativa.

Para la discusión de los resultados este estudio experimental parte de los siguientes supuestos: 1) Tanto las crías B/3 como las B/2 responden de manera muy similar a los efectos del traslado y la estancia en un nido artificial. 2) Las horas en que son alimentadas las crías B/3 y B/2 por sus padres en sus nidos naturales, no difieren sistemáticamente. 3) Al no existir una asociación aparente entre el sexo y el orden de eclosión (Drummond *et. al.* 1991), existe la misma probabilidad de que las crías B/3 y B/2 sean hembras o machos.

El hecho de que las crías B/3 no fueron más agresivas que las crías B/2 indica que éstas no tuvieron un entrenamiento como ganadoras, a pesar de que agredieron a la cría C durante las primeras tres semanas de vida. Podría considerarse que la duración de cada ensayo fue muy breve y que la relación entre las crías tuvo poca oportunidad para desarrollarse, y por consiguiente el efecto del entrenamiento como cría ganadora no se pudo observar. Sin

embargo, se sabe que el incremento en agresividad debido al entrenamiento como cría ganadora es mayor en las primeras horas en que las crías son separadas de sus nidadas naturales y que tiende a decaer pasados los 5 días (Drummond y Canales 1998). Por lo tanto, la duración de los ensayos probablemente fue adecuada para poder detectar el efecto del entrenamiento como ganador en las crías B/3.

La ausencia del entrenamiento como cría ganadora en las crías B/3 tiene al menos dos posibles explicaciones: 1) La cantidad de agresión que emiten las crías B/3 contra C entre los 5 y 30 días de edad es insuficiente para establecer dicho entrenamiento. 2) El constante reforzamiento del sometimiento de la cría B/3 por parte de la cría A, impide que dicho entrenamiento se desarrolle.

La insuficiente expresión de agresión contra C es una explicación creíble porque durante las primeras semanas de vida las crías B/3 agreden a sus hermanos menores aproximadamente la mitad de frecuente de lo que lo hace una cría A de una nidada de dos crías, la cual tiene un claro entrenamiento como cría ganadora (Drummond y Osorno 1992) ( $B/3 = 3.09 \pm 0.98$  y  $A/2 = 5.5 \pm 2.0$  agresiones/hr, a la edad de 20-24d Valderrabano *et. al.* en preparación). La baja tasa de agresión de la cría B/3 probablemente es causada por el contexto en que la cría se desarrolla. En una nidada de tres

crías, la A, quien probablemente tiene un entrenamiento como ganadora, es agredida en una baja frecuencia ( $0.79 \pm 0.29$  agresiones/hr), mientras que la cría B llega a recibir  $12.18 \pm 4.99$  agresiones/hr por parte de la cría A (cuando A tiene entre 25-29d de edad), por lo cual las oportunidades de agredir a la cría C se reducen considerablemente por el frecuente hostigamiento que recibe de la cría A.

La segunda posible explicación supone que la cantidad de agresión emitida por las crías B/3 y la subsecuente sumisión de la cría C ante esta agresión, es suficiente para que se desarrolle el entrenamiento como cría ganadora. Sin embargo, el constante reforzamiento de sometimiento de la cría B/3 por parte de la cría A interfiere en su aprendizaje como ganador frente a la cría C, de forma que dicho aprendizaje se anula. En nidadas de tres crías las crías A llegaron a someterse ante un máximo del 40% (25-29d A =  $0.43 \pm 0.13$ ) de las agresiones recibidas mientras que las crías B llegaron a someterse al 90%, al igual que las crías C (20-24d B =  $0.84 \pm 0.08$ ; C =  $0.85 \pm 0.11$ ; Valderrabano 2004). El mayor sometimiento presentado por la cría B indica como dicho reforzamiento pudiera estar impidiendo el desarrollo del entrenamiento como cría ganadora. Esta interpretación es consistente con las observaciones de que la sumisión o derrota es más efectiva que la dominancia o triunfo en combates, en el condicionamiento de las tendencias agonísticas en

peces (Francis 1983, Beaugrand y Zayan 1985). Además en el bobo de patas azules se vio que los efectos de aprender a ser un perdedor son más persistentes que los de aprender a ser ganador (Drummond y Canales 1998).

Aunque la mayor proporción de sumisión presentada por las crías B/2 (12% más que las B/3) no fue estadísticamente significativa, podría relacionarse con la cantidad de agresión que hayan recibido en su nido natal. Es decir, las crías B/3 pudieran tener menos disposición a la sumisión porque probablemente reciben menos agresiones que las B/2, ya sea porque la cría A reparta su agresión entre ésta y C ó emita menos agresiones contra sus crías hermanas que una cría A de una nidada de dos.

Al no detectar ninguna diferencia significativa entre las crías B/3 y B/2, podríamos concluir que las crías B/3 no reciben un entrenamiento como ganadoras ni un entrenamiento con tendencias agresivas intermedias (menos agresivas que cualquier cría A, pero más agresivas que las crías B/2 que no crecieron con una cría C a la cual pudieran agredir). Por lo tanto, las crías B/3 al igual que las crías B/2 probablemente son entrenadas como crías perdedoras durante las primeras 4 semanas de vida y la agresión realizada contra las crías C no es consecuencia de un entrenamiento, sino de las ventajas en edad y tamaño que tienen frente a ésta y que incrementan las oportunidades de atacar y sus tendencias de agredir. Esta interpretación coincide con las observaciones

de crías sin experiencia agonística previa, quienes tienden a atacar a crías más pequeñas y a someterse ante crías más grandes (Drummond y Osorno 1992).

Independientemente del origen de las crías, en cada ensayo existió una cría que era más agresiva y por tanto consideramos dominante. Estas crías se caracterizaron por agredir primero, agredir más, realizar más skypointing y someterse menos, lo cual indica la existencia de una relación entre estas variables. Sin embargo los índices de correlación entre las variables cuantitativas no fueron significativos, por lo que no podemos descartar que dichas relaciones hayan sido consecuencia del azar.

La débil correlación negativa no significativa entre la agresión y la sumisión (tanto en las crías dominantes como subordinadas) quizás muestra la relación existente entre las dos tendencias agonísticas. Dichas tendencias podrían ser dos ejes conductuales diferentes que no son totalmente independientes entre sí. El grado de interrelación de dichos ejes impide en algún grado que tanto el entrenamiento como ganador y el entrenamiento como perdedor se den en un mismo individuo, lo cual concuerda con la segunda posible explicación de porque las crías B/3 no tienen un entrenamiento como crías ganadoras. Así mismo las correlaciones no significativas entre la tasa de skypointing y la tasa de agresión (positiva) y la de sumisión (negativa) tanto en las crías dominantes como en las

subordinadas, probablemente muestran la débil relación existente entre estas variables. La presencia del skypointing en los encuentros agonísticos tal vez es solamente parte de la ontogénesis de la conducta y no parece tener consecuencias adaptativas durante la infancia.

Conociendo que las crías B/3 no tienen un entrenamiento como crías ganadoras ni con tendencias agonísticas intermedias, podemos asumir que en las nidadas de tres crías, las crías B y C adquieren personalidades agonísticas similares (sumisas y no agresivas) y que las diferencias conductuales que se observan entre ellas pueden ser explicadas por los diferentes contextos sociales en que se desarrollan. Por lo tanto, en la jerarquía lineal de tres crías de bobos de patas azules, aunque se distinguen tres lugares jerárquicos de acuerdo a la frecuencia de agresión y sumisión que presentan cada cría, sólo podemos apreciar dos personalidades agonísticas, la dominante que desarrolla la cría A y la subordinada de las crías B y C.

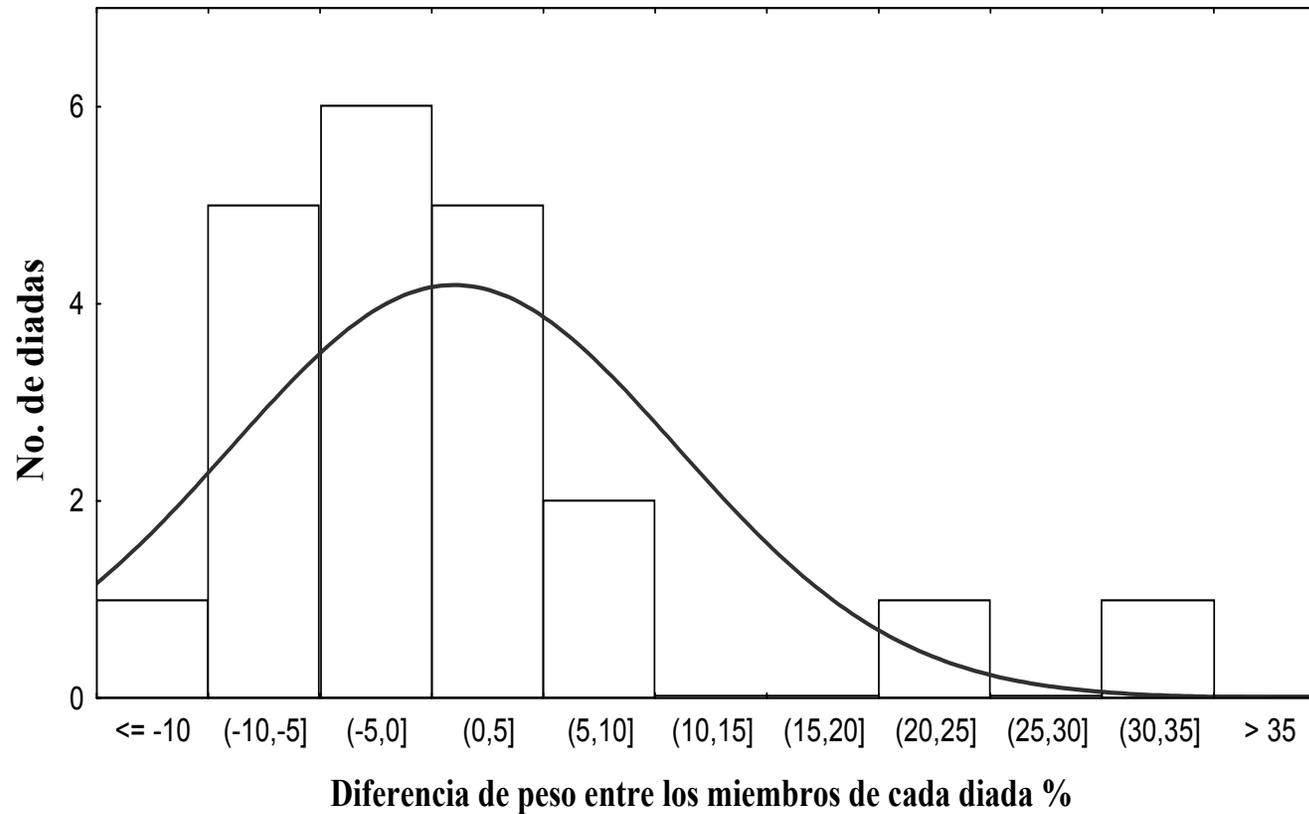
Las jerarquías lineales entre crías basadas sólo en dos personalidades agonísticas pueden darse en otras especies. Es probable que aquellas especies de aves donde las relaciones de dominancia entre las crías están mediadas por el mecanismo de entrenamiento a ganar y/o perder, como las especies de aves con nidadas altriciales que presentan siblicidio facultativo y donde el grado de sometimiento conlleva a la adquisición o mantenimiento de posturas muy

claras de sumisión (por ejemplo, el somormujo occidental, *Aechmophorus occidentalis* y la gran garza azul, *Ardea herodias*; Poole 1982), solamente presenten dos personalidades agonísticas bien definidas.

En el caso de la gran garza blanca (*Casmerodius albus*), la garza garrapatera (*Bubulcus ibis*) y el pelícano café (*Pelecanus occidentalis*) (Ploger y Mock 1986, Ploger 1997), especies donde la sumisión no está ritualizada, el papel subordinado no está claramente definido y las crías intermedias se comportan como agresivas más que sumisas, podríamos esperar que las crías A y B estén entrenadas como ganadoras y que el poco sometimiento que pudieran presentar las crías intermedias fuera consecuencia de las diferencias de edad y tamaño que presenten con sus crías hermanas. Sin embargo, aunque en el bobo de patas azules no se observó que las crías que ocupan un lugar intermedio en la jerarquía tampoco tuvieran un entrenamiento con tendencias agonísticas intermedias, es posible que esta alternativa esté presente en otras especies de aves con crías altriciales.

En el caso de las especies de aves con crías precoces, como las Galliformes y Anseriformes, como lo ha sugerido Drummond (2006) es probable que sus jerarquías dependan de un reconocimiento individual y un aprendizaje de relaciones pareadas más que de un entrenamiento a ganar o perder.

**APÉNDICE I. Diferencia de peso de cada diada (N=21) calculada de la siguiente manera  $100[(\text{pesoB}/3 - \text{pesoB}/2)]/\text{peso}$  cría menos pesada. En el 52.38% de las diadas la cría B/2 fue más pesada.**



**NOTA:** Los porcentajes negativos corresponden a las diadas donde la cría B/3 fue menos pesada.

**APÉNDICE II. Peso relativo de la cría dominante y la subordinada de cada diada, de acuerdo a cual agredió primero o más, o realizó más skypointing o se sometió menos.**

<i>Crías</i>	<i>Orden de Agresión</i>		<i>Tasa de Agresión</i>		<i>Tasa de Skypointing</i>		<i>Proporción de sumisión</i>	
	Primeras	Segundas	Más	Menos	Más	Menos	Menos	Más
<i>Peso*</i>	615.71 ± 25.64	608.33 ± 24.95	611.90 ± 25.20	612.14 ± 25.42	627.25 ± 24.61	620.50 ± 22.31	609.52 ± 23.80	614.52 ± 26.72
<i>Proporción de diadas</i>	13/20		11/20		12/19		10/20	
<i>z</i>	1.12		0.22		0.92		-0.22	
<i>p</i>	0.26		0.82		0.36		0.82	

Nota: El número de diadas con las que se realizó cada una de estas pruebas fue de 20 (en una diada las dos crías pesaban lo mismo), excepto en la prueba de skypointing vs. peso, donde fue de 19 (debido a que una diada presentaba la misma tasa de skypointing).

\*g (x±e.e.)

**APÉNDICE III. Relación entre ser el primero en agredir y ser el más agresivo, realizar más skypointing y ser menos sumiso.**

	<i>Orden de Agresión entre las crías</i>		Proporción de diadas	z	p
	Pimeras	Segundas			
<i>Tasa de agresión</i>	8.50 ± 1.19*	4.26 ± 0.78	19/21	3.49	0.0005
<i>Tasa de skypointing</i>	2.32 ± 0.38	0.76 ± 0.25	16/20	2.46	0.014
<i>Proporción de sumisión</i>	18.05 ± 4.16	45.10 ± 5.68	16/21	2.18	0.03

Nota: El número de diadas utilizadas fue 21, excepto en el orden de agresión vs. skypointing, donde la prueba estadística eliminó una diada por presentar igual tasa de skypointing.

\* Donde se expresa la variación, los datos son X±e.e.

#### APÉNDICE IV.

Tratando de encontrar una explicación a la dirección de la dominancia en las diadas, surgió la idea de que la propia historia agresiva de cada cría podría haber determinado su comportamiento en el ensayo. Por lo tanto para conocer si existió una relación entre la historia agresiva de cada diada y su comportamiento en el ensayo realicé un análisis de regresión lineal el cual no fue significativo ( $R = 0.065$ ,  $p = 0.778$ ,  $N=21$ ).

Para dicha regresión fue necesario cuantificar la historia agresiva de cada diada por lo que calculé un índice de agresión para cada diada. Para este índice primero calculé un índice de agresión para cada cría del par, sumando su tasa de agresión con el número de sumisiones realizadas (tenían un valor negativo) en su nidada natural y posteriormente resté al índice de agresión de cada cría B/3 el índice de la respectiva cría B/2.

En necesario recalcar que para poder tener una medida más representativa de la historia agresiva de cada cría hubiera sido necesario observar por mucho más días a las crías en su nido natal, ya que en este estudio el registro de conducta agonística de las crías en su nidada natal sólo se llevó a cabo durante 6hrs las cuales fueron suficientes para detectar la dirección de dominancia en el nido natural.

## LITERATURA CITADA

- Archer, J.** 1988. The behavioural biology of aggression. New York. Cambridge University Press.
- Barnard, C. J. y Burk, T.** 1979. Dominance hierarchies and the evolution of “individual recognition”. *Journal of theoretical biology*, 81:65-73.
- Beaugrand, J. P.** 1997. Relative importance of initial individual differences, agonistic experience and assessment accuracy during hierarchy formation. A simulation study. *Behavioural Processes*, 41:177-192.
- Beaugrand, J. P. y Zayan, R.** 1985. An experimental model of aggressive dominance in *Xiphophorus helleri* (Pisces: poecillidae). *Behavioural Processes*, 10:1-52.
- Bernstein, I. S.** 1981. Dominance: The baby and the bathwater. *Behaviour and Brain Science*, 4:419-457.
- Chase, I. D.** 1982. Dynamics of hierarchy formation: the sequential development of dominance relationships. *Behaviour*, 80:218-240.
- Cloutier, S., Beaugrand, J. P. y Lague, P. C.** 1995. The effect of prior victory or defeat in the same site as that of subsequent encounter on the determination of dyadic dominance in the domestic hen. *Behavioural Processes*, 34:293-298.
- Dewsbury, D. A.** 1982. Dominance rank, copulatory behaviour, and differential reproduction. *The Quarterly Review of Biology*, 57:135-159.

- Drummond, H.** 2006. Dominance in vertebrates and litters. *Quarterly Review of Biology*, en impresión.
- Drummond, H. y Canales, C.** 1998. Dominance between booby nestlings involves winner and loser effects. *Animal Behaviour*, 55:1669-1676.
- Drummond, H. y Osorno, J. L.** 1992. Training sibling to be submissive loser: dominance between booby nestlings. *Animal Behaviour*, 44:881-893.
- 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 & Sociobiology*, 19:365-373.
- Drummond, H., Osorno, J. L., García, C., Torres, R. y Merchant, H.** 1991. Sexual dimorphism and sibling competition: implications for avian sex ratios. *American naturalist*, 138:623-641.
- Dugatkin, L. A.** 1997. Winner and loser effects and the structure of dominance hierarchies. *Behavioural Ecology*, 8:583-587.
- Flannelly, K. J. y Blanchard, R. J.** 1981. Dominance: cause or description of social relationships. *The Behavioral and Brain Sciences*, 4:438-440.
- Fox, M. W. y Clark, A.** 1971. The development and temporal sequencing of agonistic behavior in the coyote (*Canis latrans*). *Zeitschrift für Tierpsychologie*, 28:262-278.

- Francis, R. C.** 1983. Experimental effects of agonistic behaviour in the paradise fish (*Macropodus opercularis*). *Behaviour*, 85:292-313.
- Frank, L. G., Glickman, S. E. y Licht, P.** 1991. Fatal sibling aggression, precocial development, and androgens in neonatal spotted hyaenas. *Science*, 252:702-704.
- Gartlan, J. S.** 1968. Structure and function in primate society. *Folia primatologica*, 8:89-120.
- Hannes, R-P, Franck, D. y Liemann, F.** 1984. Effects of rank-order fights on whole-body and blood concentrations of androgens and corticosteroids in the male swordtail (*Xiphophorus helleri*). *Zeitschrift für Tierpsychologie*, 65:53-65.
- Hartsock, T. G. y Graves, H. B.** 1976. Neonatal behaviour and nutrition-related mortality in domestic swine. *Journal of Animal Science*, 42:235-241.
- Hausfater, G.** 1975. Dominance and reproduction in baboons (*Papio cynocephalus*): A quantitative analysis. *Contr. Primatol.*, 7:1-150.
- Huntingford, F. y Turner, A.** 1987. *Animal conflict*. New York. Chapman and Hall.
- Krebs, J. R. y Davies, N. B.** 1997. The ecology of relationships. páginas 254-283, en *Behavioural ecology, an evolutionary approach*. Gran Bretaña. Blackwell Science.

- Leshner, A. I.** 1981. The role of hormones in the control of submissiveness. Páginas 309-322, en *A Multidisciplinary Approach to Aggression Research*. Editado por P. F. Brain y D. Benton. Amsterdam. Elsevier.
- Leyhausen, P.** 1956. Verhaltensstudien bei Katzen. *Zeitschrift für Tierpsychologie*, Beiheft 2.
- Li, X., Li, D., Ma, Z., Zhai, T. y Drummond, H.** 2004. Ritualized aggression and unstable dominance in broods of the crested ibis (*Niponia nippon*). *The Wilson Bulletin*, 116:172-176.
- McBride, G.** 1963. The teat order and communication in young pigs. *Animal Behaviour*, 11:53-56.
- Mesterton-Gibbons y Dugatkin, B. E.** 1995. Toward a theory of dominance hierarchies: effects of assessment, group size and variation in fighting ability. *Behavioural Ecology*, 6:416-423.
- Meyburg, B-U.** 1987. Clutch size, nestling aggression and breeding success of the Spanish imperial eagle. *British birds*, 80:308-320.
- Nelissen, N. H. J.** 1985. Structure of the dominance hierarchy and dominance determining "group factors" in *Melanochromis auratus* (Pisces, Cichlidae). *Behaviour*, 94:85-107.
- Nelson, J. B.** 1978. *The Sulidae: gannets and boobies*. London: Oxford University Press

- 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. *Behavioural ecology & sociobiology*, 37:265-273.
- Osorno, J. L. y Drummond, H.** 2003. Is obligate siblicidal aggression food sensitive?. *Behavioural ecology & sociobiology*, 54:547-557.
- 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.
- Poole, A. L.** 1982. Brood reduction in temperate and sub-tropical ospreys. *Oecologia*, 53:111-119.
- Rose, R. M., Gordon, T. P. y Bernstein, I. S.** 1972. Plasma testosterone levels in male rhesus: influences of sexual and social stimuli. *Science*, 178:643-645.
- Rowell, T. E.** 1974. The concept of social dominance. *Behavior Biology*, 11:131-154.
- Schjelderup-Ebbe, T.** 1935. Social behaviour in birds. Páginas 947-972 en *Handbook of Social Psychology*, editado por C. Murchison. Massachusetts: Clark University Press.

**Schurman, T.** 1980. Hormonal correlates of agonistic behaviour in adult male rats. *Progress in Brain Research*, 53:415-420.

**Valderrabano, C.** 2004. *Jerarquías de dominancia entre crías hermanas*. Tesis de Maestría, Universidad Nacional Autónoma de México, Facultad de Ciencias Biológicas.

**Valderrabano, C., Brumón, I. y Drummond, H.** Development of a linear infant dominance hierarchy. Manuscrito en preparación.

**Wilson, E. O.** 1980. Dominance Systems. Páginas 137-145, en *Sociobiology*, the abridged edition. USA. The Belknap press of Harvard University press.

**Wood-Gush, D. G. M.** 1971. *The behaviour of the Domestic Fowl*. London: Heinemann.

**Young, E. C. y Millar, C. D.** 2003. Siblicidal brood reduction in South Polar Skuas. *New Zealand Journal of Zoology*, 30:79-93.