



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO

POSGRADO EN CIENCIAS
BIOLÓGICAS

Instituto de Ecología

¿Cuándo matar al hermano?: el dilema del bobo
café (*Sula leucogaster*)

T E S I S

QUE PARA OBTENER EL GRADO ACADÉMICO DE

MAESTRO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS
(BIOLOGÍA AMBIENTAL)

P R E S E N T A

Arturo Andrés de la Fuente Díaz Ordaz

DIRECTOR DE TESIS: DR. HUGH DRUMMOND DUREY

MÉXICO, D.F.

OCTUBRE, 2007



Universidad Nacional
Autónoma de México

Dirección General de Bibliotecas de la UNAM

Biblioteca Central



UNAM – Dirección General de Bibliotecas
Tesis Digitales
Restricciones de uso

DERECHOS RESERVADOS ©
PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

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

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

Agradezco el apoyo de la beca de maestría otorgada por el Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACYT-189333) durante el periodo de mis estudios de maestría.

Agradezco a Papiit (No. Proyecto IN-200 702-3), por el apoyo financiero otorgado al Dr. Hugh Drummond para realizar el trabajo de campo.

Agradezco a la Secretaría de Medio Ambiente y Recursos Naturales (SEMARNAT) por otorgar el permiso No. SGPA/DGVS/04759 para realizar el trabajo de campo en Isla Larga, Nayarit.

El comité tutorial quedó integrado por los siguientes miembros:

Dr. Hugh Drummond Durey

Dra. Roxana Torres Avilés

Dra. Guillermina Alcaraz Zubeldía

AGRADECIMIENTOS

A mi director de tesis, el Dr. Hugh Drummond Durey, por la confianza que me tuvo al involucrarme en este proyecto. Gracias por todo el apoyo y dedicación que me brindaste.

A Cristina Rodríguez, por su valioso apoyo logístico en campo y por su incondicional apoyo en el laboratorio.

A SEMARNAT y CONANP, en especial a Jorge Castrejón, al Biólogo José Luis Menéndez y al Biólogo Milton, por apoyarnos con el reabastecimiento de víveres cada 15 días, la llegada y salida de la isla y por estar siempre pendientes de nosotros.

Al CRIP por brindarnos hospedaje en la Cruz de Huanacastle cada vez que lo necesitamos. En especial al Biólogo Pedro Ulloa y a la señorita Hortensia, por su amabilidad y atención con nosotros.

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

A la cooperativa de pescadores de La Cruz de Huanacastle y de Punta Mita, por el agua, pescado y la cargadera de cosas.

A los voluntarios Claudia, Erika, Mariana y Jonás por su valiosa ayuda en campo. En especial a los voluntarios Iliana Acosta, Pamela Olguín, César Raziel y David López porque además de su invaluable ayuda, me brindaron su amistad, ¡gracias marietanos por esos momentos únicos!

A Alina Cepeda, por compartir esta inolvidable experiencia conmigo, por su apoyo en la isla y su apoyo anímico en todo momento.

A mis padres, Olga Díaz Ordaz Bailleres y Arturo de la Fuente Pantoja, por su apoyo, confianza y oraciones.

A Mari Mar e Isaac Cepeda por adoptarme como un hijo y a Andrea e Iseth Cepeda por adoptarme como un hermano.

Al Colegio Montessori Tepepan y todo el personal, por darme facilidades de horario para poder realizar los trámites de titulación y poder hacer el examen; y a Isaac por permitirme imprimir la versión final de la tesis.

A los miembros de mi comité tutorial, la Dra. Roxana Torres Avilés, la Dra. Guillermina Alcaraz Zubeldía y el Dr. Hugh Drummond Durey, por todo el apoyo que me dieron, por su tiempo y por los comentarios que me hicieron en los tutorales y el manuscrito.

A mis sinodales de examen, el Dr. Adolfo Navarro Sigüenza y el Dr. Alejandro Córdoba Aguilar, por su tiempo y sus valiosos comentarios en el manuscrito.

Al bobo café.

DEDICATORIA

A mi padre, mi madre y mi abuela Olga, por ser un ejemplo de amor, sabiduría y sacrificio.

A mi abuelo Ramón que no conocí y mis abuelos Ursula y Arturo que conocí poco, por ser personas de bien que creyeron en la educación como el medio ideal para construir un mejor mundo.

A mi hermano, por ser tan chido.

A Alina, el amor de mi vida.

A las desdichadas crías B.

ÍNDICE

RESUMEN.....	3
ABSTRACT.....	5
I. INTRODUCCIÓN.....	6
1.1 Reducción obligada y facultativa de la nidada.....	6
1.2 Asincronía en eclosión e hipótesis del seguro.....	7
1.3 Valor reproductivo.....	9
1.4 Conflicto padre hijo.....	11
II. BOBO CAFÉ (<i>Sula leucogaster</i>).....	14
2.1 Distribución, reproducción e historia natural.....	14
2.2 Desarrollo de las crías.....	15
2.3 Reducción de la nidada.....	16
III. PREDICCIONES.....	17
IV. MÉTODO.....	21
4.1 Análisis de datos.....	22
V. RESULTADOS.....	24
5.1 Proporciones de eclosión y de crías sobrevivientes.....	24
5.2 Mortalidad.....	24
a) Causas de muerte de crías B.....	26
b) Causas de muerte de crías A.....	27
5.3 Valor reproductivo.....	29
5.4 Crecimiento.....	30
VI. DISCUSIÓN.....	34
6.1 Función del segundo huevo/cría.....	35
6.2 Estrategia de la cría A.....	38
6.3 Estrategia de los padres.....	41
VII. CONCLUSIÓN.....	44

Apéndice 1. Fechas de eclosión.....	45
Apéndice 2. Crías únicas.....	46
Apéndice 3. Fracaso de eclosión de huevos.....	48
Apéndice 4. Crecimiento de crías A sobrevivientes y crías A que murieron.....	49
Apéndice 5. Crecimiento de cría A y B del nido 35.....	51
Apéndice 6. Efecto de B en el nido sobre el crecimiento de A.....	53
LITERATURA CITADA.....	54

RESUMEN

De acuerdo con la hipótesis del seguro, las especies de aves con reducción obligada de la nidada ponen un segundo huevo como un seguro contra la pérdida prematura del primer huevo o cría. En caso de que la primera cría (A) eclosiona exitosamente y sobreviva sus primeros días de vida, cuando es más susceptible a morir, elimina directa o indirectamente a la cría menor (B).

En este estudio evaluamos si B es mantenida viva y en buena condición durante el tiempo en que podría ser requerida para sustituir a su hermano, o si A la elimina o perjudica antes de que su valor de seguro venza. Se seleccionaron 369 nidos con dos huevos de bobo café (*Sula leucogaster*) en Isla Larga Nayarit, y las crías eclosionadas fueron revisadas diariamente para registrar su mortalidad y crecimiento (peso y longitud del pico).

Sólo 8 crías A murieron en 184 nidadas registradas hasta los 20.5 días de A y de éstas, 7 muertes ocurrieron durante sus primeros 9 días de vida. La mortalidad de las crías B fue elevada y 93% de éstas ocurrieron durante el periodo en que pudieron servir como seguro (los primeros 9 días de vida de A). Por otro lado, el peso y longitud del pico de las crías A aumentó en promedio 57.8% y 18.9% (respectivamente) más que el de las crías B durante sus primeros 3 días de vida. De acuerdo con estos resultados, las crías B se debilitan y mueren durante el periodo en que pueden ser necesitadas para reemplazar a A.

El valor de seguro de B en la etapa de cría fue pequeño debido a la baja mortalidad de crías A; sólo en 3% de las nidadas la cría B sustituyó a la cría A. Sin embargo, 32% del total de los huevos fallaron en eclosionar y posiblemente es la pérdida en ésta etapa (la incubación) que justifique la inversión en un huevo de seguro.

En esta población de bobo café y para esta temporada reproductiva, el conflicto entre los padres y la cría A en cuanto a la edad óptima para eliminar a B parece ser mínimo, ya que el valor de seguro de la cría B es pequeño, se pierde

prematuramente y además no es tan significativo debido a la alta viabilidad de crías A.

ABSTRACT

According to the insurance hypothesis, bird species with obligate brood reduction lay a second egg as an insurance against the early loss of the first egg or chick. In the event of the first chick (A) hatching successfully and surviving its first days of life, when it is more susceptible to mortality, it eliminates the second chick (B) directly or indirectly.

In this study we evaluated if B is maintained alive and in good condition during the time it could be needed to substitute its sibling, or if A eliminates or attempts to eliminate B before B's insurance value expires. We selected 369 brown booby (*Sula leucogaster*) two egg clutches in Isla Larga Nayarit; the hatched chicks were visited daily to register their mortality and growth (weight and bill length).

Only 8 A chicks died in 184 broods registered until age 20.5 days of the A chick; 7 of these deaths occurred during their first 9 days of life. The B chicks' mortality was high and 93% occurred during the period in which they could be needed as insurance (the first 9 days of the A chick's life). Furthermore, weight and bill length of A chicks increased on average 57.8% and 18.9% (respectively) more than those of B chicks during their first days of life. According to these results, B chicks generally weaken and die during the period when they could be needed to replace A.

Insurance value of B in the chick stage was small due to the low mortality of A chicks; in only 3% of broods did the B chick replace A. Nevertheless, 32% of the total eggs failed to hatch and probably losses at this stage (during incubation) justify investment in an insurance egg.

In this population of the brown booby and during the 2004 season, conflict between parents and the A chick over the optimal age to eliminate B seemed minimum, due to their low insurance value and the high viability of A chicks.

I. INTRODUCCIÓN

Cuando en una puesta de dos huevos de una especie de ave con reducción obligada de la nidada (como el bobo café) ambas crías eclosionan, la cría que eclosiona primero elimina a la segunda en sus primeros días de vida. Según la hipótesis del seguro (Dorward 1962), la cría menor (B) funciona como seguro contra la pérdida del primer huevo o cría (A), y si ésta no muere, elimina a B. La hipótesis del seguro predice que A debería de esperar hasta asegurar su propia supervivencia antes de eliminar a B y, mientras, B debería de mantenerse en buena condición para poder sustituir exitosamente a A en caso de ser necesario. Sin embargo, se ha sugerido que la supervivencia de B podría significarle una amenaza a A, por lo que A debería de eliminar tan pronto como puede a B, aún a costo de su propia adecuación indirecta.

1.1 Reducción obligada y facultativa de la nidada.

En algunas especies de aves se suscitan peleas agresivas entre crías hermanas provocando, en ocasiones, la muerte de uno o más miembros de la nidada. Existen dos tipos principales de reducción de nidada: fratricidio obligado y fratricidio facultativo (Mock *et al.* 1990).

En las especies con fratricidio obligado, como el águila negra (*Aquila verreauxii*) (Gargett 1977, 1978), el bobo café (*Sula leucogaster*) (Nelson 1978; Cohen 1988; Tershy *et al.* 2000), el bobo enmascarado (*Sula dactylatra*) (Anderson 1989, 1990) y el pelícano blanco americano (*Pelecanus erythrorhynchos*) (Cash & Evans 1986; Evans 1996, 1997), los padres que ponen dos huevos producen comúnmente sólo una cría emplumada. En estas especies, la cría mayor (cría A) mata a su hermano menor (cría B) directamente, mediante intensas agresiones o indirectamente, impidiendo su alimentación o expulsándola del nido (Mock *et al.* 1990). Según el criterio de Simmons (1988), las especies con fratricidio obligado son las que reducen sus nidadas a una cría en más del 90% de los nidos. Por otro lado,

aunque en las especies con fratricidio facultativo las peleas agresivas entre las crías son comunes, no siempre conllevan a la muerte de la cría menor.

1.2 Asincronía en eclosión e hipótesis del seguro

Las conductas fraticidas y la reducción de la nidada son facilitadas por los intervalos de eclosión entre las crías, resultando en crías con diferentes tamaños y habilidades de competencia (Lack 1954).

Algunas especies de aves comienzan a incubar sus huevos cuando la puesta está completa, pero existen otras que empiezan tan pronto como hayan puesto el primer huevo (Lack 1954). Como resultado, el primer huevo puesto eclosiona antes que los demás (particularmente en especies que ponen sus huevos en un intervalo de dos días o más); por lo tanto, la cría que eclosiona primero habrá sido (generalmente) alimentada por más tiempo y será más grande y fuerte que las que eclosionen después. Debido a que los padres alimentan con más frecuencia a su cría más activa (generalmente la mayor) y/o alimentan a la menor hasta que la mayor se sacie, cuando el alimento escasea, la cría más pequeña no recibe nada y muere. Por otro lado, si las crías eclosionaran al mismo tiempo y fueran del mismo tamaño, el alimento se dividiría equitativamente y en años de escasez de alimento podrían morir todas (Lack 1954).

Lack (1954) propuso que el hecho de empezar a incubar el primer huevo antes de completar la puesta, y la consecuente diferencia de tamaño entre las crías, es una adaptación que permite a los padres ajustar el tamaño de la puesta en relación a la disponibilidad de alimento en el ambiente. En estas especies, el tamaño normal de una puesta suele ser mayor que el número de crías que puedan criar en años promedio, y los huevos extras representan la posibilidad de producir más crías si los recursos alimenticios resultan ser abundantes. La interpretación de Lack (1954) se basó en especies de aves con reducción no agresiva de la nidada; en las especies con reducción agresiva de la nidada el resultado es parecido pero el

responsable directo de la muerte de la cría menor es el hermano mayor (Mock *et al.* 1990).

En las especies con reducción facultativa de la nidada, la supervivencia de la cría menor parece depender de la cantidad de alimento que los padres proveen a la nidada (Mock 1984), y en algunas especies se ha demostrado que la cantidad de alimento ingerido por la cría dominante es el factor próximo que determina si su agresión va a intensificarse al grado de provocar el fratricidio (Mock & Parker 1997; Drummond 2001). En este contexto, la producción de una cría en desventaja es favorable, ya que si el alimento escasea, la cría mayor podrá eliminar a su hermano menor con menos dificultad y costo (Mock *et al.* 1990; Stenning 1996). En contraste, las especies con fratricidio obligado parecen reducir la nidada independientemente de la disponibilidad de recursos en el ambiente (Forbes 1990). Por lo que el fratricidio obligado podría ser una respuesta adaptativa por parte de la cría A para anticiparse a una escasez de alimento, que ocurriera en una etapa posterior de su desarrollo, cuando ésta requiera mayor cantidad de alimento (Mock 1984).

En las especies con fratricidio obligado, el significado adaptativo del segundo huevo parece ser principalmente como un seguro contra la pérdida del primero, y no como una estrategia parental para producir dos crías en años favorables. Dorward (1962) propuso la hipótesis del huevo como seguro para explicar la evolución del tamaño de puesta en dos especies con fratricidio obligado: el bobo café (*Sula leucogaster*) y el bobo enmascarado (*Sula dactylatra*); y señala que la segunda cría (huevo) funciona exclusivamente como póliza de seguro, sustituyendo a la cría A cuando ésta muere por depredación o problemas de desarrollo/cuidado parental. En este contexto, también es favorable producir una cría en desventaja, que sea capaz de sustituir a A en caso de ser necesario; pero que pueda ser eliminada por su hermana mayor con menos dificultad y costo cuando sea redundante (Evans 1996).

Se ha demostrado que las puestas de dos huevos producen con mayor frecuencia una cría que las puestas de un huevo. En Isla Isabel, el éxito en las eclosiones (número de eclosiones/número de huevos puestos) de bobo café fue de 49.01% en las puestas de dos huevos y 12.5% en las puestas de un huevo; así mismo, las puestas con dos huevos fueron más exitosas en producir una cría sobreviviente (hasta los 24.5 días de edad) que las puestas de un huevo (11.18% vs. 1.76%) (Cohen 1988). En el sur de África, 76.4% de las puestas de dos huevos del águila negra (*Aquila verreauxii*) produjeron una cría emplumada, mientras que 49.01% de las puestas con un huevo lo hicieron (Gargett 1977). En la Isla Verde del Atolón Kure, 63% de las puestas de dos huevos del bobo enmascarado (*Sula dactylatra*) produjeron una cría emplumada, contra 20% de las puestas con un huevo (Kepler 1969 en Mock 1984).

Cash y Evans (1986) evaluaron la hipótesis del seguro en el pelícano blanco americano, manipulando 60 puestas de dos huevos para formar 20 puestas de uno, 20 puestas de dos y 20 puestas de tres huevos. La proporción de huevos que eclosionaron exitosamente no difirió significativamente entre los tres tamaños de puesta (85% un huevo, 82.5% dos huevos y 81.7% tres huevos); y al menos un huevo eclosionó en 17 (85%) de los nidos de cada tamaño de puesta. Sin embargo, 73.7% de las puestas de dos produjeron una cría emplumada contra 20% de las puestas de un huevo. Por lo tanto, la presencia de un segundo huevo contribuye significativamente al éxito reproductivo de los padres, ya que este puede funcionar como un seguro contra la pérdida del primer huevo o cría.

1.3 Valor reproductivo

Se ha propuesto que la cría (o huevo) B puede representar dos tipos de valor reproductivo para los padres: (1) servir como un reemplazo de la cría A, un valor reproductivo de seguro o (2) sobrevivir en adición a la cría A, un valor reproductivo adicional o extra (Mock & Parker 1986; Mock *et al.* 1990). En las especies con fraticidio facultativo, ambos valores reproductivos parecen tener

importancia. En las especies con fratricidio obligado, el valor reproductivo de la cría menor es únicamente de seguro, y en principio el costo de producir un segundo huevo/cría es menor que el beneficio de seguro obtenido en promedio (Anderson 1990; Mock *et al.* 1990).

El valor de seguro de B en las especies con fratricidio obligado puede ser mayor en la etapa de huevo o de cría, y éste varía con respecto a la especie y al tamaño de la puesta/nidada. En Isla Isabel, el valor de seguro (proporción de huevos o crías B que sustituyen al huevo o cría A) del segundo huevo de bobo café fue de 0.11; y en la etapa de cría fue de 0 cuando ambas crías estuvieron simultáneamente presentes en el nido y de 0.04 cuando A murió antes de la eclosión de B (Cohen 1988). En contraste, Cash & Evans (1986) demuestran, con base en un alto índice de eclosión de huevos A y en un moderado índice de muertes de crías A, que el segundo huevo del pelícano blanco americano actúa principalmente como un seguro contra la pérdida de la primera cría y no tanto contra la infertilidad o pérdida del primer huevo.

Para que la producción de una cría de seguro sea una estrategia parental reproductiva exitosa, es necesario que la cría B permanezca viva y viable durante el periodo en el cual será más probablemente necesitada. Así mismo, es necesario un mecanismo efectivo de reducción de nidada para poder remover a la cría B cuando se vuelva innecesaria porque la cría A ha alcanzado una alta probabilidad de sobrevivir (Evans 1996, 1997).

Evans (1996, 1997) evaluó la condición de las crías B del pelícano blanco americano, para determinar si éstas se encuentran vivas y viables durante el periodo que pueden ser requeridas como seguro debido a una muerte temprana de A. El intervalo de eclosión promedio de esta especie es de 2.5 ± 1.1 (d.e.) días y la reducción de la nidada fue a los 3.7 ± 2.4 días y 4.9 ± 2.8 días de edad de B en dos años consecutivos de estudio (Cash & Evans 1986). En un primer estudio, Evans (1996) midió la supervivencia de las crías A y B en una muestra de nidos naturales. Sus datos muestran que 13.5% (12 de 89) crías A murieron; y de éstas, 92% (11 de

12) murieron durante sus primeros 7 días de vida. Evans (1996) señala que durante este periodo de susceptibilidad de A (entre 0 y 7 días de edad), la supervivencia de las crías B fue alta; sin embargo, sus datos muestran que cerca del 40% de las crías B murieron durante este periodo y que 14% de las crías B estaban muertas cuando A necesitaba ser reemplazada. En otro estudio, Evans (1997) removió, de un primer y segundo grupo de nidos, a las crías A cuando las crías B tenían 3 y 6 días de edad, respectivamente. En un tercer grupo (el control) removió a las crías A cuando eclosionaron, y así evitó que las crías B de estos nidos estuvieran sujetas a cualquier tipo de agresión desde que nacieron. El 21% de las crías B, de todos los nidos del experimento, estaban lo suficientemente debilitadas para no poder sobrevivir y cumplir con su papel de seguro; y al remover a las crías A a los 3 o 6 días de edad de B, 25% o 16.7% (respectivamente) de las crías B murieron (Evans 1997). Según estas observaciones, el valor de seguro se pierde prematuramente.

Por otro lado, se ha propuesto que una cría B tiene el potencial de crecer y vencer a la cría dominante (Stinson 1979). En esta situación, la cría B sigue una estrategia “desperado” (Grafen 1987) que trata, desesperadamente y como último recurso, de reemplazar a su hermano mayor, ya que su probabilidad de sobrevivir es muy baja. Con base en lo anterior, Drummond *et al.* (2003) proponen que en especies con fratricidio obligado, las crías mayores matan a sus hermanos menores lo antes posible, eliminando así el riesgo de que éstos se conviertan en competidores peligrosos. Por lo tanto, se espera que la cría A elimine tan pronto como pueda a su amenazante hermano menor, aunque esto puede significar la pérdida temprana del seguro afectando la adecuación inclusiva de los padres y de la cría mayor (Drummond *et al.* 2003).

1.4 Conflicto padre-hijo

Si la cría A elimina tan pronto como puede a la cría B, posiblemente implicaría un conflicto familiar. Mientras los padres siguen alimentando y manteniendo viable a la cría B para que esta pueda representar una estrategia de seguro rentable, la cría

mayor podría apresurarse a ejecutar a su hermana menor para eliminar una amenaza que no pueda controlar. Sin embargo, podría ser conveniente para los padres la muerte temprana de B (para que ésta no afecte por competencia el desarrollo de A, que es la cría más fuerte y con más probabilidades de sobrevivir) aunque esto signifique pérdida de adecuación.

En especies con reproducción sexual, se espera un conflicto de intereses entre los padres y sus crías en inversión parental. Este conflicto se debe a que los intereses de adecuación de los padres y sus crías difieren. Para los padres, todas las crías en la nidada tienen el mismo valor porque comparten con ellas el mismo grado de parentesco; por lo tanto, se espera que los padres distribuyan equitativamente su inversión parental entre todas las crías. Sin embargo, puesto que cada cría está dos veces más relacionada consigo misma que con sus hermanas, se espera que las crías intenten sesgar la inversión parental hacia sí mismas (Hamilton 1964; Trivers 1974). Por lo tanto, en especies con reducción fratricida de la nidada, los intereses de adecuación inclusiva (medida del éxito reproductivo de un organismo dado por las atribuciones positivas o negativas que recibe con el éxito reproductivo de sus crías (adecuación directa) y de sus parientes (adecuación indirecta), multiplicado por el grado de parentesco) de los padres y de la cría mayor son distintos y se predice en algunas circunstancias un conflicto padre-hijo severo, siendo la cría menor atacada y eliminada por su hermana mayor mientras es cuidada y alimentada por los padres (Drummond 1987).

Debido a que los padres de especies con fraticidio obligado (en concreto del orden Pelecaniformes) promueven las asimetrías competitivas entre sus crías, no intervienen en las agresiones de A, no alimentan preferentemente a B y no impiden su muerte; la reducción de la nidada por la eliminación de la cría B parece ser más una cooperación que un conflicto entre los padres y la cría A (Drummond 1987, Drummond 1993). Sin embargo, podría haber escenarios en los cuales los padres y la cría mayor no coincidan en el tiempo o momento para eliminar a B, lo cual puede generar conflicto (O'Connor 1978). En principio, a los padres les podría

convenir prolongar la vida de B para ampliar la opción de seguro y a la cría A le podría convenir eliminar pronto a B para no comprometer su adecuación directa. Sin embargo, es factible que el conflicto evolutivo sea mínimo o haya sido resuelto de tal manera que ya no ocurre conflicto abierto y visible, y que el grado de inversión en las crías es intermedio entre el óptimo de los padres y sus crías (Drummond 1987).

En este estudio, puse a prueba la hipótesis del seguro. En particular evalué si la segunda cría de bobo café (*Sula leucogaster*) se mantiene viva y en buena condición durante el tiempo cuando podría ser requerida para sustituir a su hermano (las edades de mayor probabilidad de muerte de A), o si la cría mayor la elimina o perjudica antes de que su valor de seguro venza.

II. BOBO CAFÉ (*Sula leucogaster*)

2.1 Distribución, reproducción e historia natural

El bobo café es un ave marina tropical de la familia Sulidae, del orden Pelicaniformes. Está ampliamente distribuida en las regiones tropicales del Océano Pacífico, Atlántico e Índico, así como en el Caribe y los mares del norte de Australia (Nelson 1978). Forrajea cerca de tierra, frecuentemente solo. Se alimenta de peces pequeños (principalmente peces voladores) y calamares (Dorward 1962; Simmons 1967; Nelson 1978). La esperanza de vida de un individuo es de 25 años y se estima que la mortalidad en el primer año de vida es del 70%. Su edad reproductiva comienza a los 3 años. Las parejas son frecuentemente monógamas y ambos sexos se dedican al cuidado de las crías (Nelson 1978).

Anida en pequeños grupos, en parejas aisladas o en colonias grandes cuando las islas o sitios de anidación escasean (Nelson 1978). Por lo general, las puestas son de dos huevos, aunque también son comunes las de un huevo y con mucha menor frecuencia de tres. En Isla Isabel, Nayarit, 51.2% de las puestas fueron de dos huevos (304 nidos), 47.8% (284 nidos) de un huevo, 0.84% de tres huevos (5 nidos) y 0.17% de cuatro huevos (1 nido) (Cohen 1988). En Isla Navidad, en el Océano Índico, las proporciones de puestas de uno, dos y tres huevos fueron de 57%, 42% y 1% respectivamente (Nelson 1978). En el Atolón Johnston, en el Océano Pacífico central, se documentan 36 puestas de un huevo, 277 puestas de dos huevos y 12 puestas de tres huevos durante un periodo de 6 años (Amerson & Shelton 1976). En el Atolón Kure, en el Océano Pacífico central, 83.9% de las puestas fueron de dos huevos, 7.5% de un huevo y 8.6% de tres huevos (Woodward 1972).

La puesta y eclosión entre el primer y segundo huevo es asincrónica, en un intervalo aproximado de 5 días (Nelson 1978). En Isla Isabel, el intervalo de puesta en 60 nidos varió de 3 a 9 días (4.96 ± 1.21 días) (media \pm desviación estándar); y en los mismos nidos, el intervalo de eclosión varió de 2 a 9 días (4.63 ± 1.32 días) (Cohen 1988). El periodo de incubación dura alrededor de 43 días (Nelson 1978).

En Isla Isabel, el periodo de incubación duró de 38 a 45 días (Cohen 1988). El éxito en la eclosión (número de eclosiones/número de huevos puestos) varía dependiendo de las circunstancias regionales (Nelson 1978). En Isla San Pedro Mártir, el éxito en la eclosión de puestas de uno y dos huevos fue de 63.6% (178 de 220) (Tershy *et al.* 2000). En Isla Isabel, el éxito en la eclosión fue de 12.5% en las puestas de un huevo (23/284), 49% en las puestas de dos huevos (298/608), 46.7% en las puestas de tres huevos (7/15) y 0% en las de cuatro (0/4) (Cohen 1988). En el Atolón Kure el éxito de eclosión en puestas de dos huevos fue de 70.4%, 58.9%, 55%, 64.9%, 56.4% durante 5 años seguidos (Woodward 1972). En Isla Navidad, el éxito de eclosión de 84 huevos fue de 51% (Nelson 1978).

2.2 Desarrollo de las crías

Los juveniles terminan de emplumar aproximadamente a los 98 días de edad; muchos son capaces de volar entre los 99 y 105 días, y los más rezagados vuelan hasta los 119 días de edad.

El periodo que los padres dedican a alimentar a los juveniles, que ya son capaces de volar, es muy variable para el bobo café. En el Atolón Kure, el cuidado parental después de que las crías emplumaron y volaron duró 6 semanas (Woodward 1972); en Isla Ascensión duró 17 semanas (Simmons 1967). Sin embargo, Nelson (1978) señala que la duración aproximada puede ser de 6 semanas, y que algunas parejas lo alargan debido a que alimentan a sus juveniles por un tiempo excesivo. Finalmente, el periodo de asistencia post reproductiva puede durar entre 2 y 3 semanas aproximadamente (Nelson 1978). Con base en esta información, se podría estimar teóricamente, que las crías del bobo café alcanzan su independencia cerca de los 160 días de edad.

La proporción de crías de bobo café que logran emplumar también varía en relación a las condiciones locales. En Isla Ascensión, en dos años consecutivos, 25% y 26% de las crías eclosionadas emplumaron (Dorward 1962). En el Atolón Kure, de las crías que eclosionaron, 67.1% emplumaron (promediando 5 años

consecutivos) (Woodward 1972). En el Atolón Johnston, de las crías que eclosionaron, 54% emplumaron (promediando 5 años) (Amerson & Shelton 1976).

2.3 Reducción de la nidada

En las nidadas de dos crías de bobo café, la cría mayor picotea, muerde y empuja insistentemente a la cría menor, hasta que eventualmente la menor muere debido a las lesiones, el hambre o la expulsión del nido (Dorward 1962, Drummond *et al.* 2003). Los adultos no participan en la eliminación de la cría menor, pero tampoco interfieren o impiden que esta ocurra (Nelson 1978).

La cría B no adopta una postura de sumisión, como se ha observado en algunas especies con fraticidio facultativo como el bobo de patas azules (Drummond & Osorno 1992). Las crías B suelen ser agresivas y en condiciones experimentales pueden luchar violentamente por permanecer en el nido y sustituir a sus hermanos mayores (Drummond *et al.* 2003; Osorno & Drummond 2003; Cepeda 2005). Sin embargo, la mayoría de las crías B son eliminadas por A, a menos que al momento de eclosionar A ya esté muerta, o que B logre expulsar a A. En Isla San Pedro Mártir, 65% de las crías B murió durante su primera semana de edad (Tershy *et al.* 2000). En Isla Isabel, ninguna cría B sobrevivió en las nidadas donde estuvo simultáneamente presente con A, y murieron entre los 0.5 y 6.5 días de edad (Cohen 1988).

III. PREDICCIONES

Es de esperarse que la cría mayor tenga un periodo de susceptibilidad durante sus primeros días de vida en la transición hacia la vida fuera del huevo, cuando enfrenta varios retos por primera vez, por ejemplo la alimentación, la termorregulación conductual y una etapa importante de crecimiento y desarrollo (García & Saavedra 1997). Para funcionar como póliza de seguro, la cría menor debe mantenerse viva hasta que el periodo de susceptibilidad de A se cierre. Si la cría B muere antes de que A pase su periodo de susceptibilidad, o se deteriora al grado de no ser viable, la estrategia de seguro durante la etapa de cría habrá fracasado (Evans 1996). Es probable que la cría menor experimente un periodo de susceptibilidad muy parecido al de la cría mayor, y quienes pueden afectar su supervivencia (la cría mayor y los padres) deberían de promover que no sufra mayor mortalidad que eso, dado que a los dos les conviene que haya un seguro viable.

Con base en estas consideraciones, la hipótesis de Evans (1997) predice que la cría B sufre una mortalidad parecida a la de la cría A en sus primeros días de vida pero después de la ventana de susceptibilidad de A la frecuencia de muerte de B aumenta; es decir, A debería permitir que B ocupe el nido y se alimente bien hasta que A haya asegurado su supervivencia. En cambio, la hipótesis de Drummond (2003) predice que la cría A eliminará a B tan pronto como pueda (aunque A no haya cerrado su límite de susceptibilidad) y así evitará tener un competidor en el nido. En la figura 1 se muestra el contraste entre las predicciones de ambas hipótesis.

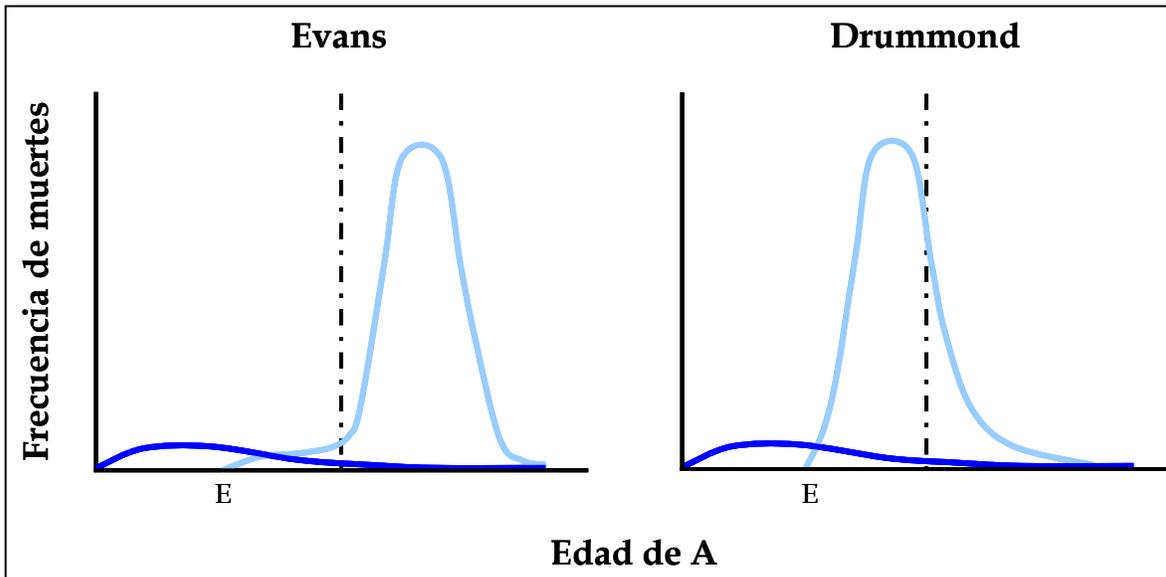


Figura 1. Mortalidad de A (—) y de B (—) según Evans (1997) o Drummond (2003). La línea vertical punteada representa el límite de susceptibilidad de A y E marca la eclosión de B.

Según Evans, A elimina a B cuando se cierra su ventana de susceptibilidad; según Drummond, A elimina a B justo cuando eclosiona. Por tanto, entre más larga es la ventana de susceptibilidad de A, más difieren las dos hipótesis en lo que predicen. Si la ventana de susceptibilidad de A se cierra muy pronto, y esto coincide con la eclosión de la cría B, ambas hipótesis predicen lo mismo.

Las dos hipótesis difieren también en sus predicciones con respecto al crecimiento de B. Evans (1996) señala que además de mantenerse con vida, la cría B tiene que permanecer viable durante el periodo de susceptibilidad de A. Por lo tanto, se espera que el crecimiento de ambas crías sea similar en sus primeros días de vida, pero al terminar el periodo de susceptibilidad de A, la cría B crecerá marginalmente y morirá, si no es expulsada primero (figura 2). En cambio, Drummond (2003) plantea que la cría B tendrá desde su eclosión un crecimiento marginal y difícilmente estará en condiciones viables para sustituir a su hermano mayor en caso de ser requerida (figura 2).

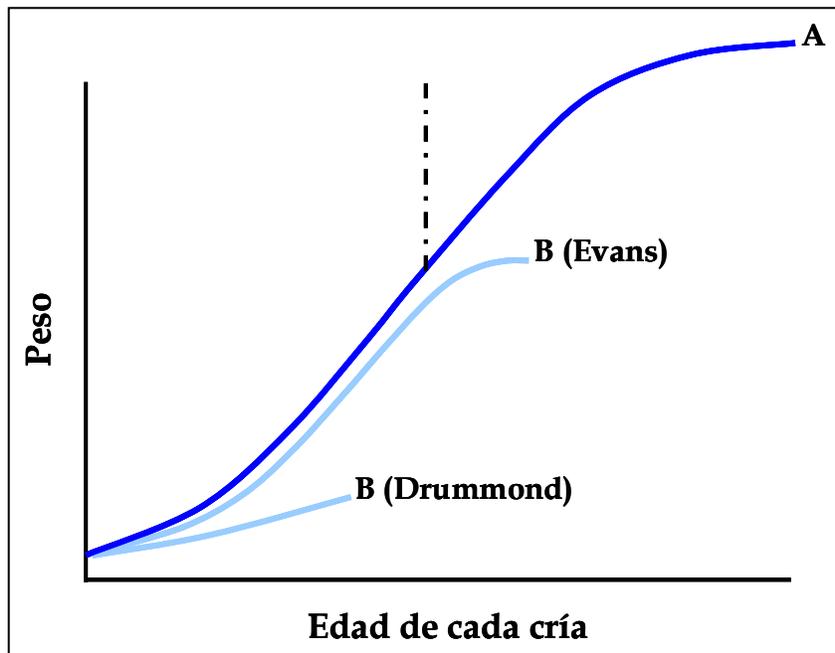


Figura 2. Crecimiento de A y de B según Evans 1997 o Drummond 2003. La línea vertical punteada representa el límite de la ventana de susceptibilidad de A.

OBJETIVO GENERAL

- Determinar si los patrones de mortalidad y crecimiento de las crías A y B en nidadas de dos confirman las predicciones de Evans (1997) o Drummond (2003).

OBJETIVOS ESPECÍFICOS

1) Registrar lo siguiente, referente a las predicciones:

- Distribución de edades de muerte de A y B.
- Patrón de crecimiento de A y B (según Evans o Drummond).
- Peso y la longitud del pico de A y B a los 0.5 días de edad para detectar inversión diferencial en los huevos A y B.

2) Analizar lo siguiente, para complementar los resultados más relevantes y obtener información sobre la función de la agresión fraticida:

- Proporción de puestas donde eclosionan las dos crías.
- Número de crías que llegan a los 10.5 y 30.5 días de edad y la proporción que son crías A y crías B.
- Intervalo de eclosión.
- Relación entre la edad de muerte de B y el intervalo de eclosión.
- Las causas de muerte para ambas crías.
- Valor reproductivo de B.
- Comparar el crecimiento de las crías A sobrevivientes que eliminaron a B versus las crías B que sobrevivieron y no compartieron el nido con A, para determinar si las crías B que nunca compiten con A son tan viables como las A.
- Comparar el crecimiento de las crías B que murieron compartiendo el nido con A versus las crías B que sobrevivieron y no compartieron el nido con A, para determinar el efecto sobre B de la competencia con A.
- Relación entre el número de días que B ocupa el nido y el peso de A a los 10.5 y 30.5 días de edad, para determinar el efecto sobre A de la competencia con B.

IV. MÉTODO

El estudio se realizó en la colonia de bobo café en Isla Larga. La isla tiene un área de 41.2 hectáreas y pertenece a las Islas Marietas situadas en Bahía de Banderas (20°43'N, 105°36'O), a 9.5 kilómetros de la costa de Nayarit en el Pacífico mexicano (Rebón-Gallardo 2000; Osorno & Drummond 2003).

Entre el 4 de agosto y el 30 de septiembre del 2004, en la etapa final del período de incubación de la mayoría de las parejas (apéndice 1), se identificaron 369 nidos con puestas de dos huevos. Los nidos se marcaron con banderas de plástico numeradas, clavadas en el suelo a pocos centímetros del nido.

Cada nido marcado fue revisado diariamente entre las 7:00 y 16:00 hrs, siguiendo la misma ruta por la colonia (excepto en los días que las condiciones climatológicas lo impedían), hasta que la cría (o crías) sobreviviente tuviera una edad de 30.5 días o hasta que la puesta o nidada se hubieran perdido completamente (ya sea por desaparición de los huevos o de las crías). En las mismas fechas, las 105 crías que eclosionaron primero se observaron más allá de los 30.5 días de edad, para estimar proporciones y causas de muerte a mayor edad. Se asignó a cada cría recién eclosionada la edad de 0.5 días. Se consideró a una cría como eclosionada cuando estaba totalmente fuera del cascarón. Cuando una cría estaba muerta o desaparecida, se le asignaba como edad de muerte la edad que tenía el día anterior más 0.5 días. Además, se registró información acerca de las muertes de las crías y sus posibles causas.

Todas la crías fueron anilladas en la pata izquierda a los 2.5 días de edad con un alambre y a los 10.5 días de edad con un anillo de plástico numerado. Los anillos fueron retirados definitivamente cuando la cría cumplió la edad de 45.5 días o en el último día de revisión.

Todos los días, desde los 0.5 días hasta los 15.5 días de edad, las crías fueron pesadas en bolsas de manta con Pesolas de 300 (± 2 grs), 500 (± 5 grs), 600 (± 5 grs), 1000 (± 10 grs) y 2500 (± 20 grs), también se les midió la longitud del culmen (la mandíbula superior) con cinta métrica de plástico. A partir de los 15.5 días, el peso

y la longitud del culmen se obtuvieron cada 5 días hasta los 30.5 días de edad o 45.5 días de edad dependiendo de la muestra y según las fechas de eclosión. Sin embargo, los nidos se visitaron diariamente para registrar, en su caso, la desaparición de huevos o muerte de crías.

4.1 Análisis de datos

Se analizó la mortalidad y el crecimiento con nidadas registradas hasta 10.5 o 30.5 días de edad. El análisis de las nidadas registradas hasta los 10.5 días permitió aumentar el tamaño de muestra, y es durante estos días cuando ocurre el período clave en la reducción de la nidada. Con el fin de ampliar la muestra a una edad tardía se usó otro juego de datos, para construir las curvas de mortalidad de crías A y B en nidadas registradas hasta los 20.5 días de la edad de A; y un último juego de datos, de los nidos monitoreados hasta los 20.5 días de edad para calcular los valores reproductivos.

Se indica la media seguida de su error estándar ($x \pm e.e.$). A continuación se señalan los análisis utilizados en los resultados:

- Para comparar la frecuencia de muertes de crías A versus B, se aplicó una prueba G.
- Para observar si por lo menos la mitad de las muertes de crías B murieron después de que A alcanzó los diez días de edad (como conservadoramente supondría la hipótesis de Evans), se aplicó una prueba G.
- Para determinar si existe una relación entre el intervalo de eclosión y la edad de muerte de las crías B, se hizo un análisis de correlación de Pearson.
- Para comparar el número de crías A versus B encontradas muertas dentro del nido, se aplicó una prueba G.
- Para calcular el valor reproductivo de extra (Rv_e) y de seguro (Rv_i) de las crías B se utilizó el método según Mock y Parker (1986):

$$Rv_e = q \cdot P_e$$
$$Rv_i = (1 - q) \cdot P_i$$

donde q es la proporción de nidadas en las que B no murió antes que A; P_e es la fracción de q en la que B sobrevive; y P_i es la fracción de crías B que sobreviven en las otras $1 - q$ nidadas.

- Para comparar el peso y la longitud del culmen de las crías A y B a los 0.5 días, se usó una prueba de t para muestras dependientes.
- Para comparar el aumento porcentual promedio de peso y longitud del pico entre los 0.5 y 3.5 días de las crías A que sobrevivieron versus las crías B que murieron, se usó una prueba de t para muestras dependientes.
- Para comparar el crecimiento de las crías A sobrevivientes con las crías B sobrevivientes se usó una prueba de t para muestras independientes.
- Para determinar si existe una relación entre el número de días que B compartió el nido con A con el peso de A a los 10.5 y 30.5 días de edad, se hizo un análisis de correlación de Pearson.

V. RESULTADOS

5.1 Proporciones de eclosión y de crías sobrevivientes

De los 369 nidos con puestas de dos huevos, en 194 (53%) eclosionaron ambas crías, en 113 (31%) eclosionó sólo una cría (véase apéndice 2 para información de crías únicas) y en 62 (17%) no eclosionó ninguna. De la muestra inicial de 738 huevos, 237 (32%) huevos fallaron en la eclosión. Las causas de estos fracasos incluyen inviabilidad, desaparición del nido, y ruptura en el nido (apéndice 3).

La supervivencia de las crías A fue marcadamente superior sobre las crías B. En las 68 nidadas de dos crías registradas entre la eclosión y los 30.5 días de edad, sobrevivieron 64 (94%) crías A y sólo 3 (4%) crías B. El mismo patrón se observó en las 192 nidadas registradas entre la eclosión y los 10.5 días de edad, donde 185 (96%) crías A sobrevivieron mientras que sólo 8 (4%) crías B lo consiguieron.

5.2 Mortalidad

En la muestra de 184 nidadas de dos observada hasta 20.5 días de A, sólo 8 crías A murieron, y 7 de estas 8 muertes ocurrieron durante sus primeros 9 días de edad. Con base en esto, la mejor estimación del límite de susceptibilidad de A es a los 9 días de edad, ya que la probabilidad de que más crías mueran después de este límite es baja (sólo una cría A murió entre los 10 y 20 días de edad en las nidadas registradas hasta los 20.5 días de edad de A; figura 3). En contraste, la mortalidad de las crías B durante los primeros 20.5 días de edad de A fue elevada y la mayoría ocurrió durante los primeros 5 días de vida de B.

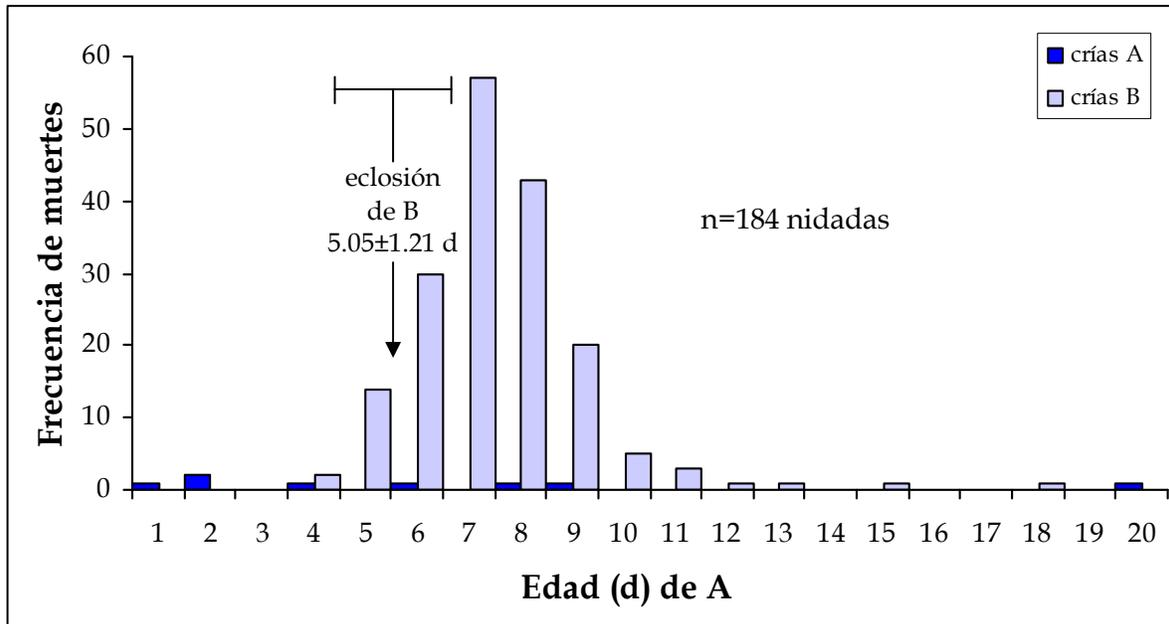


Figura 3. Edad de muerte hasta 20.5 días de edad (Crías muertas: 8 crías A y 178 crías B; $G=389.83$, $p<0.001$).

De 184 nidadas registradas entre la eclosión y los 20.5 días de edad de A, 166 crías B murieron durante la supuesta ventana de vulnerabilidad (entre los 0 y los 9 días de edad de A), y sólo 12 crías B murieron después de la ventana (entre los 10 y 18 días de edad de A). Es decir, 93% de las muertes de B ocurrieron antes de que la ventana de susceptibilidad de A se cerrara. La hipótesis de Evans (1997) predice, conservadoramente, que al menos la mitad de las crías B sacrificadas deberían morir después de que A alcance los 9 días de edad. Sin embargo, la proporción de crías B cuya muerte se pospuso hasta entonces fue significativamente menor: 0.067 (G ajustada=89.5, $p<0.001$; figura 3).

El intervalo de eclosión entre A y B en 194 nidadas varió entre 1 y 12.5 días, promediando 5.05 ± 1.21 (e.e.) días. Se observó una relación negativa entre la edad de muerte de las crías B y el intervalo de eclosión (Correlación de Pearson, $r_p=0.516$, g.l.=185, $p<0.001$; figura 4). Entre mayor fue el intervalo de eclosión, más pronto murió la cría B.

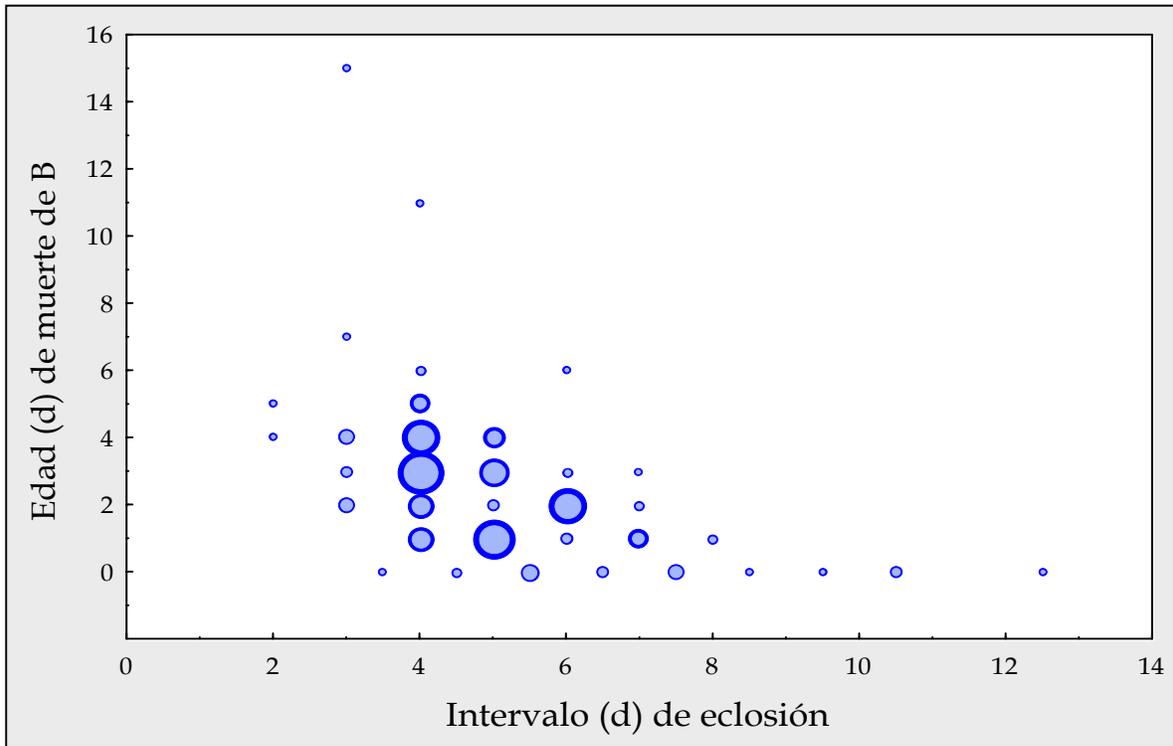


Figura 4. Relación entre el intervalo de eclosión y la edad de muerte de 187 crías B (el diámetro de los círculos representa la frecuencia).

a) Causas de muerte de crías B

Es probable que la mayor parte de las muertes de crías B hayan sido provocadas por su hermano mayor; 83% de las muertes fueron crías B que desaparecieron del nido, es decir, 24 horas después de la última revisión en que se encontraban vivas las crías no estaban en el nido (figura 5). Varias causas pudieron provocar la desaparición de B, incluyendo la expulsión del nido por parte de su hermano A. El destino de estas crías, posterior a la expulsión, pudo ser la depredación o la muerte por inanición, insolación o frío. La depredación de las crías expulsadas se atribuye principalmente a una especie de cangrejo, ya que en repetidas ocasiones se les observó acarreado y devorando crías (incluso crías vivas de algunos nidos que no eran de la muestra).

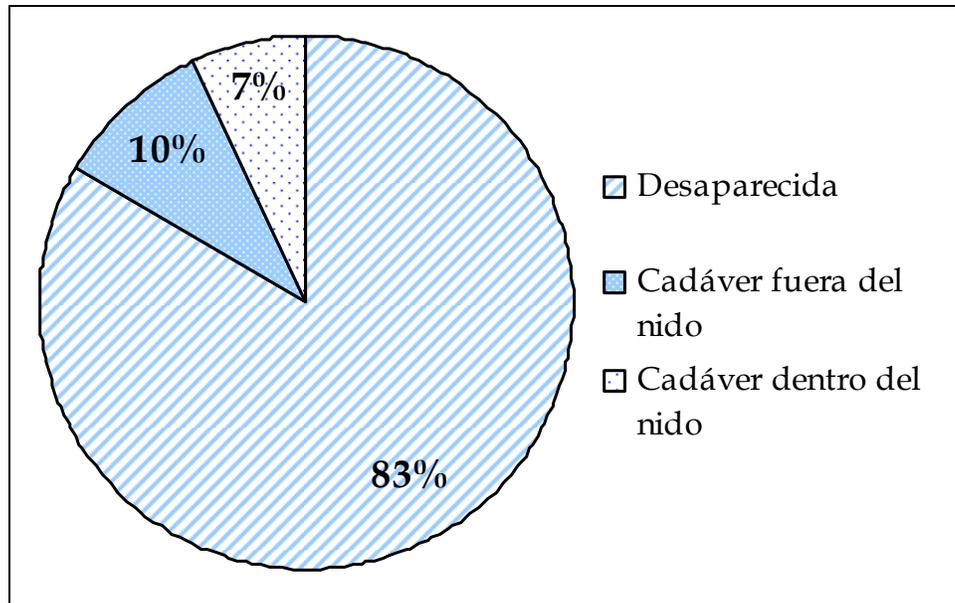


Figura 5. Contextos de muerte de 187 crías B que murieron mientras sus hermanos seguían vivos.

En el caso de los cadáveres encontrados fuera del nido, las causas de muerte probablemente fueron las mismas que se mencionan en el contexto de crías desaparecidas. La diferencia es que en este caso la revisión del nido coincidió con la reciente expulsión de la cría B.

Finalmente, los 13 cadáveres de crías B encontrados dentro del nido pudieron morir por inanición, o de manera directa debido a las agresiones de su hermano mayor (en los 3 casos en que se les observaron heridas), o menos probable, por ataques de algún depredador que no logró robar la cría del nido.

b) Causas de muerte de crías A

Diez (5.2%) crías A murieron del total de las 194 que eclosionaron (cuadro 1). Cinco desaparecieron, de las cuales 3 no compartían aún el nido con su hermano menor y su muerte pudo deberse a la depredación. Una de estas 3 crías presentaba posibles heridas de cangrejo (ya que tenía una cortada en el extremo de un ala) un día antes de su desaparición. Las otras 2 crías A desaparecieron cuando su hermano menor ya había eclosionado; una de ellas al parecer estaba enferma pues

tenía un déficit de peso con respecto a la media de las crías sanas (cuadro 1), lo cual pudo favorecer que fuera expulsada por su hermano menor ya que compartieron el nido 6 días y el intervalo de eclosión era de 2 días de edad. La otra cría A desaparecida estaba sana y B era muy pequeña para expulsarla, por lo que posiblemente fue depredada.

Ninguna de las 4 crías A que se encontraron muertas fuera del nido compartía el nido con su hermano menor. De éstas, 2 murieron a una edad mayor que los 20.5 días, habiendo ya pasado su ventana de susceptibilidad. La causa de muerte de estas crías pudo ser por algún tipo de enfermedad, ya que su crecimiento era normal con respecto a la media de las crías A sanas, y no se observó ninguna herida externa en sus cadáveres, que se encontraron a menos de 1 metro de sus nidos.

Cuadro 1. Contextos de muerte de 10 crías A en 194 nidadas de dos crías.

Nido	Contexto de muerte	Edad (d) de muerte	Peso		Intervalo de eclosión	Edad (d) de B al morir A
			Diferencia ¹ (%)	Edad		
23	desaparecida	6	12.8	5.5	4	2
59A	"	8	-55.1	7.5	2	6
143	"	2	10.9	1.5	3	sin eclosionar
162	"	2	-27.6	1.5	6	sin eclosionar
211	"	1	-15.6	0.5	4	sin eclosionar
21	cadáver fuera	4	5.4	3.5	5	sin eclosionar
253	"	30	4.4	25.5	2	muerta
272	"	36	1.6	35.5	6	muerta
274	"	20	-0.7	15.5	4	muerta
25	cadáver dentro	9	-53.2	8.5	3	muerta

¹ La diferencia entre el último peso de la cría y el peso promedio a esa edad de las crías A sobrevivientes.

Es muy probable que la cría A cuyo cadáver se encontró dentro del nido a los 9 días de edad haya muerto de inanición. Por un lado su crecimiento fue muy

inferior al de la media de crías A sanas; y por otro, se observó a la madre muerta junto al nido 5 días antes de la muerte de A, dejando solo al padre al cuidado de la cría. El día que se observó a la cría muerta, el padre estaba presente en el nido (véase apéndice 4 para más información sobre crecimiento de las crías A que murieron). La proporción de crías A (1%) encontradas muertas dentro del nido fue estadísticamente menor que la proporción de crías B (7%) en las nidadas registradas hasta 10.5 días (G ajustada=11.43, $p<0.05$).

5.3 Valor reproductivo

Debido a la baja mortalidad de crías A, en 98% de los nidos (190 de 194) cuando la cría B eclosionaba se encontraba con que su hermano mayor ya ocupaba el nido y que era 5.05 ± 1.21 días mayor ($n=194$). Al ocurrir esto, el valor reproductivo extra y de seguro de B fue mínimo ya que la cría menor fue eliminada en casi todos los casos (cuadro 2).

Cuadro 2. Valor reproductivo (VR) de las crías B que compartieron el nido con su hermano y las que no, hasta 20.5 días de vida.

	Compartieron (n=152)	No compartieron (n=4)	Total (n=156)
VR			
extra	0.007	0	0.006
de seguro	0.013	0.75	0.032
total	0.020	0.75	0.038

Sin embargo, cuando una muerte anticipada de A ocurría y por tanto la cría menor tenía la fortuna de no compartir el nido con su hermano mayor, la cría menor tuvo un valor reproductivo de seguro alto para los padres. Sólo en 4 nidos las crías B no compartieron el nido. En 3 de estos 4 nidos la cría B reemplazó a su

hermano mayor y se observó con vida el último día de revisión, cuando tenían 30.5, 31.5 y 33.5 días de edad respectivamente; en el otro, la cría B desapareció del nido y posiblemente fue depredada.

Sólo en una de las 156 nidadas registradas hasta 20.5 días de edad, la cría A murió después de haber eliminado a su hermano B (ninguna cría A murió en las 68 nidadas registradas hasta 30.5 días y sólo una murió en las 192 nidadas registradas hasta 10.5 días).

5.4 Crecimiento

Se comparó el peso y la longitud del culmen de las crías A y B a la edad de 0.5 días en los 170 nidos donde eclosionaron ambas crías y estaban vivas en la revisión, con el fin de determinar si la calidad de los huevos es diferente entre éstos (figura 6).

Las crías A pesaron 11.73% más que las crías B a la edad de 0.5 días (t dependiente: $t=14.521$, $gl=169$, $p<0.01$). De igual modo, la longitud de pico de las crías A fue 1.64% mayor que el de las crías B ($t=4.82$, $gl=169$, $p<0.01$).

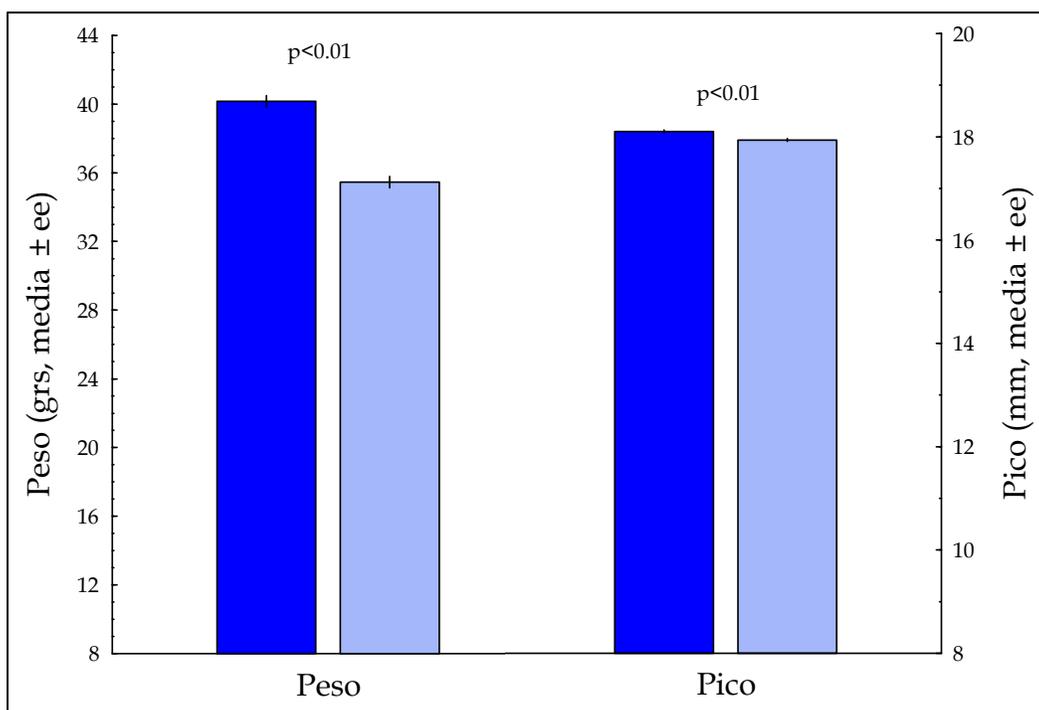


Figura 6. Tamaño de crías A (■) y B (□) a la edad de 0.5 días.

Las curvas de crecimiento de 185 crías A sobrevivientes y las crías B que murieron compartiendo el nido con su hermano se muestran en la figura 7. Al comparar el aumento porcentual promedio de peso y longitud del pico entre los 0.5 y 3.5 días de A versus B, se obtuvo que: las crías A aumentaron en promedio 26.2% y las crías B 11.06% en peso, siendo estadísticamente diferentes entre sí (t dependiente: $t=4.196$, $gl=33$, $p<0.01$); y que el pico de A aumentó en promedio 11.87% y el de B 9.63%, resultando ambos estadísticamente distintos entre sí (t dependiente: $t=2.20$, $gl=33$, $p<0.05$). Es decir, las crías B crecieron de manera inferior que sus hermanos A durante sus primeros días de vida.

Se comparó el crecimiento de las crías A sobrevivientes ($n=185$) con las crías B sobrevivientes que no compartieron el nido con su hermano mayor ($n=3$) (figura 7). Aunque aparentemente de los 0.5 a los 10.5 días la cría A crece mejor que la cría B, no hubo diferencias significativas en peso a la edad de 0.5 días (t independiente: $t=1.043$, $g.l.=183$, $p=0.298$) ni a la edad de 3.5 días ($t=0.783$, $g.l.=185$, $p=0.435$), y tampoco en la longitud del pico a la edad de 0.5 días ($t=1.364$, $g.l.=183$, $p=0.174$) ni a los 3.5 días ($t=1.139$, $g.l.=185$, $p=0.256$). Además, a las edades de 15.5, 20.5, 25.5 y 30.5 las diferencias porcentuales de las medias entre A y B fueron pequeñas, en ocasiones siendo B más grande que A (más pesadas o con el pico más grande): las crías A pesaron 2.66% y 1.92% más que B y su pico midió 1.90% y 0.35% menos a los 15.5 y 20.5 respectivamente; y pesaron 0.79% y 5.54% menos que B y su pico midió 1.88% y 1.28% más a la edad de 25.5 y 30.5 respectivamente. Estas diferencias porcentuales no difirieron significativamente en ninguno de los casos.

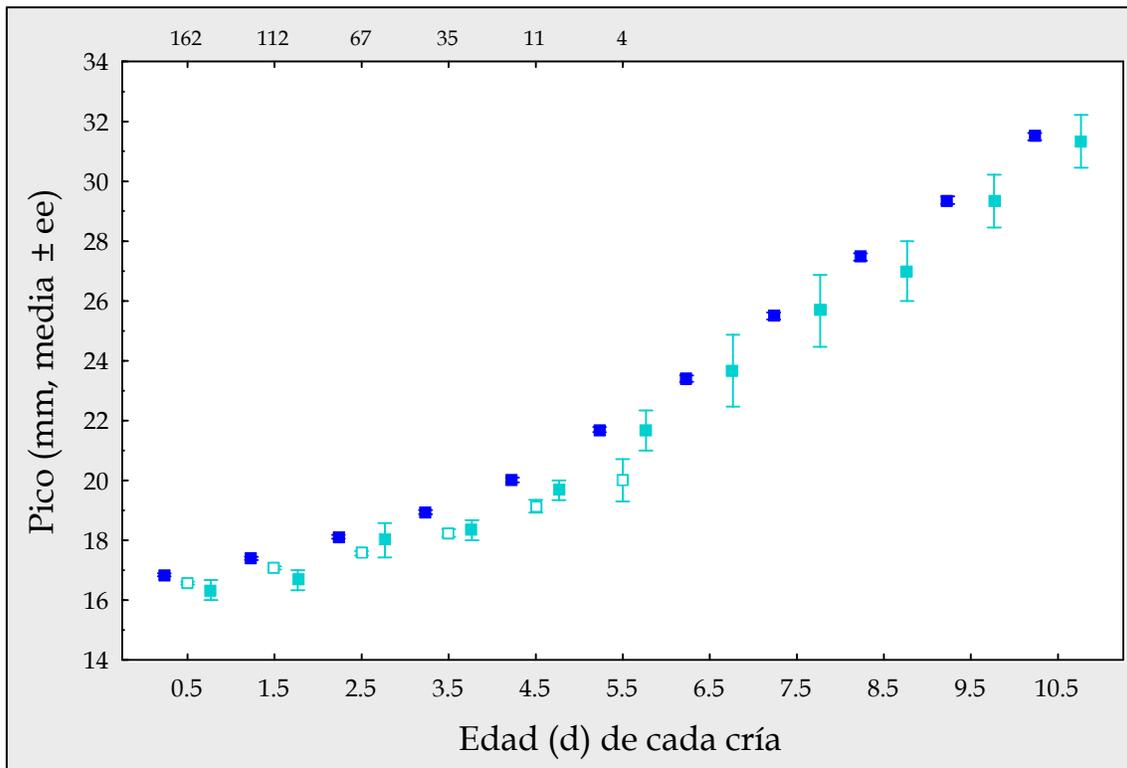
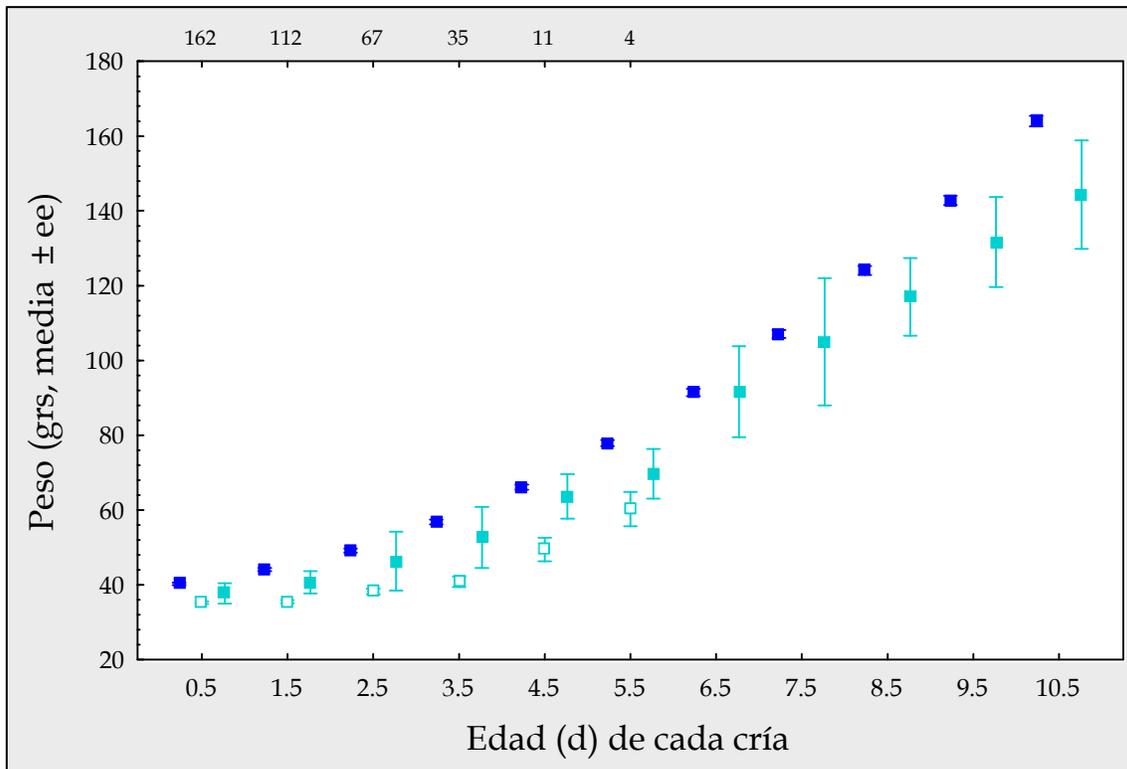


Figura 7. Crescimento de 185 crías A (■) sobreviventes, 162 crías B (□) que morreram compartilhando o ninho com A (em o eixo superior se indica o número de indivíduos para cada idade) e 3 crías B (■) sobreviventes que não compartilharam o ninho com A.

Sólo dos crías B que compartieron el nido con A (2 y 6 días respectivamente) sobrevivieron. El crecimiento de estas dos crías fue inferior al de las tres crías B que nunca convivieron en el nido con A, pesando 26.8%, 18.59%, 16.73% y 14.63% menos (a los 5.5, 10.5, 15.5 y 20.5 días de edad, respectivamente). De igual modo, su pico midió 7.71%, 5.84%, 6.41% y 2.94% menos (a los 5.5, 10.5, 15.5 y 20.5 días de edad, respectivamente) que el de las 3 crías B que no compartieron el nido con su hermano mayor.

Sólo en 1 de los 194 nidos donde eclosionaron las dos crías, ambas seguían vivas al final del trabajo de campo (nido 35). El intervalo de eclosión entre estas crías fue de sólo un día y su última edad de revisión fue a los 30.5 días de A. Fue el único nido donde las crías se llevaban un día de edad. Las crías se pesaron y midieron diariamente hasta el último día de revisión (apéndice 5). Hasta los 5.5 días de edad ambas crías crecieron igual que el promedio de 64 crías A sobrevivientes, pero a partir de esta edad la cría B se rezagó con respecto a su hermana y a las crías A sobrevivientes; por su parte, la cría A creció por debajo de la media de las 64 crías A a partir de los 12.5 días de edad, pero mantuvo la ventaja con respecto a su hermana menor (apéndice 5).

El número de días que las crías B compartieron el nido con A no estuvo correlacionado con el peso de A a los 10.5 días de edad (Correlación de Pearson: $r_p=0.005$, g.l.=185, $p=0.947$) o a los 30.5 días de edad (Correlación de Pearson: $r_p=-0.080$, g.l.=126, $p=0.372$) (apéndice 6). Aún omitiendo el dato excepcional del nido 35, estas variables no estuvieron correlacionadas (Correlación de Pearson: $r_p=0.120$, g.l.=125, $p=0.178$). Esto sugiere que la presencia de B en el nido no afecta el crecimiento final de A, al menos cuando A haya eliminado a su hermano tempranamente.

VI. DISCUSIÓN

La gran mayoría de las crías B que compartieron el nido con A (187 de 194) murieron entre 0 y 9 días de edad. En cambio, la mortalidad de crías A fue mínima (10 de 194), lo cual indica bajos valores de inviabilidad y depredación de A (y probablemente de B). De las crías B que murieron mientras sus hermanos seguían vivos, 83% (156 de 187) se registró como desaparecidas del nido. De este 83%, 17 crías se observaron vivas afuera de su nido (con o sin heridas, algunas agonizando) un día antes de ser registradas como desaparecidas. Además, existió un 10% (18 de 187) de crías B, que murieron mientras sus hermanas seguían vivas, que fueron encontradas muertas afuera de su nido. Se sospecha, entonces, que la mayoría de las crías B desaparecidas fueron primero expulsadas del nido por A y luego depredadas (probablemente por algún cangrejo). El hecho de haber encontrado 17 crías vivas afuera del nido (un día antes de desaparecer) y 18 crías muertas afuera del nido, puede indicar que la revisión del nido coincidió con la reciente expulsión de las crías vivas.

Existen otras evidencias que confirman la expulsión como una causa importante de muerte de crías B de bobo café. En un estudio de la misma población en la misma temporada reproductiva, se observaron crías hermanas donde A tenía entre 5.5 y 7.5 y B entre 1.5 y 3.5 días de edad, en nidos artificiales con un padre artificial. En 23 nidos control ocurrieron 5.3 ± 3.4 (media \pm e.e.) expulsiones de B por hora, y en un nido se observaron 13 expulsiones en 10 minutos (Cepeda 2005). Por otro lado, en la Isla San Pedro Mártir, Drummond *et al.* (2003) transfirieron crías B de bobo café a nidos con una cría mayor de bobo de patas azules (especie con fratricidio facultativo). En sus observaciones reportan que sólo las crías de bobo café expulsaron a sus hermanos artificiales. Señalan que la cría sujeta hasta por varios segundos el cuerpo de su hermano con sus mandíbulas mientras lo empuja con fuerza hacia arriba y en ocasiones caminando hacia adelante con él, de este modo lo desplaza y provoca su expulsión del nido.

Aunque la expulsión podría ser la causa principal de la desaparición y muerte de crías B en Isla Larga, 7% de las crías B que murieron mientras A seguía viva se encontraron muertas dentro del nido, posiblemente por inanición. Es muy probable que en Isla Larga las crías B que murieron mientras sus hermanos seguían vivos, hayan recibido menos alimento que las crías A. En Isla Isabel, las crías B de bobo café en nidadas naturales recibieron de 4 a 10 veces menos alimento que las crías A durante sus primeros tres días de vida. Además, las crías A fueron capaces de inhibir, interceptar e impedir la alimentación de sus hermanos menores (Cohen 1988). En Isla Larga, las crías B que murieron crecieron de manera deficiente en comparación con las crías A sobrevivientes que eliminaron a su hermano menor (figura 7). La muerte por inanición puede ser una causa importante de muertes de B, y no se descarta que entre las crías B desaparecidas existieran casos en que los padres hayan desechado del nido a crías B muertas (aunque nunca se observó que esto ocurriera), y de ser así el número de crías B muertas por inanición estaría subestimado.

Por otro lado, el hecho de que la proporción de crías B muertas en el nido sea mayor que la de las crías A, y de que sólo 1% de crías A murieron en el nido, podría indicar que: las crías A prácticamente no sufren muertes por inviabilidad, y posiblemente las B tampoco; y que por lo tanto, la muerte de las crías B encontradas dentro del nido debió ser inducida por A.

6.1 Función del segundo huevo/cría

Se infiere que el segundo huevo funcionó principalmente como póliza de seguro, frente a una tasa elevada de fracaso de huevos. Del 32% de los huevos que fallaron en eclosionar, 57% permanecieron en el nido, y su fracaso pudo ser por inviabilidad (debido a la infertilidad o a fallas en la incubación); y 43% desaparecieron del nido, posiblemente depredados por cangrejos. Aunque nunca se observó a un cangrejo extraer un huevo de un nido, sí se observaron cangrejos

acarreando o comiendo huevos. A diferencia de la etapa de cría en la que se infiere poca o nula depredación, en la etapa de huevo pudo haber existido depredación.

En el bobo café, las altas tasas de inviabilidad o depredación de huevos son comunes. En Isla Isabel 51% de los huevos (de puestas de 2 huevos) de bobo café fallaron en eclosionar (Cohen 1988); de éstos, 89% desaparecieron (posible depredación) y 11% permanecieron en el nido sin eclosionar (posible inviabilidad). En la Isla San Pedro Mártir 36.4% de los huevos (de puestas de 1 y 2 huevos) de bobo café no eclosionaron (Tershy *et al.* 2000); de éstos, 71.6% desaparecieron (posible depredación) y 28.4% no eclosionaron por razones desconocidas (posible inviabilidad).

De los huevos no depredados (huevos que eclosionaron o que permanecieron en el nido sin eclosionar), 9% fueron inviables en Isla Isabel (Cohen 1988) y 14% en Isla San Pedro Mártir (Tershy *et al.* 2000); mientras que en Isla Larga éste valor fue de 21%. Es evidente que en esta especie existen altas tasas de inviabilidad y desaparición de huevos, y es probable que estas pérdidas justifiquen la inversión en un huevo de seguro.

Anderson (1990) comparó el éxito de eclosión entre algunas especies del género *Sula* basándose en los datos de Nelson (1978). Por un lado muestra que el bobo de patas rojas (*Sula sula*), el alcatraz del Atlántico (*Sula bassana*), el alcatraz de El Cabo (*Sula capensis*) y el alcatraz australiano (*Sula serrator*) son especies que ponen un solo huevo y tienen un éxito de eclosión de al menos 85%. Por otro lado, el bobo enmascarado (*Sula dactylatra*) y el bobo café (*Sula leucogaster*), ponen entre uno y dos huevos y su éxito de eclosión es entre 51% y 61%. En este caso, tanto el bobo café como el bobo enmascarado, experimentan una fuerte selección para la producción de un huevo de seguro. Según Anderson (1990) una posible interpretación de este patrón es que las dos especies con fraticidio obligado se encuentran en una transición evolutiva de poner varios huevos a poner un huevo. Un factor próximo relacionado con la diferencia en el éxito de eclosión de estas especies puede estar asociado a la temperatura de los nidos, ya que los embriones

tempranos de las aves son muy sensibles a la temperatura, y ambas especies construyen sus nidos en el suelo de zonas tropicales.

La etapa de cría fue diferente. El reducido número de muertes de crías A ocasionó que B pocas veces funcionara como seguro *en esta etapa*. En 152 nidos donde ambas crías estuvieron simultáneamente presentes en el nido, el valor reproductivo de seguro de B (dado por la proporción de nidadas de dos crías en las que sólo la cría B sobrevivió hasta la edad de 20.5 días) fue de sólo 1.3%. Sin embargo, en los 4 nidos donde A murió antes de la eclosión de la cría B, el valor reproductivo de seguro de B fue 75%. En la muestra total de 156 nidos, 3% de las crías B fungió como un seguro contra la pérdida de la cría A (Mock & Parker 1986).

El elevado número de muertes de crías B implica que el huevo/cría B prácticamente careciera de valor reproductivo de cría extra. El valor reproductivo extra de la cría B (calculado como la proporción de nidadas de dos crías en las que ambas sobrevivieron hasta la edad de 20.5 días) fue de sólo 0.7%, y esto debido al nido 35 donde el intervalo de eclosión fue de un día y al final de las observaciones las dos crías seguían vivas a las edades de 29.5 y 30.5 días.

Lo anterior demuestra que en el 2004, en Isla Larga, el valor reproductivo de B en la etapa de huevo fue mucho más importante que en la etapa de cría. El valor de seguro de un huevo B, probablemente superaría los costos de su formación y su incubación. Para los padres, el valor reproductivo (de seguro + extra) de la cría B, que eclosiona en un nido donde su hermano mayor está vivo, es real pero pequeño.

En Isla Isabel, en una muestra de 122 nidos, el valor reproductivo de seguro de la cría B fue de 0 cuando ambas crías estuvieron simultáneamente presentes en el nido (n=31), y de 0.044 cuando A murió antes de la eclosión de B (n=91) (Cohen 1988). Debido a que en todas las nidadas donde eclosionaron ambas crías una de las dos murió, el valor reproductivo extra fue 0. Los valores reproductivos de seguro y extra de la cría B resultaron ser similares en Isla Larga e Isla Isabel; sin embargo en Isla Isabel las crías recién eclosionadas sufrieron depredación de las

culebras falso coralillo (*Lampropeltis triangulum nelsoni*), lo cual no ocurrió en Isla Larga (Cohen 1988).

En la Isla San Pedro Mártir los valores reproductivos fueron mayores que en Isla Larga e Isabel. El valor reproductivo de seguro de las crías B (dado por la proporción de puestas de dos huevos en las que sólo la cría B emplumó) fue de 14.6%, y el valor reproductivo extra (dado por la proporción de puestas de dos huevos en las que ambas crías emplumaron) de 4.9% (Tershy *et al.* 2000). Sin embargo, el valor reproductivo de seguro fue calculado desde la etapa de huevo y los valores son sobreestimaciones porque las crías se consideraban emplumadas a la temprana edad de 90 días y sin evaluar su crecimiento y su viabilidad.

En resumen, el bobo café en Isla Larga es obligadamente fratricida y el segundo huevo parece beneficiar más a los padres en la etapa de huevo que en la etapa de cría. Así mismo, el beneficio para los padres, de poner un segundo huevo en Isla Isabel e Isla San Pedro Mártir, es sustancial debido al alto índice de inviabilidad y depredación de huevos en ambas islas (Cohen 1988; Tershy *et al.* 2000). El valor reproductivo de la cría B como seguro y como cría extra fue bajo en Isla Isabel (al igual que en Isla Larga), debido a una tasa elevada de depredación. En Isla San Pedro Mártir, el beneficio de una cría de seguro y una cría extra parecen ser altos pero estos valores podrían estar sobreestimados.

6.2 Estrategia de la cría A

Según la hipótesis de Evans (1997), se espera que la cría B se mantenga viva y viable durante el periodo en que A es más susceptible a morir, para así poder sustituirla en caso de ser necesario. Por otro lado, la hipótesis de Drummond (2003) sugiere que las crías B son eliminadas en sus primeros días de vida (tan pronto como A sea capaz de hacerlo) aún cuando A no haya asegurado su supervivencia y se pierda prematuramente el valor de B como seguro.

En Isla Larga, casi todas las muertes de crías A de bobo café ocurrieron durante sus primeros 9 días de edad (figura 3). Sin embargo, y contrario a lo que

supone una estrategia de cría B como seguro, fue durante esta ventana de susceptibilidad de A cuando la mayor parte de las crías B murieron (166 de 178 crías B). Lo anterior concuerda con la predicción con base en la hipótesis de Drummond (2003): B no se mantiene viva y viable en todo el periodo en que puede ser más necesitada. Así mismo, el crecimiento marginal de las crías B desde su eclosión y durante sus primeros días de vida, confirma la predicción de la hipótesis de Drummond (2003) (figura 7): contrario a lo que predice Evans (1997), la cría B no se mantuvo en condiciones viables (pues tiene un crecimiento marginal) durante el periodo de susceptibilidad de A. Al parecer, la estrategia de la cría A consiste en eliminar lo más pronto posible a B; por lo tanto, se espera que el costo para A, de mantener a B vivo en el nido, sea mayor que el beneficio.

El costo para A de no eliminar tempranamente a B posiblemente fue ilustrado en el nido 35, en el que el intervalo de eclosión fue de sólo un día. Su última edad de revisión fue a los 30.5 y 29.5 días de A y B, respectivamente. A esa edad, las crías A y B pesaban 24.1% y 46.8% menos que la media de las crías A que ya no compartían el nido con su hermano, incluso la cría B se veía muy debilitada (apéndice 5). Es posible que ambas crías no lograsen sobrevivir hasta emplumar, y si alguna lo hizo probablemente fue de baja calidad.

Otro posible costo para A de no matar tempranamente a B es el riesgo de mortalidad. En el nido 59A, parece probable que B haya eliminado a A. Las crías diferían por dos días de edad y la cría A murió a los 8 días de edad. Ambas crías convivieron en el nido por 6 días; y un día antes de que A desapareciera del nido, ésta pesaba sólo 3grs más que B (48grs vs. 45grs) y su pico era sólo 1mm más grande (20mm vs. 19mm). La cría B de este nido seguía viva el último día de revisión, a la edad de 28.5 días. En Isla Isabel, se observó a una cría B de 5.5 días de edad expulsar a su hermana mayor, aunque la cría A fue capaz de regresar al nido y eliminar al día siguiente a B (Cohen 1988). Osorno y Drummond (2003) señalaron que en Isla Larga las crías B realizaron en promedio 22 agresiones por hora en dos días de observación. Similarmente, los datos de Cepeda (2005) muestran 22.5

agresiones (picotazos más mordidas) de B por hora en 23 nidos artificiales asignados al tratamiento de control.

Por otro lado, el beneficio para A de mantener a B en el nido es pequeño. Sólo 1 de 156 crías A murieron después de eliminar a B en las nidadas registradas hasta 20.5 días de edad (0 de 68 en nidadas registradas hasta 30.5 y 1 de 192 en nidadas registradas hasta 10.5 días), y por lo tanto el costo en términos de pérdida de póliza de seguro que representa para A de eliminar prematuramente a la cría de seguro (B) es bajo. La alta viabilidad y baja depredación de A hacen que el costo de la eliminación prematura de B sea mínimo.

Podría ser adaptativo para la cría A eliminar lo más pronto posible a su hermana menor, ya que el beneficio de mantenerla en el nido es muy pequeño comparado con el costo de exponerse a la eliminación fratricida por parte de B. Por otro lado, aunque B pueda representar una amenaza para A en el nido, el costo en términos de crecimiento de A, de tener a B en el nido durante 5 días aproximadamente, parece trivial o inexistente; ya que el peso de A a los 10.5 y 30.5 días de edad no estuvo correlacionado con el número de días que B estuvo en el nido (apéndice 6).

El experimento de Evans (1997) con crías del pelícano blanco americano también arrojó evidencias de que la cría mayor a veces elimina a su hermano menor antes de que venza su valor de seguro. Al remover a las crías A a los 3 o 6 días de edad de B, 25% o 16.7% (respectivamente) de las crías B murieron. El día que A fue removida, las crías B que murieron en estos dos grupos pesaban significativamente menos que las crías B sobrevivientes (22% menos a los 3 días y 30.6% menos a los 6 días). Aunque las crías B sobrevivientes de estos dos grupos crecieron a una tasa normal después de la remoción de sus hermanas, continuaron pesando menos (18.2% menos, aproximadamente) que las crías B control a los 14 días de edad. Evans (1997) concluyó que en 21% de los nidos experimentales, la reducción de la nidada estaba lo suficientemente avanzada al momento de quitar a las crías A para imposibilitar que las crías B pudieran cumplir su rol de seguro en

caso de que así se requiriera. Es decir, cuando B convive con A, aún cuando sea por sólo 3 ó 6 días, el resultado en la quinta parte de los casos parece ser una reducción irreversible en su viabilidad.

6.3 Estrategia de los padres

Además de que los padres promueven la asimetría entre las crías por medio del intervalo de puesta y eclosión, es probable que inviertan menos en el segundo huevo. A los 0.5 días de edad, las crías A pesaron más y tuvieron un pico más largo que B, posiblemente porque las crías B son más pequeñas que A desde antes de eclosionar. Cohen (1988), en 22 nidadas de Isla Isabel, encontró más ligera a B a la edad de 0.5 días, aunque no encontró diferencias entre la longitud del pico de éstas. Es difícil determinar si las diferencias de peso y pico a los 0.5 días entre A y B en nuestra población, se deben a una inversión diferencial en huevos o a la alimentación diferencial de crías (suponiendo que la alimentación empieza durante las primeras 24 horas de vida).

Aunque los padres podrían invertir menos en el segundo huevo, parece que invierten lo suficiente para que la cría menor crezca a la par de una cría A, brindando así un seguro funcional. Cuando tres crías A murieron antes de la eclosión de su hermano menor y fueron reemplazadas por éste, las crías B tuvieron un crecimiento similar que el del promedio de las crías A que ya habían eliminado a su hermano (aunque el tamaño de muestra es muy pequeño y por lo tanto, los análisis son muy poco robustos; figura 7). Sin embargo, dos crías B que reemplazaron a A luego de compartir el nido con ella durante 2 y 6 días respectivamente, crecieron por debajo de la media de las crías B que eclosionaron sin un hermano presente en el nido. Aunque estas crías B seguían vivas el último día de revisión de nidos, su viabilidad pudo verse afectada rápidamente por compartir el nido con A. A juzgar por esta pequeña muestra, la viabilidad de las crías B disminuye rápidamente cuando comparten el nido con A durante algunos

días. Sin embargo, el costo de esta disminución es bajo ya que las crías A casi nunca murieron.

En cuanto al conflicto familiar, el hecho de que la cría B sea expulsada del nido y que los padres no impidan esto ni supriman las agresiones ocasionadas por la cría A, podría indicar que existe más cooperación que conflicto entre los padres y la cría mayor sobre la eliminación de la cría menor. Los padres parecen crear y subsecuentemente promover las asimetrías competitivas entre sus crías, y después permitir a la dominante eliminar a su hermana (Drummond 1987).

Si existe un conflicto de intereses entre los padres y A en cuanto a la edad óptima para eliminar a B, parece ser mínimo. A la cría mayor probablemente le conviene eliminar pronto a B pues ésta le representa una amenaza; en cambio, a los padres les conviene que B sea eliminada después de que A haya cerrado su ventana de susceptibilidad. Sin embargo, el costo para los padres de que A elimine prematuramente a B es muy bajo porque la viabilidad de A es elevada. Los padres podrían buscar ganar el conflicto, frustrando o posponiendo el fratricidio de B (reduciendo el intervalo de eclosión, invirtiendo igual en los dos huevos y/o alimentando a ambas crías equivalentemente), esta táctica posiblemente redundaría en costos en términos de recursos invertidos o riesgos para A. El conflicto entre los padres y la cría A parece ser pequeño, y no hay evidencia de que la selección haya favorecido a que los padres inviertan en ganarlo. Aunque los padres alimenten y mantengan en el nido a las dos crías, lo más conveniente para ellos podría ser alimentar a ambas crías hasta que B sea eliminada por su hermana, así probarían que la cría fraticida es la más fuerte y viable.

En una ocasión se observó a los padres tratando de construir un nido provisional alrededor de una cría B expulsada, lo cual podría interpretarse como un intento de prolongar la vida de B. La cría B estaba a 40 cm del nido a la edad de 3.5 días, y mientras el macho empollaba a A en el nido, la hembra empollaba a B y acomodaba pastos en su alrededor. Sin embargo, cuando el macho salió en búsqueda de alimento, la madre regresó al nido original dejando a B abandonada.

En Isla Isabel también se observó a los padres acomodando pastos alrededor de crías B expulsadas en 6 nidos (Cohen 1988). Así mismo, cuando en Isla Larga una cría expulsada logró regresar a su nido, los padres la aceptaron. Esto se observó en dos nidos: en el nido 101 la cría B se observó expulsada a la edad de 3.5 días pero a los 4.5 días se observó de nuevo en el nido (aunque desapareció un día después); en el nido 6 la cría B fue expulsada a la edad de 3.5 días de edad pero regresó al nido y vivió una semana más. Posiblemente, estas conductas tendientes a prolongar la vida de B son atavismos o conductas que no han sido favorecidas por la selección.

VII. CONCLUSIÓN

La frecuencia de muertes de crías B fue muy elevada, y su causa más importante pareció deberse al fratricidio (resultado de la expulsión del nido) provocado por A. Esto complementado con la baja mortalidad de crías A hace que el valor reproductivo de la cría B sea casi nulo. Sin embargo, el alto índice de pérdida y fracaso de eclosión de huevos, justifican la inversión en un segundo huevo, lo cual apoya la hipótesis de seguro en la etapa de huevo.

Al parecer, los padres no invierten de manera equitativa en el huevo A y el huevo B, lo cual podría generar más ventaja para A en la competencia con B (además del intervalo de eclosión). Sin embargo, es probable que la inversión en B sea suficiente para que en caso de que A no eclosione o muera pronto, B pueda ser una cría exitosa.

Los patrones de mortalidad y crecimiento apoyan la predicción con base en la hipótesis de Drummond (2003). Las crías B mueren y tienen un crecimiento inferior durante la etapa en que las crías A son más susceptibles a morir, cuando las B podrían ser requeridas para sustituirlas. Sin embargo, debido a la baja mortalidad de crías A, no fue tan evidente su periodo de vulnerabilidad.

La frecuencia tan baja de muertes de crías A implica que el valor de B para los padres podría ser tan pequeño que les conviene eliminarla tan pronto como eclosiona, ya que el valor de seguro de la cría B para los padres podría ser menor que el costo de mantenerla en el nido. Sin embargo, los padres efectivamente alimentan a las dos crías lo cual parece indicar que las dos tienen valor para ellos. Quizás lo prudente es alimentar a las dos crías hasta que B sea eliminada por A, y así demostrar que la cría fraticida es la más fuerte y viable.

Apéndice 1. Fechas de eclosión.

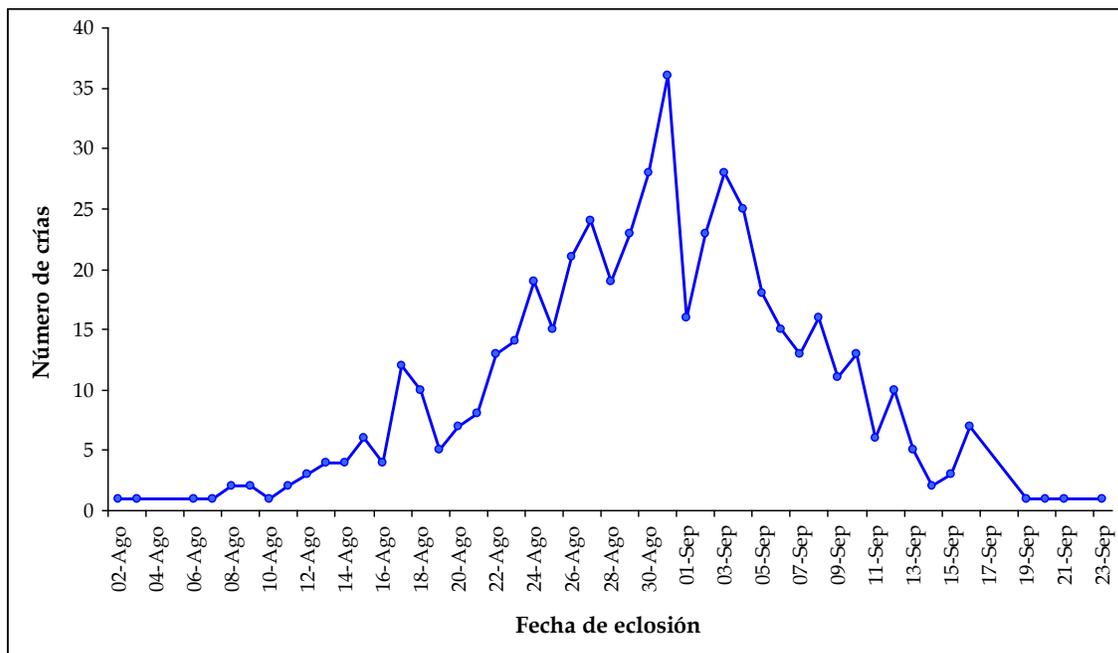


Figura A1.1. Frecuencia de eclosión de 501 crías de bobo café en Isla Larga, Nayarit; durante el periodo del 2 de agosto al 23 de septiembre del 2004.

Apéndice 2. Crías únicas.

En 113 de de los 369 (31%) nidos con puestas de dos huevos, marcados para este estudio, eclosionó sólo una cría. Debido a que no se marcaron los huevos, se desconoce si éstas son crías A o B. De 109 nidadas con crías únicas registradas entre la eclosión y los 20.5 días de edad, 98 (90%) seguían vivas y 11 (10%) murieron. Las 11 crías únicas que murieron incluyen 5 crías desaparecidas, 5 crías cuyo cadáver fue encontrado dentro del nido, y una cría cuyo cadáver se encontró fuera del nido.

Para averiguar si las crías únicas eran derivadas parcialmente del huevo A y parcialmente del huevo B, investigamos si eran de un tamaño intermedio a la edad de 0.5 días. Las crías únicas (n=109) fueron significativamente menos pesadas que las crías A (n=191) (ANOVA de un factor con 2 comparaciones planeadas: $F=12.396$, g.l.=470, $p<0.001$), y más pesadas que las crías B (n=173) ($F=29.249$, g.l.=470, $p<0.001$). Las medidas del pico no resultaron ser diferentes entre las crías únicas y A ($F=2.229$, g.l.=470, $p=0.136$), pero su pico sí midió más que el de las crías B ($F=4.618$, g.l.=470, $p=0.032$).

Además, se comparó el crecimiento de peso y pico de 101 crías únicas con el de 185 crías A sobrevivientes (figura A2.1.). Las crías A pesaron más que las crías únicas a la edad de 10.5 días (t independiente: $t=3.786$, $p<0.001$). Sin embargo, la medida de pico entre las dos crías no fue estadísticamente diferente a los 10.5 días de edad ($t=1.704$, $p=0.089$).

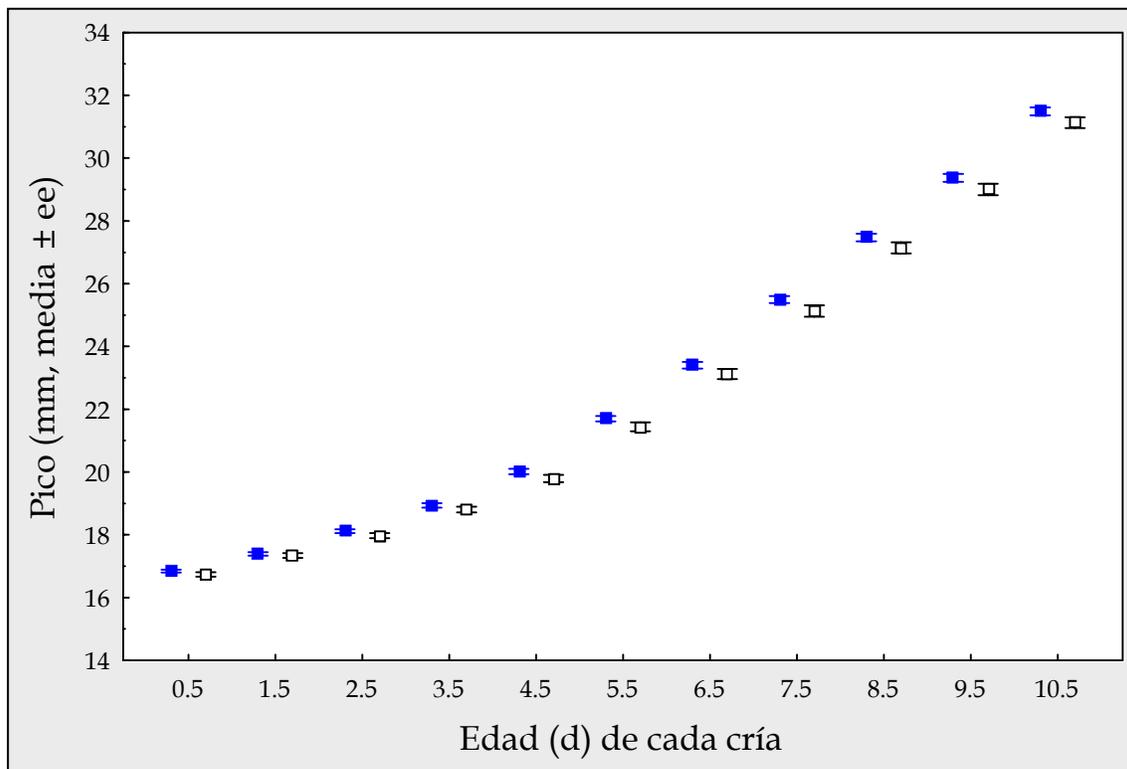
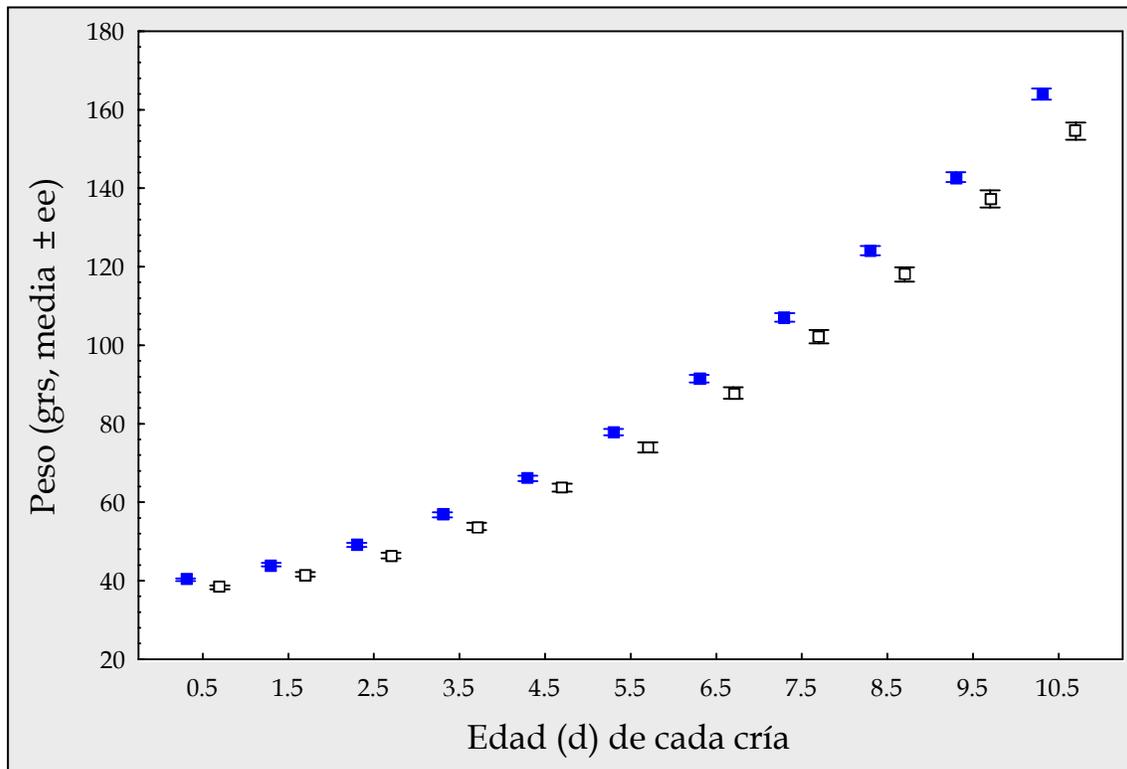


Figura A2.1. Crecimiento de 185 crías A (■) y 101 crías únicas (□) sobrevivientes.

Apéndice 3. Fracaso de eclosión de huevos.

Cuadro A3.1. Causas del fracaso de eclosión de 237 huevos.

	Nidos donde no eclosionó un huevo	Nidos donde no eclosionó ningún huevo
Número de nidos	113	62
Número de huevos no eclosionados	113	124
Número de huevos inviables	48 (42%)	59 (48%)
Número de huevos desaparecidos	43 (38%)	58 (47%)
Número de huevos dañados	21 (19%)	7 (6%)
Número de huevos sin información disponible	1 (1%)	-

Apéndice 4. Crecimiento de crías A sobrevivientes y crías A que murieron.

Se comparó el crecimiento de peso y pico de las crías A que murieron con el de las crías A sobrevivientes (figura A4.1. y A4.2.). Éstas no difirieron significativamente a la edad de 0.5 (n de A sobrevivientes=185; n de A que murieron=7) y 1.5 (n de A sobrevivientes=185, n de A que murieron=6) días: peso a los 0.5 días (t independiente: $t=1.36$, $p=0.176$) y 1.5 días ($t=1.687$, $p=0.093$); pico a los 0.5 días ($t=0.044$, $p=0.965$) y 1.5 días ($t=1.3$, $p=0.195$).

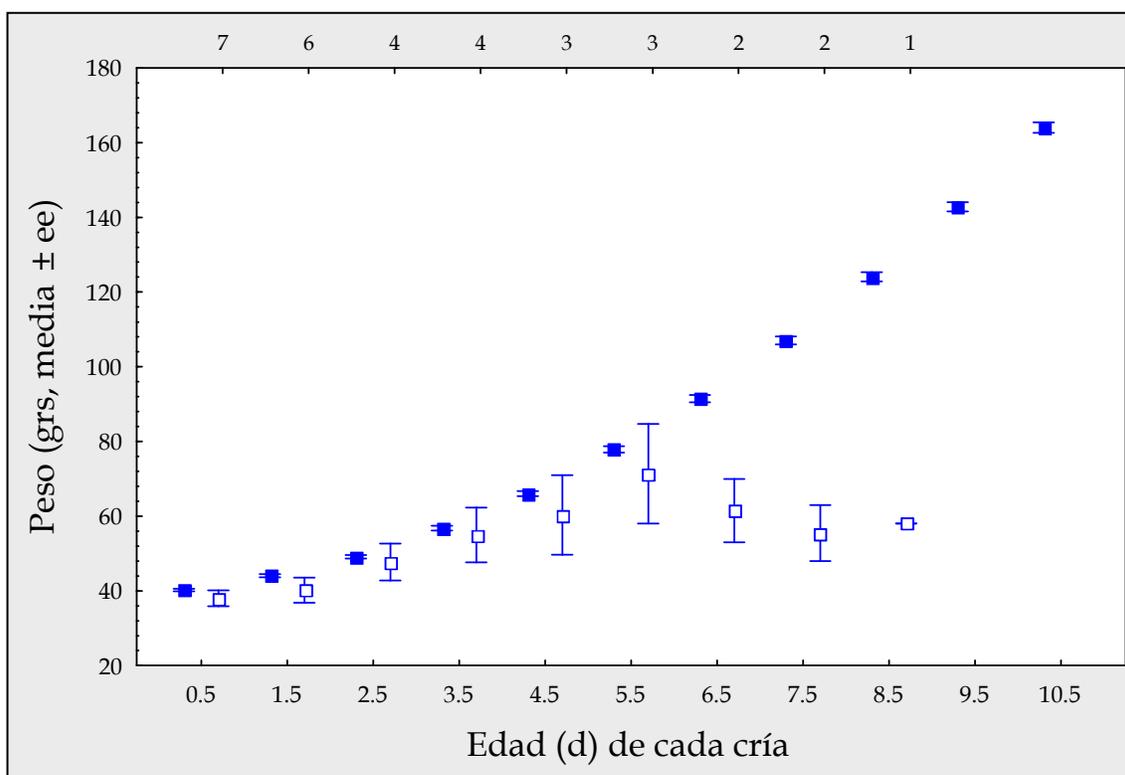


Figura A4.1. Crecimiento en peso de 185 crías A sobrevivientes (■) y 7 crías A que murieron (□) (en el eje superior se indica su número de individuos para cada edad).

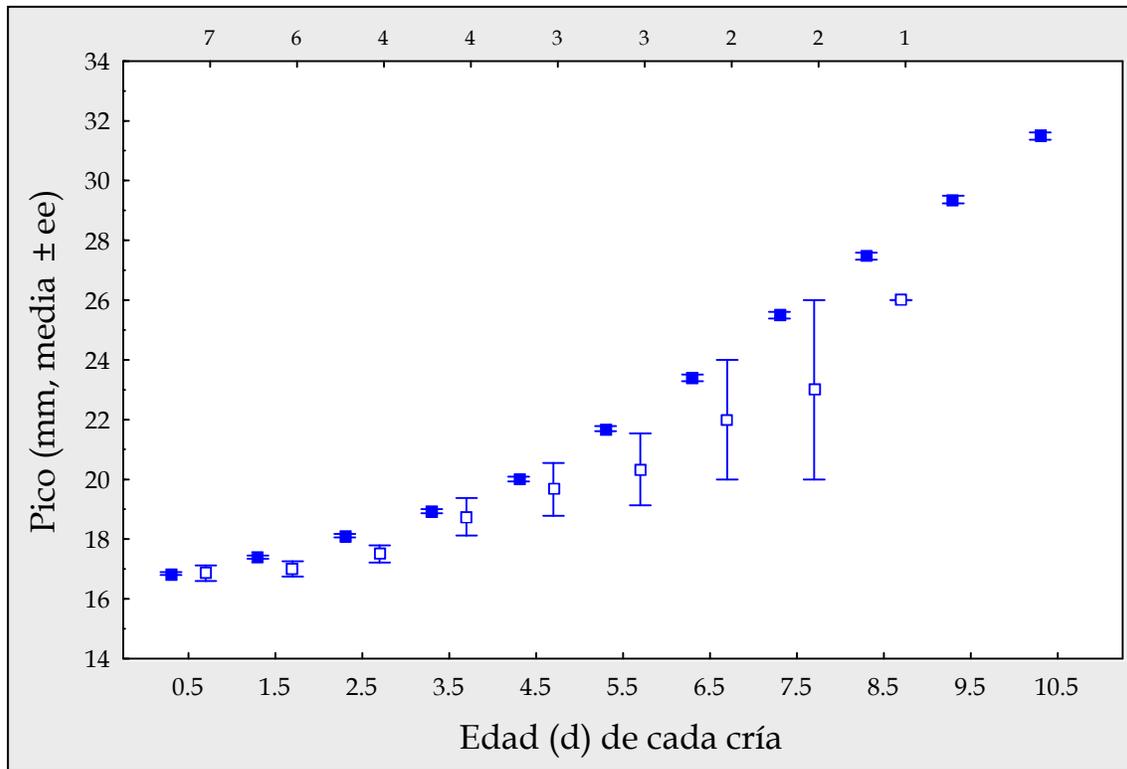


Figura A4.2. Crecimiento del pico de 185 crías A sobrevivientes (■) y 7 crías A que murieron (□) (en el eje superior se indica su número de individuos para cada edad).

Apéndice 5. Crecimiento de cría A y B del nido 35.

En sus primeros días de vida ambas crías tuvieron un crecimiento similar que el de la media de las crías A (figura A5.1). Sin embargo, a partir de los 6.5 días de edad la cría B comenzó a rezagarse, y aunque algunos días logró emparejar su peso con el de su hermana mayor, ya no pudo hacerlo con el del promedio de las crías A. La cría A por su parte, pesó generalmente más que su hermano menor, sin embargo su crecimiento fue inferior que el del promedio de las crías A. En cuanto al crecimiento del pico, las diferencias son pequeñas para la cría A con respecto a las crías sanas, pero se observa el mismo patrón de rezago para la cría B (ver cuadro A5.1.).

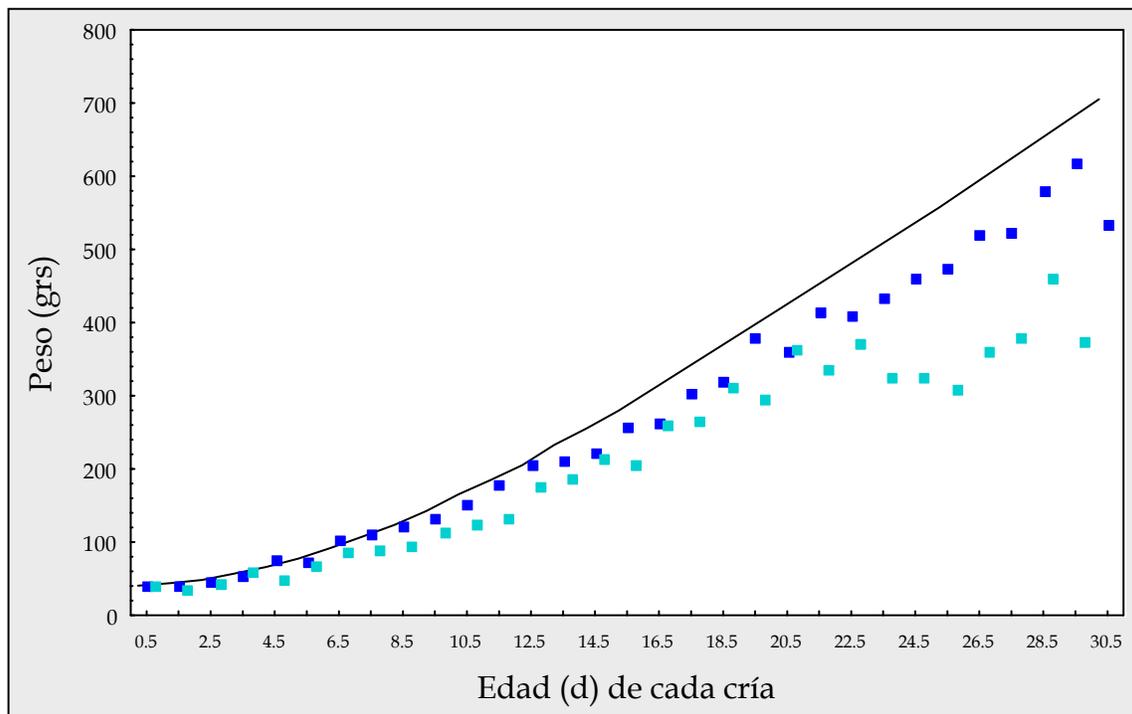


Figura A5.1. Crecimiento de 64 crías A sobrevivientes y de la cría A (■) y B (■) del nido 35.

Cuadro A5.1. Diferencia porcentual de peso y pico de la cría A y B del nido 35 con respecto a 64 crías A sobrevivientes registradas hasta los 30.5 días de edad.

Edad	Peso (%)		Pico (%)	
	A	B	A	B
0.5	3.77	-1.17	-6.60	-0.77
15.5	-7.67	-26.28	1.53	-2.14
20.5	-13.88	-13.16	-1.61	-5.55
25.5	-14.58	-44.37	-1.88	-10.20
30.5*	-24.15	*	-1.75	*

* No se tiene el dato de la cría B a la edad de 30.5 días debido a que su última edad de revisión fue a los 29.5 días.

Se observó una ventaja en peso y pico de la cría A sobre B al final del registro del nido 35, aunque en algunos días B recuperaba su distancia con respecto a su hermano mayor. Sin embargo, la cría A tuvo un crecimiento inferior al de las crías A que ya habían eliminado a B.

Apéndice 6. Efecto de B en el nido sobre el crecimiento de A.

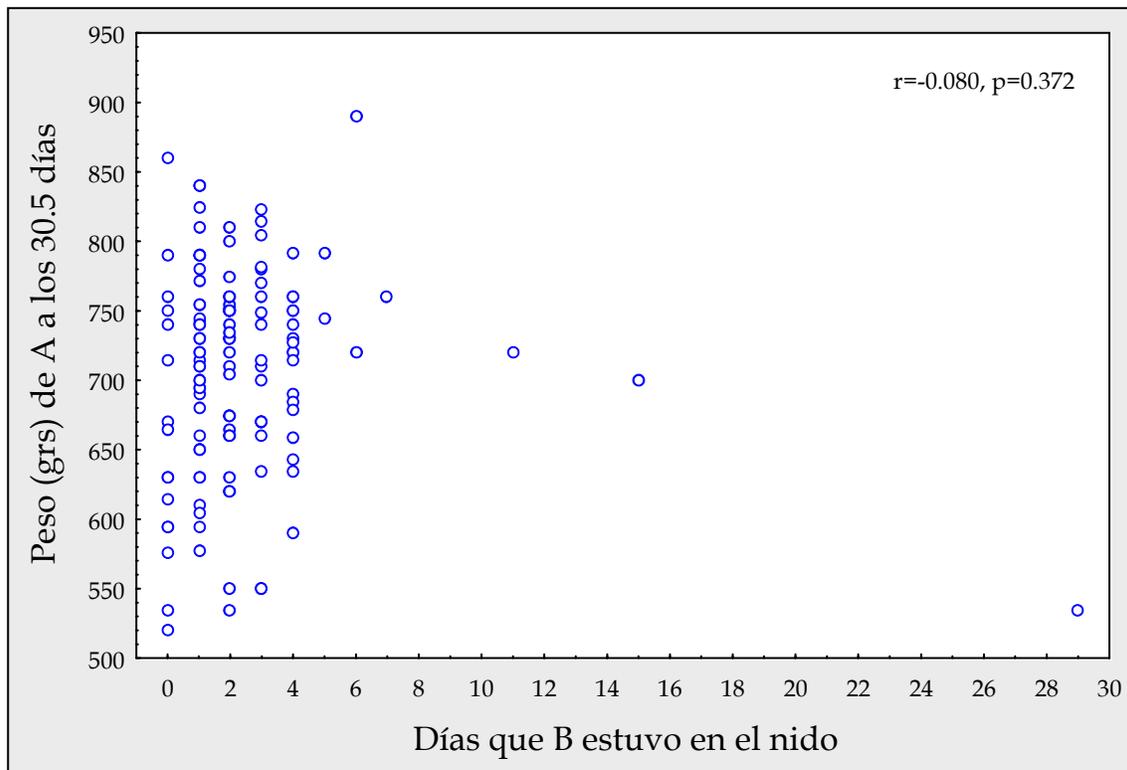


Figura A6.1. Relación entre días que estuvo B en el nido y el peso de A a los 30.5 días de edad.

LITERATURA CITADA

- Amerson, A.B. & Shelton, P.C. (1976). The natural history of Johnston Atoll, Central Pacific Ocean. *Atoll Research Bulletin*. 192.
- Anderson, D.J. (1989). Adaptive adjustment of hatching asynchrony in two siblicidal booby species. *Behavioral Ecology and Sociobiology*. **25**: 363-368.
- Anderson, D.J. (1990). Evolution of obligate siblicide in boobies. I: A test of the insurance egg hypothesis. *American Naturalist*. **135**: 334-350.
- Cash, K.J. & Evans, R.M. (1986). Brood reduction in the American white pelican (*Pelecanus erythrorhynchos*). *Behavioral Ecology and Sociobiology*. **18**: 413-418.
- Cepeda, A.M. (2005). La influencia de la cantidad de alimento sobre la agresión en crías de bobo café (*Sula leucogaster nesiotes*, Heller y Snodgrass 1901). Tesis de Licenciatura, Facultad de Ciencias, UNAM.
- Cohen, E.J. (1988). La reducción de la nidada en el bobo café (*Sula leucogaster nesiotes*, Heller y Snodgrass 1901). Tesis de Licenciatura, Facultad de Ciencias, UNAM.
- Dorward, D.F. (1962). Comparative biology of the white booby and brown booby, *Sula* spp. at Ascension. *Ibis*. **103**: 174-220.
- Drummond, H. (1987). A review of parent-offspring conflict and brood reduction in the Pelecaniformes. *Journal of the Colonial Waterbird Society*. **10**: 1-15.
- Drummond, H. & Osorno, J.L. (1992). Training siblings to be submissive losers: dominance between booby nestlings. *Animal Behaviour*. **44**: 881-893.
- Drummond, H. (1993). Have avian parents lost control of offspring aggression? *Etología*. **3**: 187-198.
- Drummond, H. (2001). A revaluation of the role of food in nestling aggression. *Animal Behaviour*. **61**: 1-10.
- Drummond, H., Rodríguez, C. & Vallarino, A. (2003). Desperado siblings: uncontrollably aggressive junior chicks. *Behavioral Ecology and Sociobiology*. **53**: 287-296.

- Evans, R.M. (1996). Hatching asynchrony and survival of insurance offspring in an obligate brood reducing species, the American white pelican. *Behavioral Ecology and Sociobiology*. **39**: 203-209.
- Evans, R.M. (1997). Parental investment and quality of insurance offspring in an obligate brood-reducing species, the American white pelican. *Behavioral Ecology*. **8**: 378-383.
- Forbes, L.S. (1990). Insurance offspring and the evolution of avian clutch size. *Journal of Theoretical Biology*. **147**: 82-117.
- García, M.A. & Saavedra, 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.
- Gargett, V. (1977). A 13-year population study of the black eagles in the Matopos, Rhodesia, 1964-1976. *Ostrich*. **48**:17-27.
- Gargett, V. (1978). Sibling aggression in the black eagle in the Matopos, Rhodesia. *Ostrich*. **49**: 57-63.
- Grafen, A. (1987). The logic of diversively asymmetric contests: respect for ownership and the desperado effect. *Animal Behaviour*. **35**: 462-467.
- Hamilton, W.D. (1964). The genetical evolution of social behaviour. *Journal of Theoretical Biology*. **7**: 1-52.
- Lack, D. (1954). *The Natural Regulation of Animal Numbers*. Oxford Univ Press: London.
- Mock, D.W. (1984). Infanticide, siblicide and avian nestling mortality. En: G Hausfaster, SB Hrdy (Eds.), *Infanticide: comparative and evolutionary perspectives*. (pp. 2-31). Aldine, New York.
- Mock, D.W. & Parker, G.A. (1986) Advantages and disadvantages of ardeid brood reduction. *Evolution*. **40 (3)**: 459-470.
- Mock, D.W., Drummond, H. & Stinson, C.H. (1990). Avian siblicide. *American Scientist* **78**: 438-439.

- Mock, D.W. & Parker, G.A. (1997). *The evolution of sibling rivalry*. Oxford University Press, Oxford.
- Nelson, J.B. (1978). *The Sulidae: Gannets and Boobies*. Oxford. Univ. Press: Uk.
- O'Connor, R.J. (1978). Brood reduction in birds: selection for fratricide, infanticide and suicide. *Animal Behaviour*. **26**: 79-96.
- Osorno, J.L. & Drummond, H. (2003). Is obligate siblicidal aggression food sensitive? *Behavioral Ecology and Sociobiology*. **54**: 547-554.
- Rebón-Gallardo, F. (2000). Distribución, abundancia y conservación de la avifauna de las islas Marietas, Nayarit, México. *Anales del Instituto de Biología UNAM, Serie Zoología*. **71**: 59-88.
- Simmons, K.E.L. (1967). Ecological adaptations in the life history of the brown booby at Ascension Island. *The living bird, sixth annual. Cornell Lab. of Ornithology*. **6**: 187-212.
- Simmons, R. (1988) Offspring quality and the evolution of cainism. *Ibis*. **130**: 339-357.
- Stenning, M.J. (1996). Hatching asynchrony, brood reduction and other rapidly reproducing hypothesis. *Trends in Ecology and Evolution*. **11**: 243-247.
- Stinson, C.H. (1979). On the selective advantage of fratricide in raptors. *Evolution*. **33**: 1219-1225.
- Tershy, B.R., Breese, D. & Croll, D.A. (2000). Insurance eggs versus additional eggs: Do Brown Boobies practice obligate siblicide? *The Auk*. **117**: 817-820.
- Trivers, R.L. (1974). Parent-Offspring conflict. *American Zoologist*. **14**: 249-264.
- Woodward, P.W. (1972). The natural history of Kure Atoll, North-western Hawaiian Islands. *Atoll Research Bulletin*. **164**: 1-318.