

UNIVERSIDAD NACIONAL AUTONOMA DE MEXICO

FACULTAD DE CIENCIAS

“Relación entre necesidad de alimento y solicitud en las crías del bobo de patas azules Sula nebouxii”

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 :

EMMA INÉS VILLASEÑOR SÁNCHEZ

Director de tesis: Dr. Hugo Michael Drummond Durey

2006



Universidad Nacional
Autónoma de México

Dirección General de Bibliotecas de la UNAM

Biblioteca Central



UNAM – Dirección General de Bibliotecas
Tesis Digitales
Restricciones de uso

DERECHOS RESERVADOS ©
PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

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

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

AGRADECIMIENTOS

A la mamá, el papá, Andy y Roberto, por el apoyo de siempre.

A Hugh, por el buen humor, la disposición y la confianza en todo momento. Por enseñarme una forma de observar, analizar y disfrutar de la conducta.

A la Wilis, Ram, Jaime, Angela, Checo y los pescadores, por tan buena introducción a la isla (que nos hizo quedarnos). A Jaime y Alex, por la confianza y el apoyo dados. A Checo, por el camino compartido y por lo que se queda, que es mucho.

A Michelle, Itzel, Xitlalli, Tatjana, Ileri, Claudia, Germán, Fabrizio, Aurora, Selene, Bety, y Cris por la ayuda prestada en campo y por compartir una temporada tan divertida. A Carmen, por los saltos.

A los bobos, por inspirarme y hacermela pasar tan bien.

A la gente del laboratorio, René, Ale, Larissa, Itzia, Gabriel, Arturo, Tino, Roxana (y los que faltan), que siempre está para aconsejar y hacer del proceso algo más ameno. A Pablo y Chelén, por que bendita sea la diferencia.

A la Smi y Amparo, por que mientras la risa y el corazón estén....

Al Robert, Maris, la Zazus y Anita por estar siempre a la mano, en tiempos de crisis y de risas. A Iso, por aquello de la estética.

A Fab, por los colores descubiertos y los vuelos, por que siempre es un placer.

INDICE

Resumen	1
Introducción	3
Diseño experimental	10
Hipótesis y predicciones	11
Métodos	12
Protocolo	12
Observaciones conductuales	17
Análisis de datos	19
Resultados	23
Efectos de los tratamientos en las crías	23
Intensidad de solicitud de las crías	24
Alimentaciones parentales	33
Discusión	47
Relación entre necesidad de alimento y solicitud	47
Relación entre solicitud y alimentación parental	51
Bibliografía	54
Apéndice. Medidas compuestas de solicitud	57

RESUMEN

En especies de aves con cuidado parental, las crías solicitan alimento a los padres. Se ha propuesto que las crías reflejan su necesidad de alimento mediante esta conducta. Sin embargo, el que la solicitud sea tan aparentemente vigorosa, ha llevado a estudiarla en el contexto del conflicto padre-cría y de los modelos de señalización honesta. Estudios que han analizado la honestidad de la solicitud, han divergido en sus resultados. Posiblemente esta divergencia se deba a que el concepto de necesidad es ambiguo. La necesidad puede medirse a través del hambre, ó privación de alimento a corto plazo y de la condición corporal de las crías. El objetivo de este estudio fue probar si la solicitud de las crías únicas del bobo de patas azules (*Sula nebouxi*) expresa 1) la condición corporal, 2) la privación de alimento a corto plazo ó 3) ambos factores de forma aditiva. Se manipuló independientemente la condición corporal y la privación de alimento de 45 crías únicas y se registró la intensidad de su solicitud por medio de tres medidas distintas. El efecto de la condición corporal en la solicitud se probó comparando la solicitud de las crías de condición baja (72 horas de ayuno) con la solicitud de las de condición normal (13 horas de ayuno) después de que ambos grupos fueron alimentados artificialmente. El efecto de la privación de alimento se probó comparando la solicitud de crías privadas (11 horas de ayuno) con la de las crías alimentadas (0 horas de ayuno). También se evaluó si existe una relación positiva entre la intensidad de la solicitud de las crías, y la frecuencia con la que los padres las alimentan. Los resultados muestran que las crías solicitaron más cuando su condición corporal era baja que cuando era normal y también cuando habían sido privadas de alimento recientemente.

Además, las crías que solicitaron de manera más intensa recibieron alimentaciones de los padres más frecuentemente. Estos resultados apoyan la hipótesis de que la solicitud de las crías de bobos de patas azules, refleja su necesidad de alimento honestamente. Durante la privación, las crías de condición normal, aumentaron su solicitud más que las de condición baja y obtuvieron alimentaciones parentales más frecuentes. La explicación ofrecida al respecto, es que la privación a corto plazo podría representar un riesgo tan importante en términos de desarrollo de las crías, que el componente de necesidad de condición corporal pierde importancia temporalmente y en consecuencia, las crías de condición normal aumentaron su solicitud reflejando un aumento en su necesidad.

Relación entre necesidad de alimento y solicitud en crías del bobo de patas azules (*Sula nebouxi*)

INTRODUCCIÓN

La conducta de solicitud y su función

En diversas especies en las que las crías son alimentadas por los padres, la conducta de solicitud antecede a la provisión de los padres. El punto de vista generalizado con respecto a la función de esta conducta, es que las crías reflejan sus necesidades nutricionales a través de ella y que los padres responden alimentando según su intensidad (Kilner y Johnstone, 1997).

El que la solicitud de las crías sea tan vigorosa y aparentemente costosa (en términos energéticos y de peligro de depredación, Kilner y Johnstone, 1997) ha llevado a analizar la solicitud en el contexto del conflicto padre – cría. La relación de parentesco entre padres y crías provoca un conflicto de intereses por la diferencia en los costos y beneficios de cada parte con respecto a la cantidad de cuidado parental que debe ser provista. Los padres están relacionados igualmente con todas sus crías, por lo que son favorecidos al realizar una repartición equitativa de cuidado entre sus crías (si suponemos que todas las crías tienen las mismas probabilidades de éxito), sin que se comprometa su reproducción actual o futura. Las crías en cambio, tienen más valor para sí mismas que sus hermanos (actuales ó futuros), y son favorecidos si logran manipular a los padres para que les provean de más cuidado del que están seleccionados a dar (Trivers, 1974). En camadas mayores a uno, además, cada individuo está seleccionado para obtener una cantidad de recursos mayor a la que los hermanos están seleccionados a ceder, por lo que el individuo que sobresalga más, será el más

alimentado (Mock y Parker, 1997). Este conflicto básico entre los intereses de las crías y de las crías con sus padres podría resolverse evolutivamente (al menos en teoría) a favor de las crías o de los padres, o conducir a un equilibrio intermedio. La solicitud podría señalar de manera honesta la necesidad de la cría, y ser utilizada por los padres para distribuir recursos de manera óptima para ellos (Godfray 1991).

Señal honesta.

El modelo de solicitud como señal honesta asume que las crías solicitan en relación a su necesidad de alimento y que los padres utilizan esta información para abastecer a las crías. Es decir, hay un equilibrio en lo que las crías señalan y los padres responden (Dawkins y Guilford, 1991). Lo que sustenta esta comunicación honesta entre padres y crías es el costo de la solicitud. El costo para las crías es la inversión de cierto esfuerzo al solicitar y puede traducirse en costos en adecuación personal. El costo para los padres está representado por cada unidad extra de alimento provisto que pueda comprometer su reproducción actual ó futura. Según este modelo, las crías varían en su estado nutricional, y los padres no pueden evaluar esta variación directamente. Las más necesitadas son las que potencialmente obtienen más beneficios por los recursos y por ello son las únicas que pueden costear la solicitud. Las menos necesitadas obtienen beneficios potenciales menores que no superan los costos de la solicitud (Godfray y Johnstone, 2002).

Necesidad de alimento

Los distintos estudios que han evaluado la honestidad de la solicitud utilizaron distintas medidas de la necesidad de alimento de las crías. Además, en varios de ellos, es difícil evaluar la relación entre intensidad de solicitud y necesidad de alimento por que no se puede distinguir si la medida de necesidad fue de corto ó largo plazo. Royle y colaboradores (2002) definieron la necesidad como la medida del incremento en la adecuación personal de la cría, resultado de la recepción de una unidad de alimento.

Empíricamente la necesidad surge de dos factores, el hambre ó la privación de alimento a corto plazo (en términos de historia alimenticia reciente, privación o saciedad en un período de horas o minutos), y la condición corporal (en términos de gramos por masa corporal al día, Price et al; 1996). Los estudios de Redondo y Castro (1992), Kilner (1995), Mondloch (1995), Cotton y colaboradores (1996), y Leonard y Horn (1996), han demostrado cierta correlación entre necesidad de alimento y solicitud, pero en todos ellos se utilizaron solamente medidas de privación a corto plazo: las crías recibieron alimento ó fueron privados de él, máximo una hora antes de que fuera registrada la intensidad de su solicitud.

La medida de la condición corporal tiene especial relevancia en aves marinas donde es común que el alimento sea escaso por períodos relativamente largos de tiempo. En estos casos, las crías enfrentan una subalimentación crónica y su condición corporal se empobrece (Iacovides y Evans, 1998). Quillfeldt (2000) en su estudio observacional con petrel de Wilson (*Oceanites oceanicus*), evaluó si existe una relación entre las vocalizaciones de las crías y la variación diaria en su condición corporal. También evaluó si los padres responden a los distintos niveles de solicitud, registrando el número y tamaño de cada

alimentación durante tres noches. Encontró que las crías que emitieron más llamadas fueron las de condición baja y que éstas mismas, recibieron más alimento de los padres en los dos días posteriores. La autora sugiere que el suyo es el primer estudio que relaciona la intensidad de solicitud de crías únicas con la condición corporal.

El estudio de Price y colaboradores (1996) con crías del tordo de cabeza amarilla, *Xanthocephalus xanthocephalus* también analizó los efectos de la condición corporal en la solicitud de las crías, no obstante, en este estudio, controlaron por el efecto del nivel de hambre de las crías. Se realizó con nidadas de 4 ó 5 y encontraron que las éstas incrementaron su solicitud cuando sus compañeros de nidada eran mayores ó estaban en condición más pobre y por tanto, solicitaban más. Con este estudio los autores demostraron que existe una relación entre intensidad de solicitud y condición corporal en esta especie, pero también que la competencia entre hermanos puede influenciar la intensidad de la solicitud de tal manera que sea difícil evaluar la necesidad de las crías.

Los autores que hasta ahora han analizado la relación entre condición corporal ó hambre y solicitud en nidadas de una sola cría son Ricklefs (1992), Granadeiro (2000) y Quillfeldt (2002) y sus resultados contrastan entre sí.

En un estudio con petrel boreal (*Oceanodroma leucorhoa*), Ricklefs (1992) evaluó si la solicitud refleja el nivel de nutrición de las crías y si la provisión de los padres está influenciada por la intensidad de la solicitud. Intercambió a las crías de nido y realizó correlaciones entre el peso de cada cría antes y después del cambio y entre el peso de cada cría antes del cambio y el peso de la cría adoptiva después del cambio. También evaluó la relación entre la respuesta vocal de las crías a la manipulación (que consideró como conducta de solicitud) y su historia

alimenticia ó peso corporal de los 3 días anteriores. Los resultados mostraron que los padres no respondieron a la subalimentación de las crías. Tampoco hubo relación entre la respuesta vocal a la manipulación y la historia reciente de alimentación. El autor interpretó estos resultados como la ausencia de provisión de información por parte de las crías a través de la solicitud, o bien la incapacidad de los padres de responder a las llamadas de las crías.

Granadeiro y colaboradores (2001) realizaron un estudio con *Calonectris diomedea* con el objetivo de evaluar si la solicitud de las crías estaba relacionada con su necesidad de alimento a corto plazo y si los padres eran capaces de ajustar su tasa de alimentación en función de esta necesidad. Durante días, a un grupo de crías dieron un suplemento alimenticio y a otro grupo removieron parte del alimento dado por los padres. Registraban la conducta de solicitud de las crías sobrealimentadas cuatro horas después del suplemento y la de las subalimentadas, doce horas después de la remoción. Los resultados mostraron un decremento en la tasa de solicitud de las sobrealimentadas pero no un incremento en la tasa de las subalimentadas. A su vez los padres incrementaron la tasa de alimentación en las crías subalimentadas pero no en las sobrealimentadas. Los autores concluyeron que los padres pueden ajustar su tasa de alimentación en función del estado nutricional de las crías y que la solicitud puede influir en las decisiones de forrajeo de los padres.

El estudio en laboratorio de Iacovides y Evans (1998) con gaviota de pico anillado (*Larus delawarensis*) es el único estudio que hasta ahora, ha evaluado los efectos de la condición corporal y de la privación de alimento en la solicitud de las crías, independientemente de la competencia entre hermanos. En este estudio, los autores probaron el efecto de la condición corporal a tres niveles de

privación a corto plazo (una, tres y doce horas). La condición corporal la midieron a través de dos grupos: alta condición, en el que las crías fueron alimentadas hasta que se saciaron y baja condición, en el que alimentaron a las crías con 75% del alimento que dieron a las crías de condición alta. Encontraron que las crías de condición baja solicitaron más que las de condición alta y que independientemente de su condición, incrementaron su solicitud gradualmente a cada nivel de privación a corto plazo. Concluyeron que estos resultados apoyan los supuestos de la solicitud como señal honesta y que es necesario realizar este tipo de estudios en condiciones naturales.

Los estudios mencionados en esta sección parecen demostrar que en general, la solicitud de las crías refleja su necesidad por alimento. No obstante, tomando en cuenta los resultados de estos estudios, es difícil evaluar si la intensidad de esta conducta provee información a los padres de su necesidad a corto plazo, a largo plazo ó si por el contrario, da información con respecto a ambos factores. Los supuestos de la solicitud como señal honesta no sólo asumen que la solicitud de las crías refleja necesidad por alimento, sino también que los padres responden a la intensidad de la solicitud. La evidencia con respecto a este supuesto también es contradictoria entre los estudios antes mencionados.

Solicitud de las crías y alimentación parental en el bobo de patas azules

Las crías del bobo de patas azules son atendidas y alimentadas por ambos padres tanto en la mañana como en la noche y cuando tienen entre 20 y 30 días de edad reciben cerca de 14 alimentaciones por día, a través de regurgitaciones de pico a pico (Guerra y Drummond, 1995). Una vez que los padres regresan de

forrajear, pueden tardar desde segundos hasta horas en liberar el pescado semidigerido a las crías. Cada evento de alimentación dura varios minutos y en este lapso de tiempo, pueden realizarse una o varias alimentaciones. Las crías solicitan vocalizando rítmicamente y realizando movimientos oscilatorios de cabeza (MOCs) y algunas veces batidos de alas y picotazos dirigidos al pico del padre (Nelson, 1978). La solicitud es más común antes de los bouts de alimentación, sin embargo también ocurre dentro de éstos.

Esta conducta ha sido cuantificada en diversos experimentos y se sabe que las tasas de solicitud más altas se presentan en las primeras tres semanas después de la eclosión. Cuando se evitó que las crías recibieran alimento de sus padres durante tres días con el fin de decrementar su condición corporal, las crías tuvieron un incremento en sus tasas de solicitud (Drummond y García Chavelas, 1989). Sin embargo, se evaluó la relación entre privación y solicitud en nidadas de dos crías, donde hay una fuerte competencia entre hermanos.

DISEÑO EXPERIMENTAL

En este estudio analicé si la intensidad de la solicitud de las crías únicas del bobo de patas azules refleja la necesidad de alimento de las crías como resultado de la condición corporal o la privación de alimento. En el caso de que la necesidad reflejara tanto condición corporal como privación de alimento, me interesaba saber si el efecto de los dos factores se suma o si por el contrario, uno de los dos factores tiene más importancia que el otro y eso es lo que la solicitud refleja. Realicé una prueba de 4 días a cada cría, en la cual las crías permanecieron en su nido natal, recibiendo cuidado de sus padres. La condición corporal de las crías la manipulé durante los días 1 a 4 en la mañana, a través de dos tratamientos, condición baja (72 horas de ayuno), y condición normal (13 horas de ayuno). La privación de alimento la manipulé el día 4, mediante dos tratamientos: privadas (11 horas de ayuno) y alimentadas (0 horas de ayuno). Cada cría recibió entonces, tratamiento de condición corporal del día 1 al 4 en la mañana, alimentación artificial la mañana del día 4 y tratamiento de privación durante las horas de luz de este último día. La conducta de solicitud y las alimentaciones parentales, las registré el día 4 en dos turnos, durante el tratamiento de privación.

HIPÓTESIS Y PREDICCIONES

Hipótesis 1. La intensidad de la solicitud de las crías refleja su condición corporal.

Predicción. La intensidad de la solicitud en la mañana del día 4, será mayor en crías de condición baja, que en crías de condición normal.

Hipótesis 2. La intensidad de la solicitud de las crías refleja la privación de alimento.

Predicción. Las crías privadas de alimento (tanto de condición baja como de condición normal) tendrán un incremento en la intensidad de su solicitud durante el día 4, mayor al incremento de las crías alimentadas (de ambas condiciones).

Hipótesis 3. La intensidad de la solicitud de las crías refleja su condición corporal y la privación de alimento de manera aditiva.

Predicción. Las crías de condición baja y las crías de condición normal, tendrán un incremento de la misma magnitud en la intensidad de su solicitud durante el día 4, cuando estén privadas de alimento.

Hipótesis 4. La tasa de alimentación parental se relaciona con la intensidad de solicitud de las crías.

Predicción. La frecuencia de alimentación parental será mayor en crías cuya solicitud sea más intensa.

MÉTODOS

Realicé el estudio de marzo a mayo de 2004 en la colonia de bobos de patas azules de Isla Isabel, una isla volcánica situada a 28 Km. de la costa de Nayarit (21°51' N y 105°53' O; CONANP, 2003) en el Pacífico mexicano.

Protocolo

Sujetos de estudio

Observé a 44 crías únicas y una cría mayor de un nido de dos crías en el que la cría menor murió 16 días antes del inicio de la manipulación de la cría mayor. Las crías tenían entre 21 y 27 días de edad porque es en este período cuando las crías presentan la tasa máxima tanto de crecimiento diario (aumento en ulna y en masa corporal, Torres, 1996) como de solicitud de alimento (Drummond *et al.* 1986; Drummond y García Chavelas 1989). Calculé la edad de las crías con base en sus fechas de eclosión, estimadas a partir de la revisión de nidos de la colonia que se realizaba cada tercer día.

Medí la longitud del pico y de la ulna de cada cría al inicio (0700 h de día 1) y al final de su prueba (1800 h de día 4). Medí a las crías para confirmar la edad estimada a partir de la fecha de eclosión, comparándola con la edad proporcionada por las curvas de crecimiento (que ofrecen las medidas de pico y ulna promedio para cada edad de las crías, Drummond *et al.*; 1991). Durante los cuatro días que duró la prueba medí la masa corporal de cada cría dos veces al día (0700 y 1800 h) con un dinamómetro Pesola de 1000 g (precisión ± 10 g).

Realicé pruebas de confiabilidad entre observadores antes del inicio del experimento, para asegurar consistencia en las mediciones de las crías. En estas pruebas, los tres observadores medimos a las mismas crías de 15 nidos distintos.

Iniciamos los experimentos cuando la diferencia máxima entre observadores no excedía 2 mm en longitud de pico y ulna, y de 10 g en el peso.

Tratamientos

Formé grupos de 5 a 7 crías de edad similar (rango de máximo 5 días) y de cada uno de estos grupos seleccioné a las 3 crías que difirieron entre sí menos de 5mm de longitud de pico. Seleccionaba cuatro crías de tamaño similar cuando podían observarse simultáneamente por estar cercanos entre sí. Las tres o cuatro crías seleccionadas del grupo empezaban sus pruebas el mismo día.

A cada cría le asigné aleatoriamente una de las cuatro combinaciones posibles de condición corporal y privación: 1) condición corporal baja/privada de alimento, 2) condición corporal baja/alimentada, 3) condición corporal normal/privada y 4) condición corporal normal/alimentada.

Al inicio de las pruebas, el día 1 en la mañana, la edad, el peso, la longitud de pico y la longitud de ulna de las crías no difirieron significativamente entre las crías de condición baja y las de condición normal. Tampoco difirieron significativamente en edad, peso, ni longitud de pico entre crías privadas y alimentadas, pero si en longitud de ulna. No hubo diferencia significativa entre los cuatro tratamientos (condición baja/privada de alimento, condición baja/alimentada, condición normal/privada de alimento, y condición normal/alimentada) en edad ni en peso, pero si en longitud de pico y de ulna (Tabla 1). Las crías de condición baja/alimentadas fueron ligeramente más pesadas y más grandes que las crías de los otros tres tratamientos. Esto podría deberse a que aleatoriamente fueron asignadas a este grupo más hembras que machos. Aunque al eclosionar las crías macho y hembra no difieren en longitud

de ulna y de pico ni en masa (Torres y Drummond, 1999), las hembras crecen más rápido (Drummond et al, 1991, en Drummond y Torres, 1999). A los 79 días de edad, el pico y la ulna de las hembras son 8.5% y 10.5% respectivamente más grandes que las de los machos (Drummond et al; 1991). Sin embargo no identifiqué el sexo de las crías debido a que a esta edad las diferencias morfométricas entre machos y hembras son difíciles de identificar.

Tabla 1. Medidas de las crías (media \pm e.e.) de los cuatro tratamientos al inicio (0700 h del día 1) de su prueba. ANOVA de dos factores (condición*privación).

Tratamiento	Edad (d)	Peso (g)	Longitud de pico (mm)	Longitud de ulna (mm)	
Condición baja, privadas (n=10)	23.00 \pm 0.36	665.00 \pm 27.35	63.20 \pm 1.17	93.80 \pm 2.21	
Condición baja, alimentadas (n=11)	23.36 \pm 0.24	728.18 \pm 30.53	68.00 \pm 1.21	108.00 \pm 3.57	
Condición normal, privadas (n=11)	22.72 \pm 0.35	676.36 \pm 37.88	65.36 \pm 1.40	98.72 \pm 3.34	
Condición normal, alimentadas (n=13)	23.46 \pm 0.24	682.30 \pm 23.76	64.61 \pm 0.64	98.53 \pm 1.79	
Condición	F	0.08	0.32	0.30	0.65
	P	0.77	0.57	0.58	0.42
Privación	F	3.28	1.31	3.30	6.26
	P	0.07	0.25	0.07	0.01
Condición x Privación	F	0.37	0.90	6.20	6.60
	P	0.54	0.34	0.01	0.01

a) Prevención de la ingesta de alimento

Evité que las crías recibieran alimento de sus padres colocando una cinta de microporo de 1 cm de ancho alrededor del cuello de éstas, en la base del cráneo. Esta manipulación impedía que la cría pudiera expandir el cuello para tragar el alimento proporcionado por sus padres (Drummond y García Chavelas, 1989). Observaba a las crías durante 3 minutos después de colocarles la cinta y se las sustituía por una nueva si sacudían frecuentemente la cabeza o frotaban el cuello con cualquier parte de su cuerpo. Ninguna cría volvió a comportarse de esta forma después de la sustitución. Este método se ha realizado en estudios previos durante 4 días y no se ha encontrado ningún daño físico aparente o efecto sobre el crecimiento a largo plazo en las crías (Drummond y García Chavelas 1989; Rodríguez Gironés, Drummond y Kacelnik 1996 y Torres y Drummond, 1999).

Revisé la cinta de las crías de condición corporal baja dos veces al día, cuando medía su peso (0700 h y 1800 h). Si una cinta estaba dañada o floja, la sustituía por una nueva. También sustituía la cinta si una cría de condición corporal baja aumentaba más de 50 g de masa corporal en 12 horas. Esta cantidad equivalía al 60% de la masa consumida en promedio por crías de 21 a 27 días de edad en un período de 12 horas (Guerra y Drummond, 1995).

Para conocer el incremento en peso en un período de cuatro días en crías no manipuladas de edad similar a las crías experimentales, pesé a 5 crías únicas, cada dos días a las 0700 h desde que las crías cumplieron 21 días hasta que cumplieron 27 días de edad.

Dos crías del tratamiento de condición corporal baja, murieron durante el experimento. Las medidas de estas dos crías en el día 1 de su experimento

estuvieron, en promedio, por debajo de la media de las medidas de las otras crías experimentales (pico 6.59% y peso 19.35% por debajo de la media). Cuando terminaba el tratamiento de condición corporal, el día 4 a las 0700 h, medía y pesaba a las crías, les retiraba la cinta y las alimentaba.

b) Alimentación artificial

Daba 40 g (precisión ± 1 g) de sardina enlatada en agua en pequeños trozos a cada cría, colocando cada trozo en el pico y empujándolo con el dedo hasta el inicio de su esófago, al mismo tiempo que estiraba su cuello para ayudar a que resbalara el alimento. Repetía este procedimiento hasta que la cría ingería los 40 g de sardina. Cubría a la cría durante la alimentación (de 5 a 10 minutos) con una toalla para evitar en lo posible, que perdiera calor.

La cantidad dada a las crías, equivale al 20% de lo que Drummond y Torres (1999) dieron durante 24 horas a las crías de 23 días en un tratamiento de sobrealimentación. En este experimento las crías sobrealimentadas, tuvieron en un período de nueve días una tasa promedio de incremento en masa de 40%, a comparación de los controles cuya tasa fue de 38%.

Observaciones conductuales

Observamos la conducta de solicitud de las crías el día 4 en dos turnos comprendidos dentro del horario de pico de actividad de las crías y de las alimentaciones parentales (0700-1000 y 1500-1800 h). Durante las observaciones, el observador permanecía de 3 a 5 m de distancia del nido o par de nidos.

Anotamos cada 15 segundos si en el momento del bip (instantaneous sampling, Martín y Bateson, 1996), la cría estaba *activa* (la cría tenía la cabeza levantada del suelo o de cualquier sustrato), *inactiva* (la cabeza de la cría estaba recargada sobre algún sustrato). Si la cría estaba activa, anotamos si estaba llevando a cabo una de las dos categorías conductuales de solicitud: *MOC Amplio* (Movimientos Oscilatorios de la Cabeza en los que la punta del pico se movía con una amplitud ≥ 6 cm aproximadamente) ó *MOC Estrecho* (amplitud del pico < 6 cm). También registramos si durante los intervalos de 15 segundos, ocurrían *Extensiones* (la cría extendía el cuello mientras estiraba las alas y dirigía el pico hacia el del padre) y *Alimentaciones* (el padre y la cría embonaban sus picos y podía verse el alimento pasar entre ellos, ó la expansión del cuello de la cría). En crías con cinta, generalmente los padres no podían realizar las alimentaciones exitosamente, sin embargo, registrábamos los intentos como alimentaciones, es decir, registrábamos si padre y cría embonaban sus picos aunque no pudiera verse el alimento pasar entre ellos o la expansión del cuello de la cría.

Antes del inicio del experimento y cada vez que se integró un nuevo observador, realizamos pruebas de confiabilidad entre observadores, con el fin de asegurar consistencia en los registros de conducta. En estas pruebas dos observadores registrábamos al mismo tiempo, en silencio e independientemente, la conducta del mismo nido o par de nidos. El porcentaje promedio de similitud entre los registros de dos observadores de las categorías conductuales de solicitud fue de 87.3%. La mayoría de las diferencias fueron omisiones de la categoría MOC Estrecho.

Análisis de datos

Aumento de peso

Calculé el porcentaje de aumento de peso que las crías tuvieron durante 72 horas, con la siguiente fórmula: $[(\text{peso día 4 en la mañana} - \text{peso día 1 en la mañana}) / \text{peso día 1 en la mañana}] \times 100$. De igual forma calculé el aumento porcentual de peso en 11 horas, teniendo como peso inicial el de la mañana del día 4.

Intensidad de solicitud de las crías

Calculé para cada cría y cada turno de observación (0700 a 1000 h y 1500 a 1800 h) el porcentaje de tiempo solicitando, la proporción de tiempo en MOC amplio y la tasa de extensiones. La fórmula del porcentaje de tiempo solicitando fue $(\text{puntos muestrales en MOC amplio ó estrecho} / \text{puntos muestrales en actividad}) \times 100$. La de proporción tiempo en MOC amplio: $\text{puntos muestrales en MOC amplio} / \text{puntos muestrales en MOC amplio ó MOC estrecho}$. Por último, la fórmula para tasa de extensiones fue: $\text{número de extensiones} / \text{tiempo estimado de solicitud}$. El tiempo estimado de solicitud lo calculé como $(\text{puntos muestrales en MOC amplio ó estrecho} / \text{puntos muestrales de observación}) \times \text{minutos de observación}$.

Evalué cada una de mis tres hipótesis con una prueba de ANOVA de dos factores, en lugar de utilizar una ANOVA de tres factores con el fin de reducir una posible inflación en los niveles de significancia. Cada prueba de ANOVA comparaba el efecto y la interacción de únicamente dos de las tres variables independientes del diseño experimental: condición, privación y turno (mañana o tarde). La variable turno se utilizó como medida repetida.

a) Efecto de la condición corporal en la solicitud de las crías

Comparé el porcentaje de tiempo solicitando, la proporción de MOCs amplios y la tasa de extensiones de la mañana entre los cuatro tratamientos con un ANOVA de dos factores (tratamiento de condición corporal: normal ó baja y tratamiento de privación: privada o alimentada) para evaluar el efecto de la condición corporal y la privación de alimento en la solicitud de la mañana de las crías. Transformé los datos de porcentaje de tiempo solicitando con arcoseno hiperbólico. Sin embargo, ni estos datos transformados, ni los de tasa de extensiones, alcanzaron una distribución normal. Realicé las pruebas con estos datos por que el teorema del límite central dice que una muestra superior a 30 datos, puede ser utilizada para calcular probabilidades en casos de distribuciones no normales (Dowdy et al; 1991).

b) Efecto de la privación de alimento en la solicitud de las crías

Comparé cada una de las tres medidas de solicitud de la mañana y la tarde entre crías privadas y alimentadas de condición normal con un ANOVA de dos factores (turno: mañana ó tarde, y tratamiento de privación) para evaluar si la privación de alimento tiene distintos efectos en la mañana que en la tarde en la solicitud de las crías, y si éste es distinto para crías privadas que para alimentadas de condición normal. Realicé esta misma comparación con cada medida de solicitud de la mañana y la tarde de crías de condición baja. En ambas comparaciones, el turno lo consideré como un factor de medidas repetidas y los datos de porcentaje de tiempo solicitando los transformé con arcoseno hiperbólico.

c) Efecto de la condición corporal y la privación de alimento en la solicitud de las crías

Para evaluar el efecto de la condición corporal y del turno en crías privadas, comparé entre crías privadas de condición normal y de condición baja cada una de las tres medidas de solicitud de la mañana y de la tarde con un ANOVA de dos factores (turno y tratamiento de condición). El factor turno lo consideré como uno de medida repetida. Los datos de porcentaje de tiempo solicitando los transformé con arcoseno hiperbólico, y los de tasa de extensiones con raíz cuadrada.

Alimentaciones parentales

a) Solicitud y frecuencia de alimentación parental

Realicé análisis de regresión múltiple para evaluar si la frecuencia de alimentación parental estaba correlacionada con la intensidad de solicitud de las crías. Realicé pruebas para crías privadas y crías alimentadas de manera separada por que la alimentación parental fue distinta entre estos dos grupos: en las crías privadas no se llevó a cabo la transferencia de alimento exitosamente en la mayoría de los casos, mientras que en las alimentadas sí. Cada prueba se realizó con los datos de conducta de la mañana y con los datos promediados de la conducta de la mañana y de la tarde. En estas pruebas, la variable dependiente fue la frecuencia de alimentación y las independientes, el porcentaje de tiempo solicitando, la proporción de tiempo en MOC amplio y la tasa de extensiones.

b) Aumento de peso de las crías

Realicé un análisis de regresión para analizar si el aumento de peso de las crías alimentadas se relacionaba con la intensidad de solicitud de las crías. La variable dependiente fue el aumento porcentual de peso de las crías alimentadas

durante el día 4 y las independientes, las tres medidas de solicitud con los datos promediados de la mañana y la tarde del día 4. Como complemento a este análisis, comparé entre crías alimentadas de condición baja y crías alimentadas de condición normal el porcentaje de aumento de peso en el día 4 con una prueba de t. Por último, realicé una prueba más de regresión múltiple para analizar si el aumento de peso se relacionaba con la frecuencia de alimentación y/o el tratamiento de condición corporal. En esta prueba, la variable dependiente fue el aumento porcentual de peso de las crías alimentadas en el día 4 y las independientes, la frecuencia de alimentación en este día y el tratamiento de condición corporal.

c) Efecto de los tratamientos en la frecuencia de alimentación parental

Comparé la frecuencia de alimentación parental entre crías de los cuatro tratamientos con un ANOVA de dos factores (condición x privación), en la cual la variable dependiente fue la frecuencia de alimentación parental de la tarde y los factores, tratamiento de condición (baja ó normal) y tratamiento de privación (privadas o alimentadas).

RESULTADOS

Efecto de las manipulaciones (prevención de ingesta con cinta y alimentación artificial) en las crías.

Las cintas previnieron la mayoría de los intentos de ingestión de las crías. Cuando los padres depositaban el alimento en sus picos, las crías extendían repetidamente el cuello tratando de ingerirlo. Después de varios intentos, escupían el alimento al suelo y en algunas ocasiones arrancaban con el pico trozos muy pequeños del alimento en el suelo que sí podían ingerir aún con la cinta puesta. Los pocos intentos de alimentación que alcanzaron el éxito en crías que tenían cinta, ocurrieron por que los trozos de pescado que pasaban los padres a las crías eran muy pequeños.

Las crías aceptaron e ingirieron todo el alimento que les dimos. En general, después de las alimentaciones artificiales, en el período de observación de la mañana, las crías tuvieron poca actividad y solicitud, aún cuando la cantidad de alimento que les dábamos, equivalía a la mitad de lo que Torres y Drummond (1999) daban en la primera de cuatro raciones al día a las crías sobrealimentadas. En promedio, las crías de los cuatro tratamientos estuvieron dormidas durante 44 minutos de la primera hora de observación, es decir, de 0700 a 0800 horas.

Aumento de peso en los distintos tratamientos

Los dos tratamientos de condición corporal (baja y normal) produjeron diferencias en el aumento de peso de las crías en 72 horas. Las crías de condición baja aumentaron de peso 44% menos que las crías de condición normal, sin embargo, la diferencia entre ambos aumentos fue sólo marginalmente

significativa (respectivamente, 6.36% versus 11.41 %, $t=-1.91$, $p=0.06$). De igual forma, los dos tratamientos de privación de alimento (privadas y alimentadas) produjeron diferencias en el aumento de peso de las crías en 11 horas. Las crías privadas tuvieron un aumento de peso 82% menor que el de las crías alimentadas (respectivamente, 1.62%, versus 8.95%, $t= -2.96$, $p=0.004^*$). Hubo más crías que bajaron de peso (cambio por debajo de 0%) durante el tratamiento de privación de alimento (24% de 45 crías) que durante el tratamiento de condición corporal (8% de 45 crías).

El aumento de peso de las crías de condición normal fue 37.7% menor al de las 5 crías únicas control, que incrementaron en promedio, 15.7% del día 23 al día 26. Esto podría indicar que la manipulación de las crías pudo haber afectado su peso.

Intensidad de solicitud en las crías

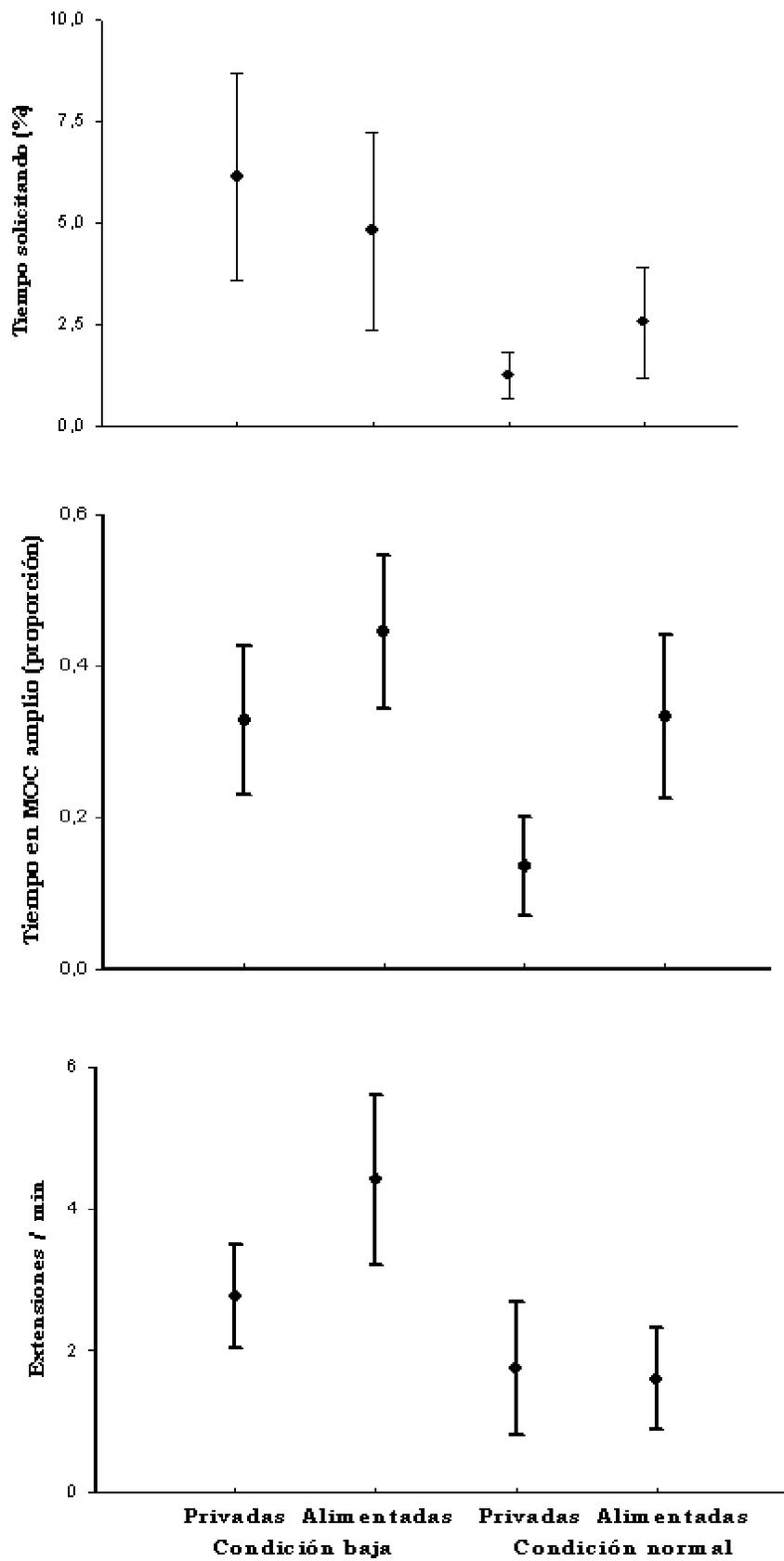
a) Efecto de la condición corporal y la privación de alimento en la solicitud de la mañana de las crías

Como predijimos (predicción 1a) en la mañana, las crías de condición baja tuvieron un porcentaje de tiempo solicitando y una tasa de extensiones significativamente mayores que las de condición normal. No obstante, la proporción de MOCs amplios no difirió significativamente entre estos dos grupos, aunque fue superior en crías de condición baja (Condición, tabla 2; gráfica 1).

Como esperábamos, en la mañana no hubo diferencia significativa entre crías privadas y crías alimentadas en ninguna de las tres medidas (Privación, tabla 2; gráfica 1). En resumen, en la mañana las crías de condición baja, tanto privadas como alimentadas, solicitaron más que las de condición normal (Gráfica 1).

Tabla 2. ANOVA de dos factores. Efecto de la condición corporal y la privación de alimento en la solicitud de la mañana de las crías. Los datos se muestran en la gráfica 1.

Variable dependiente	<i>Factor</i>	g.l.	F	P
Porcentaje de tiempo solicitando	condición	1,41	5.41	0.02
	privación	1,41	0.00	0.99
	condición x privación	1,41	0.48	0.48
Proporción de tiempo en MOC amplio	condición	1,41	2.48	0.12
	privación	1,41	2.65	0.11
	condición x privación	1,41	0.17	0.68
Tasa de extensiones	condición	1,41	4.33	0.04
	privación	1,41	0.66	0.42
	condición x privación	1,41	0.95	0.33



Gráfica 1. Efecto de condición corporal y la privación de alimento en la solicitud ($\bar{x} \pm e.e.$) de la mañana de las crías.

b) Efecto de la privación de alimento en la solicitud de las crías de condición normal y crías de condición baja

Apoyando nuestra predicción 2, en crías de condición normal, el aumento de la mañana a la tarde en el porcentaje de tiempo solicitando fue significativamente mayor en crías privadas que en crías alimentadas (interacción turno *privación, $p=0.05$, tabla 3; gráfica 2). Sin embargo este aumento no fue significativamente distinto en la proporción de MOCs amplios ni en la tasa de extensiones (Tabla 3, gráfica 2). El porcentaje de tiempo solicitando, la proporción de MOCs amplios y la tasa de extensiones fue significativamente mayor en la tarde que en la mañana (turno, tabla 3, gráfica 2). La diferencia entre crías privadas y alimentadas de condición normal, no fue significativamente distinta en ninguna de las tres medidas de solicitud (privación, tabla 3). Es decir, con privación o sin privación las crías de condición normal, tuvieron un incremento de la mañana a la tarde en las tres medidas de solicitud, pero en el caso del porcentaje de tiempo solicitando, el incremento fue mayor en crías privadas que en crías alimentadas (Gráfica 2).

Contrario a lo que esperábamos y a lo que sucedió en crías de condición normal, el aumento de la mañana a la tarde no fue significativamente distinto entre crías privadas y alimentadas de condición baja. Sin embargo los datos muestran una tendencia no significativa en la dirección de nuestra predicción, ya que el aumento de la mañana a la tarde en porcentaje de tiempo solicitando, proporción de MOCs amplios y tasa de extensiones, fue mayor en crías privadas que en crías alimentadas (interacción turno*privación, tabla 3; gráfica 2).

El porcentaje de tiempo solicitando tanto para crías privadas como para alimentadas de condición baja, fue significativamente mayor en la tarde que en la mañana. Ni la proporción de MOCs amplios ni la tasa de extensiones difirió

significativamente entre la mañana y la tarde. (turno, tabla 3; gráfica 2). Como lo muestra la tabla 3, las crías privadas solicitaron de manera similar a las alimentadas en las tres medidas (privación, tabla3; gráfica 2).

Tabla 3. ANOVA (turno x privación). Efecto de la privación de alimento en la solicitud de las crías de condición normal y crías de condición baja.

Variable dependiente	Factor	g.l.	F	P
<u>Crías de condición normal</u>				
Porcentaje de tiempo solicitando	turno	1, 47	74.22	<0.001
	privación	1, 47	1.28	0.27
	turno x privación	1, 47	4.11	0.055
Proporción de tiempo en MOC amplio	turno	1, 47	10.53	0.00
	privación	1, 47	2.08	0.16
	turno x privación	1, 47	1.47	0.23
Tasa de extensiones	turno	1, 47	37.48	<0.001
	privación	1, 47	0.04	0.83
	turno x privación	1, 47	0.22	0.64
<u>Crías de condición baja</u>				
Porcentaje de tiempo solicitando	turno	1,41	20.99	<0.001
	privación	1,41	1.50	0.23
	turno x privación	1,41	0.52	0.48
Proporción de tiempo en MOC amplio	turno	1,41	2.27	0.14
	privación	1,41	0.61	0.44
	turno x privación	1,41	0.26	0.61
Tasa de extensiones	turno	1,41	2.19	0.15
	privación	1,41	0.22	0.63
	turno x privación	1,41	1.83	0.19

El factor turno es de medida repetida. Los datos del incremento en la solicitud de la mañana a la tarde, se muestran en la gráfica 2.

c) Efecto de la condición corporal y la privación de alimento en la solicitud de las crías privadas

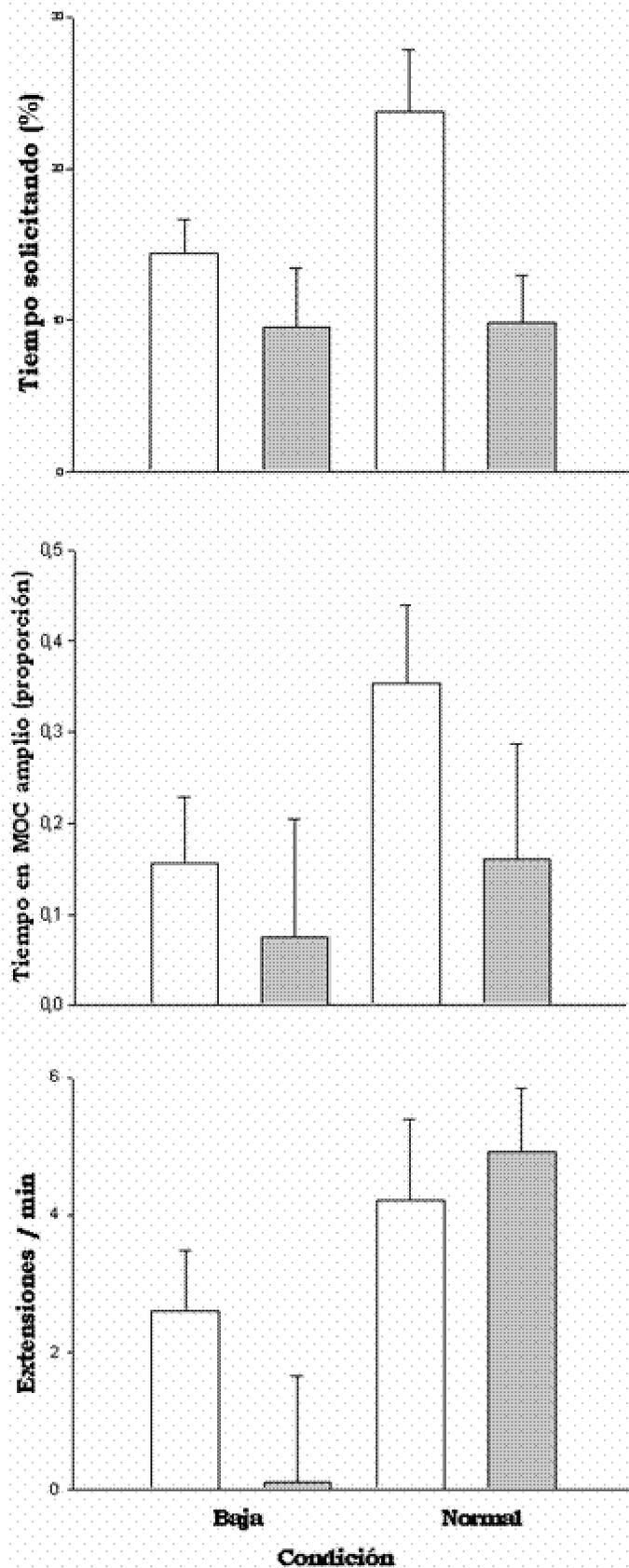
Contrario a lo que esperábamos, el incremento de la mañana a la tarde en el porcentaje de tiempo solicitando, fue significativamente mayor en crías privadas de condición normal, que en crías privadas de condición baja. Este aumento no fue significativamente distinto entre crías privadas de condición baja y crías privadas de condición normal en la proporción de MOCs amplios ni en la tasa de extensiones (turno*condición, tabla 4; gráfica 2). Sin embargo, en ambas medidas, el incremento de la mañana a la tarde, fue mayor en crías de condición normal que en crías de condición baja (gráfica 2).

El porcentaje de tiempo solicitando, la proporción de MOCs amplios y la tasa de extensiones fueron significativamente mayores en la tarde que en la mañana (turno; tabla 4, gráfica 2). Ninguna de las tres medidas difirió significativamente entre crías de condición baja y crías de condición normal bajo privación de alimento (condición, tabla 4; gráfica 2).

Tabla 4. ANOVA (turno x condición). Efecto de la condición corporal y el turno (mañana o tarde) en la solicitud de las crías privadas.

Variable dependiente	Factor	g.l.	F	p
Porcentaje de tiempo solicitando	turno	1,41	111.12	<0.001
	condición	1,41	1.68	0.21
	turno x condición	1,41	7.49	0.01
Proporción de tiempo en MOC amplio	turno	1,41	20.13	<0.001
	condición	1,41	1.30	0.26
	turno x condición	1,41	3.10	0.09
Tasa de extensiones	turno	1,41	26.24	<0.001
	condición	1,41	0.68	0.41
	turno x condición	1,41	2.21	0.15

El factor turno es de medida repetida. Los datos del incremento en la solicitud de la mañana a la tarde, se muestran en la gráfica 2.



Gráfica 2. Incremento en solicitud ($X \pm e.e.$) durante el día 4 de crías privadas \rightarrow y alimentadas \Rightarrow y según su condición corporal. Los valores son los de la tarde menos los de la mañana de cada cría.

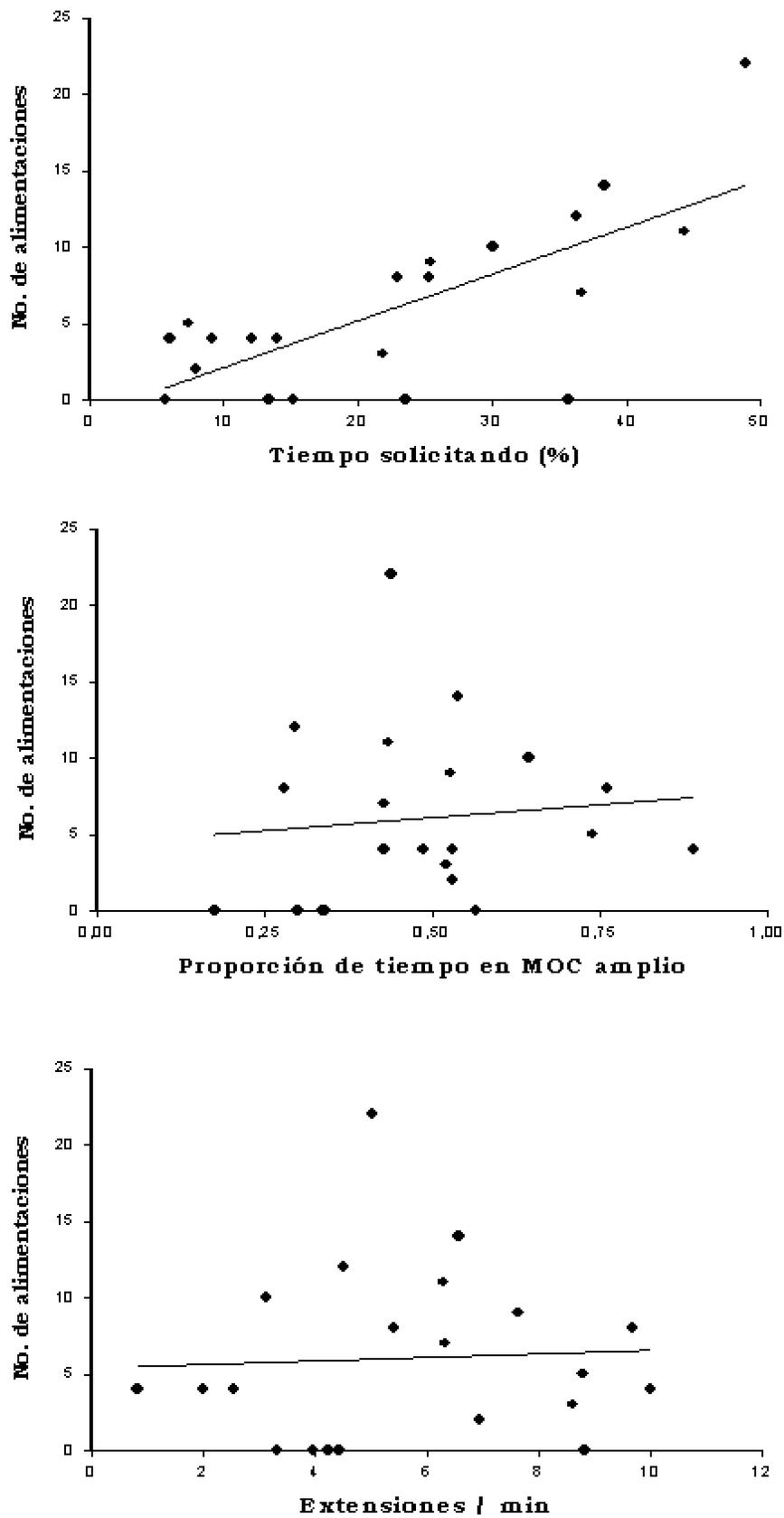
Alimentaciones parentales

a) Intensidad de solicitud y frecuencia de alimentación parental

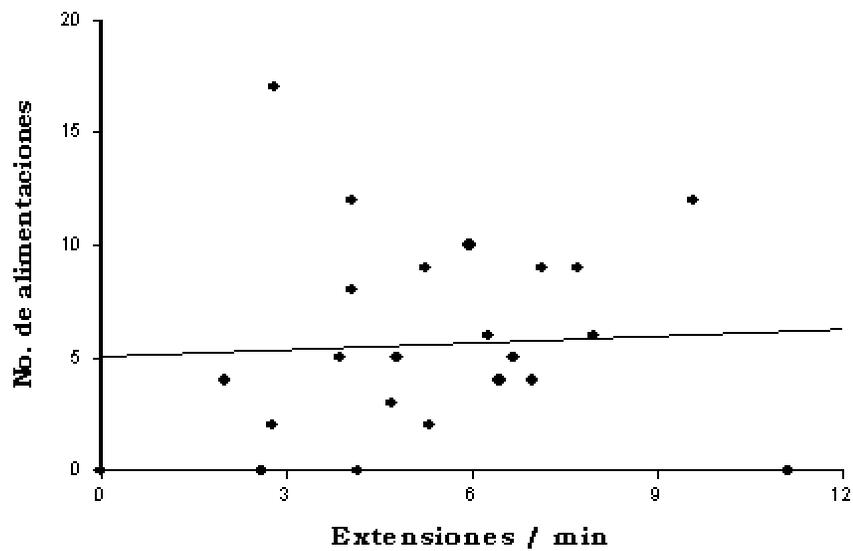
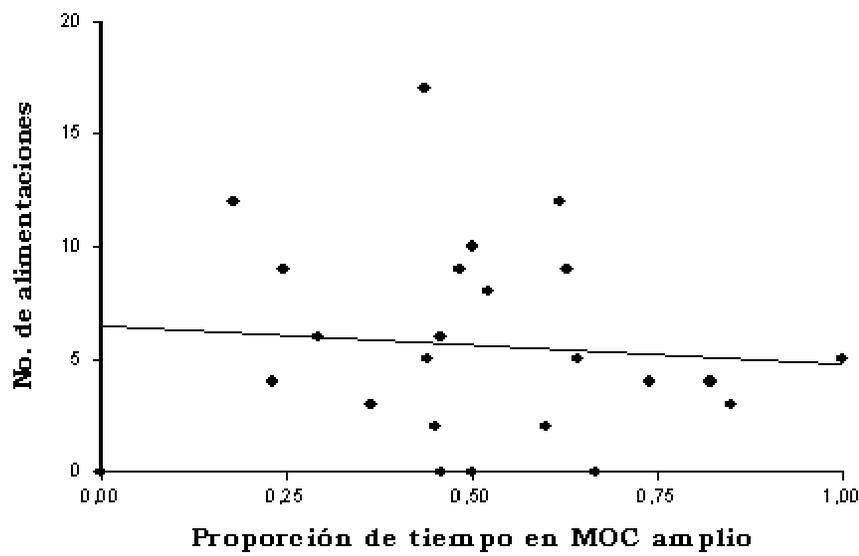
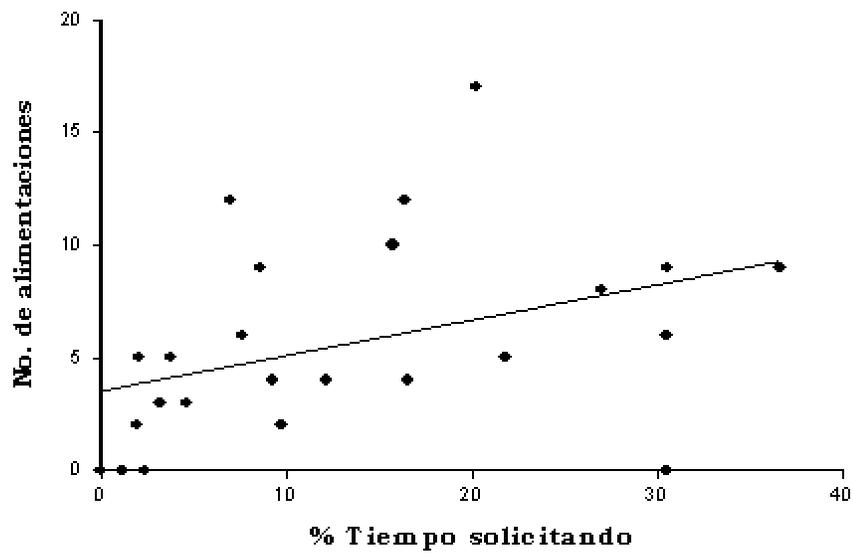
En la tarde, tanto en crías privadas como en alimentadas, la frecuencia de alimentación se relacionó significativamente con el porcentaje de tiempo solicitando pero no con la tasa de extensiones ni con la proporción de tiempo en MOC amplio (Tabla 5; privadas, gráfica 3 y alimentadas, gráfica 4). La hipótesis de solicitud como señal honesta predice una correlación entre alimentación parental y la solicitud que se correlaciona a su vez con condición corporal ó privación de alimento. Por lo que la predicción se cumplió en el caso de porcentaje de tiempo solicitando (que se relacionó significativamente con condición corporal y privación de alimento) pero no en el caso de tasa de extensiones (que se relacionó significativamente con condición corporal). Tomando en cuenta la conducta de la mañana y la tarde, en crías privadas la frecuencia de alimentación se relacionó significativamente con el porcentaje de tiempo solicitando únicamente (regresión múltiple, ecuación general $R^2=0.34$ $F=3.01$, $p=0.059$; % tiempo solicitando $\beta= 0.38$, $p=0.01$; proporción de tiempo en MOC amplio $\beta=8.82$, $p=0.19$; tasa de extensiones $\beta= 0.10$, $p=0.84$). En crías alimentadas, no se relacionó con ninguna de las tres medidas de solicitud (Ecuación general: $R^2 = 0.15$ $F= 1.24$, $p=0.31$; % tiempo solicitando $\beta=0.21$ $p=0.15$; proporción de tiempo en MOC amplio $\beta=4.25$, $p=0.48$; tasa de extensiones $\beta=0.42$, $p=0.45$).

Tabla 5. Regresión múltiple. Relación entre intensidad de solicitud de las crías privadas y alimentadas (de condición baja y normal) y frecuencia de alimentaciones parentales en la tarde. Los datos se muestran en las gráficas 3 y 4.

	R²	F	p
Crías privadas			
Ecuación general	0.50	5.69	0.007
VARIABLES INDEPENDIENTES	β	p	
% Tiempo solicitando	6.15	<0.001	
Proporción de tiempo en MOC amplio	11.23	0.07	
Tasa de extensiones	-0.01	0.96	
Crías alimentadas			
Ecuación general	0.28	2.67	0.07
VARIABLES INDEPENDIENTES	β	p	
% Tiempo solicitando	2.03	0.01	
Proporción de tiempo en MOC amplio	-1.16	0.75	
Tasa de extensiones	-0.01	0.94	



Gráfica 3. Relación entre solicitud de las crías privadas y frecuencia de alimentaciones parentales, en la tarde.



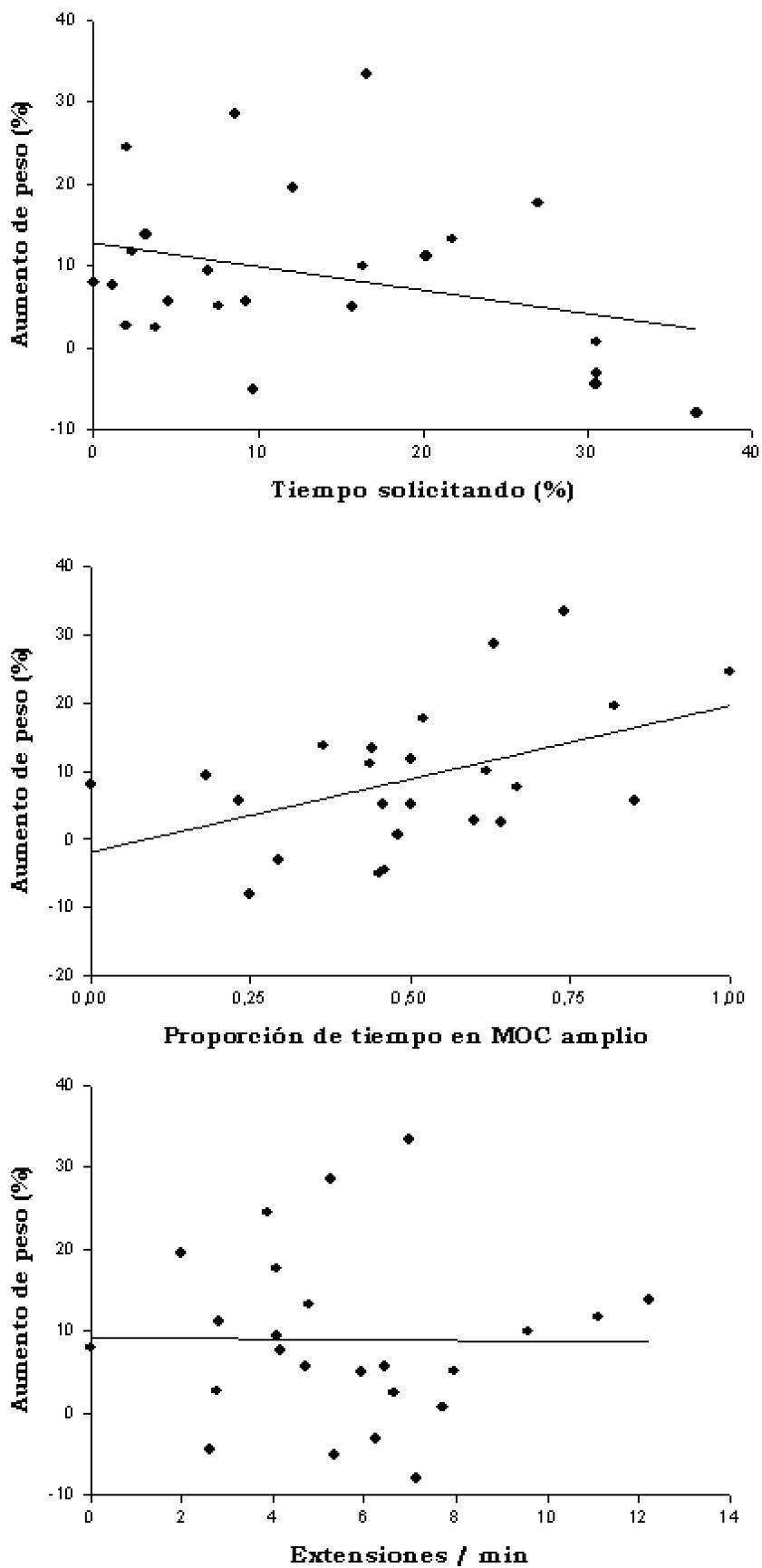
Grafica 4. Relación entre solicitud y frecuencia de alimentaciones parentales de las crías alimentadas, en la tarde.

b) Intensidad de solicitud y aumento de peso en las crías.

Contrario a lo que esperábamos, el aumento porcentual de peso de las crías durante el día 4 se relacionó significativamente con proporción de tiempo en MOC amplio, pero no con porcentaje de tiempo solicitando ni con tasa de extensiones, tanto en la tarde, como en la mañana y la tarde. Tal vez el porcentaje de tiempo solicitando que si se correlaciona con frecuencia de alimentación, no se relacionó significativamente con el porcentaje de aumento de peso porque cuatro de las veinticuatro crías alimentadas tuvieron un aumento porcentual de más de 20% y solicitaron durante menos del 20% del tiempo activo (Regresión múltiple; tabla 6, gráfica 5).

Tabla 6. Regresión múltiple. Relación entre intensidad de solicitud de las crías alimentadas (de condición baja y normal) en la tarde y porcentaje de aumento de peso en día 4.

	R²	F	P
<u>Ecuación general</u>	0.23	2.07	0.13
<u>VARIABLES INDEPENDIENTES</u>	β	P	
% Tiempo solicitando	1.23	0.49	
Proporción de tiempo en MOC amplio	21.04	0.02	
Tasa de extensiones	0.03	0.96	



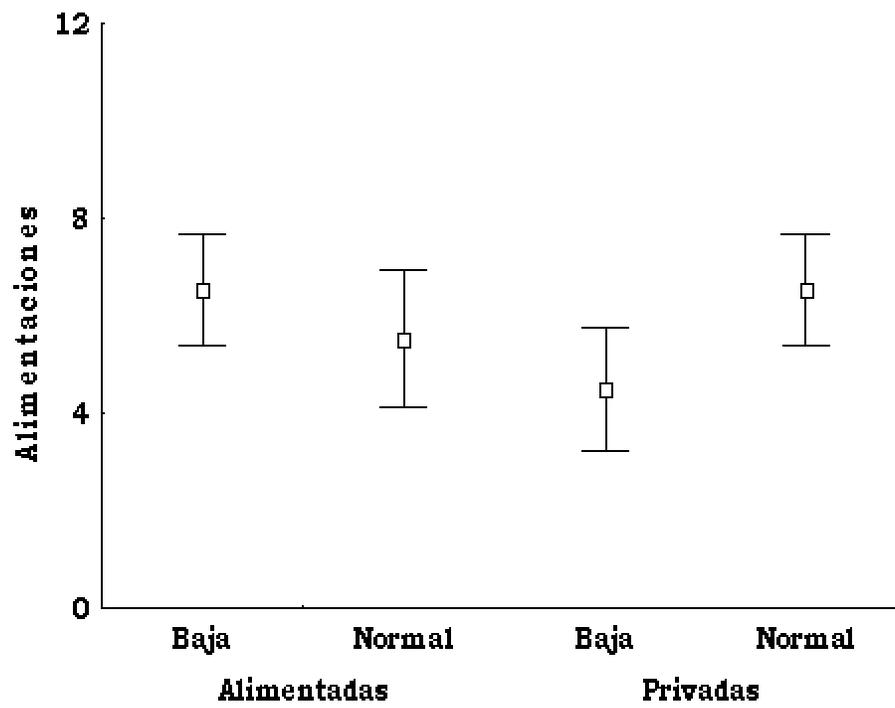
Gráfica 5. Relación entre solicitud de las crías alimentadas y aumento de peso en día 4.

c) Alimentación parental y aumento de peso en los distintos tratamientos

Las crías de los cuatro tratamientos no difirieron significativamente entre sí en el número de alimentaciones recibidas (ANOVA, tabla 7, gráfica 6). Sin embargo, en la gráfica 5 podemos notar que entre crías alimentadas, los padres entregaron más veces alimento a las crías de condición baja. Entre crías privadas, sin embargo, alimentaron más a las de condición normal.

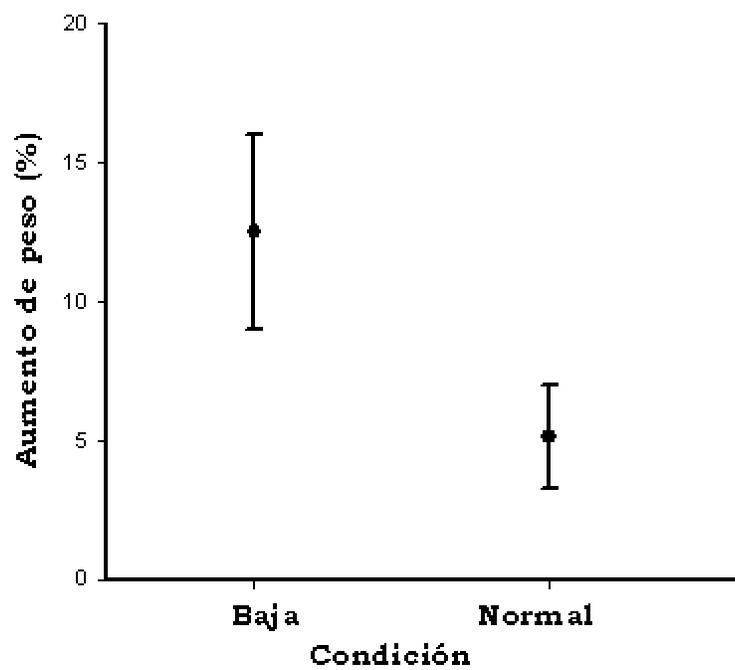
Tabla 7. ANOVA (condición x privación). Efecto de tratamiento de condición corporal y de privación de alimento en las alimentaciones parentales de la tarde.

Variable dependiente	Factor	g.l.	F	p
No. de alimentaciones	Condición	1,44	0.03	0.85
	Privación	1,44	0.23	0.63
	Condición x privación	1,44	2.64	0.11



Gráfica 6. Efecto de los tratamientos en la frecuencia de alimentaciones parentales de la tarde del día 4.

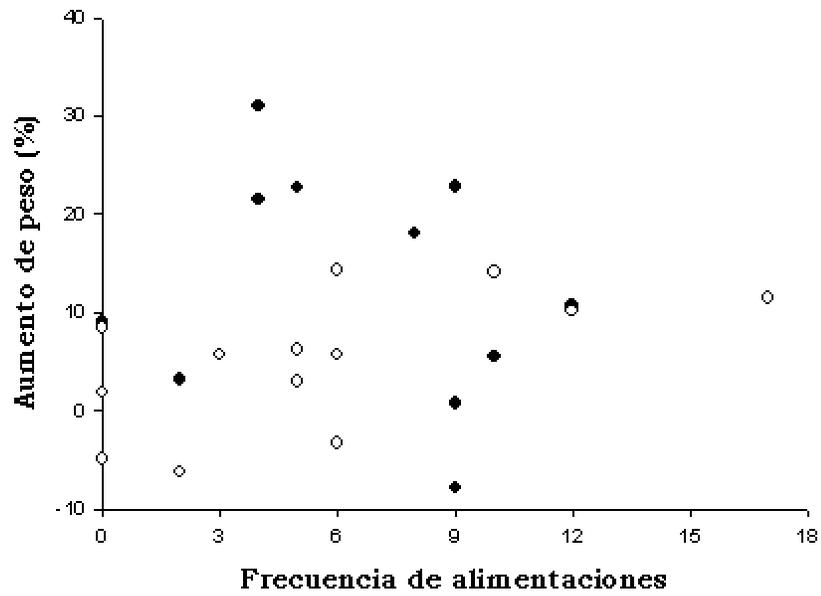
Entre crías alimentadas, las de condición baja recibieron 18% más que las de condición normal, y aunque la diferencia no fue significativa también aumentaron 144% más en peso que las crías de condición normal (5.12% vs 12.51% $t=1.92$, g.l.=22, $p=0.06$; gráfica 7). Sin embargo, ni la condición corporal ni la frecuencia de alimentaciones se relacionaron significativamente con el aumento de peso de las crías alimentadas en el día 4 (tabla 8, gráfica 8)



Gráfica 7. Aumento porcentual de peso en día 4 en crías alimentadas de condición baja y normal.

Tabla 8. Relación entre tratamiento de condición corporal, frecuencia de alimentaciones y aumento de peso de las crías alimentadas en el día 4.

	R²	F	P
<u>Ecuación general</u>	0.16	2.06	0.15
<u>Variables independientes</u>	β	P	
Condición corporal	-7.07	0.08	
Frecuencia de alimentación	0.31	0.49	



Gráfica 8. Relación entre tratamiento de condición corporal, frecuencia de alimentaciones y aumento de peso de las crías alimentadas en el día 4.
 † Condición baja ‡ Condición normal

DISCUSIÓN

Relación entre necesidad y solicitud

Medidas de la intensidad de la solicitud de las crías.

Las medidas de solicitud que se relacionaron más con la condición corporal y la privación de alimento de las crías del bobo de patas azules fueron el porcentaje de tiempo solicitando y la tasa de extensiones. Las crías de condición baja solicitaron durante más tiempo que las de condición normal en la mañana después de la alimentación artificial, reflejando su condición corporal. Entre crías de condición normal, el incremento en esta medida de la mañana a la tarde fue mayor en privadas que en alimentadas, indicando un efecto de la privación a corto plazo. El porcentaje de tiempo solicitando fue la única medida que reflejó el incremento diferencial entre crías de condición baja y normal durante la privación, mostrando una interacción entre los factores (condición corporal y privación de alimento) en las crías de condición normal que habían sido privadas durante solo una noche antes de la alimentación artificial. Por último, esta medida fue la más consistente con los resultados de las variables compuestas (ver apéndice). La tasa de extensiones tuvo un incremento de la mañana a la tarde mayor en crías de condición normal que en crías de condición baja.

Durante la privación, las crías alimentadas de condición normal incrementaron su solicitud de la mañana a la tarde más que las alimentadas de condición baja. Al igual que el porcentaje de tiempo solicitando, la tasa de extensiones fue mayor en crías de condición baja que en crías de condición normal en la mañana del día 4, reflejando así la condición de las crías. La proporción de tiempo en el que las crías realizaron MOCs amplios sin embargo, no estuvo asociada significativamente a la condición corporal ni a la privación, y

tampoco a la interacción entre estos dos factores. Los valores de esta medida, al igual que los de tiempo solicitando y tasa de extensiones, incrementaron de la mañana a la tarde. Este incremento en proporción de tiempo en MOC amplio entre grupos durante la privación sigue un patrón muy similar al incremento entre grupos en el porcentaje de tiempo solicitando. No obstante, cuando combiné esta medida con porcentaje de tiempo solicitando (variable compuesta 3), en crías de condición normal las privadas tuvieron valores significativamente más altos y su incremento de la mañana a la tarde fue mayor que el de las crías alimentadas.

Efecto de la condición corporal

La condición corporal de las crías tuvo efectos más consistentes que la privación en la solicitud de las crías, ya que afectó significativamente sobre la duración de la solicitud y sobre la tasa de extensiones. Este efecto coincide con los encontrados en otros estudios donde se evaluó la relación entre condición corporal y solicitud. Quillfeldt (2002) realizó un estudio observacional donde realizó correlaciones entre la masa corporal de las crías y su edad como medida de condición corporal y encontró que las crías de condición más baja fueron las que tuvieron el número total y la tasa de llamadas más altas. De igual manera, Iacovides y Evans (1998) manipularon la cantidad de alimento dada a crías de gaviota (*Larus delawarensis*) y encontraron que tanto la tasa de llamadas y picotazos como la intensidad de la solicitud fueron mayores en crías de condición corporal baja que en crías de condición corporal alta en distintos períodos de edad.

Desde el punto de vista de los padres, tal vez sea más importante conocer la condición corporal que el hambre de las crías, ya que este factor es el que tiene

repercusiones en su adecuación. Por ello, en el caso de las crías del bobo, a los padres les convendría alimentar más a los que realizaron más extensiones y solicitaron durante más tiempo en la mañana.

Efecto de la privación

Entre las crías de condición normal, las privadas incrementaron de la mañana a la tarde la duración de la solicitud más que las alimentadas. El efecto de la privación a corto plazo ha sido evaluado y relacionado con la solicitud en diversos estudios. Mondloch (1995) manipuló la cantidad de alimento dada a crías de palomas (*Columba livia*) y encontró que 30 minutos después, las privadas estuvieron más tiempo solicitando que las alimentadas. Redondo y Castro (1992) encontraron una relación negativa entre ingesta relativa de alimento durante la hora previa, y la intensidad de solicitud de crías de urracas (*Pica pica*).

Entre crías de condición baja, las privadas también tuvieron un aumento de solicitud durante la privación mayor al de las alimentadas. Sin embargo, esta diferencia fue menor que entre crías privadas y alimentadas de condición normal. Esta diferencia en los aumentos de solicitud entre condiciones tal vez esté asociada a que la diferencia en el aumento de peso entre crías privadas y alimentadas fue mayor en las crías de condición normal que en las crías de condición baja. Las crías alimentadas de condición normal aumentaron de peso 14.17 veces más que las privadas. En cambio, las crías alimentadas de condición baja aumentaron de peso solamente 4.32 veces más que las privadas.

Efecto de la relación entre condición corporal y privación.

Tanto las crías de condición normal como las de condición baja, incrementaron su solicitud durante la privación. Sin embargo, este aumento no fue de la misma magnitud entre crías privadas de condición normal y baja. En las tres medidas de solicitud, las crías de condición normal incrementaron su solicitud más que las de condición baja (aunque el incremento sólo fue significativo en el porcentaje de tiempo solicitando) durante la privación de alimento. A primera instancia, si suponemos que los padres están seleccionados para proveer de alimento a las crías más necesitadas, esta interacción entre los factores, podría indicar que el tiempo solicitando no es una señal confiable para que los padres conozcan la condición de las crías. Ya que cuando estos se enfrentaran a una cría de condición normal hambrienta que solicita durante mucho tiempo, podrían responder más a esta señal intensa que cuando se enfrentaran a una cría de condición baja también hambrienta pero que solicita durante poco tiempo. Los padres podrían realizar esfuerzos de forrajeo y provisión de alimento que no estarían relacionados con la condición corporal de las crías. Sin embargo, si tomamos en cuenta lo que sugieren los modelos de solicitud como señal honesta basados en la teoría del handicap, podríamos ver que las crías de condición baja podrían tener impedimentos para exagerar su solicitud con el fin de obtener recursos extras de los padres. La teoría del handicap sugiere que una señal puede proveer información honesta acerca de la condición del señalador, si es costosa de producir (Zahavi, 1987). Para la conducta de solicitud, este costo podría ser en términos de riesgo de depredación ó de gasto energético (Kilner y Johnstone, 1997). En este caso entonces, existiría una relación entre necesidad de alimento y beneficio potencial en términos de adecuación. Siguiendo

este supuesto, las crías de condición normal podrían haber simulado un nivel exagerado de necesidad para obtener alimento extra de los padres, pero si la solicitud implica un costo energético, sólo si las crías estaban realmente necesitadas, los beneficios por el alimento extra proveído por los padres, sobrepasarían los costos de la solicitud intensa. Si como sugieren Metcalfe y Monaghan (2001), la extensión de la privación a corto plazo implica importantes riesgos en el desarrollo de las crías, entonces este componente de la necesidad de las crías, estaría opacando al de la condición corporal y los niveles de necesidad de las crías de ambas condiciones estarían siendo igualadas durante este período. Esto implicaría que las crías de condición normal, estarían siendo honestas con la intensidad de su solicitud.

Relación entre solicitud y alimentación parental

Solicitud y alimentación

La hipótesis de solicitud como señal honesta predice que los padres alimentarán más 1) a las crías cuya solicitud sea más intensa y 2) a las crías cuya intensidad de solicitud se correlacione a su vez, con la condición corporal o la privación de alimento. Por ello esperábamos que los padres alimentaran con mayor frecuencia a las crías que solicitaron durante más tiempo y que tuvieron una tasa de extensiones mayor. En consistencia con estas predicciones, la frecuencia de alimentación fue mayor para las crías que solicitaron durante más tiempo. Este resultado es consistente con la relación positiva entre duración de llamadas y tamaño de provisiones de alimento que encontró Quillfeldt (2002).

Aunque no haya habido diferencia significativa entre tratamientos en el número de alimentaciones que recibieron las crías antes de la privación, el día 4, los padres proveyeron mayor número de veces a las de condición baja, que solicitaron más que las de condición normal. Esto podría indicar que a una intensidad baja de solicitud, los padres responden adaptativamente a la necesidad de las crías. Inversamente, durante la privación de alimento, los padres alimentaron con mayor frecuencia a las crías que solicitaron por más tiempo, es decir, a las de condición normal. Podría ser que los padres redujeran la frecuencia de alimentación a las crías de condición baja a favor de sus intereses si pensamos que una cría hambrienta de condición baja representa una cría demasiado débil en la cual no conviene invertir mucho por que es un período de crecimiento largo y tiene pocas probabilidades de convertirse en un adulto de buena calidad. Una cría hambrienta de condición normal en cambio, podría representar una inversión con mayores probabilidades de éxito en términos evolutivos (Kilner, comunicación personal). No obstante, si consideramos la intensidad de la solicitud como una señal de la calidad de las crías, entonces las de condición baja no podrían considerarse de menor calidad que las de condición normal, ya que durante los cuatro días que duró el experimento, estas crías no dejaron de solicitar persistentemente. Tampoco hay evidencia de que los padres redujeran su tasa de solicitud a estas crías, al contrario, durante los cuatro días, los padres traían alimento al nido e intentaban tenazmente alimentar a su cría.

Como ya discutimos antes, la explicación más plausible es que las crías de condición normal podrían haber igualado en necesidad a las crías de condición baja durante la privación y entonces los padres estarían también respondiendo adaptativamente a la intensidad de la solicitud de estas crías.

Solicitud y aumento de peso en las crías

Contrario a lo que esperábamos, en las crías alimentadas el aumento de peso estuvo relacionado significativamente con la proporción de tiempo en MOC amplio solamente. Ninguna medida de necesidad que nosotros realizamos (condición corporal, privación y relación entre estos dos factores) estuvo relacionada con esta dimensión de la solicitud. Es probable que aunque los padres no alimentaron frecuentemente a las crías que tuvieron una proporción mayor de tiempo en MOC amplio, les proporcionaron cantidades más grandes en cada alimentación y por eso existe esta relación con el aumento de peso. Si conjeturamos que este componente de la solicitud está relacionado a la calidad de las crías, entonces podríamos decir que los están respondiendo a la fuerza de la solicitud a favor de sus intereses.

BIBLIOGRAFÍA

- Bergstrom C.T. and Lachmann M. 1997. Signalling Among Relatives. III. Talk is cheap. Proceedings of the National Academy of Sciences, USA 95: 5100-5105.
- Cotton PA, Kacelnik A, y Wright, J. 1996. Chick begging as a signal: are nestlings honest? Behavioral Ecology 7: 178-182.
- Dawkins MS y Guilford T. 1991. The corruption of honest signalling. Animal Behavior 41: 865-873.
- Dowdy S, Wearden S. 1991. Statistics for research. Segunda edición. New York: Wiley series and probability and mathematical statistics.
- Drummond H, González E y Osorno JL. 1986. Parent offspring cooperation in the blue-footed bobby (*Sula nebouxi*) social roles in infanticidal brood reduction. Behavioral Ecology and Sociobiology 19: 365-372.
- Drummond H, Osorno JL, Torres R, García Chavelas C, Larson HM. 1991. Sexual size dimorphism and sibling competition: implications for avian sex ratios. American Naturalist 138: 623-641
- Drummond H y García Chavelas C. 1989. Food shortage influences sibling aggression in the blue-footed bobby. Animal Behavior 37: 806-819.
- Godfray HCJ. 1991. Signalling of need by offspring to their parents. Nature 352: 328-330.
- Godfray HCJ. 1995. Signalling of need between parents and young: parent-offspring conflict and sibling rivalry. American Naturalist 146:1-24
- Godfray HCJ y Johnstone RA. Models of begging as a signal of need. En: Wright J y Leonard ML (eds) 2002. The evolution of begging, Kluwer Academic Publishers. The Netherlands
- Guerra M y Drummond H. 1995. Reversal sexual size dimorphism and parental care: minimal division of labor in the blue-footed bobby. Behaviour 132: 479-496.
- Granadeiro JP, Bolton M, Silva MC, Nunes M y Furness RW. 2000. Responses of breeding Cory's shearwater *Calonectris diomedea* to experimental manipulation of chick condition. Behavioral Ecology 11: 274-281.

- Iacovides S y Evans RM. 1998 Begging as graded signals of need for food in young ring-billed gulls. *Animal Behavior* 56:79–85.
- Kilner RM. 1995. When do canary parents respond to nestling signals of need? *Proceedings of the Royal Society of London Series B* 260: 343-348
- Kilner RM y Johnstone RA. 1997. Begging the question: are offspring solicitation behaviours signals of need? *TREE* 12: 11-15.
- Leonard M y Horn AG. 2001. Begging calls and parental feeding decisions in tree swallows (*Tachycineta bicolor*) *Behavioral ecology and sociobiology* 49: 170-175.
- Martin P y Bateson P. 1996. *Measuring behaviour. An introductory guide.* Cambridge University Press, Londres.
- Metcalfe NB y Monaghan P. 2001. Compensation for a bad start: grow now, pay later. *TREE* 16: 254-260.
- Mondloch CJ. 1995. Chick hunger and begging affect parental allocation of feedings in pigeons, *Animal Behaviour* 49: 601-613.
- Mock DW y Parker GA. 1997. *The Evolution of Sibling Rivalry.* Oxford University Press, Oxford.
- Nelson JB. 1978. *The Sulidae: Gannets and Boobies.* Oxford University Press, London.
- Price K, Harvey H y Ydenberg R. 1996. Begging tactics of nestling yellow-headed blackbirds, *Xanthocephalus xanthocephalus*, *Animal Behavior* 51: 421-435.
- Quillfeldt P. 2002. Begging in the absence of sibling competition in Wilson's storm-petrels, *Oceanites oceanicus*. *Animal Behavior* 64: 579-587.
- Redondo T y Castro F. 1992. Signalling of nutritional need by magpie nestlings. *Ethology* 92: 193-204.
- Ricklefs RE. 1992. The roles of the parent and chick in determining feeding rates in Leach's storm-petrel. *Animal Behavior* 43: 895–906.
- Rodríguez-Gironés MA, Cotton PA, Kacelnik A, 1996. The evolution of begging: signaling and sibling competition. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA* 93:14637-14641.
- Royle NJ, Hartley, IR y Parker GA. 2002. Begging for control: when are offspring solicitation behaviours honest? *TREE* 17:434-440.

- Torres, R. 1996. Proporción de sexos e inversión diferencial en hijos e hijas en el Bobo de patas azules. PhD dissertation. Universidad Nacional Autónoma de México, México.
- Torres, R. y Drummond, H. 1999. Does large size make daughters of the blue-footed bobby more expensive than sons? *Journal of Animal Ecology* 68: 1133-1141.
- Trivers 1974. Parent-offspring conflict. *American Zoologist* 14:249-264
- Zahavi A, 1987. The theory of signal selection and some of its implications. In: *International symposium of biological evolution* (Delfino VP, ed). Bari: Adriatica Editrice; 305 -327.

APENDICE

Variables compuestas

Promedíé el porcentaje de tiempo solicitando con las otras dos medidas de solicitud, proporción de tiempo en MOC amplio y tasa de extensiones, para evaluar si en composición podían reflejar de manera más sensible la intensidad de la solicitud de las crías. La primera medida compuesta (variable compuesta 1) consistió en el promedio de porcentaje de tiempo solicitando, la tasa de extensiones y la proporción de tiempo en MOC amplio. La segunda (variable compuesta 2) en el promedio de porcentaje de tiempo solicitando con la tasa de extensiones y la tercera (variable compuesta 3) en el promedio de porcentaje de tiempo solicitando con la proporción de tiempo en MOC amplio. Calculé estas tres medidas compuestas para cada turno de observación, mañana (0700 a 1000 h) y tarde (1500 a 1800 h).

En general, los resultados de los análisis con las medidas compuestas fueron muy similares entre sí y coincidieron con los resultados de las medidas de solicitud, principalmente con el porcentaje de tiempo solicitando. Las únicas diferencias en los resultados entre las medidas independientes y las compuestas, ocurrieron en las pruebas de ANOVA con los datos de las crías de condición normal y con los datos de las crías privadas. En crías de condición normal, el efecto no significativo de la privación en las medidas independientes de solicitud (Tabla 3) resultó significativo para las tres medidas compuestas (Apéndice 2). En el análisis con las medidas independientes, aunque no hubo diferencia significativa entre crías privadas y alimentadas de condición normal en el porcentaje de tiempo solicitando, sí hubo una tendencia en esta dirección (Gráfica 2). En crías privadas, la interacción entre turno y condición que fue

significativa en porcentaje de tiempo solicitando (Tabla 4), no fue significativa para ninguna de las tres variables compuestas (Apéndice 3).

Apéndice 1. ANOVA de dos factores. Efecto de la condición corporal y la privación de alimento en las medidas compuestas de solicitud de la mañana de las crías.

Variable dependiente	Factor	g.l.	F	p
Variable compuesta 1	Condición	1,41	3.56	0.06
	Privación	1,41	0.028	0.86
	condición x privación	1,41	0.36	0.55
Variable compuesta 2	Condición	1,41	2.66	0.11
	Privación	1,41	0.006	0.93
	condición x privación	1,41	0.83	0.57
Variable compuesta 3	Condición	1,41	4.79	0.03
	Privación	1,41	0.12	0.72
	condición x privación	1,41	0.32	0.57

Apéndice 2. ANOVA (turno x privación). Efecto de la privación de alimento en las medidas compuestas de la solicitud de las crías de condición normal y crías de condición baja.

Variable dependiente	Factor	g.l.	F	p
<u>Crías de condición normal</u>				
Variable compuesta 1	turno	1,47	29.00	<0.001
	privación	1,47	3.80	0.06
	turno x privación	1,47	5.50	0.02
Variable compuesta 2	turno	1,47	36.55	<0.001
	privación	1,47	3.84	0.06
	turno x privación	1,47	6.91	0.01
Variable compuesta 3	turno	1,47	40.66	<0.001
	privación	1,47	4.44	0.04
	turno x privación	1,47	7.39	0.01
<u>Crías de condición baja</u>				
Variable compuesta 1	turno	1, 41	19.77	<0.001
	privación	1, 41	0.58	0.45
	turno x privación	1, 41	0.64	0.43
Variable compuesta 2	turno	1, 41	19.07	<0.001
	privación	1, 41	0.86	0.36
	turno x privación	1, 41	0.62	0.43
Variable compuesta 3	turno	1, 41	33.01	<0.001
	privación	1, 41	0.50	0.48
	turno x privación	1, 41	1.04	0.31

Variable compuesta 1:

$$\frac{(\% \text{ tiempo solicitando} + \text{tasa de extensiones} + \text{proporción de tiempo en MOC amplio})}{3}$$

Variable compuesta 2:

$$\frac{(\% \text{ tiempo solicitando} + \text{tasa de extensiones})}{2}$$

Variable compuesta 3:

$$\frac{(\% \text{ tiempo solicitando} + \text{proporción de tiempo en MOC amplio})}{2}$$

Apéndice 3. ANOVA (turno x condición). Efecto de la condición corporal y el turno (mañana o tarde) en las medidas compuestas de solicitud de las crías privadas.

Variable dependiente	Factor	g.l.	F	p
Variable compuesta 1	turno	1,41	28.36	<0.001
	condición	1,41	0.02	0.86
	turno x condición	1,41	1.07	0.31
Variable compuesta 2	turno	1,41	39.31	<0.001
	condición	1,41	0.00	0.94
	turno x condición	1,41	1.41	0.24
Variable compuesta 3	turno	1,41	46.85	<0.001
	condición	1,41	0.00	0.99
	turno x condición	1,41	2.31	0.14

Variable compuesta 1:

$$\frac{(\% \text{ tiempo solicitando} + \text{tasa de extensiones} + \text{proporción de tiempo en MOC amplio})}{3}$$

Variable compuesta 2:

$$\frac{(\% \text{ tiempo solicitando} + \text{tasa de extensiones})}{2}$$

Variable compuesta 3:

$$\frac{(\% \text{ tiempo solicitando} + \text{proporción de tiempo en MOC amplio})}{2}$$