

UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO

FACULTAD DE CIENCIAS

**“Desarrollo de las jerarquías de dominancia en nidadas del
bobo de patas azules”**

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 :
IRERI BRUMÓN MARTÍNEZ

DIRECTOR DE TESIS: 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.

Hoja de Datos del Jurado

1. Datos del alumno
Brumón
Martínez
Ileri
55 89 59 60
Universidad Nacional Autónoma de México
Facultad de Ciencias
Biología
097106113
2. Datos del tutor
Dr.
Hugh Michael
Drummond
Durey
3. Datos del sinodal 1
Dr.
Constantino de Jesús
Macías
García
4. Datos del sinodal 2
M. en C.
Alejandro
González
Voyer
5. Datos del sinodal 3
Dr.
Adolfo Gerardo
Navarro
Sigüenza
6. Datos del sinodal 4
Dr.
Javier
Nieto
Gutiérrez
7. Datos de la Tesis
Desarrollo de las jerarquías de dominancia en nidadas del bobo de patas azules
78 p
2006

"Never regard study as a duty, but as the enviable opportunity to learn to know the liberating influence of beauty in the realm of the spirit for your own personal joy and to the profit of the community to which your later work belongs"
Albert Einstein

Con cariño...

A mis papás,
por apoyar siempre mis decisiones,
por impulsarme a seguir adelante día con día
y por alentarme a buscar y alcanzar nuevos objetivos.

A mis hermanos,
por estar siempre conmigo,
por escuchar, ayudar y por mostrarme otras formas de ver.

"There is one thing even more vital to science than intelligent methods; and that is, the sincere desire to find out the truth, whatever it may be"
Charles Sanders Pierce

AGRADECIMIENTOS

A Hugh por introducirme al estudio de la conducta, darme la oportunidad de trabajar con los bobos, guiarme durante el desarrollo de este trabajo, sus comentarios, su confianza y paciencia y por todo lo que me ha enseñado.

A mis sinodales Constantino Macías, Alejandro González, Adolfo Navarro y Javier Nieto por sus valiosos comentarios para que esta tesis fuera mejor.

A Claudia Valderrábano, Tatjana Benavides, Leonora Milán, Atenea Lima, Fabricio Villalobos, Germán Chávez, Oliva Castañeda, Carlos Salas y Ana María Clavijo por su gran apoyo. A Cristina Rodríguez por su apoyo logístico.

A la Universidad Nacional Autónoma de México (PAPIIT2007023) y al CONACYT (47599-Q) por haber financiado el trabajo de campo. A la SEMARNAT por los permisos otorgados para trabajar en el Parque Nacional Isla Isabel (permiso 01916), y a la Armada de México por el apoyo logístico.

A Emma, Bety, Cheko, Carmen, Selene, Itzel quienes hicieron que la estancia en la Isla fuera más placentera. Así como a los pescadores por apoyarnos y hacer amena la estancia.

A Miguel, Itzia, Larisa, Adriana, Alex, Jaime, Chelén, Irene, Tino, Rox y demás personas del Laboratorio de Conducta Animal por hacer tan agradable y llena de risas mi estancia en él, y por sus comentarios que enriquecieron este trabajo desde el principio.

A Fab, Alma, Leos, Par, Ixchel, las Reyna Fabián, Ayim, Patrón, Liber, Carlitos, Juanis y todos aquellos compañeros con los que conviví durante la carrera haciendo inolvidable la experiencia.

ÍNDICE

RESUMEN	6
INTRODUCCIÓN	
1. Jerarquías en nidadas de <i>Sula nebouxii</i>	7
Reproducción en <i>Sula nebouxii</i>	7
Tamaño de puesta y nidada	7
Éxito reproductivo, muerte de 2as. y 3as. crías	8
Reducción facultativa de la nidada	9
Jerarquías de dominancia en <i>S. nebouxii</i>	10
2. Control próximo del agonismo en aves	11
3. Desarrollo de la dominancia-subordinación	18
MÉTODOS	
Muestra	23
Registro de la conducta	24
Categorías conductuales	25
Análisis de datos	25
RESULTADOS	
A. Nidadas de dos crías	29
Diferencias entre crías dominantes y subordinadas	29
Desarrollo de la agresión física (picotazos y mordidas)	30
Desarrollo de la sumisión (causada por picotazos y mordidas)	30
Relación agresión recibida-sumisión	31
Gritos de amenaza	32
B. Comparación de nidadas de dos crías versus nidadas de tres crías	34
Cría A	34
Cría B	35
DISCUSIÓN	
Desarrollo dominancia-subordinación	36
Ontogenia de la agresión	38
Ontogenia de la sumisión	41
Sustitución de agresiones físicas por amenazas	43
Comparación con nidadas de tres crías	45
Las estrategias de las dos crías	47
LITERATURA CITADA	49
MAPA, TABLA Y FIGURAS	55

APÉNDICES

Apéndice A	63
Apéndice B	69
Apéndice C	72
Apéndice D	74
Apéndice E	76
Apéndice F	78

RESUMEN

En nidadas de dos crías del bobo de patas azules (*Sula nebouxii*) se establece una relación de dominancia-subordinación en la que generalmente la cría que eclosiona primero adopta el papel de dominante, agrediendo frecuentemente a la segunda cría, que adopta el papel de subordinada. Los mecanismos por los cuales se forma esta relación de dominancia se han estudiado experimentalmente, pero no existe una descripción detallada en condiciones naturales de cómo se forma y se mantiene la relación. El objetivo del presente estudio fue entender como se establece la relación de dominancia en nidadas de dos crías mediante la descripción de sus conductas agonísticas. En 83 nidadas de dos crías, la agresión física de las crías dominantes y subordinadas aumentó progresivamente hasta un pico (5.5 agresiones/h a los 20-24d y 1.1 agresiones/h a los 15-19d, respectivamente) y luego decreció. La agresión física máxima de las crías dominantes fue 3.9 veces mayor que la de las crías subordinadas y su disminución ocurrió después de que las crías subordinadas alcanzaron su nivel máximo de sumisión. La sumisión de las crías dominantes y subordinadas aumentó hasta un nivel máximo y luego se mantuvo estable (55% a los 30-34d y 87% a los 15-19d, respectivamente). Los niveles de sumisión alcanzados por las crías estuvieron fuertemente correlacionados con la cantidad de agresión que recibieron. Las dos crías sustituyeron progresivamente sus agresiones físicas por gritos de amenaza, a pesar de que las amenazas fueron menos efectivas que las agresiones físicas causando sumisión. Las amenazas de las crías dominantes se volvieron progresivamente más eficaces para causar sumisión en las crías subordinadas. Inferimos que el aumento de la agresión de las crías puede ser resultado del proceso de maduración, de la experiencia en agredir y de las oportunidades para agredir, así como del entrenamiento como ganador. La disminución de la agresión puede ser resultado del apaciguamiento. La sumisión de las crías puede aumentar por el proceso de maduración y por la cantidad de agresiones recibidas (el entrenamiento como perdedor), y luego mantenerse con un nivel menor de agresiones recibidas. La sustitución de las agresiones físicas por amenazas puede deberse al proceso de maduración y al aumento en la movilidad de las crías. Las tendencias agresivas y sumisas de cada cría se desarrollan de forma más o menos independiente y los entrenamientos de ganador o perdedor juegan un papel importante en la forma y nivel en que cada una de estas tendencias se desarrolla.

INTRODUCCIÓN

El bobo de patas azules (*Sula nebouxii*) es un ave marina que se reproduce en las islas de la zona tropical de la costa oeste de México, Panamá, Ecuador y Perú. En México se reproduce en las islas Revillagigedo, Tres Marías, Marietas, Isla Isabel y San Pedro Mártir, entre otras islas (Nelson 1978, Castillo y Chávez Peón 1983). Es un ave que presenta interacciones agonísticas entre sus crías y fratricidio facultativo (Nelson 1978), en el cual las crías más jóvenes de una nidada tienen una buena oportunidad de sobrevivir pero algunas veces mueren (Mock y Parker 1997, Drummond 2001b). Se cree que las dos funciones principales del agonismo son incrementar el acceso personal a los recursos parentales y obtener un estatus de dominancia (Drummond 2001b). El intervalo de eclosión de cuatro días entre las crías permite a la cría mayor establecer la dominancia, la cual se mantiene durante todo el periodo de desarrollo. En muchas nidadas las dos crías empluman, pero si el alimento escasea, una de las crías muere, por lo general la cría menor. De esta forma sólo se produce una cría sana, en lugar de dos crías débiles (Nelson 1978).

1. Jerarquías en nidadas de *Sula nebouxii*

Reproducción en *Sula nebouxii*

Tamaño de puesta y nidada

El bobo de patas azules pone entre uno y tres huevos (30.8% y 11% de puestas, respectivamente), aunque el tamaño de puesta más común es de dos huevos (57.4%). En Isla Isabel el promedio del tamaño de puesta es de 1.82 ± 0.66 ($X \pm d.e.$; Castillo y Chávez Peón 1983).

Solamente entre el 20.5 y el 29.4% de los huevos puestos ($n = 3543$ y 861 , respectivamente) eclosiona (García y Saavedra 1997). De 130 huevos eclosionados en 1981, 55 pertenecían a nidadas de un huevo, 60 a nidadas de dos y 15 a nidadas de tres (Castillo y Chávez Peón 1983). La proporción de nidadas de una, dos o tres crías es de 61.1%, 33.3% y 5.6%, respectivamente. Esto quiere decir que a pesar de que el tamaño de puesta más común es de dos huevos, el tamaño de nidada más común es de una cría.

Éxito reproductivo, muerte de 2as. y 3as. crías.

De 1982-1993, en una muestra de 1,466 críos en Zona de Trabajo (ZT) y de 1989 y 1991-1993, en una muestra de 337 críos en Costa Fraguatas (CF), la supervivencia global de las crías a los 70 días (d) de edad fue de 47.9% en ZT y de 62.3% en CF. La supervivencia de las crías únicas fue de 45.3% en ZT y de 60.6% en CF, a los 70d. En las nidadas de dos crías, donde la cría mayor generalmente domina a su hermana, las primeras crías sobrevivieron significativamente más que sus hermanas hasta los 70d (53.5% *versus* 41.8%), pero su supervivencia no fue mayor a los 30d (53.1% *vs.* 48%) en ZT; en cambio, en CF la supervivencia de la primera cría no fue significativamente mayor que la de su hermana ni a los 30d (69.9% *vs.* 58.2%) ni a los 70d (68.3% *vs.* 58.2%). En nidadas de tres crías, la primera y la segunda crías sobrevivieron significativamente más que su hermana a los 70d (69.6%, 63.6% y 34.8%, respectivamente) en ZT, pero en CF no hubo diferencias significativas en la supervivencia de las crías a los 70d (75%, 87.5% y 37.5%; García y Saavedra 1997). Los datos sugieren diferencias entre la supervivencia de las primeras y las segundas crías de nidadas de tres crías, esta diferencia no ha podido ser demostrada.

La mayor probabilidad de muerte de la cría marginal hasta los 30d de edad ocurre durante los dos primeros días de vida (12%) en nidadas de dos crías y de 0-2d y 21-23d (13%) en nidadas de tres crías (García y Saavedra 1997).

Reducción facultativa de la nidada

Muchas especies de aves como búhos (Strigiformes), cuervos (Corvidae) y halcones (Falconidae) inician la incubación inmediatamente después de la puesta del primer huevo y esto ocasiona que los huevos eclosionen con varios días de diferencia (Lack 1954). En estas especies, las crías que eclosionan primero han recibido más alimento antes de que sus hermanas eclosionen. Por esta razón, las crías más jóvenes generalmente son más pequeñas y débiles, y mueren con mayor probabilidad. La causa principal de muerte es la inanición (Lack 1954). La iniciación de la incubación antes de que la puesta esté completa es una adaptación para poder ajustar rápidamente el tamaño de la nidada a aquel que los padres puedan alimentar adecuadamente dependiendo de la cantidad de alimento disponible (Lack 1954 y 1966). En estas especies, el tamaño de puesta normal usualmente es más grande que el número de crías que los padres pueden criar en un año promedio y los huevos extra son una reserva que puede ser utilizada en los años buenos, cuando el alimento es abundante (Schüz 1943 citado por Lack 1966, Lack 1954). El alimento va a las crías que eclosionan primero, que son más grandes. Una vez que las crías mayores están satisfechas, si el alimento es abundante las más jóvenes reciben suficiente alimento, pero si el alimento es escaso entonces no es asignado a crías que de todos modos morirán (Lack 1966). Esta “reducción facultativa de la nidada” se ha encontrado en especies que tienen largos periodos de anidación (Lack 1966).

En el bobo de patas azules la reducción de la nidada es facultativa y ocurre a través de la agresión fratricida: el hermano mayor con frecuencia le permite a su hermano menor coexistir, pero hace valer su dominancia cuando es necesario (Nelson 1978). Al escasear el alimento, la cría mayor libera su conducta hostil. La reducción facultativa de nidada permite ajustar eficientemente el tamaño de la nidada en temporadas en las que el alimento es escaso, mientras que en tiempos buenos es posible criar hasta tres crías (Nelson 1978).

Jerarquías de dominancia en *S. nebouxii*

Las crías del bobo de patas azules (*S. nebouxii*) de nidadas de dos crías establecen una jerarquía de dominancia-subordinación donde la cría mayor generalmente adopta el papel de dominante y la menor el de subordinada. Los papeles se asignan por las diferencias en edad, tamaño, peso y madurez debidas a la eclosión asincrónica. La cría mayor ataca y amenaza a su hermana menor durante todo el periodo de desarrollo y la cría menor generalmente responde con posturas ritualizadas de sumisión como “bill down and face away” que se cree que inhiben futuras agresiones (Drummond et al. 1986). Las agresiones involucran picotazos en nuca, cabeza y cuerpo, mordidas, empujones y amenazas vocales ásperas (Drummond 1999). En Isla Isabel en una muestra de seis nidadas, las crías dominantes alcanzaron un pico de agresión máximo a la edad de 10-20d y después redujeron su tasa de agresión hacia la cría subordinada. Mientras que las crías subordinadas tuvieron un pico de agresión entre los 5 y 10d de edad y cada vez se sometieron más a su hermana mayor hasta alcanzar un nivel máximo que mantuvieron por el resto del periodo (Drummond et al. 1986). Esta jerarquía de dominancia implica un aprendizaje de ganador y perdedor, en que la cría dominante aprende a ser agresiva y a ganar los encuentros con su

hermana, en tanto que la cría subordinada aprende a perder y a someterse (Drummond y Osorno 1992).

En nidadas de tres crías del bobo de patas azules se forma una jerarquía lineal de dominancia de acuerdo al orden de eclosión. La cría A domina a sus dos hermanas menores (B y C) y la cría C se somete a sus dos hermanas mayores (A y B). Al parecer, la cría B tiene un doble aprendizaje: como perdedora con respecto a la cría A y como ganadora con respecto a la cría C. Esto quizá implica que dichos aprendizajes son independientes y no necesariamente excluyentes, dado que pueden presentarse en un mismo individuo (Valderrábano 2004). En 18 nidadas de tres crías de Isla Isabel se encontró que la cría mayor de cada par (A-B, B-C y A-C) emitió más agresiones que la otra. La agresión de las tres crías aumentó hasta un pico y luego disminuyó. Las crías A, B y C alcanzaron su nivel de agresión máximo a diferentes edades: 30-34d, 25-29d y 10-14d, respectivamente. Además, la sumisión de las crías B y C a las agresiones recibidas aumentó progresivamente con la edad y alcanzaron niveles máximos de sumisión de 90% y 100%, respectivamente. Sorprendentemente las crías A también aumentaron progresivamente su nivel de sumisión, sin embargo su nivel máximo de sumisión sólo fue de 40% (Valderrábano 2004).

2. Control próximo de la agresión en aves

La ocurrencia y la intensidad del agonismo entre crías son afectadas por numerosos factores que no son independientes, como la cantidad de alimento, el método de alimentación parental, la edad y el tamaño relativo de las crías, el tamaño de la nidada, la madurez de las crías, la experiencia agonística, la conducta del hermano, la situación hormonal y la conducta parental (Drummond 2001a).

El alimento es el recurso último que ha llevado al conflicto entre hermanos en especies con reducción de nidada, por lo tanto se espera que la agresión de las crías varíe inversamente con la cantidad de alimento que aportan los padres y que consumen los jóvenes (Mock et al. 1987, Drummond 2001b). Varios estudios de campo apoyan esta hipótesis de la cantidad de alimento, y demostraron que las peleas entre las crías aumentaron en días, estaciones o localidades en que los padres aportaron menos alimento o cuando la disponibilidad del alimento era baja (e.g., Poole 1979, 1982; Braun y Hunt 1983; Irons 1992 citados por Drummond 2001a). En cuatro especies con reducción de nidada facultativa (bobo de patas azules *S. nebouxii*, gaviota patinegra *Rissa tridactyla*, arao aliblanco *Cephus grylle* y gavilán pescador *Pandion haliaetus*) se encontró una relación entre privación de alimento y agresión, cuando se manipuló la alimentación de las crías (Irons 1992 citado por Drummond 2001a, Cook et al. 2000, Machmer e Ydenberg 1998). Sin embargo, el aumento en agresión en tres de ellas puede haberse debido a la frustración causada por el impedimento de la alimentación exacerbada por el hambre (cf. Duncan y Wood-Gush 1971 citado por Drummond 2001b). En la mayoría de las especies con reducción facultativa de nidada donde se presenta agresión, las peleas ocurren en todas las nidadas (con más de una cría) y el consumo de alimento podría ser un factor que modera su intensidad (Drummond 2001a).

En el bobo de patas azules se demostró experimentalmente que la agresión de las crías aumenta cuando el alimento escasea. Cuando a pares de crías se les impidió la ingestión del alimento provisto por los padres durante algunos días, las tasas de picotazos y de amenazas de la cría mayor aumentaron hasta casi 550% (Drummond y García Chavelas 1989, Núñez de la Mora et al. 1996). Además, cuando parearon crías subordinadas no

emparentadas después de haberlas privado de alimento en diferentes medidas, el individuo con mayor privación se volvió agresivamente dominante excepto cuando era más pequeño (Rodríguez-Gironés et al. 1996).

La hipótesis del método de alimentación (Drummond 2001a), también conocida como hipótesis del tamaño de presa (Mock 1984), propone que las crías son más propensas a pelear cuando reciben paquetes pequeños y monopolizables de alimento directamente en sus bocas, que cuando reciben grandes paquetes que son dejados en el sustrato para el consumo indirecto (Mock 1985, Drummond 2001b). Los estudios de ardeidos que apoyan la hipótesis no lograron controlar la privación de alimento adecuadamente, y en dos estudios, uno de campo y uno de desarrollo, la hipótesis fue contradicha, por lo que su validez está en duda (cf. Mock et al. 1987, Pinson y Drummond 1993, Mock 1984). Drummond (2001a) propuso una hipótesis alternativa para explicar la distribución de la agresión en diferentes especies con crías altriciales. Para que ocurra la agresión física es necesario que las crías estén cerca una de otra. Si el alimento está concentrado en un espacio restringido, la agresión será más probable debido a que el acercamiento a la comida permite que las crías estén lo suficientemente cerca para atacarse entre ellas. Si el atacar permite una prioridad de alimentación, se espera que suceda un ataque tanto con alimentación directa como indirecta.

En especies fraticidas, una alta mortalidad de la cría más pequeña está asociada con las grandes desigualdades en edad o tamaño entre las crías (Drummond 2001b). Las diferencias iniciales debidas a la eclosión asincrónica se modifican con el crecimiento diferencial que existe entre crías mayores y menores o entre machos y hembras (Drummond et al. 1991). Se ha observado, natural y experimentalmente, que entre más

grande sea el intervalo de eclosión la probabilidad o rapidez de muerte de las crías de menor edad aumenta en la garza garrapatera (*Bubulcus ibis*), el págalo del polo sur (*Catharacta maccormicki*), el bobo enmascarado (*Sula dactylatra*) y en las crías de aves rapaces (Mock y Ploger 1987, Young 1963, Spellerberg 1971, Anderson 1989, Meyburg 1974, Newton 1977 citados por Drummond 2001b). No obstante, la elevada mortalidad de las crías menores, provocada por grandes intervalos de eclosión, puede deberse a que las crías mayores son mejores oponentes por las ventajas en tamaño y madurez (Drummond 2001b). Los rangos de dominancia en una nidada suelen seguir el orden de eclosión, sin importar si los intervalos de eclosión son sólo de horas. A pesar de que el tamaño relativo y la madurez afectan la capacidad de pelear y el resultado de las peleas, parece que las crías son capaces de detectar y responder al tamaño relativo sin necesidad de pelear (Drummond 2001b). Cuando las crías son de tamaño similar o hay poca diferencia entre ellas, la agresión tiende a aumentar (Machmer y Ydenberg 1998, Cook et al. 2000). En experimentos donde han intercambiado huevos para reducir el intervalo de eclosión, se demostró que se formaron relaciones de dominancia, sin embargo ésta no fue muy clara en las garzas garrapateras, las cuales presentaron peleas con mayor frecuencia (Fujioka 1985b, Mock y Ploger 1987).

La eclosión asincrónica de cuatro días del bobo de patas azules (Nelson, 1978) facilita la formación de la jerarquía de dominancia. Cuando se parearon crías únicas, en 12 de 13 pares, la cría más grande emitió más agresiones y menos sumisiones que la cría más pequeña. La relación de dominancia se creó en pocos minutos y con poca interacción conductual. Aun cuando las diferencias de tamaño entre las crías eran mínimas, los resultados fueron los mismos (Drummond y Osorno 1992). Posiblemente, la evaluación del

tamaño relativo permite decidir si las crías atacarán o se someterán. Las crías subordinadas que fueron pareadas con crías dominantes de menor tamaño se volvieron agresivas, lo cual no ocurrió cuando sus compañeros dominantes eran más grandes (Drummond y Osorno 1992). Por otro lado, cuando las crías dominantes se aparearon permanentemente con crías de la misma edad, las agredieron tres veces más que aquellas que se aparearon con compañeros más pequeños (Osorno y Drummond 1995). Del mismo modo, cuando se aparearon permanentemente con crías muy pequeñas también aumentaron su agresión, cuando los intervalos de eclosión fueron duplicados.

En especies con reducción facultativa de nidada parece haber agresión más intensa en las nidadas más grandes. Por ejemplo, la tasa de peleas entre las crías aumenta en el garzón cenizo (*Ardea herodias*), la garza grande (*Casmerodius albus*) y la garza garrapatera (Fujioka 1985a, Mock y Parker 1986, David y Berrill 1987 citados por Drummond 2001b). Sin embargo hay poca evidencia o evidencia no concluyente del efecto del tamaño de la nidada en la agresión (Drummond 2001b). Drummond (2001b) propuso que la agresión ocurre en aquellas especies donde ésta conduce efectivamente a un mayor acceso al alimento, y que la efectividad de la agresión disminuye con el tamaño de nidada porque la cantidad de castigo que cada individuo recibe se diluye y porque la capacidad del agresor de concentrar la agresión en un cierto individuo es disminuida. Todo esto podría limitar la oportunidad de excluir a los hermanos de la comida. Entre más hermanos haya en un nido, es más difícil apuntar a individuos particulares para obstruirles el acceso, y también la capacidad de reconocimiento individual está limitada numéricamente.

Cada especie probablemente tiene una curva típica de agresión en función de la edad de las crías de cada nivel de la jerarquía de dominancia. Los cambios en la agresión

pueden ser el resultado de desarrollo neuromuscular o del cambio en patrones de sueño o respuestas a estímulos (Drummond 2001b). En especies con reducción de nidada y en especies que se autoalimentan, la agresión inicia poco después de la eclosión de la víctima, incluso horas o días, y persiste mientras sigue viva la cría menor (Drummond 2001b). En las especies con reducción de nidada obligada, la agresión ocurre invariablemente, mientras que la agresión en especies con reducción de nidada facultativa es condicional (Drummond 2001b).

En nidadas del bobo de patas azules la agresión siempre ocurre, pero su intensidad es mediada por la cantidad de alimento y otros factores (Drummond 1987, 1989 y 2001b). Su agresión cambia con la edad y se presenta hasta la edad de 118d (Drummond et al. 1991). En una pequeña muestra de nidadas de dos crías, la agresión de las crías mayores y menores alcanzó un pico y posteriormente disminuyó. La diferencia en las curvas de agresión de estas crías radicó en la edad a la que alcanzaron el pico de agresión y el nivel que cada una alcanzó (Drummond et al. 1986). Drummond (2001b) sugirió que el patrón de la agresión de la cría mayor podría estar asociado con un incremento en su madurez y en el desarrollo de sus capacidades motrices y resistencia y que posiblemente declina en respuesta a las posturas de sumisión que adquiere su hermana. Por su parte, el patrón de agresión de la cría menor está asociado con la maduración y el aprendizaje del papel de subordinada.

Aunque no se han reportado diferencias en tendencias agonísticas entre machos y hembras, se cree que la composición sexual de nidadas de especies con dimorfismo sexual pueda influir en el comportamiento agonístico (Drummond 2001b). En 54 nidadas de dos crías del bobo de patas azules, las relaciones de dominancia fueron estables sin importar la

composición sexual ni la diferencia en tamaño de la nidada, pero no se sabe si la intensidad de la agresión fue mayor cuando por ejemplo las hembras rebasaron a sus hermanos en tamaño (Drummond et al. 1991).

La agresividad y el estatus en las jerarquías de aves adultas son afectados por las hormonas sexuales (Allee et al. 1939 citado por Drummond 2001b). La presencia de esteroides sexuales (andrógenos, estrógenos y progestinas) en la yema de los huevos de aves sugiere que el desarrollo de las aves podría estar influido por ellos (Schwabl y Lipar 2002). Las hormonas que influyen en el agonismo entre crías de especies con reducción de nidada facultativa tienen dos orígenes. Primero, el origen materno. Las madres proveen a los embriones con diferentes cantidades de hormonas, posiblemente de esta forma pueden modular la agresividad de sus crías (Drummond 2001b). En muchas especies donde la eclosión asincrónica da lugar a una jerarquía de dominancia entre las crías, hay una distribución diferencial de hormonas esteroides en los huevos de acuerdo a la posición que ocupan en el orden de puesta (Shwabl y Lipar 2002). Schwabl et al. (1997) encontraron que los primeros dos huevos de la garza garrapatera tienen más andrógenos que el tercero, pero su influencia en el agonismo de las crías se desconoce. Y segundo, el origen endógeno. Las crías producen hormonas como resultado de sus experiencias agonísticas u otro tipo de experiencias.

Las crías subordinadas del bobo de patas azules poseen el doble del nivel de corticosterona en la sangre que las crías dominantes, y los niveles de corticosterona en las crías, tanto dominantes como subordinadas, aumentan con la privación de alimento (Núñez de la Mora et al. 1996, Ramos-Fernández et al. 2000). La corticosterona es una hormona que facilita la sumisión en los adultos de los vertebrados (Leshner 1981, 1983 citados por

Drummond 2001b). En las crías subordinadas, la secreción de corticosterona extra podría ser resultado de la subordinación o de las restricciones para ingerir alimento (Drummond 2001b). Vallarino et al. (2006) encontraron que en nidadas de dos crías, la administración artificial de corticosterona en crías subordinadas de 12d de edad produjo un incremento en su tasa de sumisión espontánea.

Aparentemente los padres no se involucran en los pleitos entre sus crías, pero son ellos quienes crean la asimetría competitiva entre hermanos y quienes pueden controlar la ubicación del nido y su arquitectura para modular el resultado de las agresiones (Anderson 1995); así como modificar la cantidad de alimento que proveen a cada cría (Drummond 2001b). Como la agresión del bobo de patas azules es sensible al alimento, cuando hubo escasez (experimental) de alimento, los padres alimentaron más a las crías dominantes posiblemente para aplacarlas, pero encontraron que las crías dominantes aumentaron varias veces su tasa de agresión (Drummond y García Chavelas 1989).

3. Desarrollo de la dominancia-subordinación

La dominancia es un concepto que se ha intentado definir desde los años 20 cuando se descubrió que los adultos de aves y mamíferos que viven en grupos muchas veces se organizaban de acuerdo a una jerarquía agonística (Drummond 1999). Schjelderup-Ebbe (1922) introdujo el concepto de orden de picotazos, que posteriormente se llamaría jerarquía de dominancia. Según este concepto, la dominancia implica un reconocimiento individual, y una relación de dominancia es constante y unidireccional a través del tiempo entre dos individuos (Drews 1993). Muchas veces, la dominancia implica un acceso preferencial a los recursos y las jerarquías pueden ser sistemas de derechos preferenciales

que son reforzados por la agresión y aceptados mediante la sumisión (Allee 1942 citado por Drummond 1999).

Dewsbury (1982) definió a la asimetría estable en el agonismo de dos animales como el elemento fundamental en una dominancia. Basándose en la relación entre dos individuos, Bernstein (1981) propuso cuatro categorías de dominancia: dominancia-subordinación verdadera, dominancia territorial, entrenamiento ganador/perdedor y asimetría de atributos. En estas cuatro categorías existe el término dominancia porque uno de los competidores cede, es decir, emite una respuesta (huir, retractarse, agacharse o hacer un despliegue sumiso) que termina la agresión (Drummond 1999).

Pero, ¿cuáles son los mecanismos mediante los cuales se pueden generar las relaciones de dominancia? En la actualidad se conocen cuatro mecanismos que en principio son capaces de generar este tipo de relaciones en crías de aves: desigualdad en habilidad competitiva, evaluación, entrenamiento ganador/perdedor y relación individual.

La asimetría en tamaño, edad y madurez causada por la eclosión asincrónica permite que las crías mayores tengan una ventaja sobre su hermano. Con esta ventaja, las crías mayores del bobo de patas azules pueden establecer una relación de dominancia basándose en agresiones que las crías menores no pueden contestar por su inmadurez, la cual implica una desventaja en sus capacidades para pelear (Drummond et al. 1986). Además, cuando no existe experiencia social el tamaño determina la dirección de la relación; al parrear crías únicas de diferentes tamaños, se encontró que la cría más grande (en medidas lineales) fue la que dominó (Drummond y Osorno 1992).

La evaluación consiste en medir la capacidad y/o motivación para pelear de otro individuo en relación consigo mismo, basándose en características como despliegues,

tamaño y comportamiento. De esta forma, se evitan los costos de una pelea (Drummond 2006). A veces, los animales evalúan a sus rivales observando sus encuentros con otros individuos (Chase 1982, Hogue et al. 1996, Dugatkin 2001). En el bobo de patas azules, cuando las crías subordinadas se enfrentaron a crías dominantes más pequeñas, mostraron más actos agresivos que las crías subordinadas que se enfrentaron a crías dominantes más grandes. Esto implica que las crías subordinadas evalúan constantemente a sus compañeros y podrían volverse agresivas si detectan una ventaja significativa en tamaño (Drummond y Osorno 1992).

En el entrenamiento como ganador (o perdedor), los individuos aprenden a través de sus historias de victorias (o derrotas) para iniciar nuevos encuentros de forma agresiva (o cediendo), sin importar la identidad de los oponentes (Bernstein 1981). En el bobo de patas azules se ha demostrado experimentalmente el entrenamiento como ganador y perdedor. Drummond y Osorno (1992) hicieron pares de crías no emparentadas. Las crías que crecieron como dominantes o subordinados en su nido natal, se comportaron de manera agresiva o sumisa, respectivamente, sin importar la experiencia de su compañero desconocido. No obstante, el efecto de la experiencia social en las conductas agonísticas de las crías es reversible. Cuando se aparearon permanentemente crías dominantes con crías únicas ligeramente más grandes y crías subordinadas con crías únicas ligeramente más pequeñas, la proporción de dominantes que ganó los encuentros agonísticos decreció progresivamente a través del tiempo mientras que los subordinados perdieron constantemente dichos encuentros. Esto podría indicar que el efecto del entrenamiento fue más persistente cuando las crías fueron entrenadas como perdedoras (subordinadas) que como ganadoras (dominantes) (Drummond y Canales 1998).

En la relación individual cada individuo adquiere un modo fijo de responder a otro, adoptando un papel de dominante o subordinado, dependiendo de si ganó o perdió en sus encuentros previos con el mismo individuo. Depende en cierta forma de un reconocimiento individual (Bernstein 1981). En este tipo de relación, un individuo se puede comportar como dominante ante algunos miembros del grupo y subordinado ante otros (Drummond 2006).

En el bobo de patas azules se han estudiado experimentalmente los mecanismos que afectan el agonismo y el desarrollo de la relación de dominancia en nidadas de dos crías como alimento (Drummond y García Chavelas 1989, Rodríguez-Gironés et al. 1996), diferencia en edad o tamaño entre las crías (Drummond y Osorno 1992, Osorno y Drummond 1995), los niveles hormonales (Núñez de la Mora et al. 1996, Ramos-Fernández et al. 2000, Vallarino et al. 2006), composición sexual de las nidadas (Drummond et al. 1991) y el entrenamiento como ganador y perdedor (Drummond y Osorno 1992, Drummond y Canales 1998). Sin embargo, en la literatura hay una ausencia casi total de descripciones del desarrollo de las relaciones de dominancia-subordinación en situaciones naturales. Si bien Drummond et al. (1986) abordaron este tema, la muestra fue pequeña, la descripción no fue detallada y la resolución temporal fue pobre. Por esta razón, decidimos profundizar la descripción del desarrollo de la jerarquía de dominancia.

El objetivo principal del presente estudio fue entender como se establece la relación de dominancia en nidadas de dos crías del bobo de patas azules mediante la descripción del desarrollo de la agresión física, las amenazas y la sumisión en crías dominantes y subordinadas. Además, pusimos a prueba las siguientes hipótesis:

a. Ontogenia de la agresión.

La agresión de la cría dominante crece con la maduración y el entrenamiento como ganador, luego decrece con el apaciguamiento.

Predicción 1. La agresión crece con la edad en las crías dominantes y en las subordinadas, pero más en las dominantes.

Predicción 2. La agresión de las crías dominantes decrece después de que las crías subordinadas alcancen su nivel máximo de sumisión.

b. Ontogenia de la sumisión.

La sumisión (aquí, tendencia a someterse) es producto de la agresión recibida.

Predicción 1. La sumisión de cada cría aumenta en relación con la cantidad de agresión física recibida.

c. Sustitución de agresiones físicas por amenazas.

Las agresiones físicas se sustituyen por las amenazas conforme las crías subordinadas aprenden a responder a las amenazas.

Predicción 1. La sumisión de las crías subordinadas ante las amenazas aumenta progresivamente.

Predicción 2. Conforme las amenazas de las crías dominantes se vuelvan más eficaces para provocar la sumisión, reemplazan cada vez más a las agresiones físicas.

Adicionalmente, se buscó confirmar que la cría dominante se alimenta y crece mejor que la cría subordinada y se comparó el desarrollo de la jerarquía de dominancia entre nidadas de 2 y 3 crías para entender los procesos mediante los cuales se establece la jerarquía de dominancia.

MÉTODOS

Muestra

Trabajamos en Isla Isabel, Nayarit, México (21°52'N, 105°54'W) durante los meses de marzo y abril de 2004, en las zonas de estudio “Zona de Trabajo” (al NE de la isla) y “Costa Fragatas” (al SE de la isla, Mapa 1). Se marcaron los nidos que contenían 2 crías, de preferencia cercanos entre sí y que tuvieran las crías de menor edad de la zona, para que se pudieran observar vecindades de nidos al mismo tiempo. Con el fin de identificar a las crías individualmente, se les nombró A y B y se les marcaron las patas con alambres de colores de acuerdo al orden de eclosión. La edad de las crías se determinó de acuerdo con su fecha de eclosión y si ésta se desconocía entonces la edad se calculó con base en las curvas de crecimiento de pico y ulna de nidadas de dos crías (Drummond *et al.* datos no publicados).

Se observaron dos muestras: 70 nidadas de corto periodo de observación y 13 nidadas de largo periodo de observación. La mayoría de las nidadas de corto periodo de observación se observaron, en parte, para otro estudio. Las crías tenían entre 2 y 45 días (d) de edad, la edad promedio de las crías A al inicio de las observaciones fue de 21.3 ± 0.97 d ($X \pm e.e.$) y se observaron 2.36 ± 0.30 d (rango = 1-11 días). La diferencia de edad entre las crías A y B fue de 3.46 ± 0.12 d. Las nidadas de largo periodo de observación eran crías entre 6 y 44 d de edad. Al inicio de las observaciones las crías A tenían en promedio 13.23 ± 1.08 d de edad, eran 3.31 ± 0.29 d más grandes que las crías B y se observaron 18.61 ± 1.14 d (11-25 días), hasta que la cría A alcanzó la edad de 44 d o alguna de las crías murió o desapareció del nido, lo cual ocurrió en una nidada.

Registro de la conducta

Las nidadas se observaron diariamente de 0700 a 1000 y de 1500 a 1800h. Las crías se marcaron con pintura vinílica en la cabeza y la cola para su identificación individual. La asignación del color de la pintura se realizó de forma azarosa, pero los colores de las crías A y B fueron los mismos en todas las nidadas de cada vecindad. El primer día las crías se midieron (pico y ulna), pesaron y marcaron antes de iniciar las observaciones. En días posteriores estos datos se tomaron al final de la observación y cuando fue necesario se renovó la marca de pintura. El observador se sentó a una distancia de 3 a 5 metros de los nidos, registró la frecuencia absoluta de agresiones físicas (picotazos y mordidas) y gritos de amenaza, anotando si la víctima adoptó o mantuvo una postura de sumisión (“bill down and face away”, BDFA, Nelson, 1978). Además, se registró la frecuencia de alimentación de las crías por parte de cada padre. La mayoría de las nidadas de largo periodo de observación se observaron por entre dos y cuatro días dentro de cada bloque de 5 días edad (ver análisis de datos); se observaron las nidadas de corto periodo de observación por entre uno y tres días dentro de cada bloque de edad.

Al inicio del estudio, ocho observadores fueron entrenados durante 3 días con el registro de conducta en tres nidadas de dos crías de 10-25 días de edad. Durante el entrenamiento los observadores registraron de manera independiente la conducta de un mismo nido para confirmar que estuvieran registrando las mismas categorías conductuales, midieran y pesaran de igual manera y posteriormente se compararon sus datos. Sólo se les permitió observar nidadas focales cuando 1) los registros de conductas no difirieron más de 10%, 2) las diferencias en las medidas de pico y ulna eran ≤ 2 milímetros, y 3) las diferencias en las medidas de peso eran ≤ 10 gramos.

Categorías conductuales

Se registró un *picotazo* cuando la punta del pico (abierto o cerrado) de una cría se impactó sobre el cuerpo de la otra. Se consideró una *mordida* cuando una de las crías prensó con el pico alguna parte del cuerpo de la otra cría durante al menos 1 s. Cada vez que la cría realizó un nuevo apretón o desplazamiento del pico, éste se contó como otro evento. Se definió como *sumisión* cuando la cría adoptó o mantuvo una postura ritualizada “bill down and face away” (B DFA). Una *alimentación* era considerada cuando se cumplieron dos criterios, primero, que el pico de alguno de los padres y alguna cría se unieran o la cría introdujera la cabeza en el pico del adulto, y segundo, que existiera una distensión del cuello de la cría, lo cual indicaba que el alimento estaba pasando por él, o se viera pasar el alimento. Se registró un *grito de amenaza* cuando una cría dirigió su cabeza hacia la otra cría (en un ángulo no mayor a 20°, respecto a la cabeza de la cría agredida) con el pico abierto y emitió una vocalización áspera, independientemente de que provocara o no una postura de sumisión. Cada vez que abrió el pico y emitió una o varias vocalizaciones ásperas se contó como un evento.

Análisis de datos

Las crías se clasificaron como dominantes y subordinadas. Se consideró como cría dominante, en las nidadas observadas durante más de un día, a la cría que emitió más agresiones físicas totales, agredió físicamente durante más días, mostró menor índice de sumisión y fue menos sumisa que la otra en la mayoría de los días. Las crías que cumplieron con los cuatro criterios se definieron como dominantes, excepto una. En las nidadas observadas durante un día, se consideraron dominantes a las crías que dieron más agresiones físicas totales y mostraron menor índice de sumisión. Las nidadas en las que la cría dominante fue la cría B se definieron como invertidas. Las nidadas con dominancia peleada fueron aquellas en las cuales existió

una cría dominante y una cría subordinada, pero ésta última agredió el 50% o más del número total de agresiones físicas que realizó la cría dominante. La dominancia invertida no excluyó la presencia de dominancia peleada, lo que ocurrió en una nidada. De aquí en adelante los términos de crías dominantes y subordinadas se referirán al papel que desempeñaron las crías en el nido, sin importar el orden de eclosión, y los términos crías A (primera cría en eclosionar) y B (segunda cría en eclosionar) se referirán al orden de eclosión. En los análisis que a continuación se presentan se utilizó la clasificación de las crías como dominantes y subordinadas, excepto cuando se indique.

Los datos de cada cría fueron agrupados en bloques consecutivos de 5 días de edad. Para cada cría de cada nidada se calculó en cada uno de los bloques de edad la tasa de agresiones físicas (picotazos + mordidas) por hora de observación; el índice de sumisión frente a las agresiones físicas (proporción de agresiones físicas que provocaron una postura de sumisión); la tasa de gritos de amenaza por hora de observación, el índice de sumisión frente a los gritos de amenaza (proporción de gritos de amenaza que provocaron una postura de sumisión); la tasa de agresiones totales (agresiones físicas + gritos de amenaza) y la tasa de alimentaciones por hora.

Debido a que la distribución de los datos no se pudo normalizar con los métodos habituales de transformación, se utilizaron pruebas estadísticas no paramétricas. La mayoría de las pruebas que utilizamos para comparar la conducta a diferentes edades fueron para muestras independientes; esto se debió a que el tamaño de muestra no fue adecuado para comparar crías de la misma nidada consigo mismas ni entre ellas. Por lo tanto se utilizaron todas las crías disponibles en cada bloque de edad aunque pertenecieran a distintas nidadas. Para las variables de agresión física, índice de sumisión a agresiones físicas, gritos de amenaza e índice de sumisión a gritos de amenaza, se aplicó una prueba de Kruskal-Wallis (Dytham 1999) al comparar diferentes edades y se admitieron sólo bloques con un mínimo

de 8 crías. Cuando se comparó la cría dominante *versus* la cría subordinada en su frecuencia de agresiones físicas, índice de sumisión frente a agresiones físicas, frecuencia de gritos de amenaza, índice de sumisión a gritos de amenaza en su nivel máximo y frecuencia de alimentación, se utilizó una prueba de U de Mann-Whitney (Dytham 1999). Para expresar la magnitud de diferencia entre las crías dominantes y subordinadas en cada variable, comparamos el valor promedio de la muestra de crías dominantes en la edad cuando tal promedio alcanzó su valor máximo contra el valor promedio de la muestra de crías subordinadas en la edad cuando el promedio alcanzó su máximo.

Para comparar el desarrollo de los gritos de amenaza y las agresiones físicas, obtuvimos la proporción de agresiones totales que fueron amenazas y aplicamos una prueba de Kruskal-Wallis para compararla a diferentes edades. Para averiguar cuál de las agresiones (físicas o amenazas) era más efectiva en causar sumisión aplicamos una prueba de signos comparando entre el índice de sumisión promedio a agresiones físicas y el índice de sumisión promedio a amenazas.

Para evaluar la relación entre la tasa de agresiones físicas recibidas y el índice de sumisión, usamos las 13 nidadas de largo periodo de observación y sólo utilizamos los datos obtenidos cuando las crías (dominantes y subordinadas) tenían entre 15 y 44 d de edad. La cría dominante de la nidada 360 no pudo ser incluida en este análisis ya que nunca fue agredida por su hermana subordinada y por ello no tuvo oportunidad de expresar sumisión.

Para comparar nidadas de dos *vs.* nidadas de tres crías, utilizamos 41 nidadas de 3 crías observadas en la misma colonia y en las mismas fechas (marzo y abril de 2004) por Valderrábano y Benavides (datos no publicados), y por los observadores involucrados en

este proyecto, usando nuestro mismo sistema de muestreo de conducta. Las crías de nidadas de tres tenían entre 5 y 44d de edad y fueron observadas durante $3.05d \pm 0.38 d$ (1-9d). Sólo se utilizaron las 70 nidadas de dos crías (de corto y largo periodo de observación) con dominancia típica, es decir, se eliminaron las nidadas con dominancia peleada o invertida porque las nidadas de tres crías no presentaron este tipo de dominancia. De las nidadas de tres crías sólo utilizamos la tasa de agresiones físicas y el índice de sumisión a éstas entre las crías A y B, mientras que las interacciones con la cría C (tercera cría en orden de eclosión) no fueron consideradas; los gritos de amenaza y el índice de sumisión a éstos no se analizaron porque no se han estudiado previamente y por tanto no conocemos como se desarrollan. Para comparar la frecuencia de agresión y el índice de sumisión en su nivel máximo se aplicó una prueba de U de Mann-Whitney y se admitieron bloques con un mínimo de 6 crías.

RESULTADOS

A. Nidadas de dos crías

Durante las primeras siete semanas de vida, las crías establecieron una jerarquía de dominancia. En 63 de las 70 nidadas de corto periodo de observación y en 7 de 13 nidadas de largo periodo de observación, la cría A dominaba sobre la cría B y ésta adoptaba una postura BDFA de sumisión. En 3 de 70 y en 2 de 13 nidadas, respectivamente, la dominancia estuvo invertida y en 4 de 70 y en 5 de 13 la dominancia estuvo peleada. Es decir, por error de muestreo aparentemente, la proporción de nidadas con dominancia invertida o peleada fue inusualmente elevada en la muestra de nidadas de largo periodo de observación (cf., 1/11 y 1/27 nidadas invertidas o peleadas en los estudios longitudinales de Drummond et al. 1986 y 1991, respectivamente). Para controlar la posibilidad de sesgos ocasionados por la inclusión de una proporción no representativa de nidadas invertidas y peleadas, después de los análisis de las muestras completas de nidadas reportamos los análisis de las nidadas con asimetría típica entre las dos crías, exclusivamente (Apéndice A).

Diferencias entre crías dominantes y subordinadas

Para conocer las diferencias entre las crías dominantes y subordinadas, primero presentamos el desarrollo de cada cría a diferentes edades. Posteriormente, comparamos los niveles máximos en ambas crías de las variables agresión, gritos de amenaza e índices de sumisión.

Desarrollo de la agresión física (picotazos y mordidas)

Considerando ambas muestras (corto + largo periodo de observación), durante las primeras semanas de vida la agresión física (picotazos + mordidas) de las crías dominantes aumentó progresivamente hasta un valor máximo (pico) y luego decreció progresivamente (Fig. 1). Las agresiones físicas de las crías dominantes cambiaron significativamente a través del tiempo (Kruskal-Wallis: $H = 23.53$, g.l. = 7, $p = 0.001$), alcanzando un promedio máximo de 5.5 agresiones físicas/hora a la edad de 20-24d. Por otro lado, las agresiones físicas de las crías subordinadas parecen alcanzar un pico de 1.12 agresiones físicas/hora a la edad de 15-19d, pero la variación entre bloques fue mínima y no fue significativa (Kruskal-Wallis: $H = 8.59$ g.l. = 7, $p = 0.283$). La agresión física máxima de las crías dominantes (a 20-24d) fue significativamente mayor que la agresión física máxima de las crías subordinadas (a 15-19d) (prueba de Mann-Whitney: $U = 160.5$, $n = 35, 28$, $p < 0.001$), siendo 3.92 veces mayor.

Cuando las crías diferían en edad y madurez, la agresión física de las crías dominantes fue entre 0.7 y 12 veces mayor que la agresión de las crías subordinadas durante las primeras semanas de vida (Tabla 1); esta diferencia fue significativa cuando las crías dominantes tenían entre 5 y 39d de edad.

Desarrollo de la sumisión (causada por picotazos y mordidas)

La sumisión de las crías dominantes alcanzó un máximo de 55% a la edad de 30-34d pero el aumento con la edad no fue significativo (Kruskal-Wallis: $H = 6.99$, g.l. = 6, $p = 0.322$; Fig. 2). En las crías subordinadas, la sumisión cambió significativamente con la edad (Kruskal-Wallis: $H = 47.9$, g.l. = 7, $p < 0.001$), alcanzando 87% a los 15-19 d (Fig. 2).

Después del aumento, las curvas de sumisión de las crías dominantes y subordinadas mantuvieron su nivel elevado, aunque hay indicaciones de que bajaron ligeramente a partir de la edad 40 d. La sumisión máxima de las crías subordinadas (a los 15-19d) fue 60% mayor que la sumisión máxima de las crías dominantes (a los 30-34d) y esta diferencia fue significativa (prueba de Mann-Whitney: $U = 97.5$, $n = 27, 13$, $p = 0.023$).

Al comparar la frecuencia de agresiones físicas de las crías dominantes y el índice de sumisión a agresiones físicas de las crías subordinadas (Figs. 1 y 2) parece que las agresiones físicas de las crías dominantes disminuyeron cuando las crías subordinadas alcanzaron su nivel máximo de sumisión. Sin embargo, inspección de las curvas individuales de agresión física y sumisión de las 13 nidadas de largo periodo de observación no confirmó que el descenso en la agresión generalmente ocurre poco tiempo después de que la cría subordinada alcanzó un nivel elevado de sumisión (Apéndice C). Además, ninguna de las 13 crías dominantes redujo la agresión física hasta que su hermano había alcanzado un nivel de sumisión mayor al 90% (93.08 ± 1.16), reduciéndola entre los 20 y 39d. Las crías subordinadas alcanzaron su nivel máximo de sumisión cuando las crías dominantes tenían entre 20 y 39d.

Relación agresión recibida – sumisión

En este análisis sólo se incluyeron las 13 nidadas de largo periodo de observación, incluyendo las siete nidadas con dominancia típica, las dos nidadas invertidas y las cinco nidadas con dominancia peleada.

Considerando las crías dominantes y subordinadas simultáneamente, el 73.6 % de la sumisidad de las crías es explicada por una función logística de la agresión recibida (Fig.

3). Puede apreciarse en la Fig. 3 que la mayoría de los datos de las crías dominantes se encuentran dispersos en el área de poca agresión recibida y poca sumisión, excepto las crías de nidadas con dominancia peleada. En cambio, la mayor parte de los datos de las crías subordinadas se encuentran dispersos en el área de muchas agresiones recibidas.

Gritos de amenaza

Los gritos de amenaza de las crías dominantes y subordinadas en ambas muestras se desarrollaron de forma semejante; aumentaron progresivamente hasta un máximo y luego mostraron una ligera tendencia a decrecer (Fig. 4). La frecuencia de gritos de amenaza de las crías dominantes aumentó hasta un pico de 2.8 gritos /h a la edad de 30-34 d y el cambio a través del tiempo fue significativo (Kruskal-Wallis: $H = 64.7$, g.l. = 7, $p < 0.001$). La frecuencia de gritos de amenaza de las crías subordinadas aumentó hasta un pico de 1.28 gritos /h a la edad de 15-19d y el cambio a través del tiempo también fue significativo (Kruskal-Wallis: $H = 42.17$, g.l. = 7, $p < 0.001$). La frecuencia máxima de gritos de amenaza de las crías dominantes (a 30-34d) fue 1.15 veces mayor que la frecuencia máxima de gritos de amenaza de las crías subordinadas (a 15-19d) y la diferencia fue significativa (prueba de Mann-Whitney: $U = 171.0$, $n = 23, 28$, $p = 0.004$).

La sumisión causada por los gritos de amenaza se desarrolló de forma diferente en las crías dominantes y subordinadas (Fig. 5). La sumisión de las crías dominantes aumentó ligeramente hasta un máximo de 19% a la edad de 35-39d, y el cambio con la edad no fue significativo (Kruskal-Wallis: $H = 11.74$, g.l. = 6, $p = 0.068$). La sumisión de las crías subordinadas aumentó sustancialmente y significativamente (Kruskal-Wallis: $H = 18.28$, g.l. = 7, $p = 0.011$) hasta un pico de 57% a la edad de 25-29d y posteriormente se mantuvo

aproximadamente estable. La sumisión máxima de las crías subordinadas causada por gritos de amenaza (a 25-29d) fue 2.06 veces mayor que la sumisión máxima de las crías dominantes (a 35-39d; prueba de Mann-Whitney: $U = 99.0$, $n = 33$, 17 , $p < 0.001$).

La proporción de agresiones totales (agresiones físicas + gritos de amenaza) que fueron gritos de amenaza aumentó progresivamente con la edad en ambas crías: en crías dominantes desde 25% a los 10-14d de edad hasta 61% a los 40-44d de edad, en crías subordinadas desde 18% a los 5-9d hasta 80% a los 30-34d (crías dominantes: Kruskal-Wallis: $H = 27.43$, $g.l. = 6$, $p < 0.001$; crías subordinadas: $H = 26.84$, $g.l. = 7$, $p < 0.001$; Fig. 6), y la proporción máxima de agresiones totales que fueron amenazas de las crías subordinadas fue 31% mayor que la proporción máxima de las crías dominantes (81% *vs.* 62%, prueba de Mann-Whitney: $U = 99.0$, $n = 33$, 17 , $p < 0.001$). Cuando se comparó el índice de sumisión promedio frente a agresiones físicas (picotazos + mordidas) *versus* el índice de sumisión promedio a gritos de amenaza entre los 5 y 44d de edad, las agresiones físicas fueron más efectivas causando sumisión en ambas crías (crías dominantes, prueba de signos: $n = 23$, $k = 1$, $p < 0.001$; crías subordinadas, prueba de signos, $n = 68$, $k = 8$, $p < 0.001$). De la misma manera, al comparar el valor máximo del índice de sumisión a agresiones con el valor máximo del índice de sumisión a gritos de amenaza, las agresiones fueron más efectivas en ambas crías (crías dominantes: sumisión a agresiones: 54.5% a los 30-34d, sumisión a gritos: 18.5% a los 35-39d, prueba de Mann-Whitney: $U = 58.0$, $n = 13$, 17 , $p = 0.028$; crías subordinadas, sumisión a agresiones: 87.3% a los 30-34d, sumisión a gritos: 56.8% a los 25-29d, $U = 185.5$, $n = 27$, 33 , $p < 0.001$; Figs. 7 y 8).

En las gráficas 5 y 6, la proporción de agresiones que fueron gritos de amenaza en las crías dominantes y el índice de sumisión a las amenazas de las crías subordinadas

aumentaron progresivamente con la edad, lo cual apoya nuestra hipótesis de que conforme los gritos de amenaza de las crías dominantes se vuelven más eficaces para provocar la sumisión, sustituyen cada vez más a las agresiones físicas. Sin embargo, al buscar una asociación entre estas dos variables en cada nidada de largo periodo de observación, relacionando ambas variables en cada uno de los n bloques de 5d de edad, sólo en 5 de las 13 nidadas pudo observarse una relación positiva entre estas dos variables (Apéndice E).

B. Comparación entre nidadas de dos crías y nidadas de tres crías

Cría A

Las curvas de agresión física de las crías A de nidadas de dos crías (A2) y de las crías A de nidadas de tres crías (A3) fueron similares; aumentaron progresivamente hasta un pico y luego decrecieron (Fig. 9). Aunque aparentemente los niveles de agresión física de las crías A2 y A3 fueron diferentes, la varianza fue elevada y la agresión física máxima de las dos crías coincidió en la misma edad (20-24 d) y no difirió en magnitud (A2: 7 agresiones físicas/h; A3: 9.6 agresiones físicas/h; prueba de Mann-Whitney: $U = 140.5$, $n = 24, 12$, $p = 0.908$).

La sumisión de las crías A2 y A3 aumentó progresivamente a través del tiempo y la de las crías A2 disminuyó después de alcanzar un nivel máximo (Fig. 10 y Apéndice A, Fig. II). Las crías A2 alcanzaron un nivel máximo de sumisión de 47% a la edad de 30-34d mientras que las crías A3 alcanzaron un nivel de aproximadamente 49% a la edad de 25-29d y estos porcentajes no difirieron (prueba de Mann-Whitney: $U = 19.5$, $n = 6, 7$, $p = 0.836$).

Cría B

Las curvas de agresión física de las crías B de nidadas de dos crías (B2) y de las crías B de nidadas de tres crías (B3) fueron semejantes aunque en la muestra las crías B2 parecen aumentar su agresión más tempranamente y alcanzaron su pico a menor edad que las crías B3 (Fig. 11). Los niveles máximos de agresión física de las crías B2 (1.04 agresiones/h a los 15-19d) y las crías B3 (0.92 agresiones/h a los 20-24d) no difirieron (prueba de Mann-Whitney: $U = 98.5$, $n = 20, 13$, $p = 0.25$). La agresión física de las crías B dirigida hacia las crías A no difirió entre nidadas de dos o tres crías, pero la agresión física total máxima de las crías B3 (agresión física dirigida hacia A + agresión física dirigida hacia C, a los 20 - 24d) fue 1.7 veces mayor que la agresión física máxima de las crías B2 (Apéndice F, Mann-Whitney: $U = 21.5$, $n = 20, 13$, $p < 0.001$). La agresión física de las crías B2 y B3 no cambió significativamente entre los 5 y 29d de edad (cría B2, Kruskal-Wallis: $H = 7.18$, g.l. = 4, $p = 0.127$; cría B3, $H = 2.86$ g.l. = 4, $p = 0.582$).

Las curvas de sumisión de las crías B2 y B3 fueron similares (Fig. 12); aumentaron progresivamente de los 5-19d de edad hasta un nivel máximo que se alcanzó a los 15-24 d aproximadamente, y luego se mantuvieron relativamente estables. Las crías B2 alcanzaron un nivel máximo de sumisión de 89% a los 25-29d mientras que las crías B3 alcanzaron un nivel de aproximadamente 99% a la edad de 20-24d (prueba de Mann-Whitney: $U = 103.5$, $n = 24, 13$, $p = 0.095$). La sumisión de las crías B2 y B3 cambió significativamente a través del tiempo (cría B2, Kruskal-Wallis: $H = 37.41$, g.l. = 4, $p < 0.001$; cría B3, $H = 32.37$, g.l. = 4, $p < 0.001$).

DISCUSIÓN

Desarrollo dominancia-subordinación

En la mayoría de las nidadas de dos crías la cría mayor desempeñó el papel de dominante y la cría menor el papel de subordinada. Sin embargo, en la muestra total de 83 nidadas la cría menor logró dominar a su hermana en 5 nidadas y dio pelea y no se sometió tan fácilmente en 8 nidadas.

Las crías dominantes aumentaron su agresión física (picotazos y mordidas) hasta un pico y luego la disminuyeron para mantenerse en un nivel bajo. De forma similar, las agresiones físicas de las crías subordinadas tuvieron un pico aparente (pero no significativo) y una tendencia a decrecer. La agresión física máxima de las crías subordinadas fue casi 4 veces menor que la agresión física máxima de las crías dominantes y generalmente se mantuvo en niveles bajos (< 1 agresión física/h). De la misma manera, Drummond et al. (1986) encontraron que la tasa de picotazos de la cría dominante alcanzó un pico entre los 10 y 30d de edad y que mantuvo en promedio una tasa baja de 0.24 picotazos/h entre los 5 y 60d de edad. Además, reportaron que la cría subordinada mantuvo un nivel de picotazos 30 veces más bajo que la cría dominante (0.008 picotazos/h) entre los 5 y 50d de edad.

Las curvas de gritos de amenaza por edad se desarrollaron de forma similar a las curvas de agresión física. En las crías dominantes, los gritos de amenaza aumentaron hasta un valor máximo y luego disminuyeron. En comparación con las agresiones físicas, los gritos de amenaza de las crías dominantes alcanzaron un pico a edad más tardía y cuando disminuyeron lo hicieron de forma más lenta. Por otro lado, las crías subordinadas

aumentaron sus gritos de amenaza hasta un pico y después mostraron una tendencia a decrecer. La proporción de agresiones totales que fueron gritos de amenaza aumentó progresivamente en ambas crías.

La sumisión de las crías dominantes y subordinadas a agresiones físicas aumentó hasta un máximo y luego se mantuvo en ese nivel durante 1 y 3 semanas, respectivamente. Las crías dominantes y las crías subordinadas fueron poco sumisas cuando eran muy jóvenes (19% y 22% a los 10-14d y 5-9d, respectivamente) y su nivel de sumisión aumentó progresivamente hasta un máximo (55% y 87%, respectivamente), aunque el cambio con la edad no fue significativo para las crías dominantes. La sumisión de las crías dominantes a los gritos de amenaza aumentó de 1% a 19% entre los 15 y 39d de edad y luego disminuyó, aunque el cambio con la edad no fue significativo; mientras que la sumisión de las crías subordinadas aumentó de 21% a 57% de los 5 a los 29d y después se mantuvo estable.

A continuación ofrezco mis interpretaciones de estos patrones. Aunque éstos son datos descriptivos, permiten hacer inferencias tentativas, a la luz de las demostraciones previas de la existencia del entrenamiento como ganador y perdedor y de la evaluación en crías de esta especie (Drummond y Osorno 1992, Drummond y Canales 1998). Estas interpretaciones parten del supuesto de que las diferencias encontradas entre crías A y B podrían ser explicadas por las diferencias intrínsecas entre ellas causadas por ejemplo por diferencias en el volumen de yema (Schwabl y Drummond en prep.) y en el contenido hormonal de primero y segundo huevos (Schwabl y Drummond en prep., Dentressangle com. pers.)

Ontogenia de la agresión

La agresión física de las crías dominantes y subordinadas aumentó hasta un pico y después disminuyó y permaneció abajo. Además, la agresión física máxima de la cría dominante fue 3.9 veces mayor que la agresión física máxima de la cría subordinada. Este patrón apoya nuestra hipótesis de que la agresión crece con la maduración y con el entrenamiento como ganador y decrece con el apaciguamiento.

El nivel bajo de agresión física de las crías al principio del desarrollo (5-9d) puede deberse a la inmadurez ya que las crías tienen poca resistencia y coordinación motora. Conforme las crías van creciendo y adquiriendo mayor coordinación pueden agredir más a sus hermanas. Además, el tiempo que las crías pasan despiertas y activas va aumentando con la edad, lo que supone mayor oportunidad para interactuar y agredirse. Drummond et al. (2003) reportaron que las crías subordinadas entre 7 y 18d de edad estuvieron despiertas y activas durante 23% de las horas de luz y estuvieron despiertas junto con sus hermanas el 15% del tiempo. Las crías dominantes (por lo general, las crías A) maduran antes que sus hermanas, por eso pueden agredirlas antes de ser atacadas. Asimismo, conforme las crías subordinadas van madurando se asoman más en el nido y están más disponibles para ser agredidas.

El aprendizaje de las crías juega un papel importante en el aumento de la agresión física. Las crías van acumulando historias de encuentros con sus hermanas. Si las agresiones de las crías A son exitosas (por ejemplo causando sumisión), en futuros encuentros agredirán a sus hermanas y se volverán más agresivas (entrenándose para ganar). Mientras tanto, las crías B tienen poca experiencia agrediendo exitosamente y en cambio acumulan derrotas. En consecuencia su agresión aumenta menos. Este

entrenamiento es consistente con lo que Drummond y Osorno (1992) encontraron: la experiencia social temprana de las crías afecta fuertemente su futuro comportamiento ante sus hermanas u otras crías de diferente tamaño.

Probablemente las crías A y las crías B poseen una tendencia congénita de agredir. Sin embargo, el contexto social en el que se desarrollan es diferente y las oportunidades que cada cría tiene son diferentes. Mientras las crías A tienen hermanas pequeñas a las cuales pueden agredir frecuentemente, las crías B reciben picotazos constantemente de sus hermanas más grandes y por lo tanto no tienen oportunidad de agredir a sus hermanas.

Si estas interpretaciones son correctas, el aumento en la agresión física de las crías dominantes puede deberse a la maduración y al contexto social que favorece el entrenamiento como ganador. En cambio, el aumento de la agresión física en las crías subordinadas puede deberse sólo a la maduración y es poco probable que su agresión aumente porque estén aprendiendo a atacar dado que no han tenido experiencia haciéndolo y, por lo tanto, no tienen un aprendizaje como ganadoras. Además, como las crías subordinadas son agredidas frecuentemente es probable que su tendencia a agredir sea reprimida.

La agresión de la cría dominante bajó después de alcanzar un pico, y esta disminución sucedió después de que las crías subordinadas alcanzaron su nivel máximo de sumisión (apéndice C), lo que es consistente con nuestra segunda predicción. La disminución de la agresión de la cría dominante la podemos observar en las curvas globales a partir de los 25d de edad (Fig. 1) y ocurrió a partir de los 20d de edad en el estudio de Drummond et al. (1986). La agresión de las crías subordinadas disminuyó a menor edad (a

los 20d de edad, Fig. 1), posiblemente porque recibieron mucha agresión la cual reprimió su propia agresión.

La disminución en el nivel de agresión física de la cría dominante podría deberse a tres causas principalmente, que no son alternativas ni excluyentes: 1) al apaciguamiento de la cría dominante por la creciente subordinación de la otra cría, 2) al aumento en la movilidad de las dos crías y 3) a la maduración. La cría subordinada aprende a ser más sumisa y eventualmente agrede menos y posiblemente estos cambios provocan una reducción en la agresión de la cría dominante. Esta explicación basada en el apaciguamiento es apoyada por dos resultados: 1) en las curvas globales, las crías subordinadas alcanzaron un nivel de sumisión máximo de 87% entre los 15-19d de edad (Fig. 2) y, además, redujeron sus agresiones físicas a partir de los 20d (Fig. 1). 2) En las nidadas individuales, las crías dominantes redujeron su agresión entre los 20 y 39d de edad cuando las crías subordinadas habían alcanzado un nivel de sumisión de 90%. Tal vez la tendencia de la cría dominante a agredir hermanas no se modifica, pero la cría subordinada emite menos estímulos que desencadenen esas conductas. Alternativamente, los cambios en el agonismo de la cría subordinada podrían inducir una reducción en la agresividad de la cría dominante. O quizá la disminución de la agresión de la cría dominante es una respuesta a otras conductas, por ejemplo la cantidad de sumisión acumulada o el tiempo de mantenimiento de la postura de sumisión.

El aumento en la movilidad de las crías es otra posible explicación de la disminución de la agresión de las crías dominantes. Conforme la cría subordinada adquiere mayor movilidad ya no está tan disponible para ser agredida frecuentemente dado que está lejos de su hermano. Drummond y García Chavelas (1989) encontraron que la velocidad

locomotora de las crías aumenta rápidamente a partir de la tercera semana de vida, el periodo cuando las crías dominantes del presente estudio comenzaron a disminuir su agresión.

Finalmente, la disminución de la agresión de las crías dominantes podría deberse a la maduración. Las crías podrían estar programadas para reducir su agresión después de cierta edad, independientemente de las contingencias.

Ontogenia de la sumisión

No se sabe con certeza que es lo que provoca que la sumisión aumente con la edad. Tanto las crías subordinadas como las dominantes aumentaron su sumisión en respuesta a agresiones físicas y a gritos de amenaza con la edad (Figs. 2 y 5). Además, la sumisión de las dos categorías estuvo relacionada con la agresión física recibida (Fig.3). Esto apoya nuestra predicción y es consistente con nuestra hipótesis de que la sumisión es producto de la agresión recibida.

El nivel de sumisión probablemente depende de la cantidad de agresión acumulada, aunque no podemos descartar la posibilidad de que dependa de la cantidad de agresión que las crías reciben actualmente. Esto sugiere que las agresiones recibidas son el agente causal del aumento de la sumisión, es decir, que entre más agresiones reciba una cría, ésta se someterá más a su hermana. Lo interesante es que esto sucede en crías subordinadas y dominantes. Esto explicaría la premura de las crías a agredir a sus hermanas, para llegar a ser las que dominan, garantizando poca resistencia de sus hermanas en las siguientes semanas. Tal vez las crías A pocas veces llegan a ser muy sumisas, no porque estén agrediendo mucho y estén aprendiendo a ser agresivas sino porque pocas

veces reciben suficiente agresión. Las crías B generalmente agreden a sus hermanas menos de una vez por hora durante las primeras siete semanas de vida (Fig. 1), por lo tanto sus hermanas no reciben suficiente agresión acumulada para inducir un nivel de sumisión elevado.

El nivel de sumisión de las crías posiblemente aumente como resultado de la maduración. Esto explicaría el aumento de esta conducta en crías dominantes. Sin embargo, esto no nos explica la diferencia entre los niveles máximos de sumisión de las crías dominantes y subordinadas (55% vs. 87%) ni la diferencia en la edad a la que sucede (30-34d y 15-19d, crías dominantes y subordinadas, respectivamente; Fig. 2). Si el incremento de la sumisión sólo fuera resultado de la maduración, entonces las curvas de sumisión de las crías dominantes y subordinadas serían muy parecidas, pero no lo son. Posiblemente, el nivel de sumisión que alcanza una cría depende de la maduración y de la experiencia de las crías, o quizá sólo se deba a la experiencia.

Se esperaría que las crías dominantes sólo se dedicaran a agredir y no a someterse a partir de los 15-20d de edad, una vez que establecieron la jerarquía en su nido. En cambio, sorprende que también estas crías desarrollaran su sumisión. Las crías dominantes, al mismo tiempo que están dominando y aprendiendo a ser agresivas, también están aprendiendo a ser sumisas. Posiblemente hay cierta independencia en los procesos de aprendizaje de ganador y perdedor.

La sumisión de las crías subordinadas a agresiones físicas se mantiene en el mismo nivel elevado a partir de los 15d de edad, a pesar de que la agresión física recibida decrece (Fig. 2). En cambio, su sumisión a gritos de amenaza parece mantenerse en un nivel más bajo a partir de los 25d de edad (Fig. 5). Posiblemente, el mantenimiento de un nivel

elevado de sumisión de las crías subordinadas se deba a un entrenamiento como perdedoras. Cuando las crías subordinadas están siendo entrenadas como perdedoras emiten respuestas de sumisión en casi todos los encuentros agonísticos. Las crías dominantes debieron emitir un nivel elevado de agresión para que las crías subordinadas alcanzaran un nivel elevado de sumisión. Una vez que las crías subordinadas alcanzaron un nivel elevado de sumisión, éste se pudo mantener con un nivel más bajo de agresión.

Probablemente el aprendizaje como subordinadas se da de dos formas: condicionamiento operante y condicionamiento clásico (Morris 1997). En el condicionamiento operante, las crías subordinadas aprenden a adoptar una postura de sumisión ante las agresiones de sus hermanas dominantes y emiten esta conducta cada vez más porque en consecuencia disminuye la cantidad de golpes recibidos. La desaparición de las agresiones recibidas es el reforzador negativo que hace que la sumisión aumente. En el condicionamiento clásico, inicialmente las agresiones físicas recibidas causan posturas de sumisión en las crías subordinadas. Luego, las crías subordinadas asocian las agresiones físicas con los gritos de amenaza y los gritos llegan a causar las posturas (Fig. 5).

Sustitución de agresiones físicas por amenazas

Es notorio que la tendencia en las dos crías era sustituir la agresión física por amenazas, es decir, conforme van creciendo las crías amenazan más a su hermano en lugar de agredirlo físicamente (Fig. 6). Proponemos tres explicaciones alternativas de mecanismos conductuales por las cuales las crías sustituyen las agresiones físicas por amenazas: el proceso de maduración, el aumento en la movilidad de las crías y, en el caso de las crías dominantes, una respuesta a la creciente sumisión de sus hermanas.

Posiblemente todas las crías están programadas para aumentar la proporción de sus amenazas; es decir, tal vez la sustitución de agresiones por amenazas sólo sea cuestión de maduración (Fig. 6). Esto explicaría el hecho de que tanto las crías dominantes como las subordinadas aumenten la proporción de amenazas a través del tiempo. La movilidad de las crías y la distancia entre las crías aumenta con la edad, y en consecuencia se vuelve progresivamente más factible agredir usando conductas que funcionen a distancia. La capacidad motora de las crías es limitada durante las primeras cuatro semanas, y después aumenta rápidamente (Drummond y García-Chavelas, 1989). Cuando las crías están en diferentes partes del territorio, agredir físicamente implica primero acercarse, pero agredir con amenazas es factible a distancia. Otra explicación de la sustitución de las agresiones físicas por amenazas es que las crías dominantes podrían estar respondiendo a la creciente sumisión de sus hermanas (Fig. 5). Las crías dominantes pudieron reducir progresivamente la proporción de agresiones físicas en respuesta a la proporción de respuestas sumisas de las crías subordinadas hacia los gritos. Esto apoya nuestras predicciones y es consistente con nuestra hipótesis de que las agresiones físicas se sustituyen por las amenazas conforme las crías subordinadas aprenden a responder a las amenazas. Sin embargo, el caso de las crías subordinadas podría ser diferente; tal vez las amenazas se favorecen cada vez más porque las crías dominantes reprimen violentamente sus agresiones físicas.

Una explicación funcional de la sustitución de las agresiones físicas por las amenazas es el cambio en el costo energético relativo de las conductas agresivas. Posiblemente con el aumento en la distancia entre las crías, las amenazas cada vez impliquen menos costo que las agresiones físicas porque no implican acercarse a la otra cría o experimentar impactos. Inicialmente las amenazas no son tan efectivas como las

agresiones físicas causando sumisión, pero conforme las crías aprenden a responder adecuadamente a ellas, las amenazas sustituyen a las agresiones físicas.

Comparación con nidadas de tres crías

En el presente estudio (2004) la agresión física de las crías A2 y A3 dirigida hacia las crías B se desarrolló de forma similar: en ambos casos aumentó hasta un máximo a los 20-24d y luego disminuyó (Fig. 9). En contraste, las crías A de nidadas de tres crías del estudio de Valderrábano (2004) en la temporada 2002 alcanzaron su tasa máxima de agresión (13.7 agresiones/h) diez días más tarde, a los 30-34d de edad. En el presente estudio, la agresión física de las crías B2 y B3 se desarrolló de manera parecida (Fig. 11). Sin embargo, las crías B3 emitieron más agresiones físicas totales (a los demás miembros de la nidada sumados) que las crías B2, como consecuencia de tener un hermano menor (Apéndice F). Posiblemente la agresión física de A hacia B y de B hacia A son parecidas en nidadas de dos y tres crías. En cambio, la agresión física total de las crías A y B es mayor en nidadas de tres crías que en nidadas de dos crías (Valderrábano 2004), porque en nidadas de tres crías las conductas agonísticas son dirigidas a dos individuos, mientras que en nidadas de dos crías sólo se dirigen a otro individuo.

El aumento en la agresión de las crías A2 y A3 del presente estudio puede deberse tanto al proceso de maduración como al entrenamiento como ganadores. Aunque no hay una explicación obvia, posiblemente las crías A de nidadas de tres crías en 2002 siguieron aumentando su agresión durante otros diez días por diferencias ecológicas entre los años. La disminución de la agresión de las crías A2 y A3 (en 2002 y 2004) puede deberse a 1) una programación de reducir la agresión a una edad específica, 2) el aumento en la

movilidad de las crías o 3) una respuesta al nivel de sumisión alcanzado por sus hermanas. Las tres explicaciones podrían ser válidas y la última es apoyada por tres resultados. Primero, las nidadas individuales donde las crías dominantes redujeron su agresión después de que las crías subordinadas alcanzaron un nivel de sumisión de 90% (Apéndice C). Segundo, las curvas globales de las nidadas de dos crías que muestran que las crías subordinadas se volvieron muy sumisas cuando sus hermanas dominantes tenían entre 18-22 de edad (considerando un intervalo de eclosión de tres días) y que las crías dominantes redujeron su agresión después de los 24d de edad (Figs. 1 y 2). Y tercero, las curvas de nidadas de tres crías de 2002 que muestran que las crías B fueron muy sumisas (89%) cuando las crías A tenían entre 25-29d de edad y que las crías A redujeron su agresión después de los 34d de edad (Valderrábano 2004). Por otro lado, el aumento moderado de la agresión de las crías B2 y B3 puede deberse a la falta de reforzamiento mediante el entrenamiento como ganadores así como a la represión violenta de su agresión. Cuando las crías B se someten a las agresiones de sus hermanas, pierden oportunidades para atacarlas. Además, si las crías B atacan a sus hermanas son castigadas con más agresiones, lo que probablemente reprime su agresión.

El índice de sumisión de las crías A2 y A3, en el presente estudio, alcanzó un nivel máximo similar pero a diferentes edades (47% a los 30-34d y 49% a los 25-29d, respectivamente). Por otro lado, el índice de sumisión de las crías B2 y B3 aumentó hasta un nivel máximo mayor (89% a los 25-29d y 99% a los 20-24d, respectivamente) y se mantuvo estable (Fig. 12). Los aumentos en la sumisión en las crías A2 y A3 y en las crías B2 y B3 pueden ser, en parte, resultado del proceso de maduración, pero no completamente porque las crías A y las crías B alcanzaron diferentes niveles de sumisión a distinta edad.

La diferencia de edad puede deberse a que las crías A no son agredidas hasta que sus hermanas tienen la resistencia y fuerza suficiente para hacerlo. En cambio las crías B son agredidas frecuentemente desde días después de su eclosión porque sus hermanas ya tienen la resistencia y fuerza para agredir. El mantenimiento del nivel elevado de sumisión de las crías B2 y B3 puede deberse a que una vez que alcanzaron un nivel elevado de sumisión mediante agresiones frecuentes, el nivel elevado puede ser mantenido con un nivel bajo de agresiones.

Las estrategias de las dos crías

La eclosión asincrónica hace que cada cría se desarrolle en un contexto social diferente dependiendo de las diferencias entre ellas en madurez y talla. En consecuencia difieren en el entrenamiento que reciben como ganadoras o perdedoras, así como en la cantidad de alimento que reciben. Nuestros resultados sugieren que el entrenamiento como ganador y el entrenamiento como perdedor son dos ejes del aprendizaje. Sin embargo, el desarrollo en uno de los ejes posiblemente limita el desarrollo en el otro en alguna medida.

Las crías A empiezan a agredir a sus hermanas cuando éstas son muy pequeñas. Agredir tempranamente a una hermana permite que ésta acumule agresiones recibidas; así puede asegurarse que la cría subordinada será la hermana y no la emisora. Una vez que la hermana está entrenada como perdedora y se somete a sus agresiones (físicas y amenazas), entonces reduce su agresión y mantiene una tasa de agresión baja para reafirmar su dominancia. Además, responde a las agresiones con agresión intensificada (Drummond y Osorno 1992). Y, en caso de que el alimento escasee, también aumenta su agresión (Drummond y García Chavelas 1989).

Las crías B tienen buena probabilidad de sobrevivir cuando son crías subordinadas (Drummond y Rodríguez en prep.), por esta razón pueden aceptar ese estatus dentro de la relación que tienen con sus hermanas. Las crías subordinadas evitan ser agredidas de varias formas, como lo es someterse, huir o simplemente desplazarse para mantener una cierta distancia del hermano. Otra forma es minimizando la expresión de su agresión. Sin embargo, a pesar de recibir mucha agresión las crías subordinadas mantienen cierto nivel de agresividad, posiblemente para detectar cuando el hermano se vuelve vulnerable y es factible invertir el papel de subordinadas. En algunos casos, las crías subordinadas pueden llegar a ser muy agresivas e incluso dominar a su hermana como sucede en las nidadas peleadas e invertidas. Se ha visto que las inversiones de dominancia se logran a través de agresión intensa durante varios días y cambios frecuentes en la dirección de la dominancia (Drummond et al. 1991).

En resumen, encontramos que la agresión de las crías dominantes aumenta con la edad y decrece una vez que las crías subordinadas alcanzan su nivel máximo de sumisión. Además, es importante hacer notar que el nivel de sumisión que las crías dominantes y subordinadas alcanzaron dependió de la cantidad de agresiones que recibieron. Finalmente, encontramos que la sumisidad de las crías ante los gritos de amenaza aumenta progresivamente y conforme éstos se vuelven más eficaces para provocar sumisión en las crías subordinadas reemplazan a las agresiones físicas de las crías dominantes.

LITERATURA CITADA

- Allee, W.C.** 1942. Social dominance and subordination among vertebrates. *Biological Symposia*, **8**: 139-162.
- Allee, W.C., Collias, N.E. y Lutherman, C.Z.** 1939. Modification of the social order in flocks of hens by the injection of testosterone propionate. *Physiological Zoology*, **12**: 412-440.
- Anderson, D.J.** 1989. The role of hatching asynchrony in siblicidal brood reduction of two booby species. *Behavioral Ecology & Sociobiology*, **25**: 363-368.
- Anderson, D.J.** 1995. The role of parents in siblicidal brood reduction of two booby species. *Auk*, **112**(4): 860-869
- Bernstein, I. S.** 1981. Dominance: The baby and the bathwater. *Behavioural & Brain Sciences*, **4**: 419-457.
- Braun, B. M. y Hunt, G.L.Jr.** 1983. Brood reduction in black-legged kittiwakes. *Auk*, **100**: 469-476.
- Castillo Álvarez, A. y Chávez-Peón, C.** 1983. Ecología Reproductiva e influencia del comportamiento en el control del número de crías en el bobo de patas azules, *Sula nebouxii*, en la Isla Isabel, Nayarit. Tesis de Licenciatura, Facultad de Ciencias, UNAM.
- Chase, I.D.** 1982. Dynamics of hierarchy formation: the sequential development of dominance relationships. *Behaviour*, **80**: 218-240.
- Cook, M.I., Monaghan, P. y Burns, M.D.** 2000. Effects of short-term hunger and competitive asymmetry on facultative aggression in nestling black guillemots *Cephus grille*. *Behavioral Ecology*, **11**: 282-287.

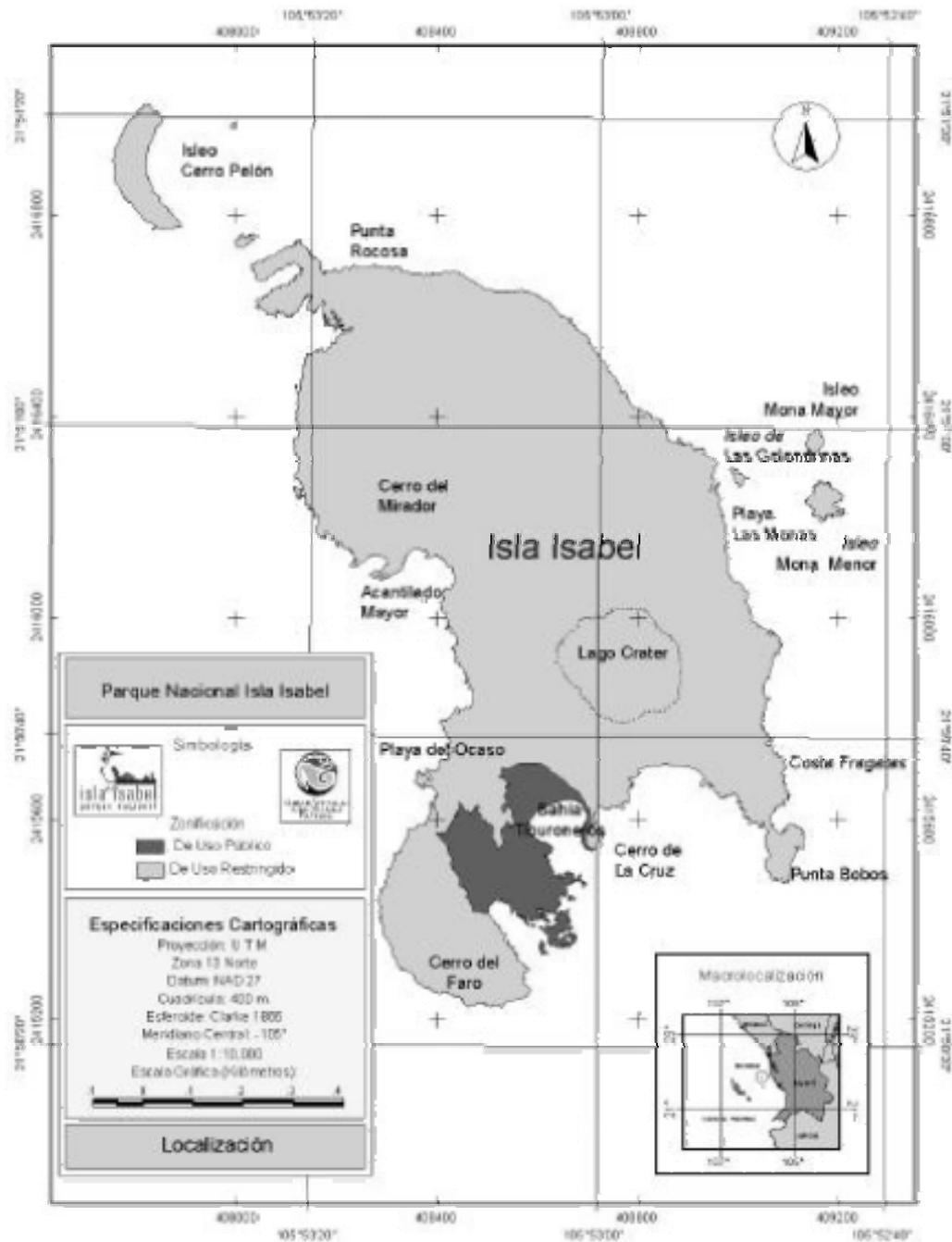
- David, S. y Berrill, M.** 1987. Siblicidal attacks by great blue heron, *Ardea herodias*, chicks in a southern Ontario heronry. *Canadian Field Naturalist*, **101**: 105-107.
- Dewsbury, D.A.** 1982. Dominance rank, copulatory behavior, and differential reproduction. *Quarterly Review of Biology*, **57**: 135-159.
- Drews, C.** 1993. The Concept and Definition of Dominance in Animal Behavior. *Behaviour*, **125**: 283–313.
- Drummond, H.** 1987. A review of parent-offspring conflict and brood reduction in the Pelecaniformes. *Colonial Waterbirds*, **10**: 1-15.
- Drummond, H.** 1989. Parent-offspring conflict and brood reduction in boobies. 1244-1253. En: *Proceedings of XIX International Ornithological Congress*, University of Ottawa Press, Ottawa.
- Drummond, H.** 1999. Agonism and dominance in nestling birds. 1621-1631 En: N. Adams & R. Slotow (eds.) *Proceedings of 22nd International Ornithological Congress*, Durban. Birdlife South Africa, Johannesburg.
- Drummond, H.** 2001a. A revaluation of the role of food in broodmate aggression. *Animal Behaviour*, **61**: 517-526.
- Drummond, H.** 2001b. The control and function of agonism in avian broodmates. 261-301 En: P.J.B. Slater, J.S. Rosenblatt & C.S. Snowdon (eds.) *Advances in the Study of Behavior*, Volume 30. Academic Press, New York.
- Drummond, H.** 2006. Dominance in vertebrate broods and litters. *Quarterly Review of Biology*, **81**: 3-32.
- Drummond, H. y Canales, C.** 1998. Dominance between booby nestlings involves winner and loser effects. *Animal Behaviour*, **55**: 1669-1676.

- Drummond, H. y García Chavelas, C.** 1989. Food shortage influences sibling aggression in the blue-footed booby. *Animal Behaviour*, **37**: 806-819.
- Drummond, H. y Osorno, J. L.** 1992. Training sibling to be submissive losers: 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., García Chavelas, C. y Merchant, H.** 1991. Sexual size dimorphism and sibling competition: implications for avian sex ratios. *American Naturalist*, **138**: 623-641.
- Drummond, H., Rodríguez, C., Vallarino, A., Valderrábano, C., Rogel, G. y Tobón, E.** 2003. Desperado siblings: uncontrollably aggressive junior chicks. *Behavioral Ecology & Sociobiology*, **53**: 287-296.
- Dugatkin, L.A.** 2001. Bystander effects and the structure of dominance hierarchies. *Behavioral Ecology*, **12**: 348-352.
- Duncan, I.J.H. y Wood-Gush, D.G.M.** 1971. Frustration and aggression in the domestic fowl. *Animal Behaviour*, **19**: 500-504.
- Dytham, C.** 1999. Choosing and using statistics: a biologist's guide. Blackwell Science, Cornwall.
- Fujioka, M.** 1985a. Sibling competition and siblicide in asynchronously hatching broods of the cattle egret (*Bubulcus ibis*). *Animal Behaviour*, **33**:1228-1242.
- Fujioka, M.** 1985b. Food delivery and sibling competition in experimentally even-aged broods of the cattle egret. *Behavioral Ecology & Sociobiology*, **17**: 67-74.

- García Cerecedo, M.A. y Saavedra Sordo, M.T.** 1997. Variación interanual en el éxito reproductivo del bobo de patas azules (*Sula nebouxii*) y sus implicaciones en la reducción facultativa de la nidada. Tesis de Licenciatura, Facultad de Ciencias, UNAM
- Hogue, M-E, Beaugrand J.P. y Lague P.C.** 1996. Coherent use of information by hens observing their former dominant defeating or being defeated by a stranger. *Behavioural Processes*, **38**: 241-252.
- Irons, D.B.** 1992. Aspects of foraging behavior and reproductive biology of the black-legged kittiwake. Ph.D. dissertation, University California, Irvine.
- Lack, D.** 1954. *The Natural Regulation of Animal Numbers*. Clarendon Press, Oxford.
- Lack, D.** 1966. *Population studies of birds*. Clarendon Press, Oxford.
- Leshner, A.I.** 1981. The role of hormones in the control of submissiveness. 309-322. En: P.F. Brain y D. Benton (eds.) *A Multidisciplinary Approach to Aggression Research*. Elsevier, Amsterdam.
- Leshner, A.I.** 1983. The hormonal responses to competition and their behavioural significance. 393-404. En: B.B. Svare (ed.) *Hormones and Aggressive Behaviour*. Plenum Press, New York.
- Machmer, M.M. e Ydenberg, R.C.** 1998. The relative roles of hunger and size asymmetry in sibling aggression between nestling ospreys (*Pandion haliaetus*). *Canadian Journal of Zoology*, **76**: 181-186.
- Meyburg, B.U.** 1974. Sibling aggression and mortality among nestling eagles. *Ibis*, **116**: 224-228.
- Mock, D.W.** 1984. Siblicidal aggression and resource monopolization in birds. *Science*, **225**: 731-733.

- Mock, D.W.** 1985. Siblicidal brood reduction: The prey-size hypothesis. *The American Naturalist*, **125**: 327-343.
- Mock, D.W. y Parker, G.A.** 1986. Advantages and disadvantages of ardeid brood reduction. *Evolution*, **40**: 459-470.
- Mock, D.W. y Parker, G.A.** 1997. *The evolution of sibling rivalry*. Oxford University Press, New York.
- Mock, D.W. y Ploger, B.J.** 1987. Parental manipulation of optimal hatch asynchrony in cattle egrets: an experimental study. *Animal Behaviour*, **35**: 150-160.
- Mock, D.W., Lamey, T.C. y Ploger, B.J.** 1987. Proximate and ultimate roles of food amount in regulating egret sibling aggression. *Ecology*, **68**: 1760-1772.
- Morris, C.G.** 1997. Aprendizaje. 183- 225. En: *Psicología*. Prentice Hall Hispanoamericana, México.
- Nelson, J.B.** 1978. *The Sulidae: gannets and boobies*. Oxford University Press, London.
- Newton, I.** 1977. Breeding strategies in birds of prey. *Living bird*, **16**: 51-82.
- Núñez de la Mora, A., Drummond, H. y Wingfield, J.C.** 1996. Hormonal correlates of dominance and starvation-induced aggression in chicks of the blue-footed booby. *Ethology*, **102**: 748-761.
- Osorno, J.L. y Drummond, H.** 1995. The function of hatching asynchrony in the blue-footed booby. *Behavioral Ecology & Sociobiology*, **37**: 265-273.
- Pinson, D. y Drummond, H.** 1993. Brown pelican siblicide and the prey-size hypothesis. *Behavioral Ecology & Sociobiology*, **32**: 111-118.
- Poole, A.L.** 1979. Sibling aggression among nestling ospreys in Florida Bay. *Auk*, **96**: 415-417.

- Ramos-Fernández, G., Núñez de la Mora, A., Wingfield, J. y Drummond, H.** 2000. Endocrine correlates of dominance in chicks of blue-footed booby (*Sula nebouxii*): testing the challenge hypothesis. *Ethology, Ecology & Evolution*, **12**: 27-34
- Rodríguez-Gironés, M.A., Drummond, H. y Kacelnik, A.** 1996. Effect of food deprivation on dominance status in blue-footed booby (*Sula nebouxii*) broods. *Behavioural Ecology*, **7**: 82-88.
- Schjelderup-Ebbe, T.** 1922. Beiträge zur Sozialpsychologie des Haushuhns. *Zeitschrift für Tierpsychologie*, **88**: 226-252.
- Schüz, E.** 1943. Über die Jungenaufzucht des Weissen Storches (*C. ciconia*). *Zeitschrift für Morphologie und Ökologie der Tiere*, **40**:181–237.
- Schwabl, H. y Lipar, J.** 2002. Hormonal Regulation of Begging Behaviour. 221-244. En: J. Wright y M.L. Leonard (eds.) *The Evolution of Begging*. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht.
- Schwabl, H., Mock, D.W. y Gieg, J.A.** 1997. A hormonal mechanism for parental favoritism. *Nature*, **386**: 231.
- Spellerberg, I.F.** 1971. Aspects of McCormick skua breeding biology. *Ibis*, **113**: 357-363.
- Valderrabano, C.** 2004. Jerarquías de dominancia entre crías hermanas. Tesis de Maestría, Facultad de Ciencias, UNAM.
- Vallarino, A. Wingfield, J.C. y Drummond, H.** 2006. Does extra corticosterone elicit increased begging and submissiveness in subordinate booby (*Sula nebouxii*) chicks? *General & Comparative Endocrinology*, **147**: 297-303.
- Young, E.C.** 1963. The breeding behaviour of the South Polar skua, *Catharacta maccormicki*. *Ibis*, **105**:203-233.



Mapa 1. Ubicación de la Isla Isabel y de las zonas de estudio.

Tabla 1. Comparación de la tasa de agresiones ($X \pm ee$) entre las crías dominantes y subordinadas, a la edad de las crías dominantes.

Edad de la cría Dominante	Agresiones/h		Prueba de Wilcoxon		
	Dom→Sub	Sub→Dom	n	T	p
5-9 d	1.456 ± 1.169	0.111 ± 0.06	11	0.00	0.043
10-14 d	1.616 ± 0.307	0.318 ± 0.179	21	6.00	<0.001
15-19 d	4.269 ± 1.006	0.446 ± 0.113	20	0.00	<0.001
20-24 d	5.497 ± 1.972	1.204 ± 0.566	35	48.00	<0.001
25-29 d	3.121 ± 0.569	0.871 ± 0.524	38	44.00	<0.001
30-34 d	2.685 ± 0.647	0.499 ± 0.249	23	20.50	0.001
35-39 d	1.607 ± 0.36	0.94 ± 0.402	18	35	0.05
40-44 d	1.603 ± 0.419	0.7 ± 0.439	16	30.50	0.094

n, D =	11	21	20	35	38	23	18	16
n, S =	21	22	28	35	33	20	17	13

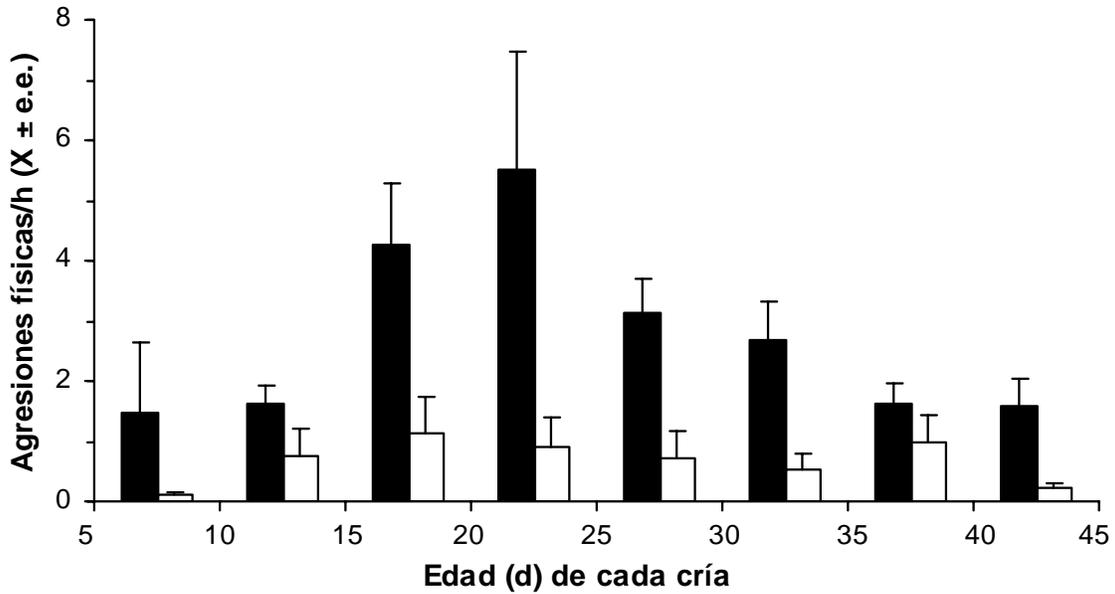


Fig. 1. Desarrollo de la agresión física de crías dominantes (■) y subordinadas (□) en las primeras 7 semanas.

n, D =	3	11	17	22	18	13	11	10
n, S =	18	21	27	34	33	18	15	12

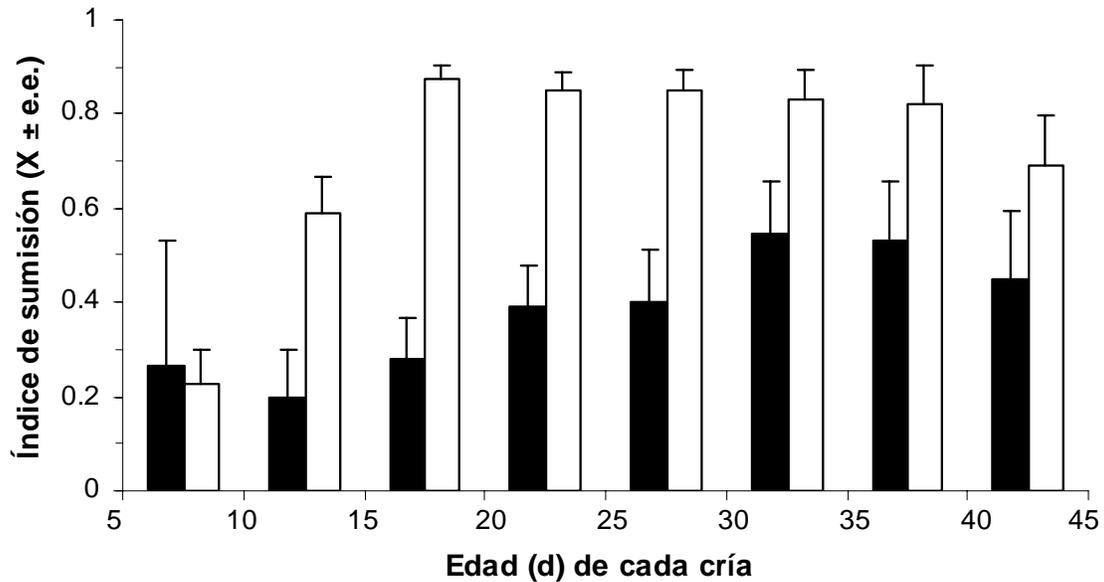


Fig. 2. Índice de sumisión causado por agresiones físicas en crías dominantes (■) y subordinadas (□) durante las primeras semanas.

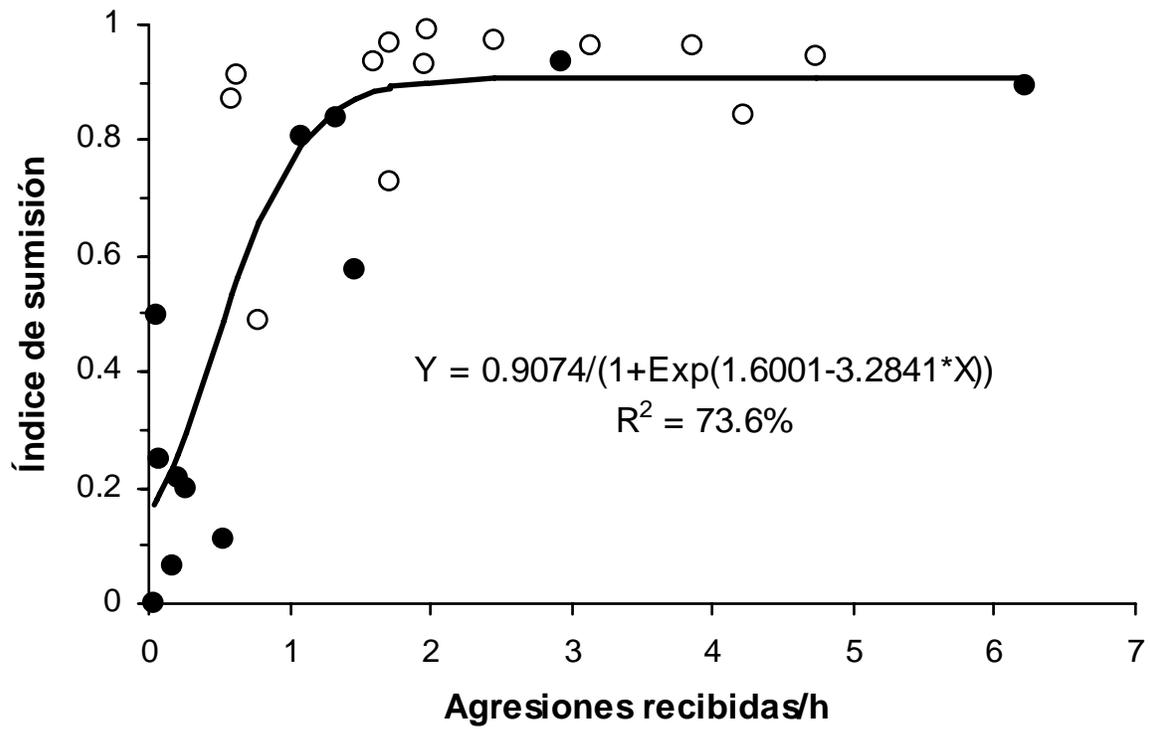


Fig. 3. Correlación entre agresión física recibida e índice de sumisión entre 15-44d de edad en 12 crías dominantes (●) y 13 crías subordinadas (○).

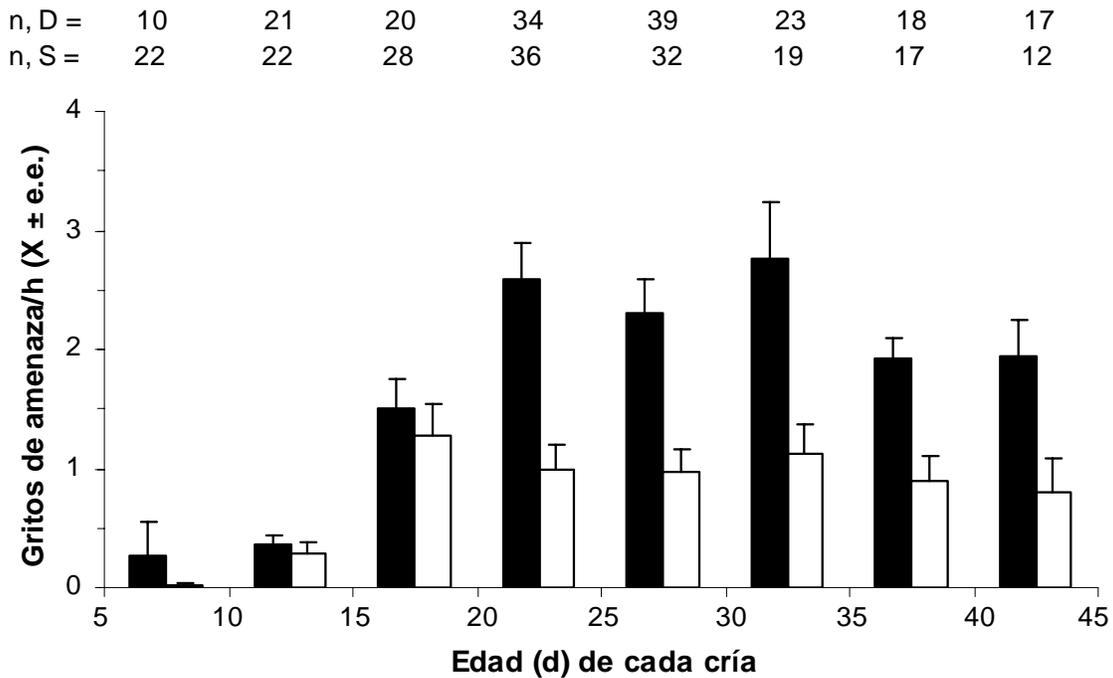


Fig. 4. Desarrollo de los gritos de amenaza de las crías dominantes (■) y subordinadas (□) en las primeras 7 semanas.

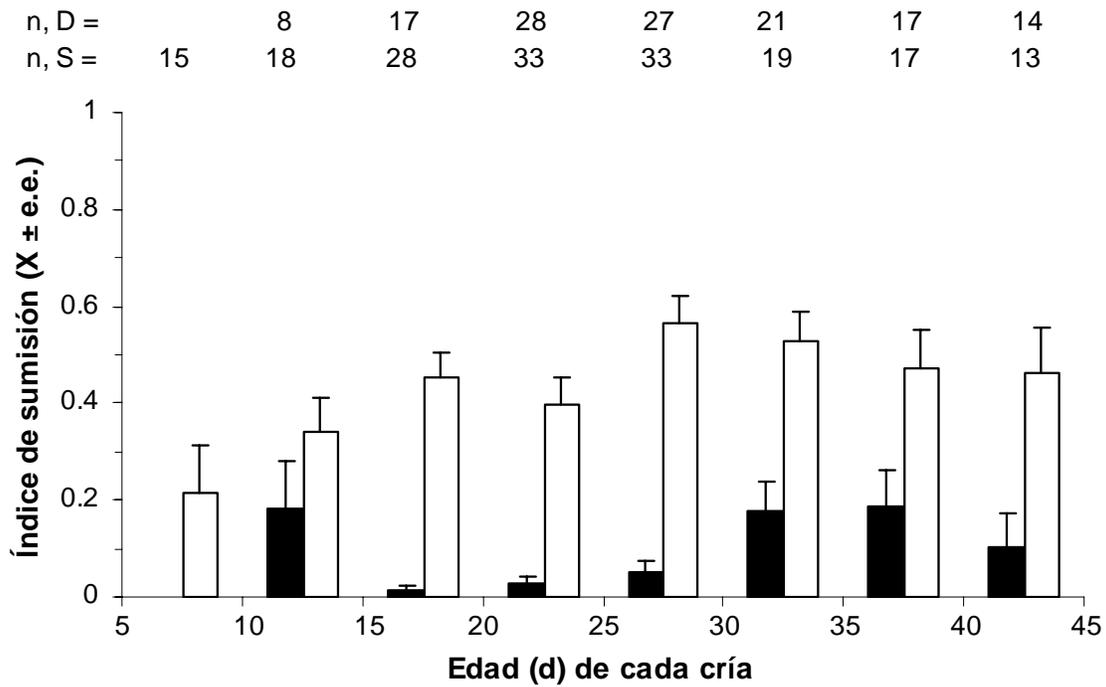


Fig. 5. Índice de sumisión causado por gritos de amenaza en las crías dominantes (■) y subordinadas (□) durante las primeras semanas.

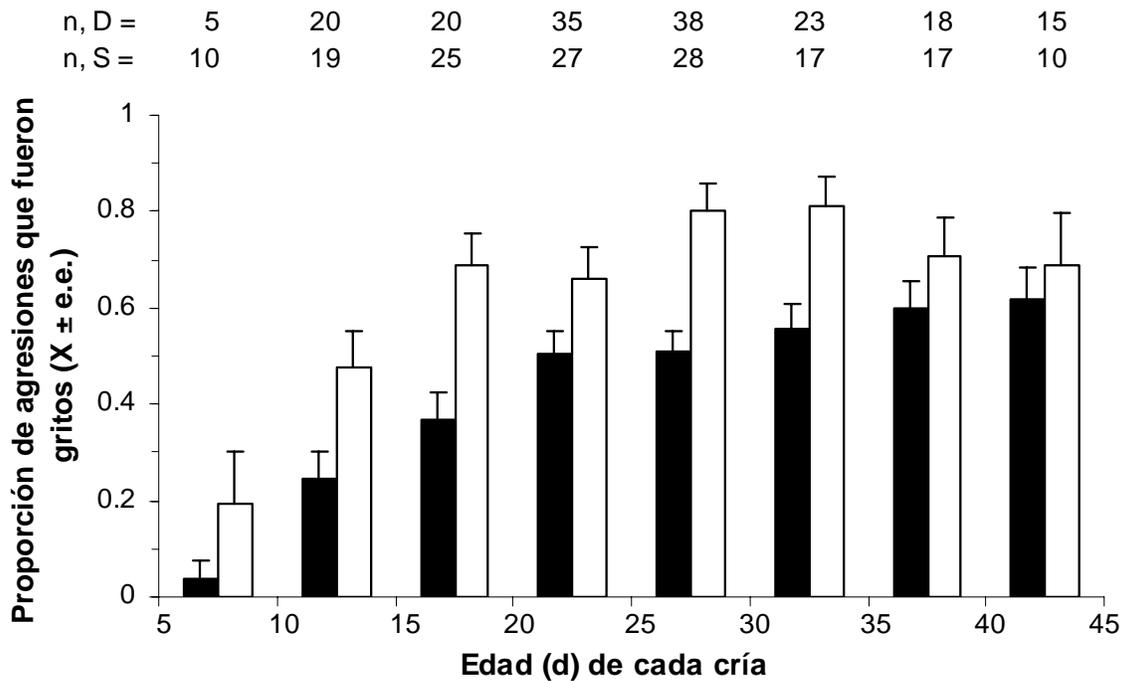


Fig. 6. Proporción de agresiones totales que fueron gritos en crías dominantes (■) y subordinadas (□) durante las primeras semanas.

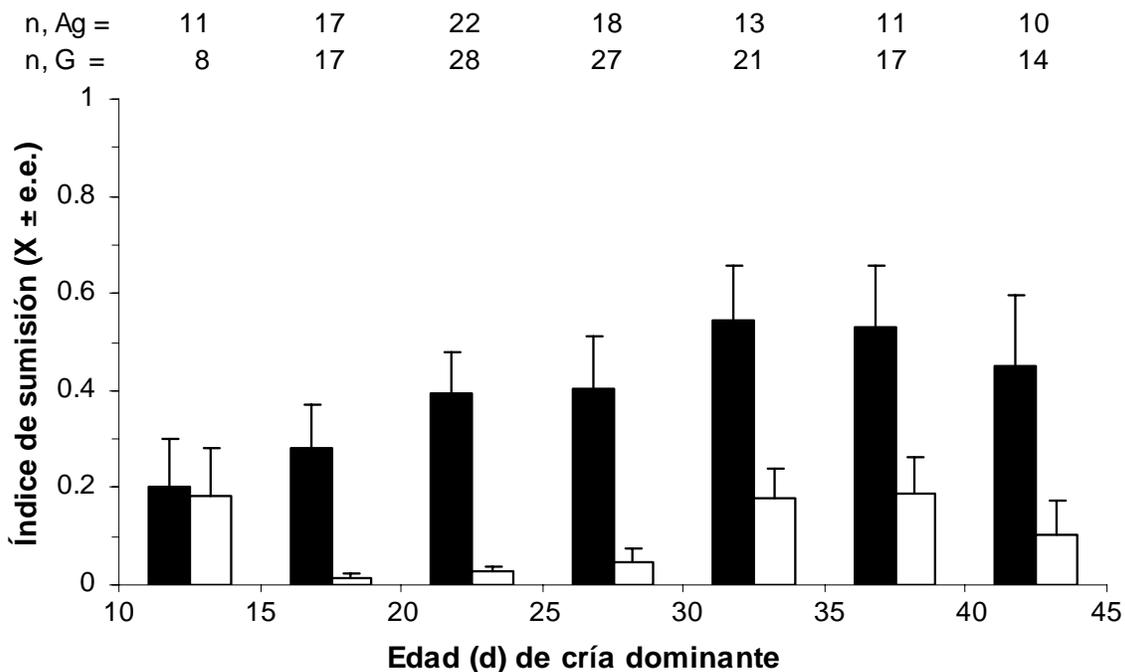


Fig. 7. Índice de sumisión de las crías dominantes causado por agresiones físicas (■) y por gritos de amenaza (□) durante las primeras semanas.

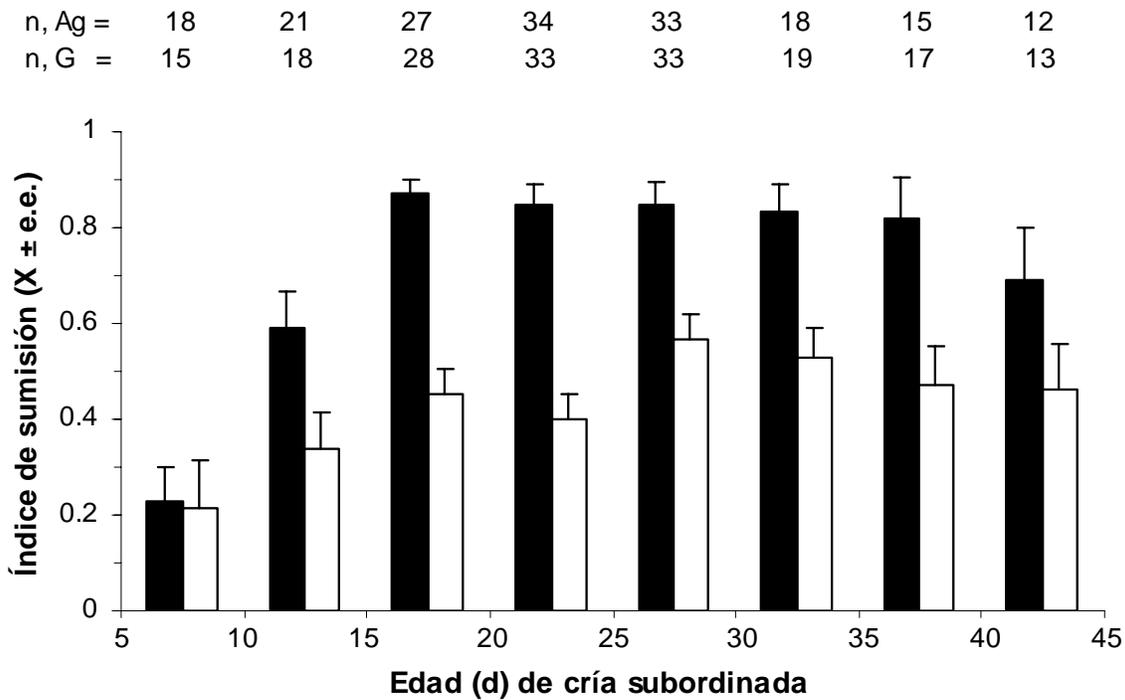


Fig. 8. Índice de sumisión de las crías subordinadas causado por agresiones físicas (■) y por gritos de amenaza (□) durante las primeras semanas.

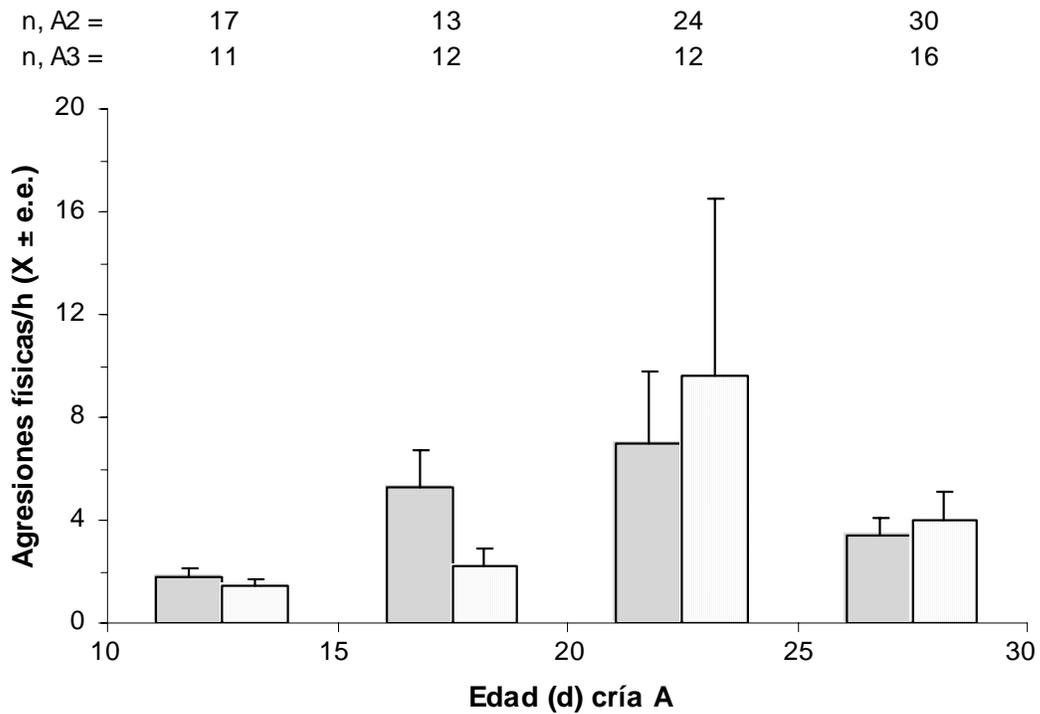


Fig. 9. Desarrollo de agresión física de las crías A de nidadas de 2 crías (≡) y las crías B de nidadas de 3 crías (⊗).

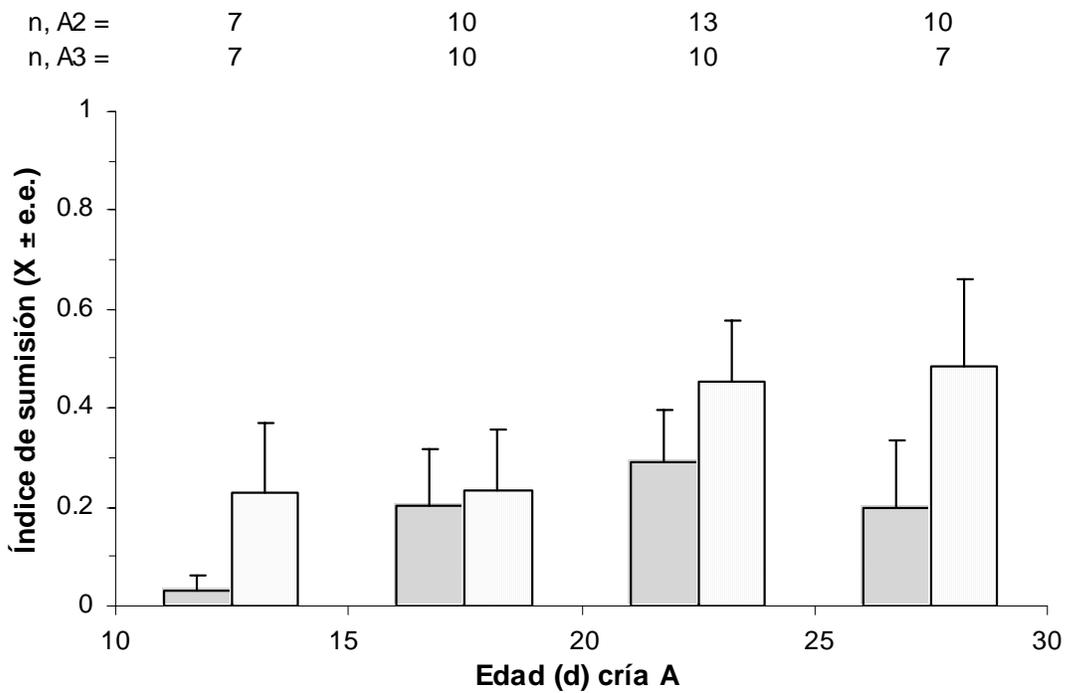


Fig. 10. Índice de sumisión en las crías A de nidadas de 2 crías (≡) y crías A de nidadas de 3 crías (⊗) cuando fueron agredidas físicamente por las crías B.

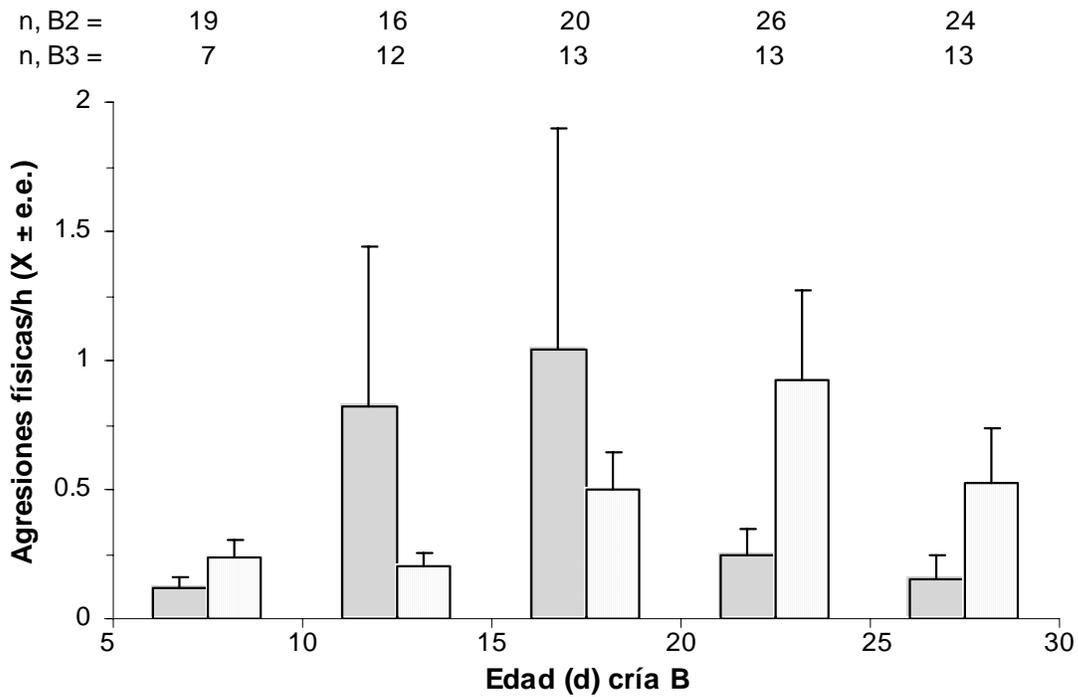


Fig. 11. Desarrollo de agresión física de las crías B de nidadas de 2 crías (≡) y las crías B de nidadas de 3 crías (⊙).

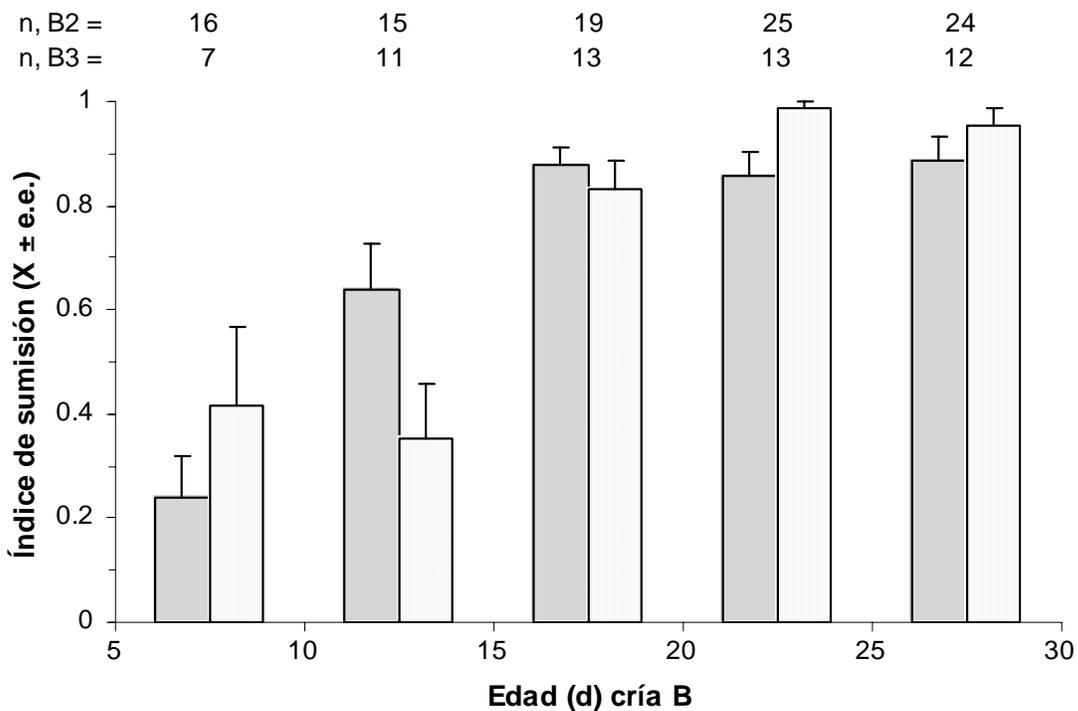


Fig. 12. Índice de sumisión en las crías B de nidadas de 2 crías (≡) y las crías B de nidadas de 3 crías (⊙) cuando fueron agredidas físicamente por las crías A.

Apéndice A. Curvas conductuales de las crías A y B con asimetría típica.

Nidadas con asimetría típica.

A continuación presentamos los análisis de las crías A y B al eliminar las nidadas con dominancia peleada e invertida de las dos muestras sumadas (corto + largo periodo de observación). En estas nidadas la cría A fue la cría dominante y la B la subordinada.

Desarrollo de la agresión (picotazos y mordidas)

Cuando se eliminaron las nidadas con dominancia invertida y peleada de las dos muestras, los resultados cambiaron poco: las curvas de agresión física de las crías A y B tuvieron formas muy parecidas (Fig. I), las agresiones físicas de la cría A cambiaron significativamente a través del tiempo (Kruskal-Wallis: $H = 20.21$, g.l. = 7, $p = 0.005$), las agresiones físicas de la cría B no cambiaron significativamente (Kruskal-Wallis: $H = 8.98$, g.l. = 7, $p = 0.254$), y la agresión física máxima de la cría A (a 20-24d) fue 5.73 veces mayor que la agresión física máxima de la cría B (a 15-19d; prueba de Mann-Whitney: $U = 44.5$, $n = 24, 20$, $p < 0.001$).

Desarrollo de la sumisión (causada por picotazos y mordidas)

Al eliminar las nidadas con dominancia peleada e invertida, la curva de sumisión de la cría B quedó muy similar a la muestra completa, con el aumento acelerado de sumisión entre los 5 y 19d de edad (Fig. II); la curva de la cría A sufrió modificaciones, pero el patrón de resultados no cambió sustancialmente (Fig. II). El índice de sumisión de la cría A no cambió significativamente entre los 15 y 29d de edad (Kruskal-Wallis: $H = 0.48$, g.l. = 2, $p = 0.787$), y la sumisión de la cría B aumentó significativamente a través del tiempo (Kruskal-Wallis: $H = 41.53$, g.l. = 7, $p < 0.001$). La sumisión de las crías A alcanzó un

máximo de aproximadamente 47% (a los 30-34d) y las crías B casi lo duplicaron alcanzando un pico de 89% (a los 25-29d).

Relación agresión recibida – sumisión

Cuando se eliminaron las nidadas donde la dominancia estuvo peleada, la forma de la curva incluyendo los datos de las crías dominantes y subordinadas quedó muy parecida a la curva trazada con la muestra total ($r = 0.728$, $n = 15$, $p = 0.002$), la correlación para la cría dominante fue marginalmente significativa ($r = 0.746$, $n = 7$, $p = 0.054$); la correlación para la cría subordinada no fue significativa ($r = 0.195$, $n = 8$, $p = 0.644$) por la falta de representación crías subordinadas poco agredidas, lo cual produjo una curva trunca.

Gritos de amenaza

Al eliminar las nidadas con dominancia peleada e invertida de las dos muestras, los patrones de resultados de gritos y sumisión a gritos cambiaron poco: las curvas de los gritos de amenaza de las crías A y B tuvieron formas muy similares a la muestra completa (Fig. III). Los gritos de la cría A cambiaron significativamente a través del tiempo (Kruskal-Wallis: $H = 50.84$, g.l. = 7, $p < 0.001$), los gritos de la cría B cambiaron significativamente (Kruskal-Wallis: $H = 32.95$, g.l. = 7, $p < 0.001$), y los gritos máximos de la cría A (a los 30-34d) fueron 1.89 veces mayores que los gritos máximos de la cría B (a 15-19d; prueba de Mann-Whitney: $U = 71.0$, $n = 16, 20$, $p = 0.004$). La curva de sumisión causada por gritos de amenaza de la cría B quedó muy similar al resultado con la muestra completa pero la curva de la cría A sufrió modificaciones, al igual que los resultados de algunas pruebas (Fig. IV). El índice de sumisión a gritos de amenaza de la cría A cambió significativamente entre los 15 y 44d de edad (Kruskal-Wallis: $H = 17.18$, g.l. = 5, $p = 0.004$), y el índice de sumisión G de la cría B cambió significativamente a través del tiempo (Kruskal-Wallis: H

= 15.12, g.l. = 7, $p = 0.035$). El índice de sumisión a gritos de la cría A alcanzó un máximo de 12% (a los 35-39d) y las crías B lo quintuplicaron alcanzando un pico de 62% (a los 40-44d; prueba de Mann-Whitney: $U = 8.5$, $n = 11$, 9 , $p = 0.001$).

Al eliminar las nidadas con dominancia peleada e invertida de las dos muestras, los resultados cambiaron poco. Las agresiones físicas fueron más efectivas causando sumisión al comparar el índice de sumisión promedio a agresiones físicas *versus* el índice de sumisión promedio a gritos de amenaza entre los 5 y 44d de edad en ambas crías (cría A, prueba de signos: $n = 13$, $k = 1$, $p = 0.003$; cría B, prueba de signos, $n = 56$, $k = 8$, $p < 0.001$). Al comparar el índice de sumisión máximo a agresiones físicas *vs.* el índice de sumisión máximo a gritos de amenaza, las agresiones resultaron más efectivas para causar sumisión solamente en las crías B (cría A, sumisión a agresiones: 47.2% a los 30-34d, sumisión a gritos: 11.2% a los 35-39d, prueba de Mann-Whitney: $U = 24.5$, $n = 6$, 11 , $p = 0.337$; cría B, sumisión a agresiones: 88.7% a los 25-29d, sumisión a gritos: 62.2% a los 40-44d, $U = 41.0$, $n = 24$, 9 , $p = 0.005$; Figs. V y VI).

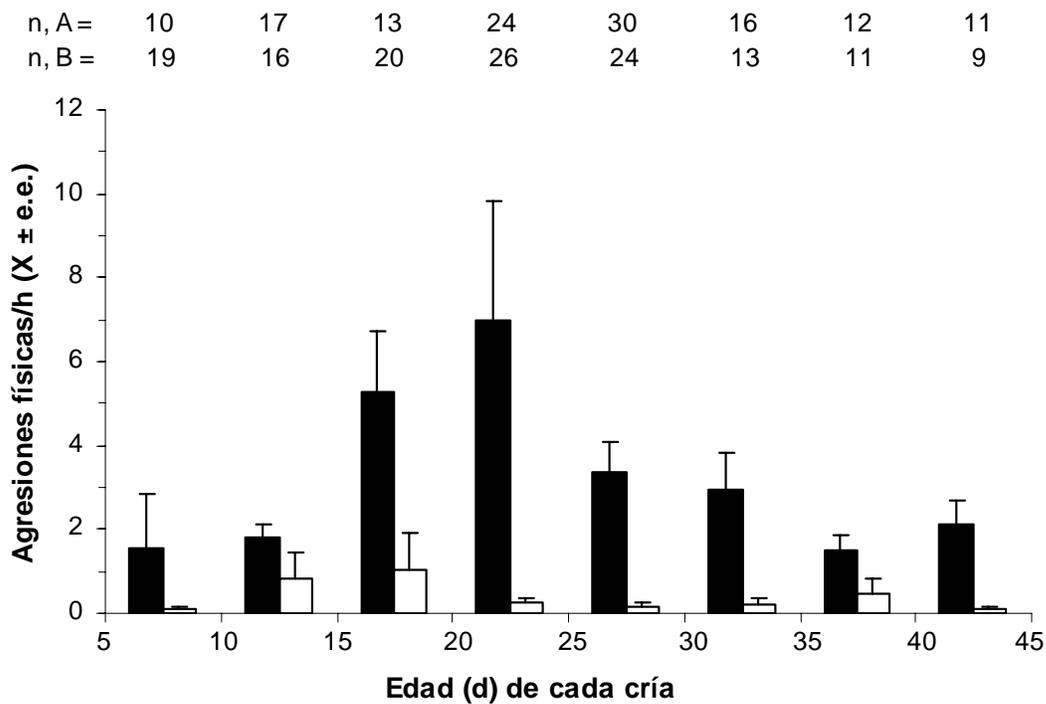


Fig. I. Desarrollo de la agresión física de crías A (■) y B (□) en las primeras 7 semanas, cuando se eliminaron las nidadas con dominancia peleada e invertida.

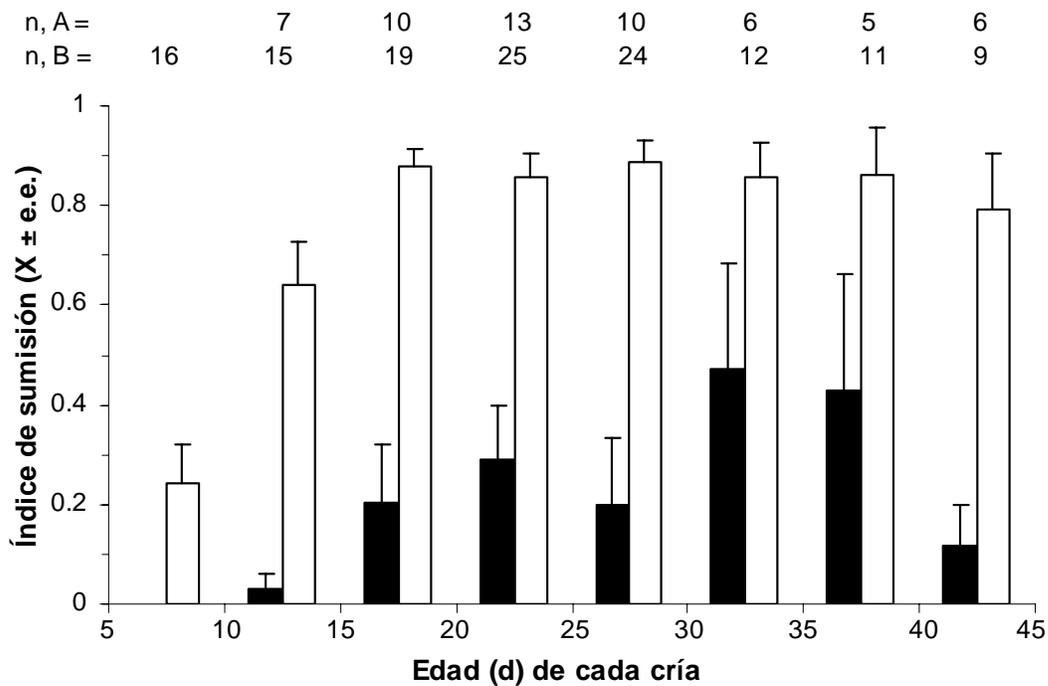


Fig. II. Índice de sumisión causado por agresiones físicas en A (■) y B (□) durante las primeras semanas.

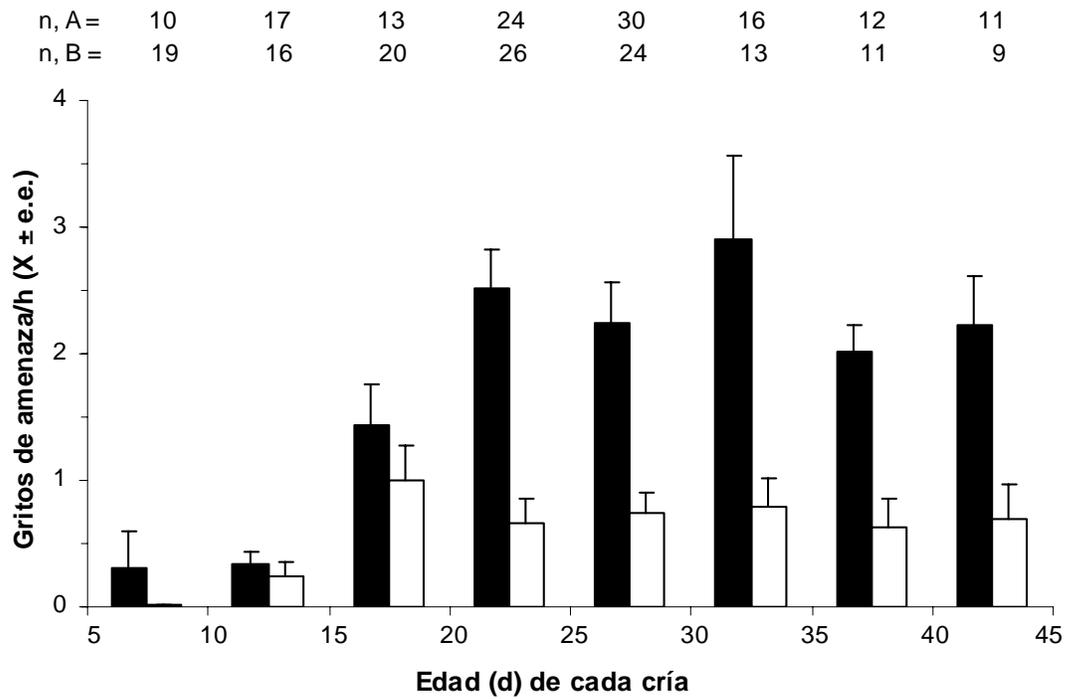


Fig. III. Desarrollo de los gritos de amenaza de las crías A (■) y B (□) en las primeras 7 semanas.

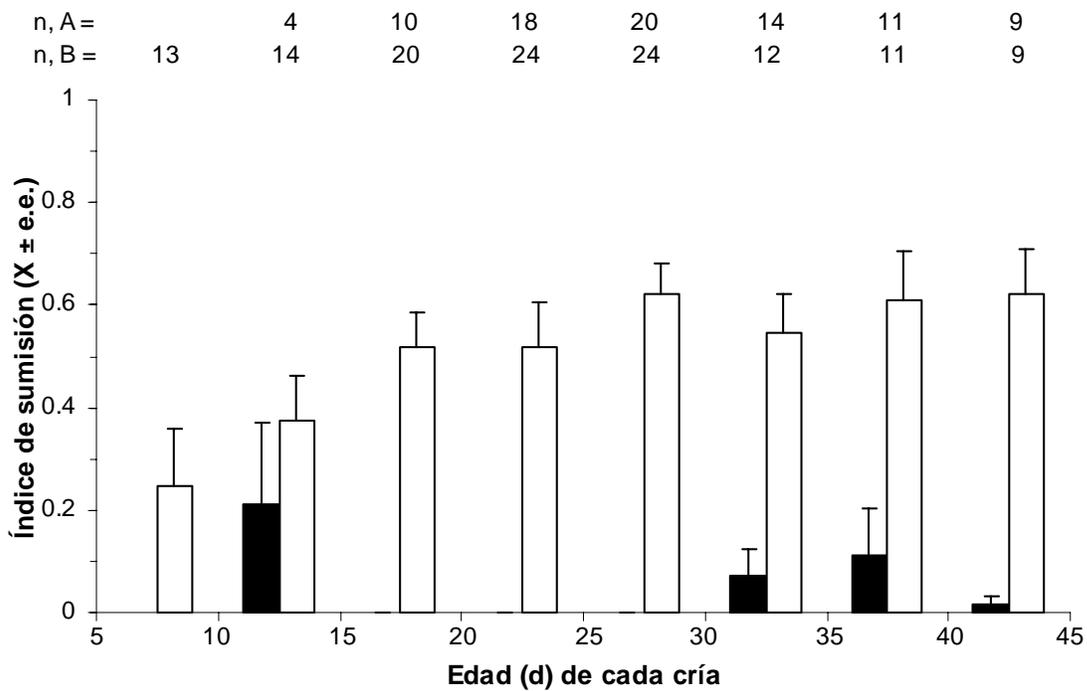


Fig. IV. Índice de sumisión causado por gritos de amenaza en las crías A (■) y B (□) durante las primeras semanas.

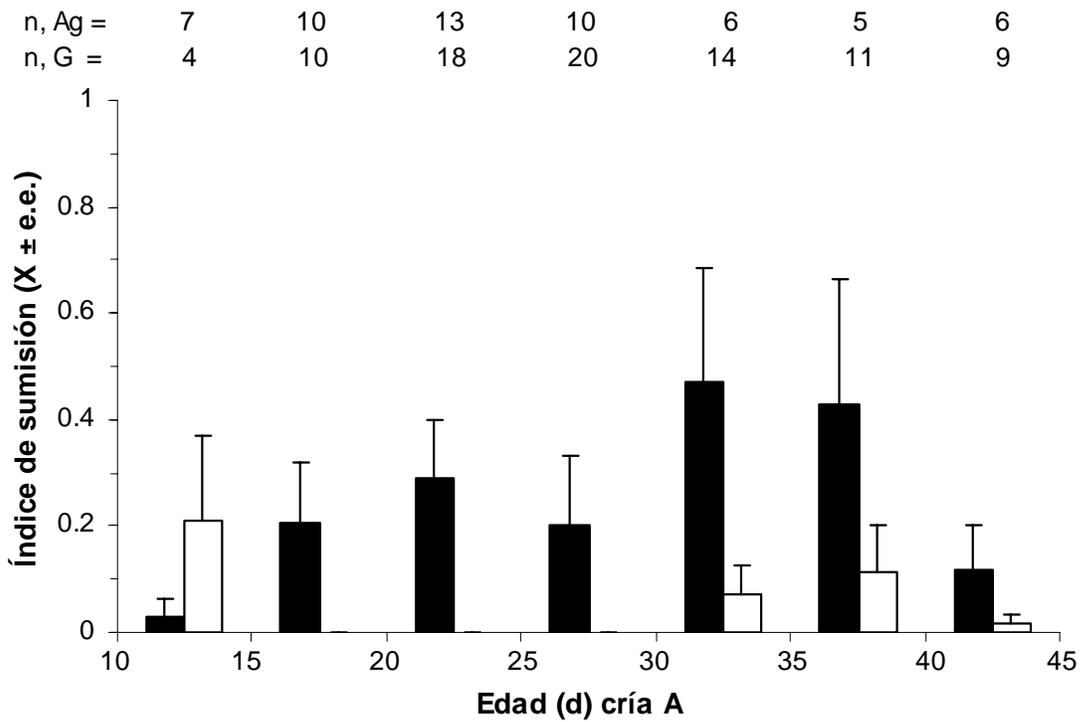


Fig. V. Índice de sumisión de las crías A causado por agresiones físicas (■) y por gritos de amenaza (□) durante las primeras semanas.

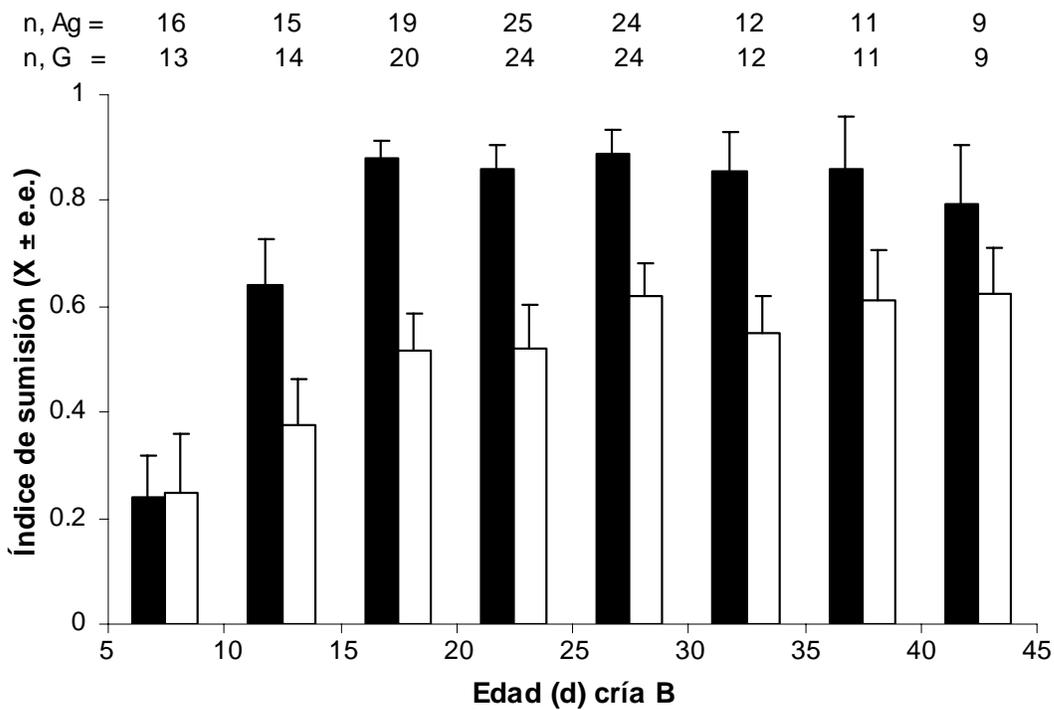


Fig. VI. Índice de sumisión de las crías B causado por agresiones físicas (■) y por gritos de amenaza (□) durante las primeras semanas.

Apéndice B. Alimentación y crecimiento de las crías dominantes y subordinadas.

El crecimiento y la alimentación los comparamos entre las dos crías a la misma edad. Para la alimentación utilizamos las dos muestras sumadas (corto + largo periodo de observación) y para el crecimiento solamente las nidadas de largo periodo de observación porque éstas se observaron en promedio 18.61 ± 1.14 d, lo que nos permitió tener un seguimiento del crecimiento de las crías. Utilizamos las frecuencias de alimentaciones de la hembra y del macho sumadas para cada cría de las dos muestras (corto + largo periodo de observación). Sólo se aplicaron pruebas estadísticas a 4 de los 8 bloques de edad, elegidos arbitrariamente (5-9, 15-19, 25-29 y 35-39 d) para evitar diferencias significativas debidas al azar. A la edad de 5-9d, las crías dominantes fueron alimentadas 2.7 veces más que las crías subordinadas (U de Mann-Whitney: $U = 30.5$, $n = 11, 21$, $p < 0.001$), pero entre 10 y 44 días las dos crías fueron alimentadas con frecuencias parecidas ($p > 0.34$ en 3 pruebas de Mann-Whitney: 15-19d, $U = 234.5$, $n = 20, 28$; 25-29d, $U = 570$, $n = 38, 33$; 35-39d, $U = 145.5$, $n = 18, 17$; Fig. i). Cuando se analizaron las alimentaciones de la hembra y del macho por separado, los dos sexos mostraron el mismo favoritismo hacia la cría dominante en (sólo) la edad de 5-9 d, pero la diferencia fue significativa solamente en el caso del macho (prueba de Mann-Whitney: $U = 42.5$, $n = 11, 21$, $p = 0.003$, Fig. i).

Se aplicaron pruebas de muestras dependientes para comparar el peso y el tamaño logrados por las dos crías de cada nidada. Las curvas de peso, pico y ulna a través del tiempo de las crías dominantes y subordinadas se desarrollaron de forma muy similar (Fig. ii), pero sólo a la edad de 35-39d la ulna de la cría subordinada fue significativamente más grande (2.8%) que la de la cría dominante (ulna: $t = -2.34$, g.l. = 11, $p = 0.039$; peso: $t = -1.061$, g.l. = 11, $p = 0.312$; pico: $t = -1.61$, g.l. = 11, $p = 0.136$).

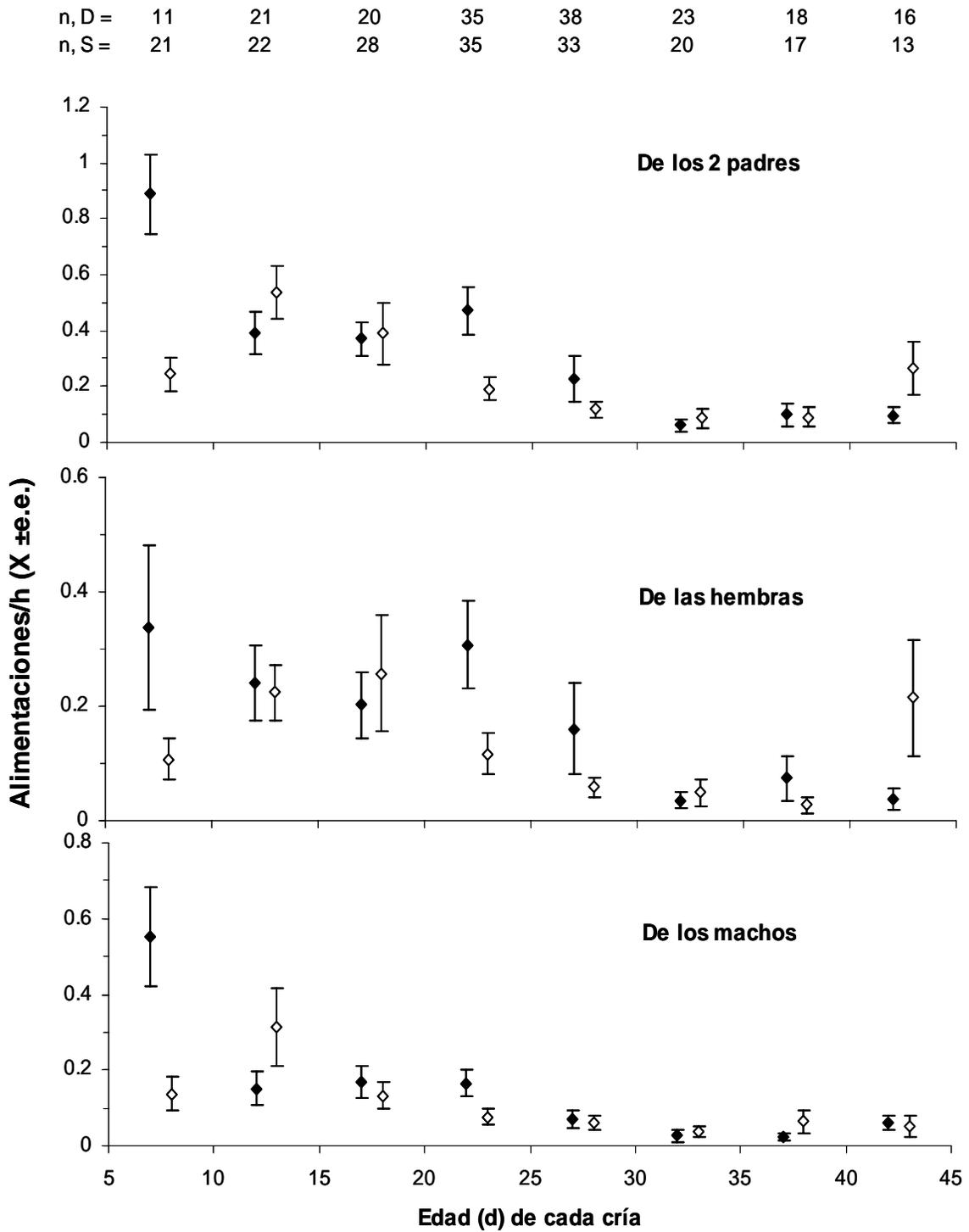


Fig. i. Alimentación de las crías dominantes (◆) y subordinadas (◇) por parte de ambos padres y por parte de la hembra y del macho durante las primeras semanas.

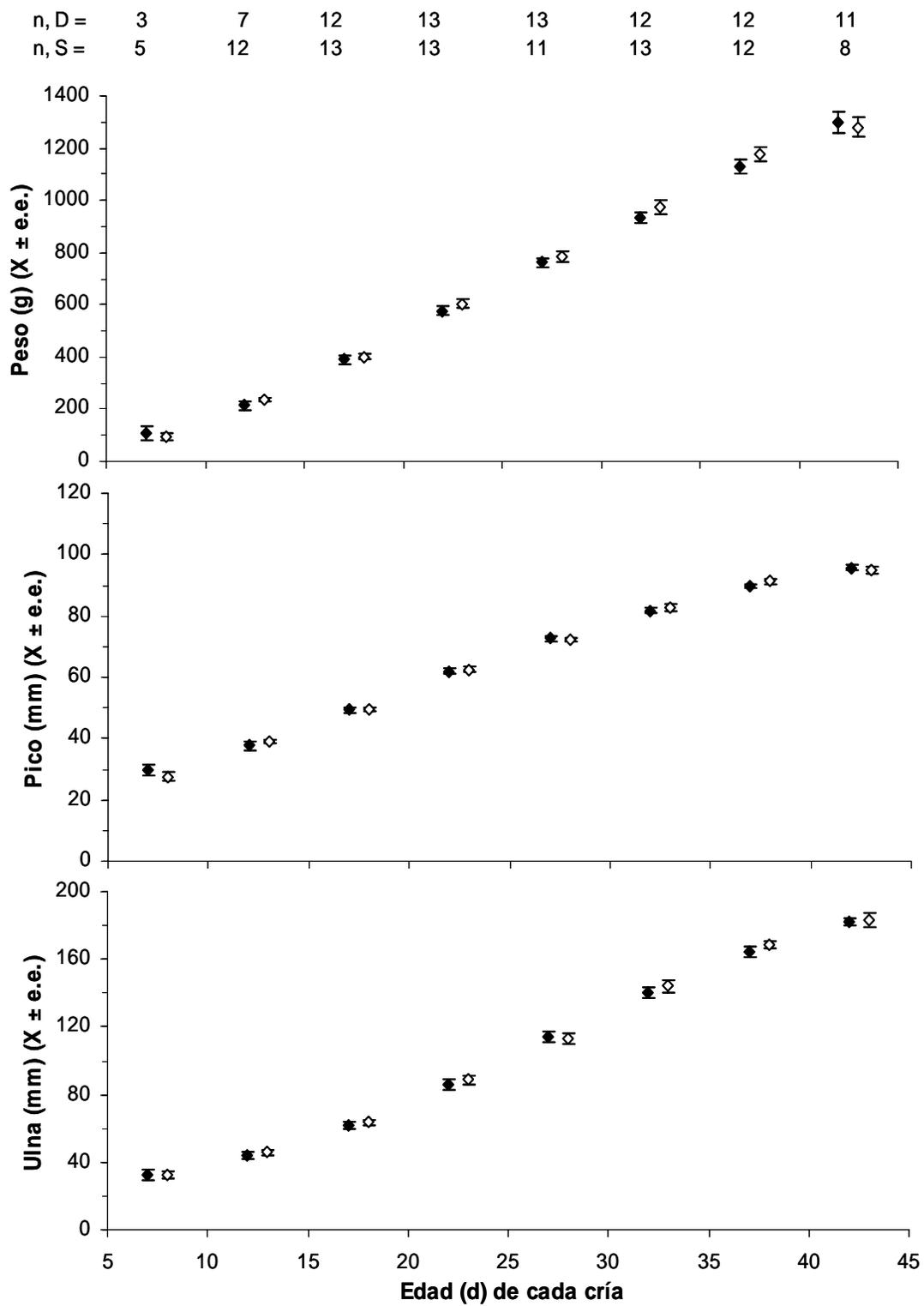
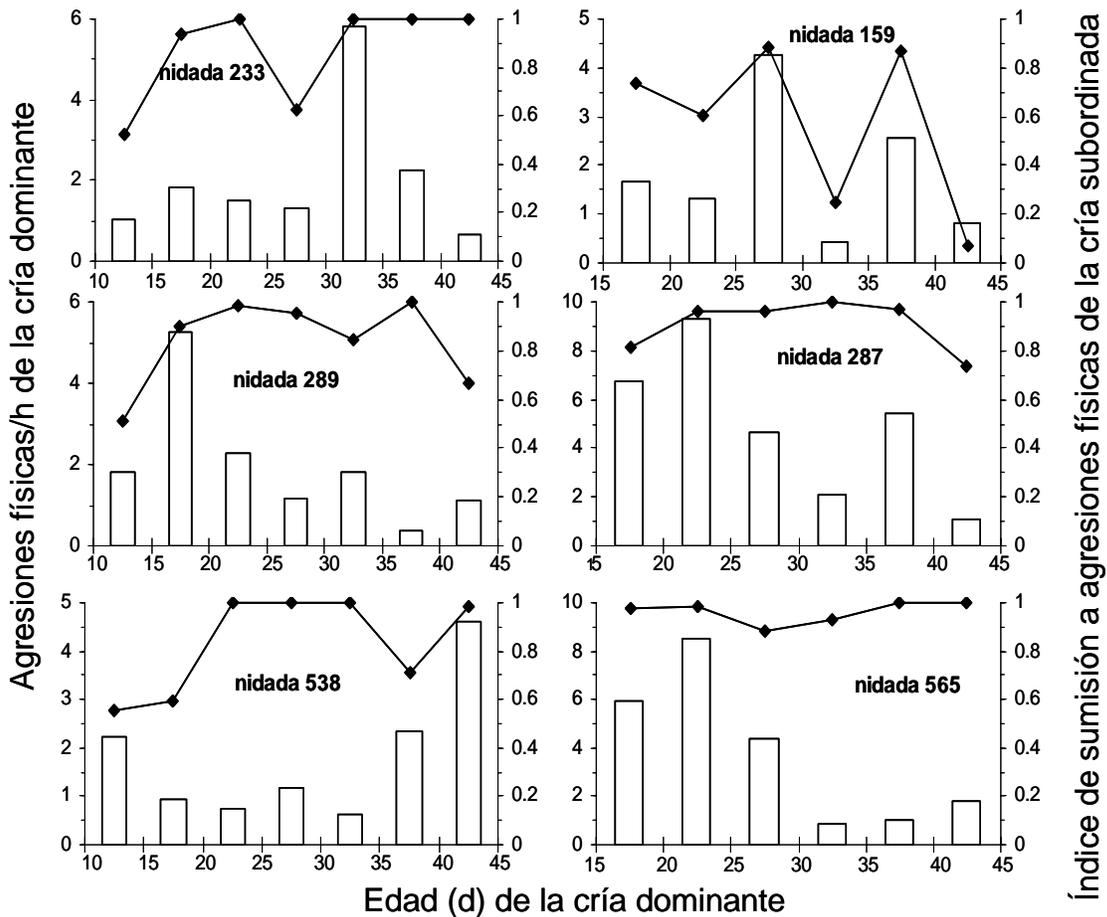
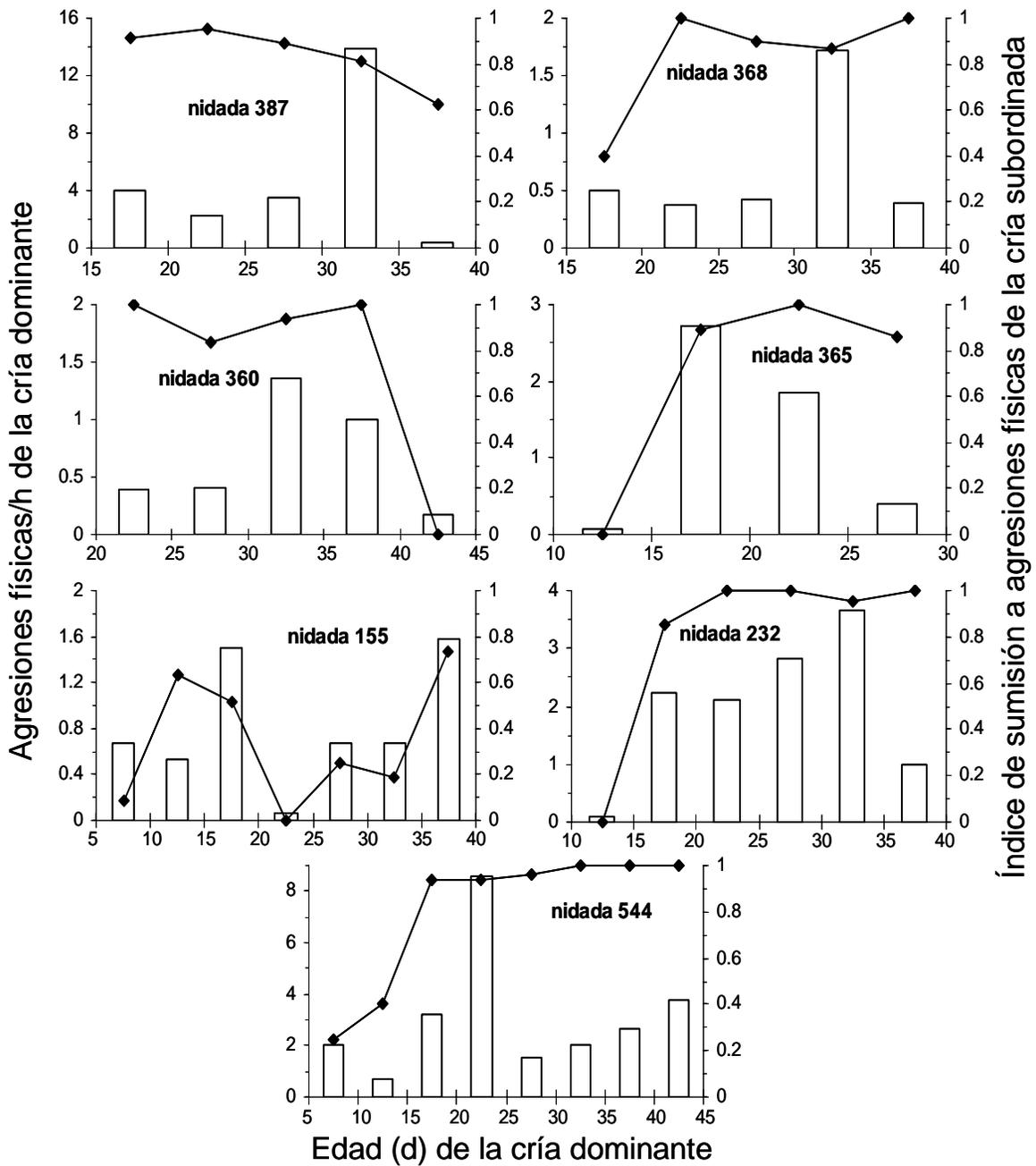


Fig. ii. Crecimiento de las crías dominante (◆) y subordinada (◇).

Apéndice C. Agresiones físicas de la cría dominante e índice de sumisión de la cría subordinada.

Cuando se inspeccionaron las curvas individuales de las 13 nidadas de largo periodo de observación, se encontró que la agresión de las crías dominantes disminuyó después de que las crías subordinadas alcanzaron un nivel elevado de sumisión. En 12 de 13 nidadas las crías subordinadas alcanzaron un nivel de sumisión mayor a 90%, y en 9 de esas 12 nidadas la agresión de la cría dominante disminuyó 50% o más y aparentemente se mantuvo en niveles bajos. La reducción de la agresión ocurrió a los $12 \pm 1.9d$ (5-20d) después de que las crías alcanzaron un nivel de sumisión de 90% cuando las crías dominantes tenían $29 \pm 2.1d$ de edad (20-39d).





Desarrollo de la agresión de la cría dominante (□) y de la sumisión de la cría subordinada (◆) en cada una de las nidadas de largo periodo de observación.

Apéndice D. Correlación entre agresiones físicas recibidas y sumisión.

Al considerar crías dominantes y subordinadas simultáneamente hubo una correlación fuerte y altamente significativa entre tasa de agresión física recibida durante los 15 y 44d de edad y el índice de sumisión durante los 15 y 44d de edad ($r = 0.641$, $n = 25$, $p = 0.001$, Fig. a). Dicha correlación era evidente tanto para las crías dominantes como para las crías subordinadas por separado, pero fue significativa solo para las crías dominantes (dominantes: $r = 0.704$, $n = 12$, $p = 0.011$; subordinadas: $r = 0.358$, $n = 13$, $p = 0.230$, Fig. a)

Cuando se buscó una relación entre las agresiones recibidas durante los primeros 29d de edad y la sumisión emitida entre los 30 y 39d de edad, no se encontró una correlación significativa entre estas dos variables cuando se consideraron las crías dominantes y subordinadas simultáneamente y ni cuando se consideraron las crías dominantes y subordinadas por separado ($r = 0.355$, $n = 23$, $p = 0.097$; dominantes: $r = 0.343$, $n = 11$, $p = 0.301$; subordinadas: $r = 0.190$, $n = 12$, $p = 0.554$, Fig. b).

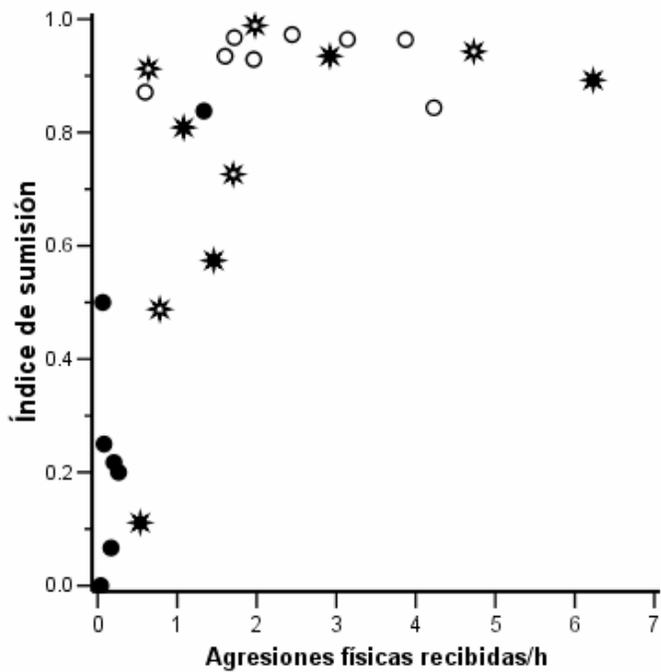


Fig. a. Correlación entre agresión física recibida e índice de sumisión entre 15-44d de edad en 12 crías dominantes (●) y 13 crías subordinadas (○). Los asteriscos indican nidadas donde la dominancia estuvo peleada.

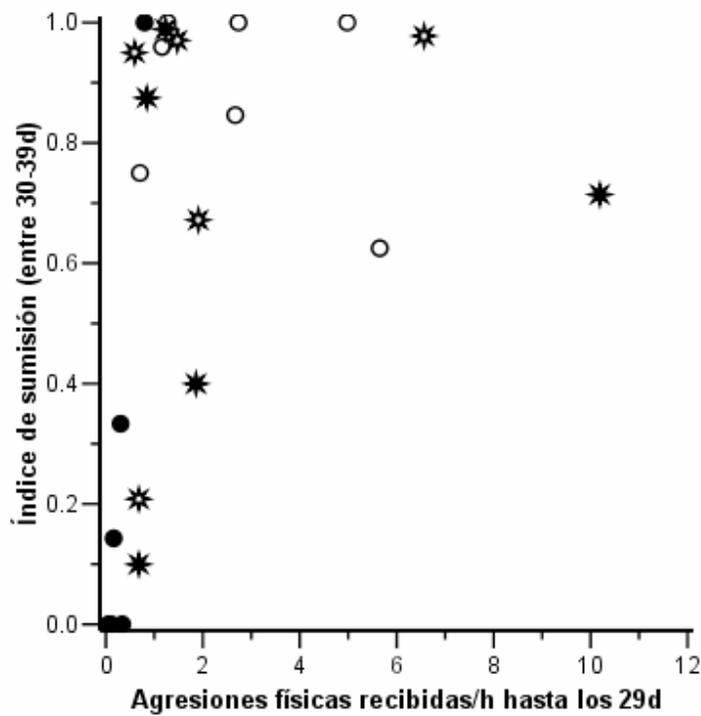
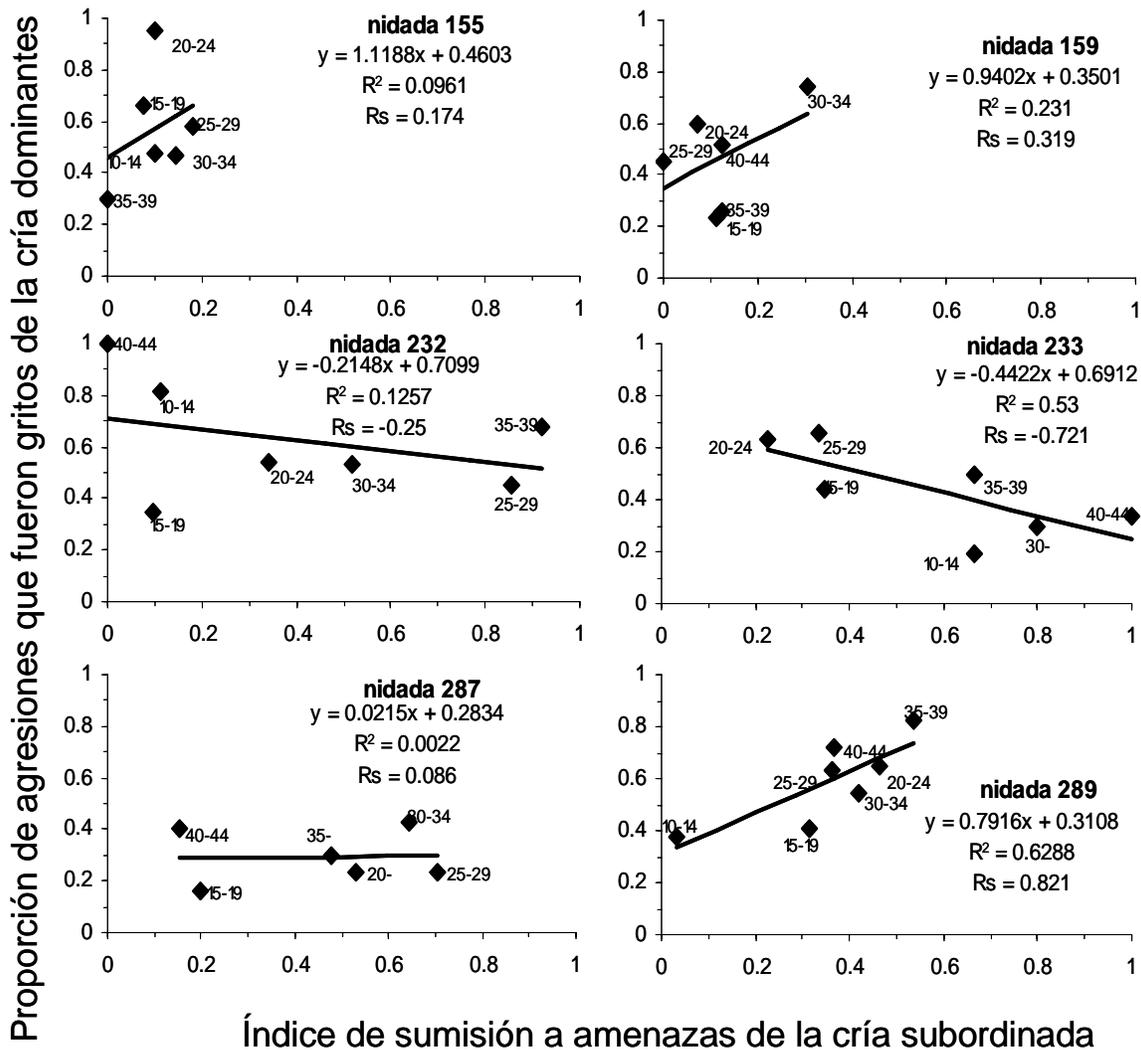
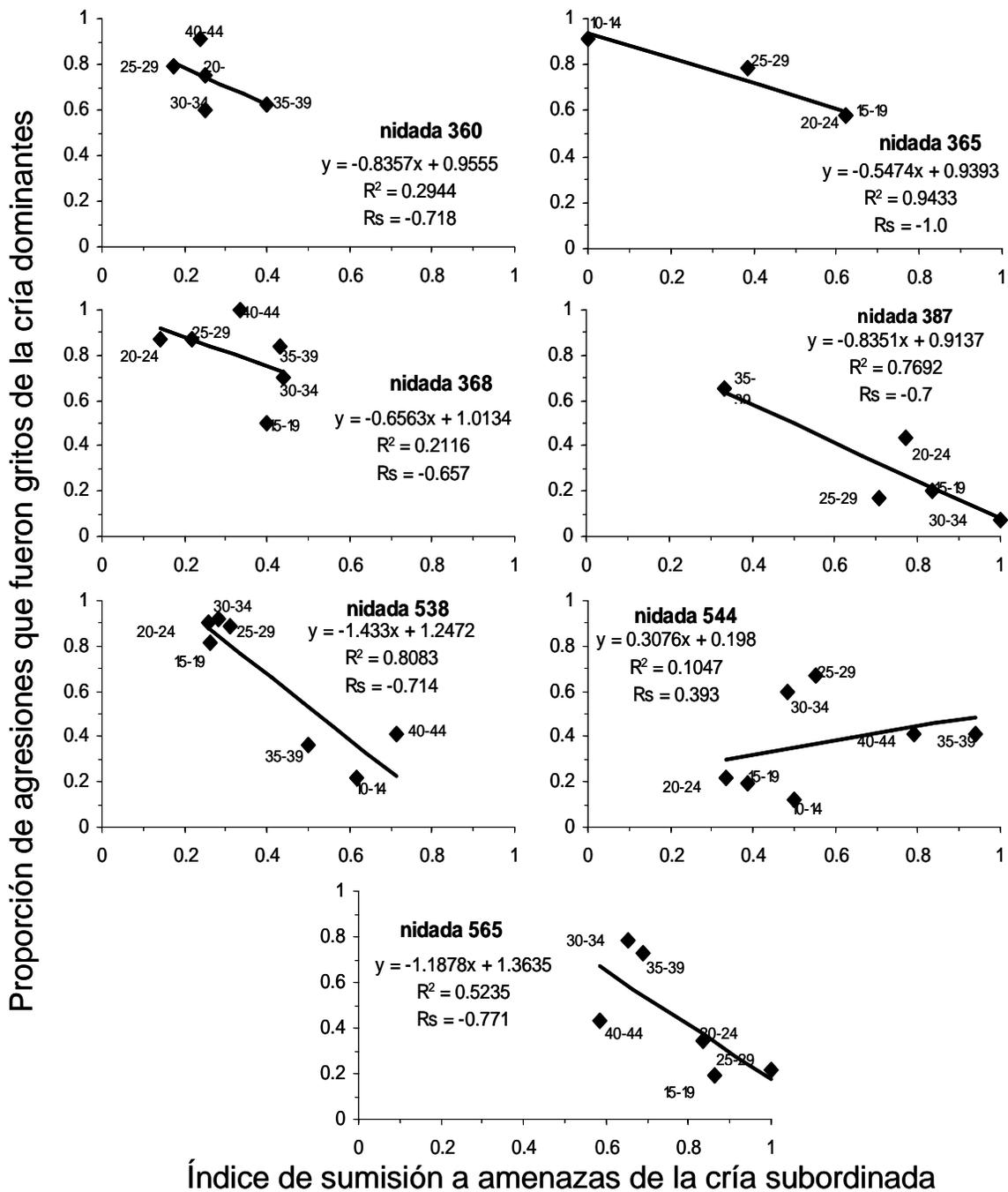


Fig. b. Correlación entre agresión física recibida durante los primeros 29d de edad e índice de sumisión entre los 30 y 39d de edad en 11 crías dominantes (●) y 12 crías subordinadas (○). Los asteriscos indican nidadas donde la dominancia estuvo peleada.

Apéndice E. Relación entre índice de sumisión a amenazas y proporción de agresiones que fueron gritos.

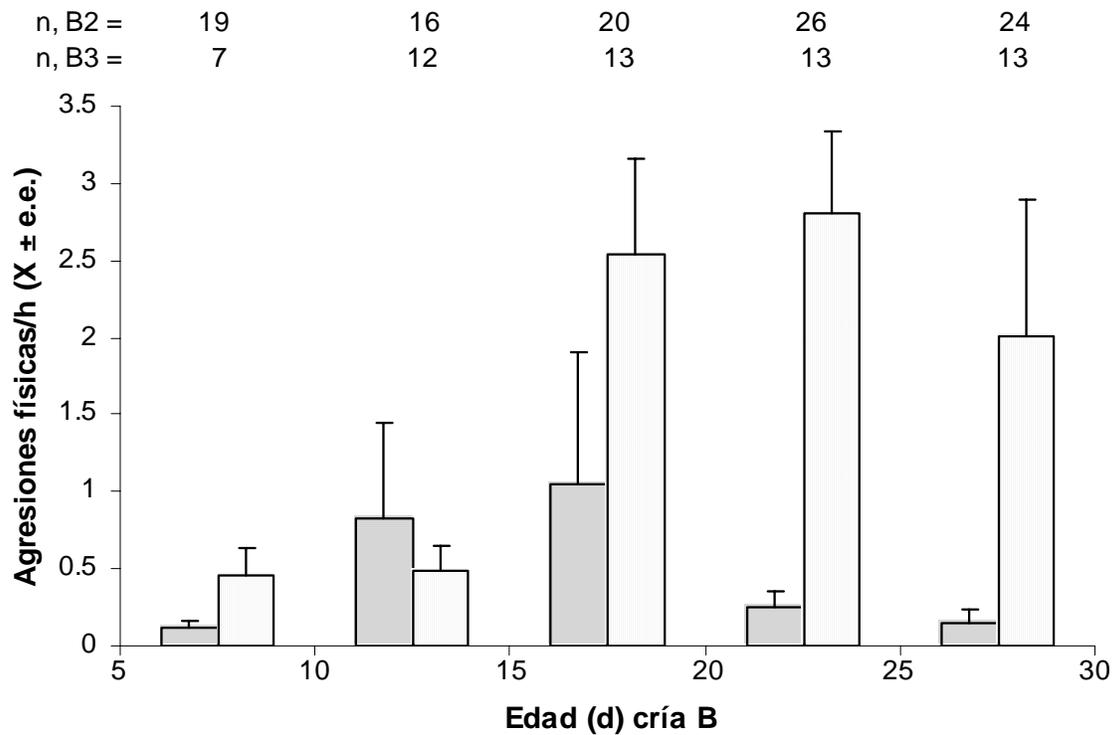
La inspección de nidadas individuales no reveló una relación positiva entre el índice de sumisión a amenazas de las crías subordinadas y la proporción de agresiones que fueron gritos de las crías dominantes. Cuando se graficaron los promedios de cada bloque de edad de 5 días de cada nidada, sólo se encontró una correlación positiva en 5 de las 13 nidadas de largo periodo de observación.





Relación entre el índice de sumisión a gritos de amenaza de la cría subordinada y la proporción de agresiones que fueron gritos de la cría dominante en cada una de las trece nidadas de largo periodo de observación.

Apéndice F. Agresión física total de las crías B de nidadas de dos y tres crías.



Desarrollo de la agresión física de las crías B de nidadas de dos crías (≡) dirigida hacia la cría A y de las crías B de nidadas de tres crías (⊗) dirigida hacia las crías A y C.