

214
201



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTONOMA DE MEXICO

FACULTAD DE CIENCIAS

LA REDUCCION DE LA NIDADA EN EL BOBO CAFE

(Sula Leucogaster nesioetes, Heller y Snodgrass 1901)

T E S I S

QUE PARA OBTENER EL TITULO DE

B I O L O G O

P R E S E N T A :

ERENDIRA JULIETA COHEN FERNANDEZ

México, D. F.

Verano de 1988



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 está 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.

RESUMEN

Se ha reportado que la puesta asincrónica del Bobo Café (*Sula leucogaster*), frecuentemente de dos huevos, produce unicamente una sola cría sobreviviente, debido a la reducción fraticida de la nidada. En el presente trabajo de tesis se analiza el significado funcional del segundo huevo y de la cría "extra" y los papeles sociales de la primera cría y sus padres en la muerte de la segunda, durante la reducción de la nidada del Bobo Café.

Se establecieron 16 cuadrantes en el Cerro del Faro de la Isla Isabel, Nayarit; en los cuales se revisaron diariamente 664 nidos durante 110 días. Treinta y tres nidos fueron observados por varios días durante 12 y 24 hs, dependiendo de si tenían una o dos crías, durante la reducción de la nidada.

Las puestas de dos huevos fueron las más frecuentes y el tamaño de los huevos primero y segundo fue semejante, puestos en un intervalo de tiempo de 4.96 días, significativamente diferente al de la eclosión (4.63 días).

Las puestas de dos huevos tuvieron más éxito en lograr una sola cría sobreviviente que las puestas de un huevo (11.18% vs. 1.76%) y el porcentaje de crías sobrevivientes producto del segundo huevo fué la mitad de los producidos por el primero y el doble de los producidos por los huevos únicos de las puestas con un huevo (huevo #1 = 50%, huevo #2 = 26.32%, huevo único = 10.53%). Se puede inferir entonces que el segundo huevo funciona como "seguro" contra la pérdida del primer huevo.

La segunda cría solamente representó para sus padres un valor reproductivo como "seguro" cuando no compartió el nido con su hermano y produjo el 11.49% de las crías sobrevivientes producidas en los nidos en los que eclosionaron dos huevos.

La segunda cría murió en todos los nidos en los que compartió el nido con su hermano. Fué expulsada del nido en el 61.53% de los nidos observados con dos crías. La primera cría estableció desde el inicio una relación de dominancia que le permitió inhibir, interceptar y aun impedir las alimentaciones de la segunda y que culminó con la muerte de la cría menor en todos los casos. Los padres alimentaron con 5.1 veces más frecuencia a la primera cría, a pesar de que la segunda pidió alimento con mayor frecuencia. Por lo tanto parece que los padres toleran o facilitan el fraticidio.

Indice

<u>Presentación</u>	1
CAPITULO I <u>El tamaño de la puesta, la asincronía en la eclosión y la reducción de la nidada.</u>	3
CAPITULO II <u>El Bobo Café.</u>	11
Descripción y distribución de la especie	11
Reproducción e historia natural	11
Reducción de la nidada	13
CAPITULO III <u>Ecología Reproductiva Durante el Período de Cuidado Paterno.</u>	19
<u>Objetivos</u>	
<u>Metodología</u>	20
El lugar de trabajo	20
El trabajo de campo	21
Criterios para el análisis de datos	23
<u>Resultados</u>	27
El tamaño de la puesta	27
Tamaño de los huevos	27
Asincronía en la puesta de los huevos	28
El efecto de la asincronía en la puesta sobre el peso de los huevos	29
Exito reproductivo de las parejas con diferentes tamaños de puesta.	
Etapa de huevo	30
Reposición de las puestas perdidas	33
Etapa de cría	33
Crecimiento de las crías	36
<u>Discusión</u>	43
CAPITULO IV <u>El papel social de los padres y la primera cría en la reducción de la nidada</u>	49

<u>Objetivos</u>	49
<u>Metodología</u>	49
Trabajo de campo	49
Descripción de las conductas registradas	50
Criterios para el análisis de datos	52
<u>Resultados</u>	54
1. Conductas cuantificadas	54
2. Descripción de las conductas observadas en los nidos con dos crías	65
Interacciones entre los pollos y entre estos y sus padres	65
a) Posición de las crías en el nido	65
Relaciones de dominancia	66
Respuesta de los padres a los depredadores y posibles depredadores de sus crías	70
<u>Discusión</u>	72
<u>Conclusiones sobre la reducción de la nidada en el Bobo Café</u>	76
<u>Anexo: Como se analizó el valor reproductivo de huevos y crías</u>	77
<u>Referencias Bibliográficas y textos consultados</u>	80

Presentación

El tamaño de la puesta en las aves varía entre las diferentes especies y entre los individuos de cada especie. De él depende el número máximo de descendientes que cada pareja puede aportar a la siguiente generación reproductiva. Por ello, el por qué de los diferentes tamaños de puesta y el hecho de que en algunas especies ocurra reducción de la nidada, es un problema teórico interesante.

Para comprender la reducción de la nidada es necesario comenzar por establecer cuáles son las causas que determinan el tamaño de la puesta en las aves. Esta es por lo general estudiada desde dos enfoques distintos: El primero enfatiza los factores próximos y el segundo los factores últimos.

El enfoque próximo del tamaño de la puesta, considera los mecanismos que controlan el crecimiento folicular y la ovulación, así como los factores internos y externos que afectan a dichos mecanismos, el clima, la altitud, el hábitat y la densidad poblacional (Klomp, 1970).

El enfoque último del tamaño de la puesta, la considera como resultado de la selección natural, la cual al operar sobre la variabilidad genética, maximiza la adecuación de los individuos dentro de sus posibilidades estructurales y dentro de las limitaciones del medio en que viven (Klomp, 1970).

El enfoque que se ha utilizado en la presente tesis, para abordar el problema de la reducción de la nidada en el Bobo Café, es el enfoque último.

El Bobo Café (Sula leucogaster nesiotus. Heller & Snodgrass), es un ave marina tropical, que anida en el suelo. Su puesta generalmente de dos huevos, es asincrónica, de los cuales solo la cría mayor sobrevive hasta el emplumado como consecuencia de la reducción fraticida obligada de la nidada.

El objetivo general de la tesis es el análisis del significado funcional del segundo huevo y de la segunda cría; así como el papel que desempeñan tanto la primera cría como sus padres, en la muerte de la segunda.

La tesis esta dividida en dos grandes secciones, la primera de las cuales comprende la ecología reproductiva de la población que anidó en el Cerro del Faro de la Isla Isabel, durante el período de cuidado paterno en 1986. En esta sección se analiza el significado funcional tanto del segundo huevo como de la segunda cría.

La segunda sección corresponde a los papeles sociales que juegan los padres y la primera cría en la reducción de la nidada y comprende las observaciones de conducta.

CAPITULO I El tamaño de la puesta, la asincronía en la eclosión y la reducción de la nidada.

Los factores que hasta ahora se han considerado como determinantes del tamaño de la puesta son:

- 1.- El número máximo de huevos que un ave puede cubrir y mantener tibios al momento de la incubación (Klomp, 1970, Perrins & Birkhead 1983).
- 2.- Un ave pone el número de huevos fisiológicamente posible (Perrins & Birkhead, 1983).
- 3.- El tamaño de la puesta esta relacionado con la mortalidad prevalente en la especie. El tamaño de la puesta es el suficiente para reemplazar a los adultos que mueren y mantener estable la población (Wynne-Edwards, 1962).
- 4.- Los padres ponen el tamaño de la puesta que resultará en el mayor número de juveniles que sobreviven hasta la madurez (Lack, 1947).
- 5.- El tamaño de la puesta está limitado por la presión que ejercen los niveles de depredación elevados (Perrins 1965, Newton 1964 en Klomp, 1970).

No hay evidencias de que el tamaño de la puesta esté determinado por el número máximo de huevos que un ave puede incubar, aunque se ha observado que la proporción de eclosiones es inversamente proporcional al número de huevos presentes en el nido (Klomp, 1970). En cuanto al segundo inciso, es tamaño de la puesta de muchas especies no está relacionado con la capacidad fisiológica de los padres (Perrins & Birkhead, 1983).

Wynne-Edwards (1962) sugirió que las aves son altruistas y que ponen un número de huevos menor al número de descendientes que pueden criar para prevenir un crecimiento excesivo de la población local que acabe con los recursos. Es difícil que un sistema así pueda desarrollarse. Si ciertas aves ponen un huevo aunque son capaces de criar dos juvenes, con el

objeto de no acabar con sus recursos de alimento y aparece un mutante, que pone dos huevos y que por lo tanto se reproduce con el doble de la velocidad, el tipo mutante se extenderá a través de la población a expensas del primer tipo (Williams, 1966).

La hipótesis de Lack basada en que la selección natural favorece a aquellas aves que producen puestas que dejan mayor número de descendientes en la siguiente generación reproductiva. Lack considera la cantidad de alimento que los padres pueden llevar al nido para alimentar a sus crías, como el factor de mayor importancia en producir tal efecto (Lack 1947, 1954, 1968).

Con frecuencia se advierte una discrepancia entre el tamaño de puesta más frecuentemente encontrado en la naturaleza y el tamaño de puesta que produce el mayor número de crías sobrevivientes. En casi todos los casos en los que ésta discrepancia ocurre, el tamaño de puesta común es menor al más productivo. Las sugerencias para explicar esta anomalía aparente son varias y más de una puede estar operando al mismo tiempo. De acuerdo con Perrins y Birkhead (1983) son las siguientes:

a) Fallas en el análisis por no tener en cuenta la estacionalidad de la puesta.

b) La habilidad de las hembras: Los experimentos indican que las hembras "saben" el número de crías que son capaces de criar y ponen el tamaño de puesta apropiado. Las hembras individuales tienen su tamaño de puesta óptimo y el tamaño de puesta promedio de la población está por ello compuesto por un conjunto de óptimos individuales, lo que da la apariencia de que las puestas más grandes son más exitosas que las promedio.

c) Todas las evidencias de Lack para soportar su teoría usan el número de juveniles sobrevivientes de una sola estación reproductiva. Williams (1966) enfatizó que la única medida significativa era el éxito en el número de crías producido en el tiempo de vida de sus padres. En función de esto la hipótesis de Lack ha sido ligeramente modificada.

Suponemos que debe haber un balance entre la sobrevivencia de los padres y el tamaño de puesta producido. El modelo costo-beneficio de Charnov y Krebs (1974), predice que el tamaño de puesta promedio de una especie será frecuentemente menor que aquel que es más productivo.

Se ha considerado también que el tamaño de puesta está limitado por las presiones que ejercen los niveles de depredación elevados: Las nidadas grandes corren mayor riesgo de ser depredadas debido a la intensidad e insistencia de los pedidos de alimento de las crías (Newton 1964, Perrins 1965, en Klomp 1970); por lo que el efecto de los niveles de depredación se suma al de la cantidad de alimento que los padres pueden proveer al nido. Sin embargo la importancia de la depredación como factor último es mayor en los trópicos, principalmente en las especies de aves que anidan en el suelo y varía en función de la cantidad y tipo de los depredadores (Klomp, 1970).

Finalmente, si el tamaño de puesta es adaptativo debió heredarse. Hasta el momento ha sido difícil comprobar que el tamaño de puesta sea hereditario, hay únicamente algunos indicios de que la variación en los tamaños de puesta de una población tiene bases genéticas. Sin embargo, para algunas especies se ha demostrado que el tamaño promedio de la población, es igual al número máximo de descendientes producidos, con posibilidades de formar parte de la siguiente generación reproductiva (Klomp, 1970).

Una de las especies de aves con las que Lack (1954) puso a prueba su teoría, fué el Vencejo Europeo (Apus apus). Esta ave produce puestas de dos y tres huevos y alimenta a sus crías exclusivamente de artópodos aéreos. La facilidad con la que los adultos pueden capturar a sus presas depende del clima. Son capaces de alimentar hasta tres crías cuando el clima es benigno. La ineficiencia en el forrajeo da como resultado la muerte de algunas crías y por eso, en años de escasez, las puestas de dos huevos producen más crías sobrevivientes que las puestas de tres. Ambos tamaños de puesta son comunes en la población y ésto es exactamente lo que se espera si la selección natural está operando (Perrins & Birkhead, 1983).

En general, la selección natural favorecerá a aquellos individuos en los que el número de huevos puestos sea cercano al número de juveniles que pueden criar. Pero si el alimento al momento de la eclosión es muy variable, como en el caso antes mencionado, será difícil para las aves predecir al momento de poner los huevos, cuál será la disponibilidad de alimento para sus crías. Por lo tanto, la correspondencia entre el tamaño de la puesta y el número de descendientes que pueden ser criados no será muy cercana.

La eclosión asincrónica de los huevos y la reducción de la nidada parecen resolver parcialmente el problema. Como resultado de que la incubación se inicia antes de completarse la puesta, las crías en el nido son de diferente tamaño. Si el alimento escasea, la cría más pequeña recibe menos alimento que la primera y muere de hambre antes de que consuma lo que pueden aprovechar mejor las otras crías. Por ello, la asimetría en las habilidades competitivas de las crías, resultado de la asincronía en las eclosiones, así como el tamaño diferencial de los huevos en algunas especies (Fujioka 1985, Mock & Ploger 1987), son consideradas una estrategia parental para responder con mayor plasticidad a condiciones ecológicas imprevisibles (Lack, 1954).

Una hipótesis alternativa para explicar el intervalo de eclosión propuesta por Clark & Willson (1981), plantea que el inicio de la incubación antes de completarse la puesta, reduce el tiempo que los huevos que fueron puestos primero quedan expuestos a los depredadores; de manera que las asimetrías resultantes en las habilidades competitivas de las crías, son consecuencia de una estrategia para enfrentarse a un medio con altos niveles de depredación y no un fin en sí mismas.

Tales asimetrías en las habilidades competitivas de las crías facilitan la reducción de la nidada, ya sea que la cría más pequeña muera de hambre como resultado de una alimentación selectiva por parte de los padres, bien que sea eliminada por las crías sobrevivientes o que se "suicide" al dejar de alimentarse (O'Connor, 1987). Los móviles de la reducción de la nidada son generalmente la competencia por recursos, la manipulación parental y en algunos casos la utilización del infante como alimento (Mock, 1982).

Existen otras hipótesis para explicar la presencia de los huevos que no producen crías sobrevivientes y de las crías que pueden o no sobrevivir, como resultado de la reducción de la nidada.

Dorward (1962) consideró que el significado adaptativo del huevo "extra", es el de "seguro" contra la pérdida temprana del primer huevo o de la primera cría. De ser así, las puestas supernumerarias deben tener más éxito en lograr el número máximo de crías sobrevivientes que aquellas cuyo número es igual al número máximo de crías que logran emplumar (Cash & Evans, 1986).

La presencia de las crías que pueden o no sobrevivir como resultado de la reducción de la nidada es explicada por las siguientes hipótesis alternativas:

Rowe (1947 en Mock 1982) propuso que la presencia temporal de la cría pequeña funcionaba como estímulo para que la cría mayor comiera más, acelerando, por ello, su tasa de crecimiento. En ese caso, las crías mayores de las nidadas con dos crías, deberían crecer con mayor rapidez que las crías provenientes de nidadas con una cría, durante el tiempo en que la cría pequeña comparte el nido con su hermano mayor.

Alexander (1974 en Mock 1982) propuso que la cría más pequeña puede servir de alimento a la mayor cuando éste escasea. Mock (1982) menciona que no se ha reportado el que una cría se alimente de otra en ninguna especie de ave.

Recientemente Mock y Parker (1987) propusieron una nueva técnica de análisis basada en las hipótesis de Lack y Dorward, según las cuales las crías "marginales" (aquellas cuya sobrevivencia depende de que no ocurra la reducción de la nidada) pueden tener para sus padres dos tipos de valor reproductivo, es decir, las crías "marginales" pueden contribuir a la adecuación de sus padres mediante: un valor reproductivo de "seguro" cuando sobreviven cuando la cría mayor murió antes y un valor reproductivo "extra" cuando sobreviven junto con la cría mayor.

Todas las hipótesis hasta ahora mencionadas consideran al fratricidio como una manera de reducir el tamaño de la nidada, para maximizar el éxito reproductivo de los padres.

Stinson (1979) sugirió que si las hembras ponen un segundo huevo como "seguro" contra la pérdida del primer huevo o cría, la reducción del tamaño de la nidada, si ambos eclosionan, será igualmente ventajosa para los padres y la cría mayor, maximizando la adecuación de los padres. Esto supone un ambiente en el que los padres no son capaces de producir dos crías que sobrevivan hasta la edad reproductiva.

La hipótesis alternativa a ésta consideración, se basa en la propuesta de Trivers (1974) en la que se considera a un descendiente capaz de jugar un papel activo en la relación con sus padres. En especies monógamas que se reproducen sexualmente, los padres comparten con cada uno de sus hijos la misma proporción de genes, pero cada cría está doblemente relacionada consigo misma que con sus hermanos; lo cual da origen a un conflicto de intereses entre los padres y las crías en torno a la localización de la inversión paterna.

La inversión paterna de un descendiente es definida por Trivers (1972), como cualquier cosa hecha por los padres para que una cría incremente sus probabilidades de sobrevivir, mientras disminuye la capacidad de los padres para invertir en otro descendiente.

La selección favorecerá aquellas conductas de las crías que les proporcionen más recursos de los que les corresponderían en una distribución equitativa; mientras que favorecerá la conducta de los adultos que produzca una distribución equitativa de los recursos. Eliminando a su hermano, la cría mayor incrementa la porción de recursos que recibe a lo largo del período de cuidado paterno y por ende sus probabilidades de sobrevivir hasta la edad reproductiva.

Los modelos para simular Conflicto Padre - Hijo (ver Metcalf et al 1979, Trivers 1972, Blick 1977, Stinson 1979 y Stamps y Metcal 1980) han generado dos resultados importantes para comprender las posibles ventajas selectivas del fratricidio: El primero es que un alelo raro para el

fratricidio puede ser seleccionado a favor, aun si la conducta puede reducir la productividad reproductiva de los adultos; el segundo es que si el alelo se vuelve frecuente en la población, la selección favorecerá dicho alelo aun cuando los padres puedan criar a dos crías, de modo que no es necesario que el fratricidio siempre proporcione una ventaja de sobrevivencia a la cría fraticida, para que el carácter se mantenga en la población.

Los costos para la cría "egoista" al realizar la conducta fraticida son: Un considerable gasto energético, la posibilidad de salir lastimado y el incremento en el riesgo de ser depredado (Mock, 1982).

El beneficio es la reducción de la competencia (Mock, 1982). La ventaja selectiva para la conducta agresiva de la mayor, es que probablemente tal conducta previene el crecimiento de la segunda cría, de manera que no alcanza un tamaño con el cual puede dominar y exponer así, la so sobrevivencia de la cría mayor (Stinson, 1979).

O'Connor (1978) analizó la reducción de la nidada en las aves, en terminos de la selección por parentesco y los coeficientes de parentesco. Fué el primero en sugerir que la reducción de la nidada puede ser resultado del Conflicto Padre - Hijo y que la descendencia "egoista" pue -de causar la reducción de la nidada en detrimento del éxito reproductivo de los padres.

En el mencionado análisis, el autor asume que el sacrificio de un descendiente reducirá la mortalidad por falta de alimento de las crías sobrevivientes. Los padres alimentarán selectivamente, cuando el número total de crías sobrevivientes se incremente con ésta estrategia. Debido a que las crías se aprecian más a sí mismas que a sus hermanos, estarán más dispuestas a sacrificarlos que sus padres en tiempos de escasez moderada de alimento. Asume entonces, que una cría estará dispuesta a sacrificar a su hermano cada vez que su adecuación individual se incremen te.

La adecuación inclusiva de un individuo, incluye a sus futuras crías

más las futuras crías de sus parientes cuya existencia (de las crías) se debe a la conducta altruista del individuo, menos las crías del individuo que se deben a la ayuda de parientes.

El punto crítico es que la discrepancia entre padres y descendientes dependerá del tamaño de la nidada. Cuando el tamaño de la nidada es grande, padres y crías generalmente estarán de acuerdo en cuando sacrificar a una cría, pero estarán en desacuerdo, en un rango mayor de condiciones de escasez, cuando el tamaño de la nidada es pequeño. En consecuencia se esperan mayores manifestaciones de conflicto en especies de nidadas pequeñas; ejemplo de ello son la rivalidad entre hermanos y el fratricidio.

O'Connor (1978) subrayó las condiciones bajo las cuales se puede esperar conflicto y propuso predicciones específicas del tipo de datos necesarios para apoyar la teoría del Conflicto Padre - Hijo; pero desatendió las implicaciones sobre estrategias opuestas a la expresión de conflicto y previó pocas pruebas para discriminar entre el modelo de conflicto y la hipótesis alternativa (maximización del éxito reproductivo) que dan las mismas predicciones. Cooperación conductual al menos "de facto" ha sido reportada en varias especies con tamaños de nidada pequeños (ver Dorward 1962, Drummond et al 1986, Cash & Evans 1986, Mock 1987).

CAPITULO II El Bobo Café

Descripción y distribución de la especie

Sula leucogaster nesiotus (Heller & Snodgrass 1901, Isla Clipperton; tipo en el Museo de la Univ. de Stanford) es conocido comunmente como Bobo Café, Bobo de Vientre Blanco, Bubia o Alcatraz. Pertenece a la familia Sulidae del orden Pelicaniformes. Tiene una longitud total aproximada de 70 cm y una envergadura de poco menos de metro y medio (138 a 148 cm) (Heller & Snodgrass 1901, en Gaviño y Uribe, 1978).

El aspecto general es de color café. El vientre y la región pectoral en ambos sexos son blancas. La hembra presenta una coloración café uniforme en la cabeza, el dorso, las alas y la cola. El macho en contraste, presenta las plumas de la frente y la coronilla blancas, al igual que las plumas de la barbilla, colocadas junto a la mandíbula inferior, desde la nuca a la garganta, comprendiendo los dos tercios superiores del cuello, el plumaje blanco se mezcla con el café, dándole a esta porción un tono café grisáceo. La voz es otra diferencia notable, pues en la hembra es gruesa y fuerte en contraste con una especie de silbido en los machos. Las patas de ambos sexos son de color verde pistache (Heller & Snodgrass 1901 en Gaviño y Uribe , 1978).

Reproducción e historia natural

El Bobo Café es cosmopolita, anida usualmente en los riscos y pendientes escarpadas; es probable encontrarlo en las islas cercanas a la costa, en la vecindad de aguas costeras, puertos y estuarios (Nelson , 1978). Forrajea cerca de la tierra, frecuentemente solo, captura a sus presas buceando y las traga mientras emerge del mar. Se alimenta de peces pequeños, sobre todo de peces voladores (Dorward, 1962 b). Probablemente la tendencia de estos bobos a alimentarse en aguas someras y cerca de las islas los hace menos susceptibles a los cambios climáticos que influyen en la producción de alimento, ya que

ésta se ve afectada menos drásticamente en esas zonas que en mar adentro (Amerson & Shelton, 1976).

La expectativa de vida de un individuo es de 25 años y se estima que la mortalidad en el primer año de vida es del 70%. Comienzan a reproducirse a los 3 años de edad (Nelson, 1978).

Anida en grupos o parejas aisladas, los nidos pueden encontrarse sobre todo tipo de sustratos y estan compuestos por un tejido de ramas secas, pastos y algas marinas, con un diámetro aproximado de 33 a 45 cm, un diámetro 18 cm y una profundidad de 4 cm. El nido protege a los huevos de rodar pendiente abajo. El huevo puede ser ovalado, elíptico ovalado o elítico y su color varía del blanco gris al azulado (Nelson, 1978).

El tamaño de los huevos que reporta Bent (1922 en Nelson 1978) para las poblaciones del Pacífico es:

Largo = 5.3 a 6.6 cm (\bar{X} = 6.1 cm, n = 45)

Ancho = 3.75 a 4.5 cm (\bar{X} = 4.11, n = 45)

Peso = 55 gr

No menciona que se hayan buscado diferencias significativas entre el tamaño del primero y segundo huevo, aunque si que el primer huevo representa el 4.1 % del peso de la hembra y el segundo el 4.0%.

En el Atolón Johnston en el Océano Pacífico Central, Amerson y Shelton (1976) mencionan que el tamaño de puesta es normalmente de dos huevos, por pareja, por año, exseptuando a las parejas que anidan al final de la estación reproductiva, frecuentemente las más jóvenes y cuyo tamaño de puesta es de un huevo. En el Cuadro 1 se presentan los tamaños de puesta reportados en la literatura para otras poblaciones

Cuadro 1. TAMAÑO DE PUESTA DEL BOBO CAFE. (REPORTADOS EN NELSON, 1978).

LUGAR	PUESTAS DE 1 HUEVO	DE 2	DE 3
Golfo de California	17%	81%	2%
Isla Kure	7%	85%	8%

Una puesta de dos huevos de Bobo Café requiere ligeramente más energía que una puesta de Sula sula (Bobo de Patas Rojas) y exactamente la misma que una de Sula abbotti (Bobo de Abbott); ambas especies tienen puestas de un solo huevo y la tasa de crecimiento de sus crías es lenta (Nelson, 1978).

Las puestas de dos huevos producen más juveniles emplumados que las puestas de un huevo, pero NO porque ocasionalmente producen dos crías, existen pocas evidencias de que en nidos en los que se encontraron dos crías éstas hayan logrado sobrevivir (Woodward, 1972; Nelson, 1978).

En Kure el segundo huevo produjo las crías sobrevivientes de 5 de 26 parejas (19.2 %) en 1964 y 3 de 23 (13.1 %) en 1966 (Woodward, 1972). Expresado como éxito relativo de puestas con uno, dos y tres huevos, en términos de producir una sola cría emplumada; los registros de Kure para 1964 y 1966 juntos fueron: puestas de un huevo 2 de 7 (28.6 %); puestas de dos huevos 43 de 51 (84.3 %); puestas de tres huevos 3 de 7 (42.9 %). En Isla Navidad en 1967, 15 crías emplumaron de 20 puestas de dos huevos (75 %), mientras que sólo 14 emplumaron de 31 puestas de un huevo (45 %) (Nelson, 1978). En el Atolón Johnston (Amerson & Shelton, 1976) las crías emplumadas fueron producto, en la mayoría de los casos, de las puestas de dos huevos puestas al inicio de la estación reproductiva, 82 % provenían del primer huevo y el 12 % del segundo.

Reducción de la nidada

El valor de "seguro" del segundo huevo parece indudable debido a que las puestas de dos huevos producen una cría emplumada con más éxito que las puestas de un huevo y debido a que el segundo huevo produce las crías sobrevivientes de un porcentaje de las puestas de dos huevos, cuando falla el primer huevo o la primera cría. Por ello, Nelson (1978) plantea dos posibles significados adaptativos de las puestas de dos huevos, que van estrechamente relacionados: el

primero es que los padres de las puestas de dos huevos deben ser aves con experiencia, es decir, de mayor edad; el segundo es que deben poner sus huevos en la mejor parte del período reproductivo, para conseguir la subsecuente sobrevivencia de la cría.

Lo primero es probable aunque no existen evidencias firmes; en cuanto a lo segundo, los datos de Isla Navidad muestran que los nidos con dos huevos, son puestos en la mitad del período de puesta, mientras que los de un huevo son puestos antes o después (Nelson, 1978).

Las puestas de tres huevos, aunque pocas, tienen un éxito elevado en la eclosión. pero no producen más de una cría viable y en ningún caso ésta fue producto del tercer huevo (puestas de un huevo = 14 %, de dos huevos = 74 %, de tres huevos = 83 % de huevos eclosionados en cada tamaño de puesta). Las aves más jóvenes que anidan al final de la estación reproductiva son poco exitosas, en contraste, las nidadas repuestas al final de la estación por las aves maduras tienen un éxito elevado (Amerson & Shelton, 1976).

Con base en lo anterior, dichos autores proponen que la estratégia más eficiente para las aves maduras sería poner un solo huevo y reponer la puesta con otro, por si la puesta se perdiera o no eclosionara. Sólo sería ventajoso poner dos huevos en el caso de que las condiciones para obtener alimento se deterioraran antes de que la nidada pudiera ser repuesta.

Según estos investigadores, la estrategia reproductiva del Bobo Café retiene características desarrolladas bajo condiciones ambientales significativamente diferentes a las que existen en el presente en el lugar. El tamaño de nidada óptimo fue probablemente de una cría, mientras que ahora dos pollos podrían ser criados con mayor frecuencia si la primera cría fuera menos agresiva hacia la segunda.

A diferencia de lo observado en la población actual, bajo con

diciones diferentes, las puestas perdidas y repuestas con posterioridad, pudieron ser un "seguro" menos eficiente que las puestas de dos huevos; de modo que suponen que por largo tiempo, el alimento fue es caso y disponible en un período de tiempo menor que bajo las actuales condiciones (Emerson & Shelton, 1976).

El intervalo de puesta varía de tres a nueve días ($\bar{X} = 5.2$ días) y el intervalo de eclosión de uno a nueve días ($\bar{X} = 4.6$ días) (Woodward, 1972).

El período promedio de incubación reportado es de 42.8 días en la Isla Navidad y de 42 días en Isla Ascensión (Nelson, 1978); el intervalo en el que varía el período en la Isla Ascensión es de 43 a 47 días (Dorward, 1962). No se reportó que se buscaran diferencias entre los períodos de incubación del primero y segundo huevos.

Del total de puestas perdidas, un 46.9 % es repuesto en promedio y el éxito en eclosión de esas puestas es de 67 %, produciendo un 5.8 % de los juveniles que logran emplumar (Nelson, 1978).

Como resultado de la asincronía en la eclosión, la primera cría es más grande que la segunda. Pocos días después de haber eclosionado el segundo huevo, la primera cría agrede a la segunda y la saca del nido. Emerson y Shelton (1976) observaron que ocasionalmente los padres recuperan a la cría expulsada, pero ésta es nuevamente sacada del nido por la cría mayor al poco tiempo. Lo más frecuente fue que la cría expulsada muriera ignorada por los padres. Ninguna de las crías expulsadas sobrevivió.

Dorward (1962b) regresó al nido a algunas de las crías expulsadas, que fueron aceptadas por sus padres, pero las encontró más tarde fuera del nido. Él considera que los adultos no son responsables de la expulsión de la cría pequeña, ya que observó a la mayor empujar con su cabeza y a veces apretar con su pico el cuello o el ala de su hermana menor empujándola con sus patas. En contraste con la

conducta paterna de regresar al nido los huevos que rodaban fuera de él, Dorward no observó a los adultos tratando de regresar a la cría expulsada.

Amerson y Shelton (1976) observaron que los padres alimentan regularmente a ambas crías sin hacer distinción. En 1969 midieron periódicamente a dos crías del mismo nido, que emplumaron a los 90 días de edad. La tasa de crecimiento de la primera fue similar a la de las crías únicas y la de la segunda fue ligeramente inferior. Así pues, parece que en ese año en el Atolón Johnston algunos padres no tenían dificultad en alimentar dos crías.

Dorward (1962a) realizó un experimento con "gemelos" eliminando artificialmente la asincronía en la eclosión. Con lo cual colocó en un mismo nido a dos crías de la misma edad, mostrando que los padres eran capaces de alimentar a dos crías pequeñas (monores de 30 días) y que existe una fuerte tendencia por parte de las crías a establecer una relación de dominancia, aun cuando la asimetría en sus habilidades competitivas fuera muy pequeña. La expulsión del nido de una de las crías siguió ocurriendo, después de que una creció a la tasa normal y que disminuyó la de la otra; aunque los "gemelos" sobrevivieron creciendo a la misma tasa por un tiempo mayor que el usual. El tiempo exacto no se conoce. Concluye que los adultos son capaces de alimentar a dos crías pequeñas, pero no a dos grandes, aunque no da más evidencias.

En consecuencia, la asincronía en la eclosión aparentemente facilita el establecimiento de la relación de dominancia y por lo tanto la cría más débil (por lo general la cría más joven) no tiene oportunidad de sobrevivir. La conducta de la cría mayor es congruente con esto, ya que la conducta innata de la primera cría y no la disminución en la cantidad de alimento, es el factor inmediato que resulta en la muerte de la cría pequeña.

Dorward (1962a) considera que si la puesta de un huevo "extra"

viable, resulta ocasionalmente en una cría "extra" viable favorecerá la retención del hábito de poner dos huevos, porque el esfuerzo a realizar no es peligroso (los huevos son pequeños). Otra alternativa que considera probable es que en el pasado el Bobo Café fuera capaz de criar más de un pollo, posiblemente debido a mejores condiciones en la disponibilidad de alimento y que no ha habido respuesta a las nuevas presiones de selección.

Simmons (1965 y 1967) interpretó que la conducta de la primera cría se debe a que una vez que la cría ha sobrevivido los primeros 7 a 10 días de vida, es ventajoso para ella eliminar la competencia por alimento, toda vez que la segunda cría ha cumplido su función como "seguro". Después, ya que la primera cría ha crecido, es capaz de soportar perdidos de reducción en la cantidad de alimento, disminuyendo su tasa de crecimiento. Sostiene que debido a que la hembra es de mayor tamaño que el macho, existe un papel diferencial en el cuidado paterno, en el cual la hembra obtiene la mayor cantidad del alimento que las crías requieren.

O'Connor (1978) cita la conducta fratricida del Bobo Café como apoyo al argumento de adecuación del Conflicto Padre-Hijo, el cual sugiere que la agresión entre hermanos es consecuencia del conflicto de intereses genéticos entre los adultos y la cría mayor. El hecho de que los padres acepten a los pollos que son regresados al nido después de ser desalojados por su hermano mayor, es interpretado como reflejo de la existencia del conflicto. Además la ecología reproductiva de la especie, parece cumplir con las predicciones de O'Connor, quien supone que el hambre y la mortalidad por reducción de la nidada prevalecen en especies con bajas tasas de crecimiento de las crías, en nidadas pequeñas y con una tasa de mortalidad elevada debido a la depredación. O'Connor sugiere que la teoría se aplica a especies fratricidas obligadas.

Drummond (en prensa) menciona que es probable que el hecho de que los adultos acepten a la cría expulsada del nido refleje una po-

lítica de "dejar hacer", permitiendo que las crías decidan por sus propias fuerzas cual sobrevivirá. Lo anterior es congruente con la posibilidad de que el fratricidio represente cooperación entre los padres y la cría sobreviviente y que los padres dejen la ejecución de la reducción de la nidada a las crías, asegurando que el sobreviviente será el más fuerte.

Las interpretaciones sobre el tamaño de la puesta en el Bobo Café coinciden en considerar al segundo huevo como "seguro" contra la pérdida del primero o de la cría mayor debido a infertilidad, deficiencia en la incubación, fluctuaciones en la cantidad de alimento disponible en el medio y depredación. Pero discrepan en la interpretación de los papeles sociales de la primera cría y los padres en la reducción de la nidada.

CAPITULO III Ecología Reproductiva Durante el
Período de Cuidado Paterno

Objetivos

El objetivo general del capítulo es analizar el significado funcional del segundo huevo y de la segunda cría. Para ello, se plantean los siguientes objetivos particulares:

- 1.- Conocer la variación en el tamaño de la puesta en la población.
- 2.- Comparar el peso y volumen de los huevos de los diferentes tamaños de puesta y del primero y segundo huevos de las puestas de dos,
- 3.- Comparar los intervalos de puesta y eclosión, así como los períodos de incubación de los huevos de diferentes tamaños de puesta.
- 4.- Conocer el efecto de la asincronía en la puesta sobre el tamaño de los huevos.
- 5.- Comparar el éxito reproductivo de Bobos con diferentes tamaños de puesta.
- 6.- Conocer la importancia que tiene la reposición de puestas perdidas en el éxito reproductivo de las parejas.
- 7.- Comparar la sobrevivencia del primero y segundo huevos y de la primera y segunda crías.
- 8.- Comparar la sobrevivencia del primer huevo con la del huevo único y de la primera cría con la cría única.
- 9.- Cuantificar la contribución del segundo huevo y de la segunda cría al éxito reproductivo de las parejas con puestas de dos huevos y nidadas de dos crías.
- 10.- Comparar la tasa de crecimiento de las crías única, primera y segunda.

Metodología

El lugar de trabajo

La investigación fué realizada en el Cerro del Faro de la Isla Isabel Nayarit, México (21.51° de latitud N y 105.55° de longitud W), entre el 24 de mayo y el 8 de septiembre de 1986 (Fig. 1).

Durante los meses de trabajo en la isla, la temperatura mínima promedio fué de 28°C ($n = 101$, d.e. = 2.00°C). Las mayores fluctuaciones de temperatura diaria se registraron los días 26 y 27 de mayo y del 20 al 29 de junio (Fig. 2).

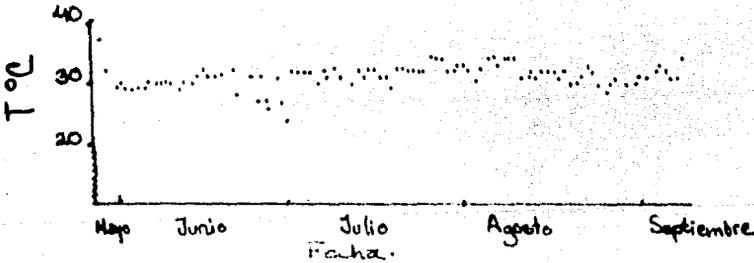


Fig. 1 TEMPERATURA PROMEDIO DIARIA A LA SOMBRA, DURANTE EL PERIODO DE TRABAJO DE CAMPO EN LA ISLA ISABEL DEL 24 DE MAYO AL 8 DE SEPTIEMBRE DE 1986.

La Isla Isable es una isla volcánica. El Cerro del Faro es de los más elevados de la isla y en su cima se encuentra el faro que le da nombre. La topografía del cerro es irregular, sus pendientes son inclinadas, salvo las que dan al mar que son acantilados y la cima del cerro, así como una parte de la ladera occidental son planas.

El trabajo de campo

Se establecieron 16 cuadrantes de entre 170 y 300 m² cada uno (en función de la topografía del cerro) que abarcaron la mayor parte de la colonia reproductiva del Bobo Café localizada en las laderas oriental, occidental y en la cumbre del Cerro del Faro, que eran las más accesibles.

Del 24 de mayo al 5 de junio se numeraron y marcaron individualmente 664 nidos que fueron revisados diariamente del 24 de mayo al 8 de septiembre. Los nidos se marcaron con bandas de plástico numeradas, engrapadas a un rectángulo de alambre y sujetas a un clavo que se clavaba delante del nido. Se consideró como nido todo lugar ocupado por huevos o crías.

Los huevos fueron marcados anotando en ellos el número de nido con marcador azul (el primero), rojo (el segundo), verde (el tercero) y negro (el cuarto); de acuerdo a su orden de puesta. Esto facilitó el identificarlos cuando, al ser depredados por gaviotas, se encontraron los cascarones rotos fuera del nido.

Cada huevo fué pesado con una bolsa de manta de 6.5 g y con un dinamómetro marca Pesola de 300 g ($\pm 0.5g$) de capacidad y medidos en su diámetro mayor y menor con un verniere (± 0.05 mm). Solo se pesaron y midieron los huevos frescos, de color verde y todos los registrados en la primera revisión, aunque éstos últimos no se tomaron en cuenta para el análisis de datos.

Las crías fueron pesadas en bolsas de manta de 6.5, 15 y 28 g, de acuerdo al tamaño de éstas, con dinamómetros marca Pesola de 300 y 2000 g de capacidad (± 0.5 y ± 12.5 g respectivamente). Se les midió el culmen (la mandíbula superior) y la ulna, con una cinta métrica de tela. Las crías pudieron ser reconocidas individualmente sin necesidad de marcarlas, mientras permanecieron en el nido, ya que una era notablemente más gran

de que la otra; pero cuando las crías primeras y únicas crecieron lo suficiente para desplazarse (a los 30 días de edad aproximadamente) se les colocaron anillos plásticos de colores en las patas (dos anillos en la pata derecha y uno en la izquierda). La numeración corresponde a la disposición de los anillos y a sus colores. Los números se leen de arriba hacia abajo empezando por la pata que tiene dos anillos (Cuadro 2).

Cuadro 2. CODIGO DE NUMERACION POR COLORES

NUMERO	COLOR	NUMERO	COLOR
0	Blanco	5	Negro
1	Amarillo	6	Azúl
2	Naranja	7	Verde
3	Rojo	8	Azúl claro
4	Café	9	Verde claro

En cada revisión se registró, en una hoja por nido, la presencia de cada huevo (sus medidas y peso se tomaron una sola vez al iniciarse la revisión), así como la presencia de cada cría, sus medidas y peso.

Se pesaron y midieron el culmen y la ulna de 8 hembras y 10 machos adultos reproductivos, cuyos promedios se utilizaron como referencia en el análisis de las tasas de crecimiento de las crías.

Criterios para el análisis de datos

1.- Para conocer el tamaño de la puesta promedio de la población, se consideró como el tamaño de puesta el número máximo de huevos registrados juntos en el mismo nido, por nido. Se usaron los nidos registrados por primera vez después de la pri-

mera revisión, descartando los nidos que ya tenían huevo cuando se iniciaron los registros, porque no se pudo saber si ya habían perdido alguno.

2.- Para conocer el peso y volúmen de los huevos, se utilizaron los datos de todos los huevos pesados y medidos después de la primera revisión. El volúmen de los huevos se calculó con la fórmula de Brown & Urban (1969): $Vol_{cc} = 0.4866 (\text{ancho})^2 (\text{largo})$.

3.- Para comparar el peso y volúmen calculado de los huevos #1 y #2 se usó la prueba de t para variables dependientes y para comparar los huevos #1 con el huevo único y huevo #2 con el 1º reemplazo del huevo único, se usó la prueba de t para variables independientes con diferentes varianzas.

4.- Para estimar los intervalos de puesta y eclosión y el período de incubación, se usaron solo parejas de huevos registradas después de la primera revisión, desde que fueron puestos u como eclosionados (en las puestas de dos huevos) y todos los huevos registrados desde que fueron puestos hasta que eclosionaron (en las puestas de un huevo).

5.- Se consideraron como huevos repuestos, los puestos en un mismo nido en un intervalo de 1 a 6 días después de que el nido se registró vacío. La diferencia en el peso de los huevos únicos y su primer reemplazo (ver resultados) sugiere que se trata de puestas con un huevo repuestas, y no de puestas con dos huevos, donde la hembra había puesto el segundo huevo después de perder el primero (considere además la diferencia significativa entre el peso de los huevos #2 y el de los huevos 1º reemplazo del el huevo único, ver resultados). El sobreviviente conservó su color en función del orden de puesta.

6.- El intervalo de 1 a 6 días para considerar a un huevo como reemplazo del huevo perdido, estuvo en función de las observaciones de individuos fácilmente reconocibles por alguna

característica física (ya que ningún adulto está anillado), que reemplazaron un huevo perdido en ese lapso de tiempo.

7.- Se consideraron como huevos perdidos los desaparecidos antes de que pudieran haber eclosionado, en función del período de incubación de cada tipo de huevo (ver resultados).

8.- Se consideraron como huevos eclosionados, además de los registrados como tales, los desaparecidos a una edad en la que pudieron haber eclosionado y haber sido depredados como crías; en función del período de incubación de cada tipo de huevo. A estas eclosiones no registradas se les llamó eclosiones inferidas.

9.- Se consideraron como huevos no eclosionados los que no eclosionaron, más aquellos que desaparecieron a una edad en la que ya no podían haber eclosionado.

10.- Las puestas de tres y cuatro huevos fueron muy pocas de manera que no se incluyeron en la mayor parte del análisis de datos.

11.- La edad asignada a las crías recién nacidas estuvo en función de la frecuencia de revisión; como esta se hizo diariamente, se consideró que la edad de una cría al ser registrada por primera vez fué de 0.5 días.

12.- La edad mínima reportada a la cual las crías empluman es de 90 días (Dorward, 1962 a). Debido a que no se efectuó trabajo de campo el tiempo suficiente para que las crías registradas emplumaran, se elaboró la curva de sobrevivencia de las crías y se consideró al punto en el cual la curva se asintotiza, como el indicador de la edad después de la cual las crías tienen mayores posibilidades de llegar a emplumar. Por lo tanto, se consideró a las crías de 24.5 días de edad como sobrevivientes.

13.- Para detectar si la presencia de B acelera la tasa de crecimiento de A (hipótesis de Rowe, 1947) se compararon los pesos y medidas del culmen y la ulna de las crías A y U a los 0.5, 4.5 (cuando aparece la cría B) y 6.5 días (cuando desaparece del nido); usando para el análisis únicamente a las crías A de 4.5 y 6.5 días de edad con un hermano vivo.

Resultados

Los nidos de la colonia eran copas profundas, tejidos con pastos secos de los macoyos cercanos y todo tipo de objetos, incluyendo a veces caballitos de mar o la marca del nido. Se encontraban sobre superficies planas, en la pendiente y en el acantilado. Los huevos eran verdes y se volvían blancos después de uno o dos días de haber sido puestos.

El tamaño de la puesta

Las puestas variaron de 1 a 4 huevos. El 51.18% de los nidos contenían dos huevos (304 nidos), el 47.81% contenían un huevo (284 nidos), el 0.84% contenían tres huevos (5 nidos) y el 0.17% contenían cuatro huevos (1 nido). El tamaño de puesta promedio de la población fué de 1.53 huevos por nido ($n = 594$, d.e. = 0.50) y la moda fué de dos huevos.

Dos hembras incubaron 2 de los 5 nidos con tres huevos y no se registró en esos nidos la presencia de un macho; ninguno de estos huevos eclosionó.

Tamaño de los huevos

Las dimensiones y peso de los huevos aparecen en la Cuadro 3. Al comparar las parejas de huevos de cada uno de los 95 nidos, no se encontraron diferencias significativas entre el peso ($t = 0.69$, $glt = 94$, N.S.) y volúmenes calculados ($t = 1.57$, $glt = 94$, N.S.) de los huevos primero y segundo, segun su orden de puesta.

Los huevos de nidadas con un solo huevo (HU), pesaron significativamente más que los huevos del 1º reemplazo del huevo único perdidos ($t = 3.64$, $glt = 43$, $p(0.001)$) pero no hubo diferencias entre los volúmenes calculados ($t = 0.69$, $glt = 43$, N.S.).

Cuadro 3, TAMAÑO DE LOS HUEVOS EN PUESTAS DE UNO Y DOS HUEVOS, DONDE (n) NUMERO DE HUEVOS, (\bar{X}) PROMEDIO, (d.e.) DESVIACION ESTANDAR, (HU) HUEVO UNICO.

Peso g	Huevo #1	Huevo #2	HU	1 ^o reemplazo del HU
n	95	95	185	44
\bar{X}	57.20	55.45	56.50	53.98
d.e.	5.22	4.62	6.11	5.19
rango	43-70	44-71	42-71	43-63
Volúmen cc				
n	95	95	185	44
\bar{X}	48.72	46.33	47.87	45.36
d.e.	6.97	5.17	8.78	5.36
rango	29-66	39-63	26-80	33-66

Los huevos #2 pesaron más que los huevos del 1^o reemplazo de los HU perdidos ($t = 2.90$, $glt = 77$, $p < 0.01$) y su volúmen calculado fué semejante ($t = 0.57$, $glt = 77$, N.S.).

El peso de los huevos #1 fué mayor al peso de los huevos únicos (HU) ($t = 2.3$, $glt = 58$, $p < 0.05$, $n = 280$).

El peso promedio de las hembras adultas en estado reproductivo fué de 1328.13 g ($n = 8$, rango = 1175-1500g, d.e. = 106.43 g) por lo que los huevos únicos representan el 4.25% de su peso y una puesta de dos huevos (sumando el peso promedio de los huevos #1 y #2) representa el 8.46%.

Asincronía en la puesta de los huevos

El intervalo de puesta entre el primero y el segundo huevo varió de 3 a 9 días ($n = 60$, $\bar{X} = 4.96$, d.e. = 1.21) y el inter-

valo de eclosión en los mismos nidos varió de 2 a 9 días ($n = 60$, $\bar{X} = 4.63$, d.e. = 1.32). Al comparar las parejas de intervalos de puesta y eclosión de cada uno de los 60 nidos, la diferencia entre ambos resultó significativa ($t = 2.10$, $glt = 59$, $p < 0.025$), el intervalo de eclosión fué menor al de puesta.

El período de incubación duró de 38 a 45 días y varió entre los distintos tipos de huevo (Cuadro 4.). El período de incubación del huevo #1 fué significativamente más largo que el del huevo #2 ($t = 2.14$, $glt = 59$, $p < 0.05$) y éste fué más largo que el del huevo único (HU) ($t = 2.73$, $glt = 73$, $p < 0.01$).

Cuadro 4. PERIODOS DE INCUBACION DE LOS HUEVOS DE PUESTAS CON UNO Y DOS HUEVOS. DONDE (HU) ES EL HUEVO UNICO, (n) NUMERO DE HUEVOS, (\bar{X}) PROMEDIO, (d.e.) DESVIACION ESTANDAR.

Período de incubación días.	Huevo #1	Huevo #2	HU
n	60	60	14
\bar{X}	41.32	40.98	40.57
d.e.	1.36	0.91	1.73
rango	38-45	39-43	38-43

El efecto de la asincronía en la puesta sobre el peso de los huevos

Se estimó la correlación entre el intervalo de puesta y el peso del segundo huevo. La correlación fué muy baja, negativa y significativa ($n = 86$, $r = -0.296$, $t = 2.35$, $glt = 84$, $p < 0.05$), lo que parece indicar que el intervalo de puesta influye poco y en forma negativa (a mayor tiempo menos peso) en el peso de los huevos #2.

La correlación entre los intervalos de reemplazo de los huevos únicos (desde la eclosión del HU perdido hasta que fué reemplazado) y el peso del 1º reemplazo del HU, arrojó resultados semejantes ($n = 44$, $r = -0.61$, $t = 4.98$, $glt = 42$, $p < 0.005$).

Éxito reproductivo de las parejas con diferentes tamaños de puesta

Etapas de huevo

El éxito en las eclosiones (número de eclosiones/ número de huevos puestos) fué del 12.50% en las puestas de un huevo (23/284), del 49.01% en las puestas de dos huevos (298/608), del 46.67% en las puestas de tres huevos (7/15), no eclosionó ningún huevo de las puestas de cuatro huevos (0/4). El éxito en las eclosiones fué mayor en las puestas de dos y tres huevos, que en las de un huevo.

La proporción de huevos eclosionados fué significativamente mayor en las puestas de dos huevos que en las de un huevo ($X^2 = 101.36$, $glt = 2$, $p < 0.005$) y no se encontraron diferencias significativas en la proporción de huevos #1 y #2 que eclosionaron ($X^2 = 0.66$, $glt = 2$, N.S.) incluyendo las eclosiones inferidas (Fig. 3 y 4).

Solo 5 de las 284 crías (1.76%) de nidadas con un huevo, sobrevivieron más de 24.5 días, en tanto que de las nidadas con dos huevos, sobrevivió el 11.18% (34 de los 304 nidos con dos huevos); la diferencia entre ambas resultó significativa ($X^2 = 1.60$, $glt = 2$, $p < 0.05$, Fig. 5). No sobrevivió ninguna de las crías de las puestas con tres huevos.

El valor reproductivo del segundo huevo tanto de "seguro" como su valor reproductivo "extra", fueron 0.11 y 0.32 respectivamente. El valor reproductivo de "seguro" lo proporciona cuando

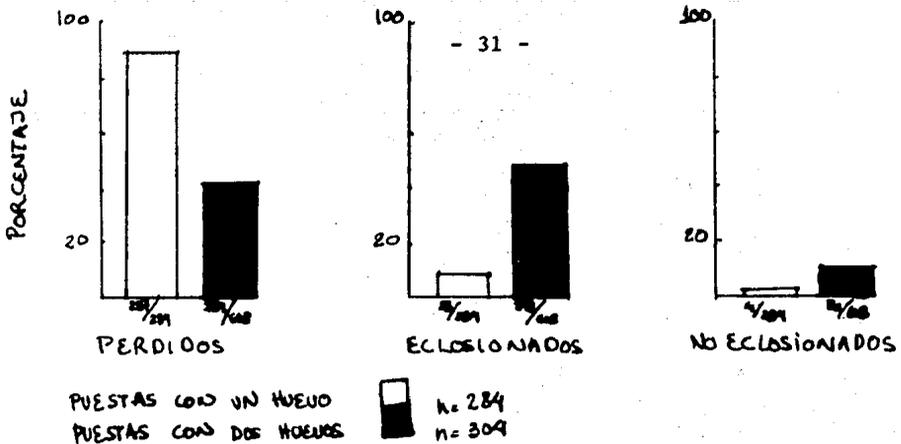


Fig. 3 DESTINO DE LOS HUEVOS DE PUESTAS CON UNO Y DOS HUEVOS, INCLUYENDO LAS ECLOSIONES INFERIDAS.

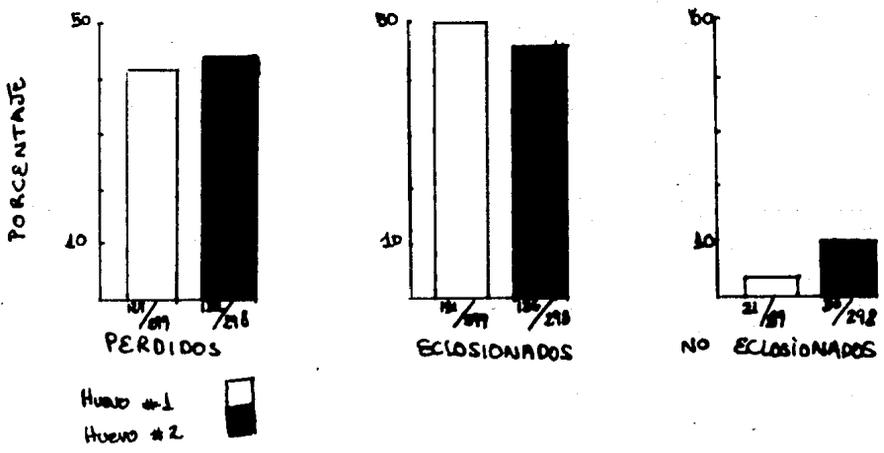


Fig. 4 DESTINO DE LOS HUEVOS PRIMERO Y SEGUNDO DE LAS PUESTAS CON DOS HUEVOS, INCLUYENDO LAS ECLOSIONES INFERIDAS.

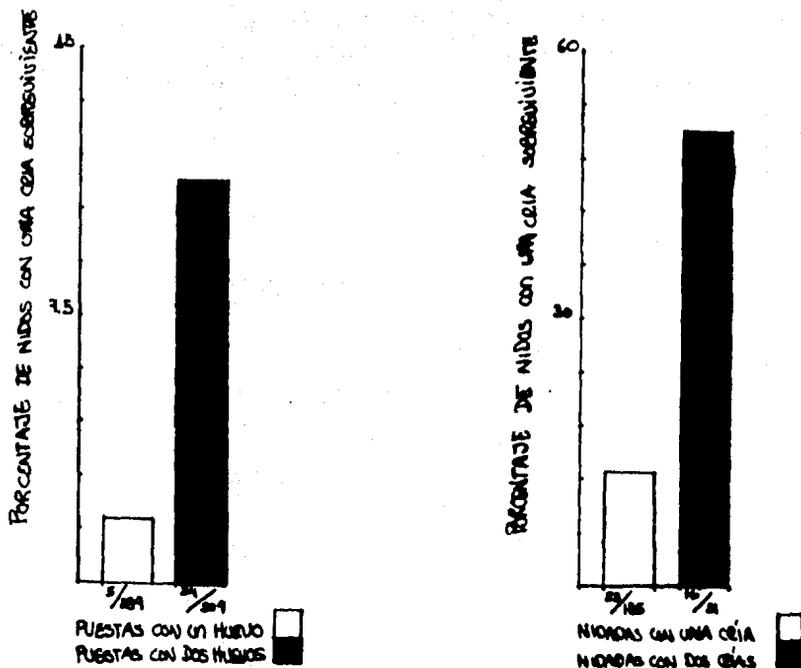


Fig. 5 EXITO REPRODUCTIVO DE NIDOS CON UNO Y DOS HUEVOS Y DE NIDOS CON UNA Y DOS CRIAS REGISTRADAS SIMULTANEAMENTE EN EL NIDO. SE INCLUYEN ECLOSIONES INFERIDAS.

eclosiona cuando el primer huevo no lo hizo y el valor reproductivo "extra", cuando eclosiona además del primer huevo.

Por lo tanto el segundo huevo proporciona a sus padres ambos tipos de valor reproductivo, siendo mayor el valor reproductivo "extra" que el de "seguro".

El primer huevo produjo el doble de crías sobrevivientes que el segundo huevo (huevo #1 = 19 crías, 50%; huevo #2 = 10 crías, 26.32%; $X^2 = 1.76$, $glt = 2$, $p < 0.05$). No se consideraron aquí los huevos repuestos que produjeron crías sobrevivientes y se eliminó

a una cría de la muestra, ya que no se supo a que huevo pertenecía.

Reposición de las puestas perdidas

El 46.5% de las puestas con un huevo perdidas fué repuesto (73/157) nidos). El éxito en las eclosiones de los reemplazos fué del 9.09%, produciendo el 2.56% del total de crías sobrevivientes y el 20% de las sobrevivientes producidas por las puestas de un huevo (Cuadro 5).

En las puestas de dos huevos, solo una pareja repuso toda la puesta cuando esta se perdió, pero no eclosionaron. En el 10.42% de las puestas en las que se perdieron huevos (27/259), se repuso unicamente el #1. El éxito en la eclosión de los huevos repuestos fué del 42.86%, produciendo el 10.26% de las crías sobrevivientes y el 17.39% de las sobrevivientes producidas por las puestas de dos huevos, que provinieron con certeza del huevo #1.

En conjunto las reposiciones de los huevos único y primero perdidos, produjo el 12.82% de las crías sobrevivientes.

Etapa de cría

La mortalidad de las crías fué alta (Fig. 5) debido a que:

1.- La depredación por culebras falso coralillo (Lampropeltis triangulum nelsoni) fué intensa, desde la eclosión del huevo, hasta que la cría pesó entre 60 y 80 g y tenía alrededor de 5.5 días de edad (ver sección de conducta).

2.- El fratricidio, cuando el nido era ocupado por dos crías, la mayor expulsó del nido a la menor o la mató a picotazos; desde que eclosionó el huevo #2 hasta que la cría tuvo 5.5 días de edad (ver sección de conducta).

3.- La deficiencia en el cuidado paterno, la inanición, enfermedad y/o la presencia de depredadores no observados, pudieron ser la causa de muerte de las crías desde los 6.5 días de edad,

Cuadro 5. REPOSICION DE HUEVOS PERDIDOS EN PUESTAS CON UNO DOS Y TRES HUEVOS. DONDE (N-1h) PUESTAS CON UN HUEVO, (N-2h) PUESTAS CON DOS HUEVOS, (N-3h) PUESTAS CON TRES HUEVOS, (nh) NUMERO DE HUEVOS, (nn)NUMERO DE NIDOS, (\bar{X}) PROMEDIO, (d.e.) DESVIACION ESTANDAR, (%) PORCENTAJE.

		N-1h	N-2h	N-3h
Frecuencia de reposiciones en cada nido en que hubo reemplazo.	nn	73	28	1
	\bar{X}	1.2	1.1	
	d.e.	0.45	0.26	
	rango	1-3	1-2	1
		huevo #1		
Intervalo de reemplazo días	nh	44	27	1
	\bar{X}	4.76	5.63	
	d.e.	1.65	1.63	
	rango	3-11	3.5-11	4
Ecllosionaron	nh	8	12	0
	%	9.09	42.86	0
Crías sobrevivientes	n	1	4	
	%	12.5	33.33	

hasta los 14.5 días, intervalo en el cual aun no pueden alejarse del nido y son muy grandes para ser presa de las culebras.

4.- Además de las causas antes mencionadas, cuando las crías ya pueden abandonar el nido, su muerte pudo deberse al infanticidio perpetrado por Bobos vecinos, si las crías llegaron a transgredir los límites de sus territorios (Cuadro 6).

No se encontraron diferencias en los pesos y medidas de crías mayores de 80 g muertas y los pesos y medidas promedio de las crías vivas a esa edad. Los ranos fueron observados arrastrando al

Cuadro 6. CONDICION DE LOS CADAVERES ENCONTRADOS

Cantidad	Condición	Edad días.
2	Muertas dentro del cascaron.	
1	En el nido, con una masa gela- tinosá colgándole del pico.	0.5 días
3	Junto al nido, probablemente habían sido sacadas por cule- bras.	0.5, 5.5 y 7.5
1	Aplastada por los padres.	2.5
1	Azul, inflamada y con muchos ectoparásitos	12.5
1	Había perdido el plumón días antes, no tenía ninguna marca de picotazos.	32.5
2	Sin marca de picotazos o alguna otra marca	17 y 44 días

amanecer cadáveres de crías de todo tamaño y fueron probablemente los responsables de que no se encontraran más.

Las nidadas de dos crías fueron aproximadamente cuatro veces más exitosas en lograr una cría sobreviviente que las de una sola cría (42.57% vs. 12.43%; $X^2 = 27.52$, $glt = 2$, $p < 0.005$, Fig. 5). Las puestas de dos huevos resultaron en nidadas de una sola cría debido a la pérdida o no eclosión de uno de sus huevos o de una cría, antes de la eclosión del huevo #2.

Las curvas de sobrevivencia de las crías primera (cría A), única (cría U), segunda (cría B) y del total de crías; aparecen en la Fig. 6. La intensidad de la mortalidad en la etapa de cría fué mayor en las nidadas de una sola cría (162 crías murieron en 185 nidos = 87.57%).

El valor reproductivo calculado de las crías B en nidadas de dos crías simultáneamente presentes, fué de cero, tanto para el

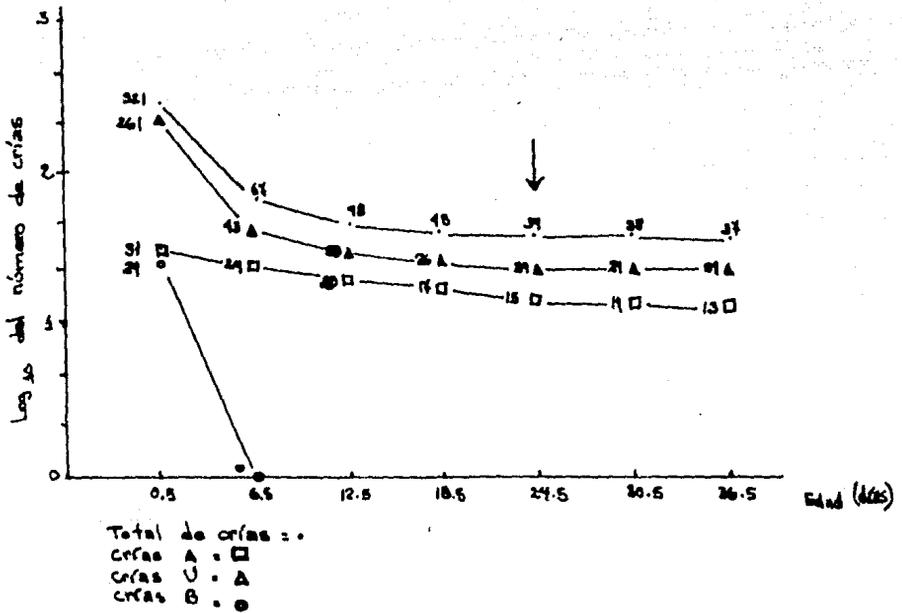


Fig. 6 CURVAS DE SOBREVIVENCIA DEL TOTAL DE CRIAS REGISTRADAS Y DE LAS CRIAS U, A Y B MAS LAS ECLOSIONES INFERIDAS. LA FLECHA INDICA EL PUNTO DE REFERENCIA PARA CONSIDERAR A LAS CRIAS COMO SOBREVIVIENTES.

valor reproductivo de "seguro", como para el valor reproductivo "extra", ya que ninguna sobrevivió.

Ahora bien, si consideramos como nidos con dos crías a aquellos en los que eclosionaron dos huevos, sin que las crías hayan compartido el nido, entonces la segunda cría tuvo un valor reproductivo "extra" de cero ya que ninguna de estas crías sobrevivió cuando compartió el nido junto con su hermano y un valor de "seguro" de 0.0442.

El valor reproductivo de las crías A fué de 0.1954, mientras que el valor reproductivo de las crías U fué de 0.1102.

Comparando los tres valores reproductivos, tenemos que el más alto es de las crías A y que la segunda cría representó para sus padres un valor reproductivo cercano al 50% del valor reproductivo de las crías U.

Crecimiento de las crías

Se compararon los pesos y la longitud del culmen y la ulna de las crías A y B de las nidadas con dos crías, hasta el día 2.5 de edad de ambas crías, ya que el promedio de vida de B fué de 1.74 días (Cuadro 7, Fig. 7). La primera cría pesó significativamente más que la segunda desde el día 0.5 de vida. No fué posible comparar el peso de las crías de 0.5 días contra el peso de los huevos de los que provenían, porque el tamaño de la muestra no era adecuado.

Las crías A pesaron significativamente más que las U el día 0.5 ($t = 3.05$, $glt = 23$, $p < 0.005$, Fig. 7, Cuadro 8).

Las curvas de crecimiento de las crías U y A, junto con el peso, la longitud del culmen y de la ulna promedios de las hembras y los machos en edad reproductiva aparecen en las Fig. 8 y 9.

Cuadro 7. COMPARACION DEL CRECIMIENTO DE LAS CRIAS A Y B DESDE EL DIA 0.5 DE VIDA DE AMBAS CRIAS, DURANTE EL LAPSO DE VIDA DE LAS CRIAS B. PRUEBA DE t 'CORRELACIONADA.

Día	Cría	\bar{X}	n	gl _t	t	Significancia
PESO (g)						
0.5	A	40.41	22	21	4.38	p < 0.005
	B	37.00				
1.5	A	44.31	13	12	4.26	p < 0.005
	B	36.92				
2.5	A	49.88	8	7	6.52	p < 0.005
	B	36.75				
LONGITUD DEL CULMEN (mm)						
0.5	A	17.23	22	21	1.50	p > 0.05
	B	16.91				
1.5	A	17.62	13	12	1.44	p > 0.05
	B	17.23				
2.5	A	18.75	8	7	1.00	p > 0.05
	B	18.25				
LONGITUD DE LA ULNA (mm)						
0.5	A	21.77	22	21	1.71	p = 0.05
	B	21.77				
1.5	A	22.54	13	12	3.33	p < 0.005
	B	21.77				
2.5	A	23.62	8	7	1.93	p = 0.05
	B	23.00				

☒ Donde \bar{X} =promedio, n=número de datos, gl_t=grados de libertad.

Cuadro 8. DIFERENCIAS EN EL PESO Y LA LONGITUD DEL CULMEN Y LA ULNA DE LAS CRIAS A Y U, LOS DIAS 0.5, 4.5, Y 6.5. PRUEBA DE t PARA POBLACIONES NO RELACIONADAS CON DIFERENTES VARIANZAS.

EDAD CRIA		\bar{X}	d.e.	t	Significancia
PESO (g)					
0.5	A	40.0	3.9	3.05	p < 0.005
	U	37.6	4.9		
4.5	A	65.8	6.2	1.38	p > 0.05
	U	63.0	11.2		
6.5	A	90.6	15.3	0.42	p > 0.10
	U	89.3	12.7		
LONGITUD DEL CULMEN (mm)					
0.5	A	17.1	1.1	2.10	p > 0.10
	U	16.7	1.1		
4.5	A	20.4	1.2	0.68	p > 0.10
	U	20.1	1.4		
6.5	A	23.4	1.3	0.62	p > 0.10
	U	23.6	1.8		
LONGITUD DE LA ULNA (mm)					
0.5	A	21.6	1.0	1.89	p > 0.10
	U	21.2	1.6		
4.5	A	25.9	1.4	0.40	p > 0.10
	U	25.6	1.6		
6.5	A	29.0	1.3	0.62	p > 0.10
	U	29.2	1.9		

☼ DONDE \bar{X} = promedio, d.e. = desviación estandar,

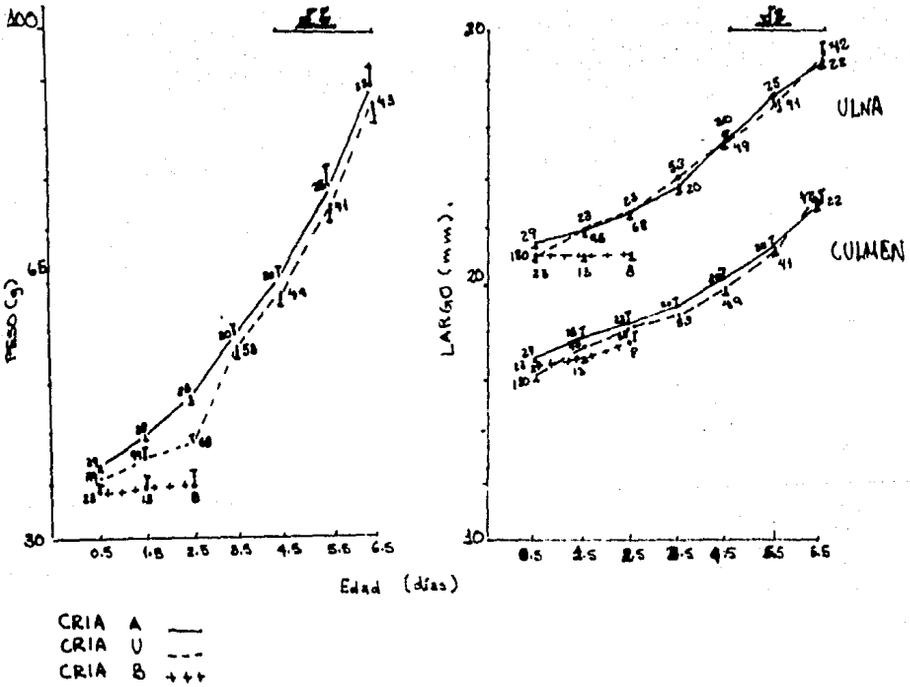


Fig. 7 CURVAS DE CRECIMIENTO: PESO, LONGITUD DEL CULMEN Y LA ULNA DE LAS CRIAS PRIMERA (A), SEGUNDA (U) Y UNICA (B) (X ± d.e.), DESDE EL DIA 0.5 DE VIDA DE CADA UNA. SE INDICA ARRIBA EL PERIODO PROMEDIO DE TIEMPO EN EL CUAL LAS CRIAS A Y B COMPAR- TEN EL NIDO.

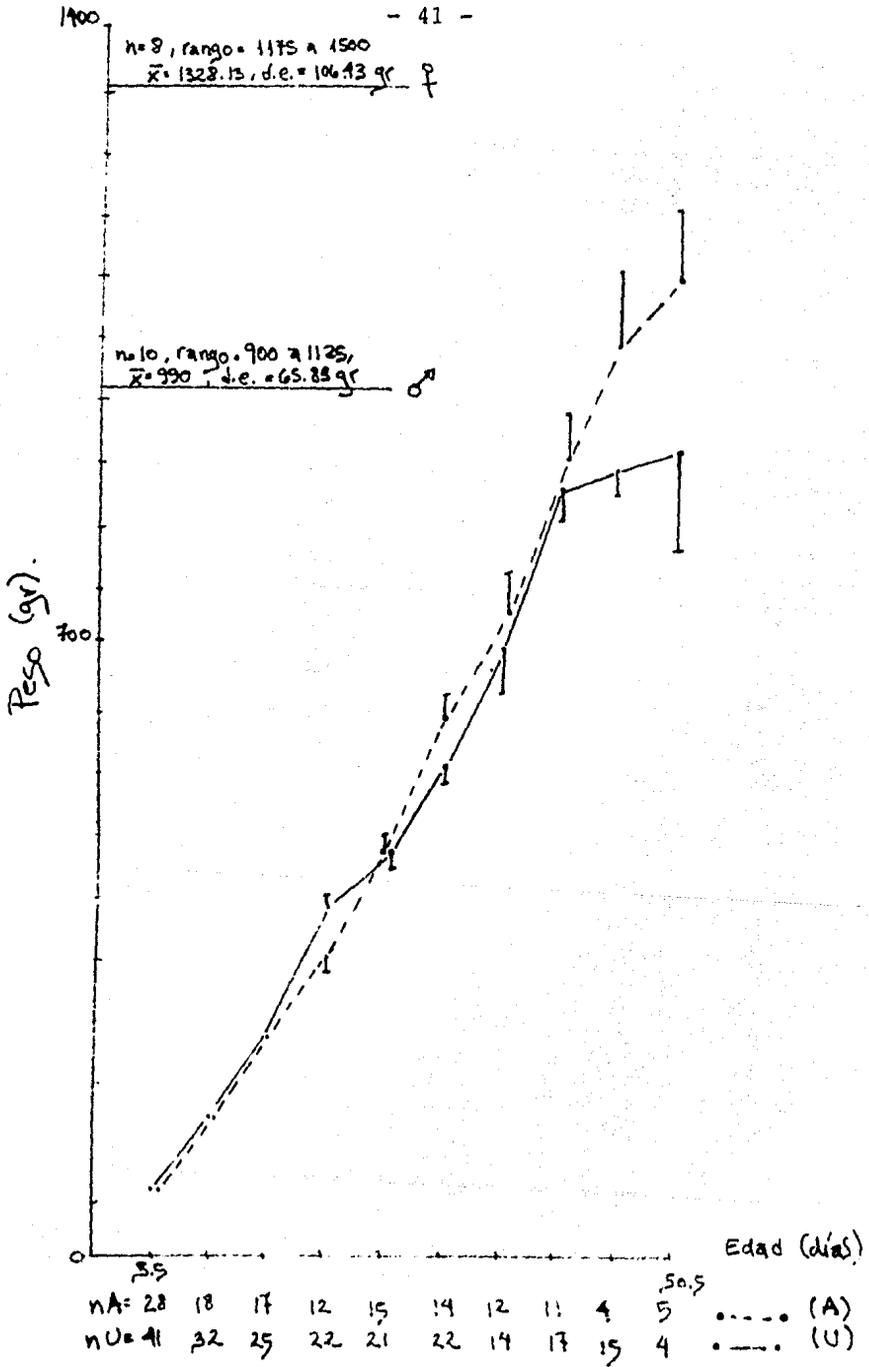


Fig 8. CURVA DE CRECIMIENTO: INCREMENTO EN EL PESO DE LAS CRIAS UNICA (U) Y PRIMERA (A) ($\bar{x} \pm$ d.e.). LOS PESOS DE LAS HEMBRAS Y MACHOS ADULTOS SON LOS REGISTRADOS EN EL CAMPO. SE INCLUYEN TODAS LAS CRIAS A REGISTRADAS.

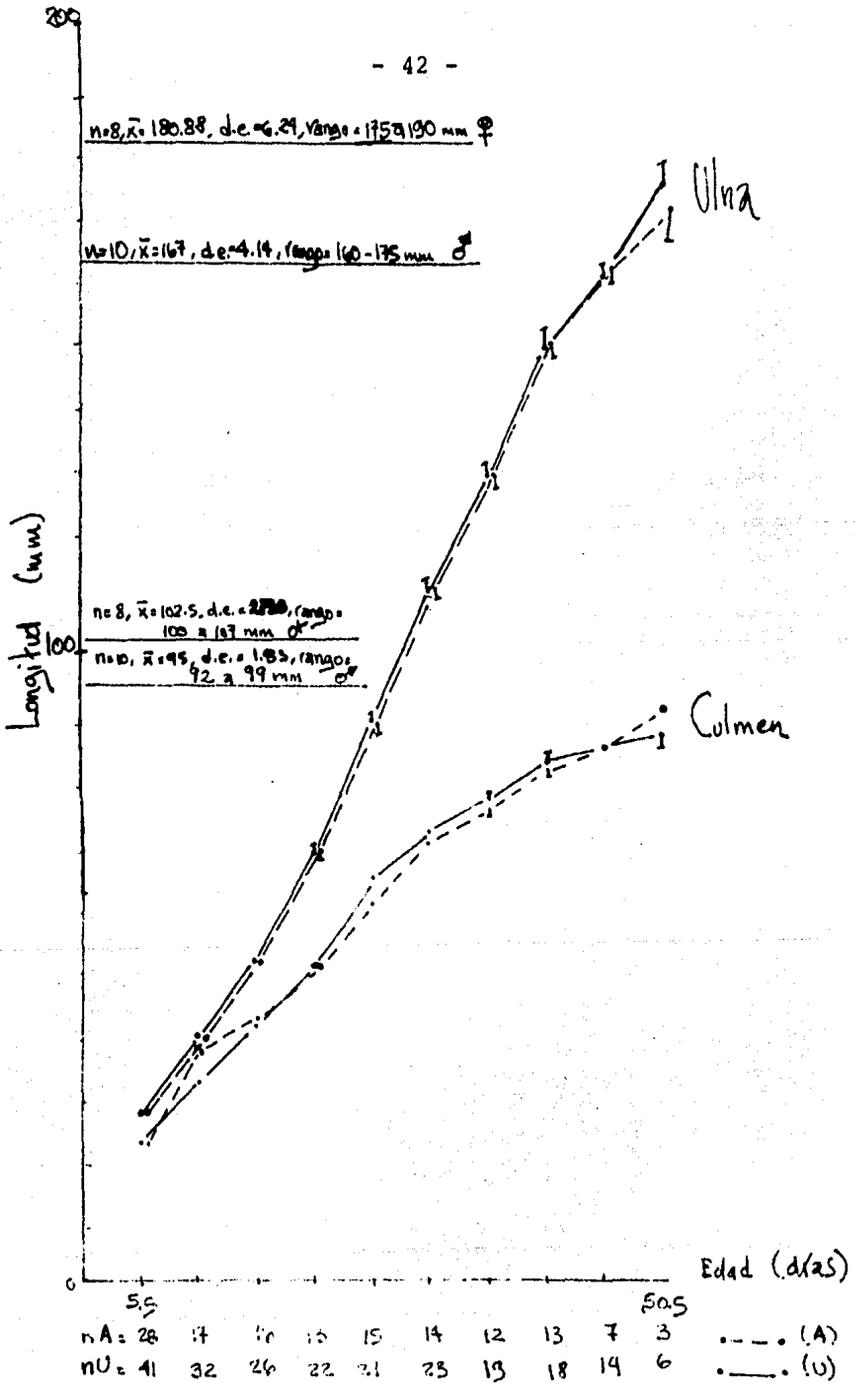


Fig. 9 CURVA DE CRECIMIENTO: INCREMENTO EN LA LONGITUD DEL CULMEN Y LA ULNA DE LAS CRIAS UNICA (U) Y PRIMERA (A) ($\bar{X} \pm d.e.$). LAS MEDIDAS DE HEMBRAS Y MACHOS ADULTOS SON LAS REGISTRADAS EN EL CAMPO.

Discusión

El tamaño de la puesta de la población resultó de uno y dos huevos casi en la misma proporción (47. 81% vs. 51.18%).

Aunque en el caso que nos ocupa, el tamaño de puesta modal de la población es mayor al número máximo de crías sobrevivientes por puesta, las diferencias en el tamaño de puesta pueden deberse a habilidad de las hembras: las más experimentadas (con más edad) y/o con mejor condición física ponen dos huevos (las puestas con un huevo representan un menor gasto energético, aun cuando son repuestas, ya que los huevos únicos repuestos pesan menos que los huevos #2); o a la heredabilidad del tamaño de la puesta: que el tamaño de puesta de cada hembra sea generalmente el mismo (Perrins & Birkhead, 1983, Klomp, 1970, Nelson, 1978)

En cualquier caso debe considerarse que la única medida significativa del éxito reproductivo de los padres, es el número de crías sobrevivientes (reproductivamente activas) producidas a lo largo de su tiempo de vida (Williams, 1966), aunque los resultados obtenidos durante una sola estación reproductiva permiten poner a prueba algunas hipótesis.

En base a la teoría de Lack (1954), si la selección natural actúa sobre el tamaño de puesta y en la población son comunes dos tamaños de puesta diferentes, en este caso de uno y dos huevos, tal población probablemente está sujeta a un ambiente en el que la cantidad de alimento disponible en el momento de la eclosión de los huevos es imprevisible.

Podemos suponer entonces que:

1.- En épocas de escasez las puestas de un huevo serán más exitosas que las puestas de dos huevos, en producir una mayor proporción de crías sobrevivientes (Lack, 1954).

2.- Que los padres producirán asimetrías en las habilidades

competitivas de sus crías, con el objeto de responder con mayor plasticidad a condiciones ecológicas inciertas, mediante la puesta y subsiguiente eclosión asincrónica de los huevos y mediante el tamaño diferencial de los huevos de puestas con más de un huevo (Clarck & Willson 1981, Fujioka 1985, Mock & Ploger, 1987).

En virtud de que se desconocen cuáles son las especies de peces de los que se alimenta el Bobo Café en esta isla, la cantidad de ellos disponible en el mar y que no sabemos si 1986 fue un año de escasez, no es posible corroborar que se cumple con éste supuesto. Hay que considerar además que como resultado de la conducta fraticida obligada, las puestas de dos huevos que resultan en nidadas de dos crías, siempre producen una sola cría sobreviviente. Dorward (1962 a) consideró probable que en el pasado, el Bobo Café fuera capaz de criar exitosamente dos descendientes, debido a una mayor disponibilidad de alimento y que sigue poniendo dos huevos, porque aun no ha respondido a las nuevas presiones de selección.

La hipótesis alternativa para explicar la presencia de más de un huevo en el nido de Bobo Café, propuesta por Dorward (1962 a y b), en la que la presencia de un huevo "extra" es explicada como un "seguro" contra la pérdida del primer huevo; supone que las puestas de dos huevos son más exitosas en producir una sola cría sobreviviente que las puestas de un huevo.

Los resultados obtenidos apoyan esta hipótesis:

1.- Las puestas de dos huevos (y las de tres huevos también) tuvieron más éxito en las eclosiones que las puestas de un huevo (Fig. 3, pag. 30).

2.- Las puestas con dos huevos fueron casi cuatro veces más exitosas en producir una cría sobreviviente, que las puestas con un huevo (11.18% vs. 1.76%).

3.- El valor reproductivo del segundo huevo, tanto de "seguro" como "extra", indica que el segundo huevo funciona también como "seguro" contra la pérdida de la primera cría.

4.- El hecho de que ambos huevos tengan la misma probabilidad de eclosionar.

La asincronía en la puesta y eclosión de los huevos produjo las asimetrías iniciales en las habilidades competitivas de las crías. Estas se mantuvieron mientras las crías compartieron el nido y facilitaron la reducción de la nidada, producto de la conducta fraticida de la cría mayor en un período de tiempo muy corto; por lo que no parece ser la escasez de alimento en el nido lo que desencadenó la conducta fraticida de la cría mayor.

Es posible considerar que el intervalo de puesta es fisiológicamente necesario para producir un segundo huevo. Por ello, se analizó la relación entre el intervalo de puesta y el peso del huevo #2. Los resultados (pag. 28) parecen indicar que el intervalo de puesta no es fisiológicamente necesario, más bien corrobora la hipótesis de que el intervalo de puesta es establecido por los padres para producir las asimetrías en las habilidades competitivas de las crías.

También el intervalo de puesta puede ser explicado como una estrategia para enfrentar elevados niveles de depredación, ya que disminuye el tiempo que el primer huevo queda expuesto a los depredadores. De acuerdo con ésta hipótesis, las asimetrías resultantes en las habilidades competitivas de las crías, son una consecuencia y no un fin en si mismas (Clark & Willson, 1981).

Esta población de Bobo Café está sujeta a una fuerte presión de depredación de huevos por parte de gaviotas Larus hermanni (observaciones de campo que no fué posible cuantificar), lo que produce una gran pérdida de huevos. La infertilidad y deficiencia en la incubación ocurrió en proporciones muy bajas. No se registró que alguna puesta fuera abandonada por los padres, por el contrario, estos continuaron incubando huevos no eclosionados hasta que desa

parecían.

El fracaso en eclosiones fué mayor en las puestas de un huevo debido a la pérdida de huevos. La depredación diferencial puede deberse a que las puestas de un huevo hayan sido más susceptibles, por falta de experiencia de los padres. En las puestas con dos huevos, el fracaso en las eclosiones se debió a la infertilidad o deficiencia en la incubación. La mortalidad de las crías fue mayor en las puestas de un huevo.

La puesta asincrónica pudo haber disminuido la presión de depredación sobre las puestas de dos huevos. El que el intervalo de puesta (4.96 días) fuera significativamente mayor al intervalo de eclosión (4.63 días) no se opone a la hipótesis del "seguro" porque parece consistente con una estrategia cuyo objeto es disminuir la presión de depredación sobre huevos y crías pequeñas sin que la disminución del intervalo de eclosión elimine las asimetrías en las habilidades competitivas de las crías. Puede considerarse al período de incubación del huevo único (el menor de todos) como una estrategia para reducir el tiempo que el huevo está expuesto a los depredadores.

Si las asimetrías resultantes son o no un fin en si mismas, será retomado más adelante, cuando analicemos la distribución del alimento (frecuencia de alimentaciones) en los nidos de dos crías.

No se encontraron diferencias significativas en el peso y volumen calculado de los huevos primero y segundo, aunque si se encontraron diferencias significativas en el peso de las crías A y B de 0.5 días de edad, lo que puede indicar diferencias en la cantidad de alimento recibido por las crías desde la eclosión del huevo hasta los 0.5 días de edad, o puede indicar que las medidas tomadas (peso y volumen de los huevos) no reflejan las diferencias reales en su contenido de yema y albúmina como se ha propuesto (Shaw, 1935).

La proporción del peso de las hembras en condición reproductiva, que representan las puestas de uno y dos huevos fué semejante a la reportada en la literatura (Nelson, 1978).

Considerando la reposición de las puestas perdidas, las puestas de dos huevos repuestas produjeron más crías sobrevivientes que las puestas de un huevo repuestas (10.26% vs. 2.56%). El conjunto de puestas repuestas produjeron más crías sobrevivientes que las reportadas en la literatura por Nelson (1978) (12.82% vs 5.8%).

La función de la segunda cría en el nido, no parece ser la de estímulo para que la primera cría se alimente más (Rowe, 1947) ya que la diferencia en el peso de las crías A y U, cuando las primeras comparten el nido con la segunda cría, no es significativa (pag. 37). Las diferencias iniciales en el peso de las crías A y U, pudieron deberse a que las hembras de las puestas de un huevo no son hábiles para alimentar a crías pequeñas, a diferencias en el tamaño de los huevos (los huevos únicos pesaron menos que los huevos #1) o a diferencias en la proporción de yema y albúmina de cada huevo.

Tampoco se observó que la primera cría se alimentara de la segunda cría, después de que esta murió dentro o fuera del nido, como propuso Alexander (1974).

La función de la segunda cría es la de "seguro" contra la pérdida de la primera cría. Es decir, la segunda cría sobrevivió solo cuando la primera cría murió antes de la eclosión del segundo huevo.

Las crías producto del segundo huevo (las segundas crías) que lograron sobrevivir, representan el 26.32% del total de crías sobrevivientes registradas y es la proporción más elevada reportada hasta el momento (Woodward 1972, Nelson 1978, Amerson & Shelton, 1976).

Las puestas de dos huevos y las nidadas de dos crías proporcionaron a sus padres mayor éxito reproductivo que las puestas y nidadas con un huevo y una cría, debido sobre todo al efecto de una fuerte presión de depredación sobre huevos y crías pequeñas por parte de las gaviotas y las culebras.

Aunque la literatura se reporta a la deficiencia en la incubación y/o a la infertilidad como las causas principales de la no eclosión de los huevos; para la población de Bobo Café que anida en el Cerro del Faro de la Isla Isabel Wayarit, estos factores no fueron de importancia. La no eclosión de los huevos aumentó en proporción directa al aumento en el tamaño de puesta.

En la actualidad, suponiendo que 1986 no haya sido un año atípico, la mayor presión de selección sobre el tamaño de la puesta y sobre el de la nidada es la depredación; aunque ésta sea una presión de selección reciente. Se desconoce cuando llegaron las culebras a la Isla y no se reporta su presencia en otras islas habitadas por Bobo Café. Sin embargo, la pérdida de huevos y crías debido a depredadores distintos de las culebras y las gaviotas, pero con hábitos de forrajeo semejantes, puede estar ocurriendo aunque su efecto no haya sido cuantificado hasta ahora. El éxito de eclosiones y de producción de crías emplumadas reportado en la literatura no es muy elevado (Nelson 1978, Woodward 1972, Dorward 1962 a y b, Amerson & Shelton 1976).

La depredación como factor de selección, favorece la presencia de puestas de dos huevos y de nidadas de dos crías, aun cuando los padres no sean capaces de producir dos crías sobrevivientes.

CAPITULO IV El papel social de los padres y la primera cría
en la reducción de la nidada.

Objetivos

El objetivo general de ésta sección es analizar el papel que desempeñan las crías A y sus padres en la muerte de la cría B.

Para ello se plantearon los siguientes objetivos particulares:

- 1.- Describir la conducta de padres y crías durante el periodo de reducción de la nidada.
- 2.- Establecer si las crías A en nidadas de dos crías, aumentan sus pedidos de alimento cuando comparten el nido.
- 3.- Establecer si los padres emplean una estrategia de alimentación selectiva, para aumentar o ajustar las asimetrías en las habilidades competitivas de las crías.
- 4.- Conocer si el padre y la madre difieren en el cuidado parental que aportan.
- 5.- Establecer si existe conflicto conductual entre los padres y la cría A, con respecto a eliminar a la cría B.

Metodología

Trabajo de Campo

Se registró la conducta de padres y crías en 20 nidos que contenían una cría y huevos y en 13 nidos con dos crías (42% del total de nidos con dos crías en la zona de trabajo) durante un promedio de 34 hs 44' por nido observado.

Las observaciones se hicieron desde dos casitas de 1.5 x 2.0 m y de 1.0 x 1.5 m respectivamente, forradas de manta, con una franja de mosquitero plástico a través de la cual se observaban los nidos, sin que los adultos se alteraran por la presencia de los observadores. Las casitas se colocaron de 2 a 4 m de distancia de los nidos observados. Para observar tanto por la noche

como en el día las interacciones entre las crías, se usaron binoculares de 7 x 35 y de 8 x 30 mm.

Los nidos con cría y huevo se observaron diariamente durante 12 hs (de 6:00 a 18:00 hs), por dos observadores que se relevaban cada dos horas; desde la eclosión del huevo #1 hasta la eclosión del huevo #2 ó la desaparición de la primera cría. Se observaron un máximo de 3 nidos simultáneamente. La cría se pesó a las 6:00, 12:00 y 18:00 hs y se le midió el culmen y la ulna con cinta métrica de tela (± 0.05 mm) al iniciarse las observaciones todos los días. Se registró la frecuencia u ocurrencia de las conductas en intervalos de 2 min. Se registraron en promedio 32 hs 54' por nido observado.

En las observaciones nocturnas se utilizaron lámparas de luz blanca (fluorescente) de 12 watts, colocadas en la casita de observación iluminando el nido. La luz no pareció alterar la conducta de las aves y su luz era semejante a la de la luna en noches de luna llena.

Las crías fueron marcadas para facilitar su reconocimiento individual y distinguirlas a distancia, con pintura de agua (azúl la cría A y roja la cría B) en la cabeza y el dorso. Se les pesó y midió igual que a las crías de nidos con una sola cría. Se registraron la frecuencia u ocurrencia de las conductas en intervalos de 2 min. Se obtuvieron en promedio 36 hs 46' de observación por nido.

Descripción de las conductas registradas

1.- Frecuencia de alimentaciones:

La cría mete la cabeza en el pico del adulto, se ve a la cría tragando el alimento.

2.- Frecuencia de alimentaciones interceptadas:

El adulto inclina la cabeza con el pico abierto sobre

la cría B y antes de que ésta pueda meter la cabeza en el pico abierto del adulto, la cría A mete su cabeza recibiendo el alimento. Se ve a la cría A tragando y a la cría B que ya no recibe alimento alguno.

3.- Pedidos de alimento:

La cría mueve repetidamente la cabeza hacia arriba y hacia abajo o con movimientos oscilatorios, con o sin emitir sonidos (el sonido por si mismo fué considerado como pedido de alimento). Como era difícil cuantificar la frecuencia de esta conducta, en el intervalo de 2 min se registró su ocurrencia.

4.- El tiempo que cada sexo permanece en el nido:

Se registró cada vez que la hembra o el macho llegaban o abandonaban el nido, colocandose sobre las crías.

5.- Frecuencia de picotazos de una cría a otra:

La cría agresora golpea con el pico cerrado el cuerpo de la otra cría. Aunque las crías pueden prensar con su pico el cuerpo de la otra cría, esto no se cuantificó como picotazo.

6.- Frecuencia de picotazos después de que la cría que los recibe pidió alimento.

Dentro del conjunto de conductas observadas y no cuantificadas se registró:

- a.- La localización de las crías en el nido.
- b.- La forma en que A eliminó a B.
- c.- La interacción entre padres y cría A cuando ésta agredió a la cría B.
- d.- La interacción entre los padres y los organismos distintos de la pareja que se acercaron al nido.

Criterios para el análisis de datos

1.- Para comparar la conducta de las crías A y B de la misma edad, se usaron las observaciones de 6:00 a 18:00 hs de los nidos con una y dos crías, porque no todas las observaciones de los nidos con dos crías se iniciaron desde la eclosión del huevo #1.

2.- Para comparar las conductas de las crías A y B mientras compartieron el nido, se usaron los nidos con dos crías observados durante 24 hs. Aunque el tamaño de la muestra no permitió de mostrar que las conductas registradas durante el día y la noche fueron significativamente diferentes; se observó una sensible disminución de la frecuencia y ocurrencia de las conductas por las noches. Por esta razón se decidió graficarlas por separado (D = las observaciones de 6:00 a 18:00 hs y N = las observaciones de 18:00 a 6:00 hs).

3.- Para comparar el cuidado parental que cada sexo otorga a las crías, se consideró la frecuencia de alimentaciones y el tiempo de permanencia en el nido. Se usaron los mismos tamaños de muestra de los incisos 1 y 2.

4.- Las comparaciones de las crías A y B con pruebas de significancia, se hicieron usando los datos del día 1.5 de vida de la cría B, porque el día 0.5 no hubo casi actividad y su promedio de vida fué de 1.75 días.

5.- Para comparar la conducta de las crías A y B de la misma edad, se usó la prueba de rangos para dos muestras no correlacionadas de Wilcoxon y Mann Ehitney (w) (Kreyszig, 1976).

6.- Para comparar la frecuencia con que cada sexo alimentó a cada cría (vs.), se obtuvo la proporción de alimentaciones otorgadas a la segunda cría por cada sexo en cada nido:

$$P = \frac{\text{Frecuencia de alimentaciones a B}}{\text{Frecuencia de alimentaciones a A + B}}$$

Para cada día se usó la prueba de signo de rangos para dos muestras correlacionadas de Wilcoxon (Daniel, 1978).

7.- Para comparar la conducta de las crías A y B mientras compartieron el nido, se usó la prueba de signo de rangos para dos muestras correlacionadas de Wilcoxon (Daniel, 1978).

8.- Para comparar la frecuencia de alimentaciones que cada sexo otorgó a cada cría de la misma edad (♀ vs. ♂), se usó la prueba de signo de rangos para dos muestras no correlacionadas de Wilcoxon y Mann Whitney (Kreyzig, 1976).

9.- Para comparar el tiempo que cada sexo permaneció en el nido, se calculó una media del tiempo que cada uno permaneció en el nido, usando todos los días en que se observó cada nido:

Período I = Desde la eclosión del huevo #1 hasta la eclosión del huevo #2.

Período II = Desde la eclosión del huevo #2 hasta la desaparición de la cría B.

Para cada comparación en cada período, se utilizó la prueba de signo de rangos para dos muestras correlacionadas de Wilcoxon (Daniel, 1978).

Resultados

1. Conductas cuantificadas

Se comparó la ocurrencia de los pedidos de alimento de las crías A y B de la misma edad y por separado, mientras compartieron el nido, como una manera de probar si las crías A aumentan la frecuencia de sus pedidos de alimento cuando comparten el nido con B.

Los resultados de las conductas registradas mientras ambas crías comparten el nido indican que la ocurrencia de los pedidos de alimento durante el día, es mayor en las crías B que en las A ($n=3$, $T=-6$, $p<0.05$); aunque no hubo diferencias significativas durante la noche ($n=4$, $T=-2$, N.S., Fig. 10).

Sin embargo, las crías A recibieron alimento con mayor frecuencia que las crías B tanto en el día ($\bar{X}=5.2$ veces más frecuencia de alimentaciones; $n=3$, $T=-0$, $p<0.05$) como en las noches ($\bar{X}=5.0$ veces más frecuencia de alimentaciones; $n=4$, $T=-0$, $p<0.05$; Fig.11). Por lo tanto, la frecuencia de alimentaciones fue selectiva: La cría A fue alimentada con mayor frecuencia que la cría B, aun cuando la cría B pidió alimento con mayor frecuencia.

Las crías B pidieron alimento con mayor frecuencia que las crías A de su misma edad ($\bar{X}=2.55$ veces más; $n_A=13$, $n_B=3$, $u=44$, $p<0.05$) y recibieron alimento con 2.95 veces menor frecuencia que ellas ($n_A=13$, $n_B=3$, $u=15$, $p<0.05$; Fig. 12 y 13). Esto indica que las crías B tuvieron hambre, ya que debieron competir en desventaja por el alimento desde la eclosión del huevo #2.

La proporción de alimentaciones que la cría A interceptó a la cría B, fué de una alimentación interceptada por cada 6 alimentaciones dirigidas a B.

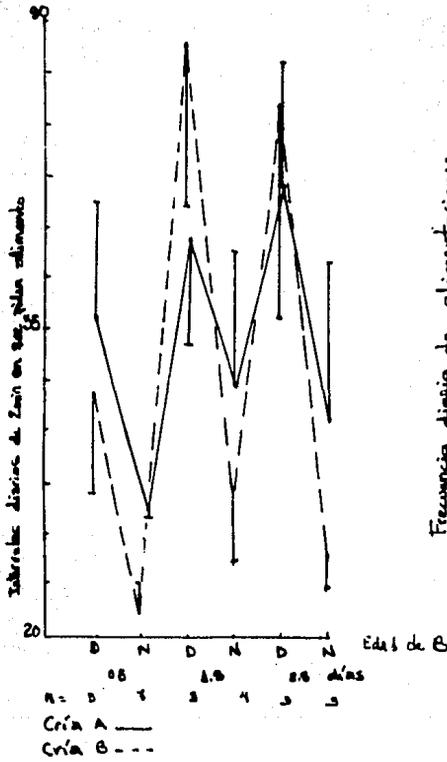


Fig. 10 PEDIDOS DE ALIMENTO DE LAS CRIAS DURANTE EL PERIODO EN QUE COMPARTEN EL NIDO (\bar{X} e.e.).

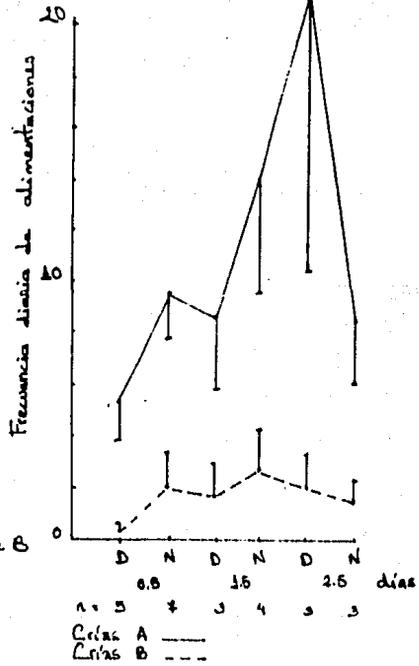


Fig. 11 ALIMENTACIONES RECIBIDAS POR LAS CRIAS DURANTE EL PERIODO EN QUE COMPARTEN EL NIDO (\bar{X} e.e.).

D=6:00 a 18:00 hs

N=18:00 a 6:00 hs

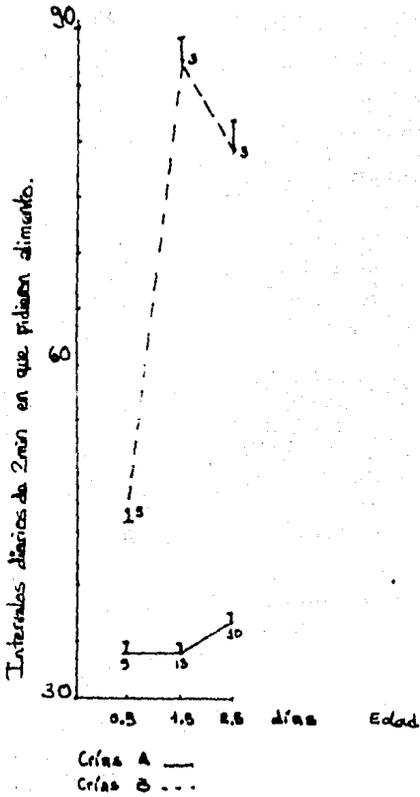


Fig. 12 PEDIDOS DE ALIMENTO DE LAS CRIAS DE LA MISMA EDAD ($\bar{X}_{\pm e. e.}$).

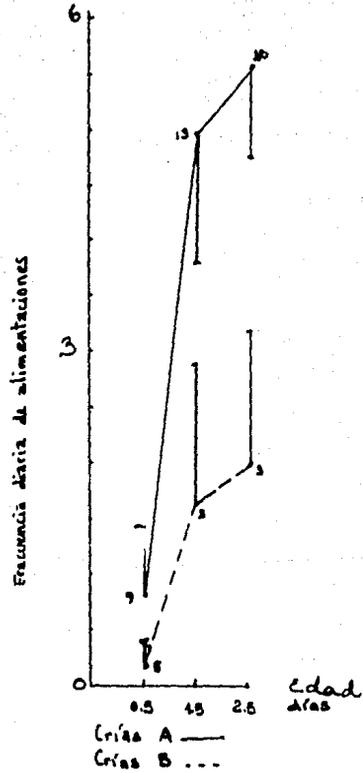


Fig. 13 ALIMENTACIONES TOTALES ($\bar{X}_{\pm e. e.}$) RECIBIDAS POR LAS CRIAS DE LA MISMA EDAD ($\bar{X}_{\pm e. e.}$).

La conducta agresiva de las crías se cuantificó como la frecuencia de picotazos dados por una cría a la otra, después de o sin que la cría que recibió los picotazos pidiera alimento. Solo una cría B lanzó picotazos contra la cría A después de que ésta pidió alimento (un solo picotazo). La conducta agresiva fue realizada casi exclusivamente por las crías A y comenzó desde el día 0.5 de vida de la cría B (Fig. 14).

Los picotazos después de que B pidió alimento se registraron con mayor frecuencia durante el día e inhibían los pedidos de alimento de B, así como su posible alimentación. Los picotazos en general, parecen haber mantenido la relación de dominancia, reprimiendo e inhibiendo a las crías B. La proporción de picotazos que se lanzaron después de una solicitud de alimento de B, fue de un picotazo cada 3.5 intervalos de 2 min. en los que B pidió alimento.

El cuidado paterno fue cuantificado como la frecuencia de alimentaciones otorgadas por cada sexo a cada cría y como el tiempo de permanencia en el nido.

Las hembras alimentaron con 3.15 veces mayor frecuencia a las crías A que a las crías B de la misma edad ($n_A=13$, $n_B=3$, $w=21.9$, $p<0.05$, Fig. 15).

Durante el tiempo que ambas crías compartieron el nido, las hembras alimentaron con ~~mayor~~ frecuencia a las crías A que a las B durante el día (de 3 nidos solo una hembra alimentó más a una cría que a otra) y por 4.27 veces más durante la noche ($n=3$, $T=0$, $p<0.05$, Fig.16).

También los machos alimentaron con mayor frecuencia a las crías A que a las B de la misma edad ($\bar{x}=2.64$ veces más; $n_A=13$, $n_B=3$, $w=18$, $p<0.05$; Fig. 15).

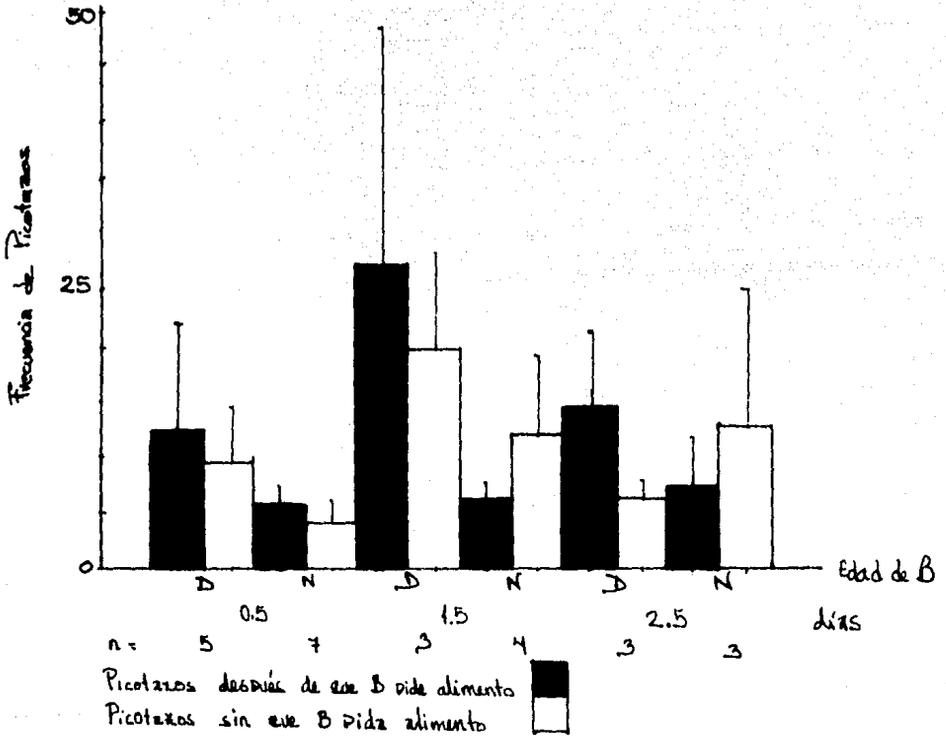


Fig. 14 PICOTAZOS DE LA CRIA A DIRIGIDOS A LA CRIA B (\bar{X} +e.e.).

D=6:00 a 18:00 hs

N=18:00 a 6:00 hs

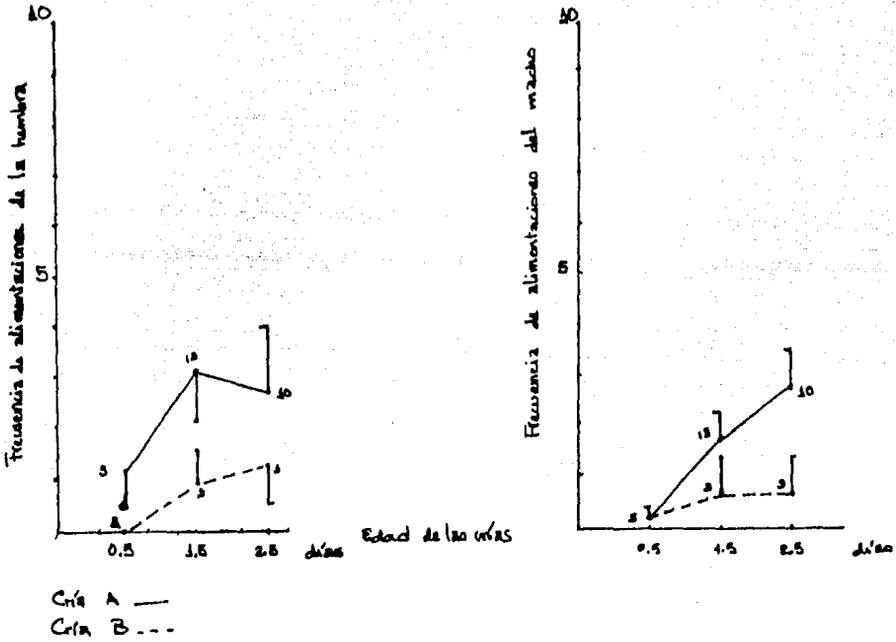


Fig. 15 FRECUENCIA DE ALIMENTACIONES RECIBIDAS POR LAS CRIAS DE LA MISMA EDAD, POR PARTE DE CADA SEXO ($\bar{X} \pm e.e.$).

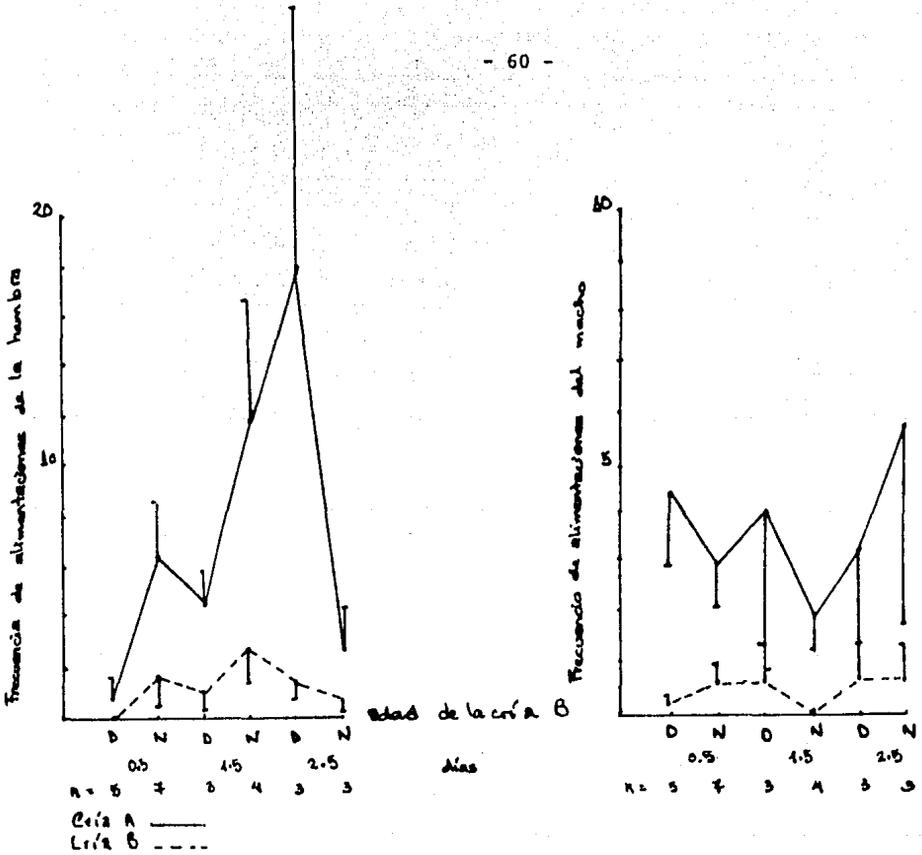


Fig. 16 FRECUENCIA DE ALIMENTACIONES RECIBIDAS POR LAS CRIAS DE PARTE DE CADA SEXO ($\bar{X} \pm e.e.$), DURANTE EL TIEMPO QUE COMPARTEN EL NIDO.

D= 6:00 a 18:00 hs

N= 18:00 a 6:00 hs

Durante el tiempo que las crías compartieron el nido los machos alimentaron a las crías A con 5.97 veces más frecuencia durante el día (en 2 de tres nidos el macho alimentó con diferente frecuencia a las crías) y con 2.0 veces mayor frecuencia por la noche (n=4, T=-0, $p < 0.05$, Fig.16).

No se encontraron diferencias significativas en la frecuencia de alimentaciones otorgadas por ambos padres a las crías a la misma edad (n=12, T=-21.5, N.S.; Fig. 17) aunque las hembras alimentaron a las crías A con 1.78 veces más frecuencia que los machos ($\bar{X}_f = 4.0$ y $\bar{X}_m = 2.0$). A las crías B, las hembras las alimentaron con 1.49 veces más frecuencia que los machos ($\bar{X}_f = 1.0$ y $\bar{X}_m = 0.5$).

Se encontraron diferencias significativas en la frecuencia con que hembras y machos alimentaron a las crías que compartieron el nido, durante las noches. Las hembras otorgaron 2.75 veces más alimentaciones a la cría B ($\bar{X}_f = 3.0$ y $\bar{X}_m = 0.0$) y 5.88 veces más a la cría A ($\bar{X}_f = 12.0$ y $\bar{X}_m = 2.0$) (n=4, T=-0, $p < 0.05$; Fig.18). En el día, las hembras alimentaron 1.49 veces más que los machos a la cría B ($\bar{X}_f = 1.0$ y $\bar{X}_m = 1.0$) y 1.17 veces más a la cría A ($\bar{X}_f = 5.0$ y $\bar{X}_m = 4.0$) (en dos de tres nidos hubo alimentaciones diferenciales entre machos y hembras. Las hembras alimentaron a las crías con mayor frecuencia que los machos). Considerando los datos del día y la noche juntos, las hembras alimentaron con mayor frecuencia a ambas crías que los machos ($\bar{X}_f = 5.3$ y $\bar{X}_m = 1.5$, n=3, T=-0, $p < 0.05$).

El tiempo de permanencia en el nido de machos y hembras desde la eclosión del huevo #1 hasta la eclosión del huevo #2 fué semejante ($\bar{X}_m = 6.5$ hs y $\bar{X}_f = 6.1$ hs por 12 hs de observación; n=17, T=-76, N.S.; Fig. 19).

Cuando el nido estuvo ocupado por dos crías, los machos permanecieron más tiempo que las hembras en el nido durante el día ($\bar{X}_m = 5.2$ y $\bar{X}_f = 7.7$ hs de 12 hs de observación; n=6, T=-20, $p < 0.05$; Fig. 19) y permanecieron durante el período de tiempo semejante

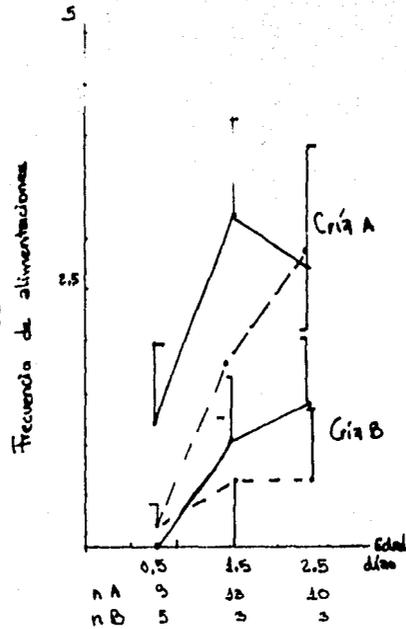


Fig. 17 ALIMENTACIONES OTORGADAS POR CADA SEXO A CADA CRIA ($\bar{X} \pm e.e.$), CUANDO TENIAN LA MISMA EDAD.

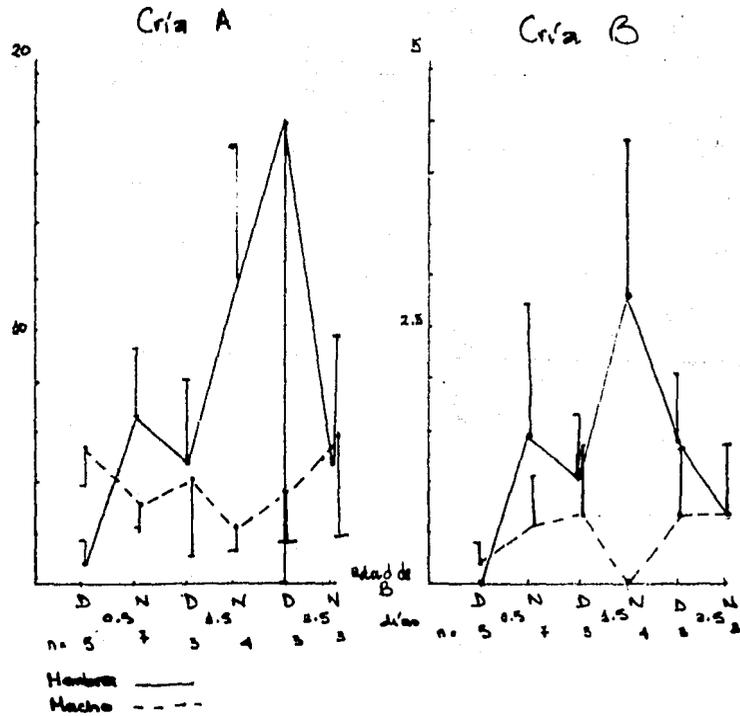


Fig. 18 ALIMENTACIONES OTORGADAS POR CADA SEXO A CADA CRIA ($\bar{X} \pm e.e.$), DURANTE EL TIEMPO EN QUE COMPARTIERON EL NIDO (D=6:00 a 18:00 hs; N=18:00 a 6:00 hs).

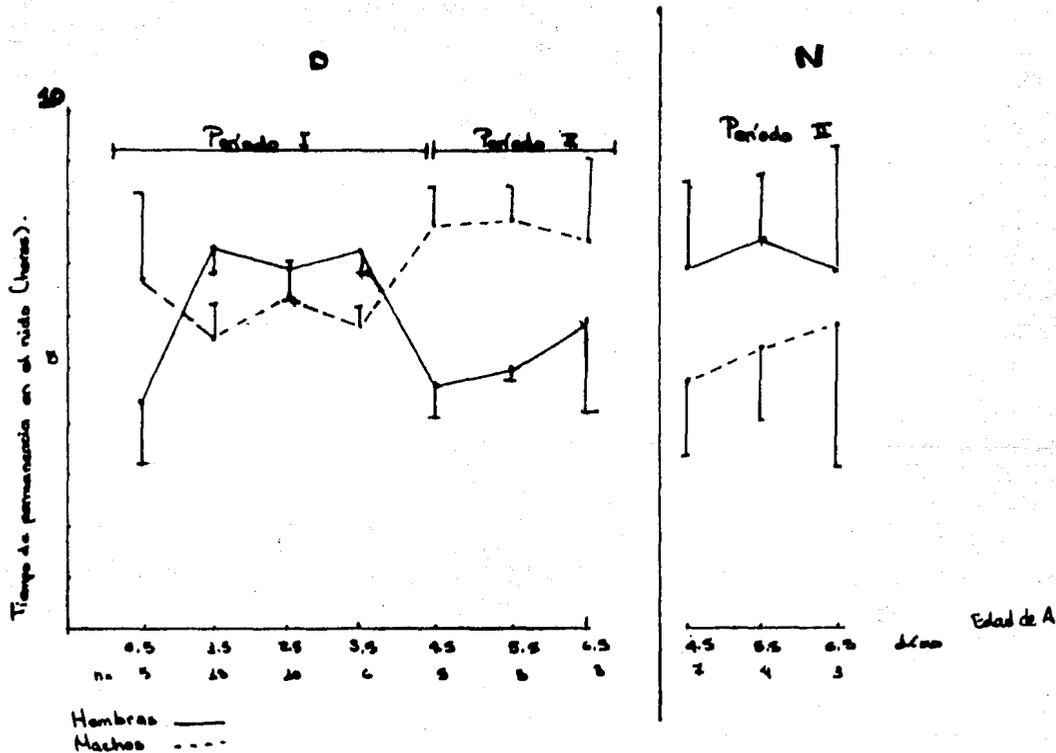


Fig. 19 TIEMPO QUE PERMANECE CADA SEXO EN EL NIDO, DESDE LA ECLOSION DEL PRIMER HUEVO, HASTA LA DESAPARICION DE LA SEGUNDA CRIA ($\bar{X} \pm e.e.$):
 Periodo I: Antes de la eclosión del huevo #2 (6:00 a 18:00 hs).
 Periodo II: Después de la eclosión del huevo #2 (D=6:00 a 18:00 hs; N=18:00 a 6:00 hs).

por las noches ($\bar{X}_d=7.1$ y $\bar{X}_n=5.3$ hs de 12 hs de observación; $n=8$, $T=14$, N.S.; Fig. 19). Aunque la Fig. 19 muestra diferencias durante la noche, éstas no fueron significativas. Al considerar el conjunto de datos del día y la noche, los machos permanecieron más tiempo en el nido que las hembras ($n=4$, $T=9$, $p<0.05$; Fig.19).

En resumen, los padres invirtieron en las crías A más que en las crías B y las hembras alimentaron con mayor frecuencia a las crías que los machos durante el período en que las crías comparten el nido.

Cuando el nido estuvo ocupado por una cría y huevo, ambos sexos permanecieron tiempo semejante en el nido, protegiendolo de la depredación y del medio físico. Después, cuando el nido estuvo ocupado por dos crías, los machos invirtieron mayor tiempo que las hembras en la protección de las crías y el mantenimiento del nido.

Probablemente ésta diferencia en el tipo de inversión que cada sexo otorgó a las crías durante el período de cuidado paterno, en que ocurre la reducción de la nidada, esté estrechamente relacionada con el marcado dimorfismo sexual del tamaño de los adultos (las hembras son más grandes que los machos) como producto y/o causa de la división del trabajo en función de las características de cada sexo.

Como dicha división del trabajo aparece cuando hay dos crías en el nido, aunque no se midió la cantidad (masa) de alimento recibido por cada cría, es posible que se deba a la dificultad de los padres para criar a dos descendientes (Dorward, 1963 a) aunque sean pequeños.

2. Descripción de las conductas observadas en los nidos con dos crías

La edad de la primera cría cuando eclosionó el segundo huevo varió de 2.5 a 6.5 días ($n=12$, $\bar{X}=4.33$, $d.e.=1.12$) y ambas crías permanecieron en el nido juntas de 0.5 a 6.5 días ($n=12$, $\bar{X}=1.75$, $d.e.=1.66$).

En 11 de los 13 nidos observados, la segunda cría murió directa o indirectamente a causa de la conducta de la primera. Su desventaja fué la diferencia de peso entre ambas crías y la mejor coordinación motora de la mayor.

Cuando la segunda cría fué eliminada, la diferencia en el peso entre las crías varió de 26 a 68 g ($n=12$, $\bar{X}=43.75$, $d.e.=15.05$) y la cría A pesó entre 1.7 y 3.2 veces más que la cría B ($n=12$, $\bar{X}=2.3$, $d.e.=0.5$).

La asincronía en las eclosiones ocasionó que en el momento de nacer B, la primera tuviera mejor coordinación motora que le permitió colocarse en los mejores lugares dentro del nido (los más cercanos a la cabeza de los padres), interceptar las alimentaciones dirigidas a la otra cría y establecer con facilidad una relación de dominancia efectiva que terminó al eliminar a la hermana.

Con objeto de hacer más clara la presentación de la conducta fraticida, se integró la información de cada nido, desde el día 0.5 de vida de la cría B hasta su muerte.

Interacciones entre los pollos y entre estos y sus padres.

a) Posiciones de las crías en el nido

La posición de las crías en el nido con respecto a los padres.

que las empolla fueron las siguientes:

1.- En el centro del nido, debajo del vientre o de las patas del adulto cuando baja la temperatura y por la noche; sobre las patas del adulto durante el día.

2.- Una cría a cada lado del adulto, bajo sus alas. Las crías se observaron indistintamente debajo del ala izquierda o derecha.

3.- Cuando ambos padres se encontraban en el nido, debajo de cada padre se ubicaba, a veces, una cría.

4.- Una cría delante del adulto, el pico de la cría en dirección al pico del adulto, usualmente la cría A. La otra cría detrás del adulto, usualmente la cría B.

5.- Una cría junto al adulto y la otra a un lado, detrás de ella; usualmente la cría A junto al adulto entre él y la cría B.

6.- Las crías dormían juntas, una junto a la otra o una sobre la otra, usualmente A sobre B.

Relaciones de dominancia

La cría A estableció la relación de dominancia sobre B mediante:

1.- Picotearla aun cuando no pidiera alimento.

2.- Prensando con su pico el cuello, alas o patas de B.

3.- Oprimiendola con su cuerpo

No se registró que la primera cría emitiera gritos de amenaza.

Cuando la segunda cría pedía alimento, A podía permanecer in diferente, picotear a B, inmovilizarla poniendo su cuerpo sobre su cuello, o subiendose sobre ella. Se observó que ambas crías pidieron alimento con los cuellos entrelazados.

Si la segunda cría intentaba acercarse al pico de alguno de los padres; a veces la cría A se colocaba entre ambos, enroscaba su cuello en el de su hermano impidiendole acercarse; o impedía su alimentación prensandole el cuello y no dejandola tragar o interceptando el alimento.

Sólo cuando la primera cría dormía o acababa de ser alimentada, la segunda podía tener una posición cercana a la cabeza del adulto que se encontraba en el nido; pero aun así, su falta de coordinación motora dificultaba su alimentación. Generalmente cuando la cría A no aceptaba ni pedía alimento dejaba de ser agresiva o represiva con B.

Tanto la hembra como el macho se mostraron "inquietos" en algunas ocasiones, cuando se registraron picotazos entre las crías. Se levantaban del nido y las acomodaban. Esta fué la única conducta en la que los padres intervinieron en el conflicto entre las crías interrumpiendo la agresión.

Aunque tal conducta se registró en los 13 nidos observados, no se observó cada vez que A picoteaba a B; por lo que es posible que dicha conducta no tenga la finalidad de suprimir la agresión, y de alguna manera muestra que es posible para los padres retardar la reducción de la nidada.

La primera cría expulsó del nido a la segunda lanzándole picotazos, empujándola con su cabeza y con todo el cuerpo o colocándole encima un ala y empujándola de lado. Era también frecuente que la jalara del ala, cuello o patas que tenía prensadas con su pico. En ese caso, A también salía del nido, pero regresaba e impedía a picotazos la entrada de B. Generalmente B no regresaba al nido, sino ~~que~~ se movía en dirección contraria; quedaba expuesta al sol y moría de insolación. En un caso, un juvenil de gaviota Larus hermanni, picoteó y mató a una cría B expulsada, sin comerla.

Las segundas crías se defendieron de la expulsión a picotazos algunas veces, a pesar de que en el bloque de nidos considerados para el análisis cuantitativo solo haya aparecido un picotazo de una sola cría B. También se subían sobre la primera cría, deslizando hacia el fondo del nido. Hubo un nido en el que la cría

B duró hasta los 6.5 días de edad dentro del nido y a los 5.5 días logró sacar a la cría A del nido por unos minutos.

En 9 de los 13 nidos observados, cada vez que la cría A intentó expulsar del nido a la cría B, los padres reforzaron el nido de ese lado, colocando pastos secos, aunque no intervinieron directamente con las crías en su conflicto. En una ocasión una hembra picoteó levemente a ambas crías en el momento en que A sacaba del nido a B. Su conducta fué similar a la que realizó cuando estaba "nerviosa" y picoteaba el pasto seco del nido ó lanzaba picotazos a su alrededor.

Una vez que la segunda cría estuvo fuera del nido y los padres se relevaron en el nido, ocurrió lo siguiente:

1.- Cuando la hembra relevó al macho, no prestó atención a la cría que se encontraba fuera del nido. El macho se dirigió a la cría B y le construyó un "nido" provisional protegiendola del sol por algun tiempo y se fué. La cría se alejó del nido cada vez más piando, hasta que murió. Este comportamiento se registró en dos nidos.

2.- Cuando el macho relevó a la hembra ella construyó el "nido" alrededor de B, pero regresó al nido original junto al macho, sin proteger a la cría del sol. El macho nervioso, cerraba el nido original con pasto seco, tapando lo que no alcanzaba a cubrir con su cuerpo. Ambos padres se quedaron en el nido original mientras B siguió alejandose del nido original y piando hasta que murió. Se registró en dos nidos.

3.- Cuando los padres estuvieron en el nido, ambos construyeron el "nido" provisional para ella, pero ninguno abandonó el nido original y la cría se alejó del nido al igual que las demás. Esta conducta se registró en dos nidos.

4.- Cuando el relevo no apareció poco después de que la cría B fué expulsada, la cría murió sin que el padre abandonara el nido original en ningun momento. Esto ocurrió en un nido.

Los "nidos" que se hicieron para la cría B expulsada, consis-

tián en briznas de pasto seco colocadas a su alrededor; no formaban un tejido con el pasto y por lo tanto no llegaban a tener una copa profunda como la de los nidos originales.

De los 13 nidos observados, en 8 la cría A expulsó del nido a la cría B, después de uno o más intentos. En un nido la cría B murió dentro del nido a causa de los picotazos de uno de sus padres. En otro nido, la cría B nació con las vísceras fuera del cuerpo y la hembra se la tragó cuando intentaba alimentarla. En un nido una cría A mató a picotazos a B dentro del nido. En dos nidos las observaciones se suspendieron por mal tiempo y al reanudarlas una de las crías había desaparecido; ambos nidos pudieron haber sido depredados por culebras.

En un nido (386) debido a una incursión de culebra, la cría A fue expulsada del nido cuando el padre se movió para proteger a las crías. El macho construyó el "nido" alrededor de A y posteriormente tomó a la cría B con su pico y la lanzó al aire dejando la caer junto a la primera cría. Debido a que la hembra relevó al macho y no se movió del nido original (vacío); la cría A se desplazó en dirección a este, mientras que la cría B se alejó cada vez más hasta morir de insolación. Ninguno de los padres buscó a la cría B después de que la cría A regresó al nido.

Cuando las crías B eran expulsadas no parecieron dirigirse a otros nidos, ni llegaron a estar suficientemente cerca de otros adultos como para solicitarles alimento. Más bien, parecían moverse sin dirección y su alejamiento del nido pudo ser resultado de la pendiente del terreno en el que se encontraban ubicados los nidos.

Los padres del nido 321 que se encontraba en una pendiente muy pronunciada, recorrieron el nido original en dos ocasiones en las que la segunda cría había salido accidentalmente del nido, acumulando pasto junto a B, del lado más pronunciado de la pendiente.

te, empujaron a la cría A hasta colocarla junto a B y empollaron a ambas. Finalmente B murió fuera del nido cuando A la expulsó sin que esta vez los padres hicieran nada por ella.

Respuesta de los padres a los depredadores y posibles depredadores de sus crías

Durante las observaciones se registró la presencia cerca de los nidos de : Gatos (Felis catus), Cangrejos, Iguanas (Iguana iguana y Ctenosaura pectinata), Culebras falso coralillo (Lampropeltis triangulum nelsoni), Garcitas (Nycticorax nycticorax), Bobos de Patas Azules (Sula nebouxii) y otros Bobos Café (Sula leucogaster nesiotis). Ninguno representó un peligro como depredador para las aves adultas.

Los padres alejaron del nido a todo organismo distinto de la pareja, únicamente se observó a cangrejos y culebras muy cerca de los nidos. Nunca se vió a los cangrejos dentro de los nidos, pero sí arrastrando y comiendo cadáveres de crías de varios tamaños. Esta actividad la realizaban al amanecer.

Se cuantificó en lo posible, la conducta depredadora de las culebras, permitiendo que logran entrar al nido en observación, pero se les retiró del mismo para evitar que lo depredaran, logrando así observar la conducta fraticida. Sin embargo se consideró que una culebra retirada había logrado depredar el nido exitosamente. Las culebras retiradas pudieron regresar la misma noche u otra noche al nido, aunque no se puede saber con certeza porque no las marcamos.

Los nidos observados fueron visitados por las culebras hasta tres veces por noche desde las 20:00 hs hasta las 2:00 am. Las culebras no eran muy conspicuas para los observadores. A veces se observaron cuando se deslizaban hacia los nidos, pero generalmente el indicador de la presencia de una culebra era la

conducta "inquieta" de los padres en el nido. No todas las noches las culebras visitaron los nidos observados.

Nueve nidos fueron visitados. La proporción de nidos visitados del total de nidos observados por noche fué de 1.27 visitas por noche. Las visitas duraron de pocos minutos a dos horas, logrando penetrar al nido el 30.77% de las veces. La probabilidad de que cualquier nido fuera visitado fué de 0.25 visitas por nido por noche.

Cuando las culebras eran vistas por los padres, estos les lanzaban picotazos hasta hacerlas huir o hasta que las perdían de vista. En el nido 52, la hembra tomó a la culebra con el pico, la sacudió varias veces y la lanzó lejos.

La proporción de visitas que provocó una respuesta defensiva fue del 0.66; de 12 visitas 8 produjeron una respuesta defensiva, que en el 66.27% de los casos evitó que la culebra entrara al nido.

Discusión

El análisis del papel que juegan tanto los padres como la cría mayor en la reducción de la nidada, aunque solo del período reproductivo de 1986, nos permite contrastar las hipótesis generadas para comprender la función de la reducción de la nidada dentro del contexto adaptativo.

Si la reducción de la nidada incrementa el éxito reproductivo de los padres, cabría esperar que entre estos y la cría fraticida ocurrieran conductas de cooperación, ó que al menos, aquellos no la interfirieran (Stinson, 1979). En tanto que si existe conflicto de intereses genéticos entre los padres y la cría aquellos deberían intentar impedir al fraticidio, limando las asimetrías en las habilidades competitivas de las crías, producidas por la eclosión asincrónica de los huevos, alimentando preferentemente a la cría pequeña y suprimiendo la agresión entre las crías (Trivers 1972 y 1974, Mock 1985).

Cualquiera de las dos hipótesis supone que la conducta de la primera cría hacia la segunda, será agresiva desde el nacimiento de ésta (Trivers 1972 y 1974, Stinson 1979).

En el fraticidio obligado, la conducta de las crías que padecen la reducción de la nidada, puede estar fijada genéticamente, ya que la reducción ocurre independientemente de las condiciones ambientales en las que se realiza.

Las conclusiones de los modelos matemáticos que simulan el Conflicto Padre-Hijo son que un alelo fraticida raro puede ser seleccionado a favor, aun si reduce la productividad reproductiva de los padres, y que cuando este alelo se vuelve común en la población, entonces será seleccionado a favor aun en aquellas estaciones en las que los padres puedan alimentar a dos crías y por lo tanto no le confiera una ventaja selectiva a la cría fraticida (Metcalf et al 1979, Trivers 1972, Blick 1974, Stinson 1979, Stamps &

Metcalf 1980). Explican cómo puede establecerse la conducta fraticida en la población, tanto en condiciones de conflicto como de cooperación.

Por lo tanto es difícil discriminar entre ambas hipótesis, sobre todo porque la información recabada es puramente descriptiva y tal discriminación requiere de manipulación experimental.

De acuerdo a lo determinado en la sección de ecología, el Bobo Café tiene un tamaño de puesta pequeño y elevados niveles de mortalidad de huevos y crías pequeñas, por lo que se ajusta para probar tanto las predicciones de O'Connor (1978) como la de Stinson (1979).

Con estos elementos en mente podemos comparar ambas hipótesis, en base a las conductas esperadas en los padres y en las crías.

Los padres emplearon una estrategia de alimentación selectiva que favoreció a la primera cría, a pesar de que los pedidos de alimento de la segunda ocurrieron con mayor frecuencia (pag. 54, Fig. 11y 14). Esta alimentación selectiva se mantuvo aun cuando se detectó una división del trabajo entre los sexos mientras que las crías compartían el nido.

Los padres intervinieron activamente suprimiendo la agresión entre las crías, en aquellos casos en los que reacomodaron a las crías que se picoteaban y cuando las mantuvieron separadas (una cría debajo de cada padre o una cría debajo de cada ala), ya que tales conductas son incompatibles con las peleas.

Mock (en prensa) considera que los padres podrían hacer que sus alimentaciones fueran menos monopolizables, rejugitando más rápido de lo que la cría A tarda en tragar el alimento, mediante contracciones peristálticas adicionales, pero no se observó que

alimentaran a la cría B inmediatamente después de que alimentaron a la cría A.

Finalmente los padres podrían alimentar a la cría expulsada del nido, pero no ocurrió así, a pesar de que los padres parecían reconocer como propias a las crías fuera del nido, ya que ocasionalmente se les construyó un "nido". Tampoco la regresaron al nido original, aunque por lo observado en los nidos 386 y 321 (pag. 67) eran capaces de hacerlo. Esto coincide con las observaciones de Dorward (1962 a). Por supuesto, tampoco alimentaron preferentemente a la segunda cría.

Las crías A por su parte, establecieron fácilmente la relación de dominancia sobre las crías B. Su mayor tamaño les permitió inhibir, interceptar y aun impedir las alimentaciones a la segunda cría, sin aumentar sus pedidos de alimento, lo cual podría atraer la atención de los posibles depredadores. De hecho la actividad disminuyó notablemente durante la noche y solo con una excepción el fratricidio se realizó siempre en horas de luz (de 6:00 a 18:00 hs).

Teóricamente el costo de la conducta "egoista" de la cría fraticida es un considerable gasto energético, la posibilidad de salir lastimado y el incremento del riesgo de ser depredado (Mock, 1982). Sin embargo, las crías A tuvieron un peso semejante al de las crías únicas, por lo que el gasto energético de la conducta fraticida no parece considerable. La asimetría entre las crías fué de tal magnitud que la primera cría no fué lastimada y ninguna de ellas murió depredada después de haber expulsado a la segunda.

Indudablemente, la conducta agresiva de la primera cría previno el crecimiento de la segunda, como propuso Stinson (1979). De hecho, la única cría B que alcanzó una edad de 5.5 días, logró sacar a la primera cría del nido por unos minutos; lo cual

indica que existe el riesgo de que se invierta la relación ya que la segunda cría parece poseer también la tendencia fraticida, al menos en ese caso.

Así pues los únicos resultados que apoyan la hipótesis de conflicto son: La conducta de los padres al "reforzar" el nido cuando la primera cría intenta sacar del nido a la segunda, el reacomodar a las crías, en algunas ocasiones, cuando A picoteó a B y el construirles un "nido" a las crías expulsadas, si esto es interpretado como una conducta dirigida a separar a las crías, evitar el conflicto y retardar la reducción de la nidada. Sin embargo pueden ser también considerados desde la perspectiva de la cooperación, como una política de los padres de "dejar hacer" permitiendo que las crías "decidan" cuál sobrevivirá (Drummond, en prensa).

Por lo tanto, la mayor parte de los resultados parecen indicar la existencia de colaboración conductual entre los padres y la primera cría, en la reducción de la nidada. Pero tal cooperación puede enmascarar conflicto genético padre-hijo (Drummond en prensa).

En cuanto a la división del trabajo entre los sexos, durante el período en que hay dos crías en el nido; los resultados apoyan la hipótesis de Simmons (1965, 1967) sobre que las hembras, por ser más grandes que los machos, obtienen mayor cantidad del alimento que las crías requieren (pag. 61, Fig. 17 a 19).

Conclusiones sobre la reducción de la nidada en el

Bobo Café

El éxito reproductivo de las parejas con diferentes tamaños de puesta estuvo determinado por el éxito en la eclosión de los huevos, condicionada a su vez, por la depredación sobre los huevos por las gaviotas.

Las parejas cuyo tamaño de puesta fue de dos huevos y de dos crías fueron las más exitosas. El segundo huevo funcionó como "seguro" contra la pérdida o la no eclosión del primer huevo. Teniendo además un valor reproductivo "extra" para los padres, ya que hubo nidos en los que eclosionaron dos huevos.

La segunda cría solo tuvo valor reproductivo como "seguro" para los padres, al considerar como nidos de dos crías a aquellos en los que eclosionaron dos huevos. El que la cría B carezca de valor reproductivo para los padres es resultado cuando no hay depredación, del fratricidio.

Las asimetrías se establecen con la asincronía en la puesta y eclosión de los huevos, acentuándose con la alimentación preferencial a la primera cría. Por lo tanto, los padres parecen favorecer o en todo caso tolerar la reducción fraticida de la nidada, debido tal vez a dificultades para digerir o transferir el alimento a las crías o a la escasez de alimento en el medio.

En una población como ésta, que soporta altos niveles de depredación, la presencia de un segundo huevo/cría en el nido, podría ayudar a asegurar el éxito reproductivo de las parejas.

Anexo: Como se analizó el valor reproductivo de huevos y crías.

Se adaptó la técnica de análisis de Mock y Parker (1987) para evaluar el valor reproductivo de las crías "marginales" (aquellas que pueden o no sobrevivir como resultado del fratricidio) para evaluar el éxito reproductivo de los huevos "extra", considerandolos como aquellos huevos que pueden o no eclosionar en las puestas de más de un huevo (en este caso de dos huevos); se calculó el valor reproductivo "extra" que representan para sus padres considerando que hay huevos #2 que eclosionan después de haber eclosionado el huevo #1 y el valor reproductivo de "seguro" cuando la eclosión del huevo #2 se produce sin que el huevo #1 eclosione.

Considerando:

N=Puestas de dos huevos registradas después de la primera revisión, con o sin reemplazo. Cuando hubo reemplazo se usaron los datos post-reemplazo = 304

A = Nidos donde el huevo #1 no se perdió antes que el huevo #2
= 176

$q = A/N = 176/304 = 0.58$

B = huevos #2 eclosionados en los A nidos = 97

C = huevos #2 eclosionados en los N-A nidos (128) = 35

$P_e = B/A = 97/176 = 0.55$

$P_i = C/N-A = 35/128 = 0.27$

El valor reproductivo "extra" = $qP_e = 0.58(0.55) = \underline{0.319}$

El valor reproductivo de "seguro" = $(1-q)P_i = (1-0.58)0.27$
= $(0.42)0.27 = \underline{0.1134}$

Calculando el valor reproductivo de las crías B como crías "marginales" considerando como N el número de nidos en los que las dos crías estuvieron juntas, obtenemos que la presencia de la segunda cría en el nido, cuando comparte el nido con la primera no representa para los padres ningún valor reproductivo, ya que ninguna sobrevivió.

N = 31

A = Nidadas donde la cría A no murió antes que la cría B = 31

$$q = A/N = 31/31 = 1$$

B = Donde la cría B de los A nidos cumplió 24.5 días de edad

$$= 0$$

$$Pe = B/A = 0$$

$$N-A = 0$$

C = Donde las crías B sobrevivieron hasta los 24.5 días en los

$$N-A \text{ nidos} = 0$$

$$Pi = C/N-A = 0$$

Calculando el valor reproductivo de las segundas crías en aquellos nidos en los que las crías no ocuparon el nido simultáneamente, tenemos:

N = Nidadas en las que hubieron dos crías que no ocuparon el nido simultáneamente, incluyendo las eclosiones inferidas = 91

A = Donde la cría A no murió antes que la cría B = 30

$$q = A/N = 30/91 = 0.33$$

B = Donde la cría B cumplió 24.5 días de edad en los A nidos

$$= 0$$

$$Pe = B/A = 0$$

$$N-A = 61$$

C = Donde las crías B sobrevivieron los 24.5 días de edad en los

$$N-A \text{ nidos} = 4$$

$$Pi = C/N-A = 4/61 = 0.066$$

$$\text{El valor reproductivo "extra"} = qPe = (0.33)0 = 0$$

$$\begin{aligned} \text{El valor reproductivo de "seguro"} &= (1-q)Pi = (1-0.33)0.66 \\ &= (0.67)0.066 = \underline{0.04422} \end{aligned}$$

El valor reproductivo de la cría única se calculó como el # de crías que cumplieron 24.5 días de edad / # de nidos en los que eclosionó un huevo (incluyendo las eclosiones inferidas).

y el valor reproductivo de las primeras crías se calculó como:

$$q(Pe), \text{ donde } q = \frac{\text{\#de nidos donde A no murió antes que B}}{\text{\#de nidos en que eclosionaron dos huevos}}$$

(incluyendo las eclosiones inferidas).

ESTA TESIS NO DEBE
SALIR DE LA BIBLIOTECA

- 79 -

y Pe = # de nidos en los que A no llegó a los 24,5 días de edad
de nidos en los que A no murió antes que B .

Referencias bibliográficas y textos consultados

- Alexander, R.D. 1974. The evolution of social behavior. An. Rev. Ecol. Syst. 5:325-338.
- Amerson, A.B. Jr. & P.C. Shelton. 1976. The Natural History of Johnston Atoll Central Pacific Ocean. Atoll Research Bull. No. 192.
- Blick, J. 1977. Selection of traits with lower individual fitness. J. Theor. Biol. 67:597-601.
- Brown L.H. & E.K. Urban. 1969. The breeding Biology of the Great White Pelican (Pelecanus onocrotalus roseus) at Lake Shala, Etiopia. IBIS 111: 199-237.
- Cash K.J. & Evans R.M. 1986. Brood Reduction in the American White Pelican (Pelecanus erythrorhynchos). Behav. Ecol. Sociobiol. 18: 318-413.
- Castillo S.A. & M.C. Chavez Peón. 1983. Ecología Reproductiva e Influencia del Comportamiento en el Control del Número de Crías en el Bobo da Patas Azules (Sula neveuxii) en la Isla Isabel, Nayarit. Tesis para obtener el título de Biólogo. Fac. Ciencias UNAM.
- Cahrnov, E.L. & J.R. Krebs. 1974. On clutch size and fitness. IBIS 116:217-219.
- Clark & Willson. 1981. Avian Breeding Adaptation: Hatching Asincrony, Brood Reduction and Nest Failure. Quarterly Rev. of Biol. 56: 253-277.
- Daniel. 1980. Bioestadística. LIMUSA. México.
- Daniel. 1978. Applied Nonparametric Statistics. Houghton Mifflin. USA.
- Dawkins R. 1978. The Selfish Gene. Oxford Univ. Press. N.Y.
- Dorward D.F. 1962 a. Comparative Biology of the White Booby and the Brown Booby Sula spp. at Ascension. IBIS 103 b: 174-220.
- 1962 b. Behaviour of Noobies Sula spp. IBIS 130 b: 221-234.
- Downie N.M. & R.W. Heat. 1973. Metodos estadísticos aplicados. Haria. México.

- Drummond H., E. Gonzalea & J.L. Osorno. 1986. Parent offspring cooperation in the blue - footed booby (Sula nevauxii): Social Roles in Infanticidal Brood Reduction. Behav. Ecol. Sociobiol. 19: 365-372.
1987. Parent - Offspring Conflict and Brood Reduction in Boobies. Proceedings of the XIX International Ornithological Congress. Ottawa, Canada (en prensa).
- Findlay S.C. & F. Cook. 1983. Genetic and enviromental componen ts of clutche size variance in a wild population of Lesser Snow Geese (Anser caerulescens caerulescens). Evol. 37 (4) 724-743.
- Fujioka M. 1985. Food Delibery and Sibling Competition in Experimentally even-aged broods of Cattle Egret. Behav. Ecol. Sociobiol. 17: 67-74.
- Gouls S.J. & R.C. Lewontin. 1979. The Spandrels of San Marco and the Panglossian paradigm: a critique of the adaptatio-nist programme. Proc. R. Soc. Lond. B 205: 581-598.
- Gaviño G. & Z. Uribe. 1978. Algunas observaciones ecológicas en la Isla Isabel, Nayarit con sugerencias para el estable-cimiento de un Parque Nacional. IB. UNAM
- Hausfater G. & S. Blaffer-Hardy. 1984. Infanticide: Comparative and Evolutionary Perspectives. Aldine. N.Y.
- Heller & Snodgrass. 1901. Condor 3:75.
- Klomp H. 1970. The determination of clutch size in birds a review. rdea 58: 2-121.
- Kreyszig E. 1976. Introducción a la estadística, Principios y Métodos. Limusa. México.
- Lack D. 1947. The significance of Clutch Size. IBIS 89: 302-352.
1954. The Natural Regulation of Animal Numbers. Claredon: Oxford.
1968. Ecological Adaptations for Breeding in Birds. Metheven. London.
- Lehner P.N. 1979. Handbook of Ethological Methodos. Garland Series of Ethology. STPM Press N.Y.
- Mayr E. 1983. How to Carry Out The Adaptationist Program? American Naturalist 121: 324-334.

- Metcalf R. et al. 1979. Parent-Offspring Conflict which is not limited by degree of Kinship. *J. Theor. Bio.* 76: 99-107.
- Mock D.W. 1982. Infanticide, Siblicide and Avian Nestling Mortality in Hausfater & Hardy (Eds.). *Infanticide: Comparative and Evolutionary Perspectives*. Aldine Pub. N.Y.
- . Siblicide, Parent-Offspring Conflict and Unequal Parental Investment. *Behav. Ecol. Sociobiol.* (en prensa).
- Mock, D.W. & G.A. Parker. 1987. Advantages of Egret and Heron Brood Reduction. *Evolution* 40 (3): 459-470.
- Mock, D.W. & Ploger. 1986. Parental Manipulation of Optimal Hatching Asynchrony in Cattle Egrets: an Experimental Study. *Animal Behaviour* 35: 150-160.
- Myers J.L. 1976. *Fundamentals of Experimental Design*. Allyn & Bacon Co. USA.
- Nelson. 1978. *The Sulidae: Gannets and Boobies*. London Oxford University Press.
- Newton, I. 1964. The breeding biology of the Chaffinch. *Bird Study* 11: 47-68.
- O'Connor R.J. 1978. Parent-Offspring Conflict. *American Ecologist* 14: 249-264
- Perrins, C.M. 1965. Population Fluctuations and Clutch Size in the Great Tit, Parus Mayor. *L. J. Anim. Ecol.* 34: 601-647.
- Perrins & Birkhead. 1983. *Avian Ecology*. Blackie Eds. London 74-104.
- Putman R.J. & S.D. Watten. 1984. *Principles of Ecology*. Univ. of California Press.
- Rowe, E.G. 1947. The breeding biology of Aquila verreauxi Lesson *IBIS* 89: 576-606.
- Shaw P. 1985. Brood Reduction in the Blue Eyed Shag (Phalacrocorax atriceps). *IBIS* 127: 476-494.
- Simmons K.E.L. 1965. Breeding periodicity of the Brown Booby at Ascension. *IBIS* 107: 429p.
1967. *Ecological Adaptations in the Life History of the Brown Booby at Ascension Island*. The Living Bird, sixth annual. Cornell Lab. of Ornithology: 187-212.

- Spiegel, M.R. 1966. Theory and Problems of Statistics. Ed. Revolu
cionaria. Cuba. .
- Stamps J.A. & Metcalf R.A. 1980. Parent-Offspring Conflict In
Sociobiology: Beyond Nature/Nurture?. Barlow G.W. & J.
Silverberg (Eds.) Westview Boulder, Colorado; 589-618.
- Stinson, C.H. 1979. On the selective advantage of fratricide in
raptors. *Evolution* 33: 1219-1225.
- Trivers, R.L. 1972. Parental Investment and Sexual Selection.
Pp. 136-197. In B. Campbell Ed.) Sexual Selection and Descent
of Man 1871-1971. Aldine Publishing Co. Chicago IL
1974. Parent - Offspring Conflict. *American Zoologist* 14: 249-264.
- Williams G.C. 1966. Adaptation and Natural Selection, a critique
of some Current Evolutionary Thought. Princeton Univ. Press.
- Woodward, P.W. 1972. The natural history of Kure Atoll, north-
western Hawaiian Islands. *Atoll Res. Bull.* 164, 318 pp.
- Wynne - Edwards, U.C. 1962. Animal Dispersion in Relation to Social
Behaviuor. Edinburgh & London, Oliver & Boyd, xi, 653pp.