



# Universidad Nacional Autónoma de México

FACULTAD DE CIENCIAS



BIBLIOTECA  
INSTITUTO DE ECOLOGIA  
UNAM

CONDUCTA Y ECOLOGIA DE LA REPRODUCCION DE LA GAVIOTA  
PARDA (Larus heermanni) EN ISLA RASA, BAJA CALIFORNIA

T E S I S

Que para optar por el título de  
Doctor en Ciencias (Biología)

p r e s e n t a

María Enriqueta Velarde González

México, D. F.

1989

A la M. en C. Enriqueta González de Velarde  
por todas sus enseñanzas,  
mucho de su filosofía de la vida,  
y su enorme "inversión materna".

A la memoria de la Educadora Luz González Baz  
por su infinita paciencia,  
su inagotable imaginación  
y las largas horas que, hace muchos años,  
pasamos juntas interpretando las formas de las nubes.

## CONTENIDO

INDICE DE CUADROS.....	1
INDICE DE FIGURAS.....	iii
AGRADECIMIENTOS.....	1
RESUMEN.....	6
ABSTRACT.....	8
CAPITULO 1. Introducción General	
I.A. Relevancia del estudio.....	10
I.B. Ubicación taxonómica y descripción de la especie.....	15
II. Descripción del sitio de estudio.....	21
III. Objetivos de la tesis.....	24
CAPITULO 2. Biología reproductiva, alimentación de los polluelos y patrones conductuales.	
I. Introducción general al capítulo.....	28
A. Descripción de la población de Isla Rasa y antecedentes de la biología de la reproducción.....	29
B. Objetivos generales del capítulo.....	31
II. Biología reproductiva.	
A. Introducción.....	32
B. Objetivos.....	36
C. Métodos.....	36
D. Resultados.....	39
E. Discusión.....	51
III. Alimentación de las crías.	
A. Introducción.....	56
B. Antecedentes y Objetivos.....	57
C. Métodos.....	58

D. Resultados.....	60
E. Discusión.....	62
IV. Patrones conductuales, despliegues y vocalizaciones durante la época de la reproducción.	
A. Introducción.....	63
B. Antecedentes y Objetivos.....	64
C. Métodos.....	64
D. Resultados.....	65
E. Discusión.....	89
V. Conclusiones del capítulo.....	94
CAPITULO 3. Depredación.....	
I. Introducción general.....	97
II. La gaviota de patas amarillas, <u>Larus livens</u> , como depredador de los polluelos de la gaviota parda, <u>L. heermanni</u> .	
A. Introducción.....	100
B. Métodos.....	101
C. Resultados.....	102
D. Discusión.....	105
III. El halcón peregrino, <u>Falco peregrinus</u> , como depredador de adultos.	
A. Introducción.....	107
B. Antecedentes y Objetivos.....	108
C. Métodos.....	109
D. Resultados.....	109
E. Discusión.....	110
CAPITULO 4. Discusión General y Conclusiones.....	
BIBLIOGRAFIA.....	

## INDICE DE CUADROS

Cuadro I. Características de las especies de gaviotas que anidan sobre el suelo en comparación con las que lo hacen sobre lechos en acantilados.....	12
Cuadro II. Características de la gaviota de pico negro ( <u>Larus bulleri</u> ), que anida en altas densidades (500 nidos/100 metros cuadrados) y de la gaviota parda.....	14
Cuadro III. Densidad de nidificación y distancia al vecino más cercano en los géneros <u>Larus</u> y <u>Rissa</u> .....	20
Cuadro IV. Precipitación media y temperatura superficial media del agua en el area de Isla Rasa, Baja Californiaa..	23
Cuadro V. Especies de aves vistas en Isla Rasa y alrededores entre 1979 y 1988.....	25 y 26
Cuadro VI. Probabilidad de nacimiento, sobrevivencia de los polluelos y éxito reproductivo de <u>Larus heermanni</u> en lotes de 1980 y 1981, según el tamaño de la nidada.....	40
Cuadro VII. Distribución en el tiempo de los nacimientos de los polluelos de <u>Larus heermanni</u> en las muestras de 1980 y 1981, a partir del nacimiento del primer polluelo en cada muestra.....	42
Cuadro VIII. Sobrevivencia hasta 20 días de edad de los polluelos de <u>Larus heermanni</u> de los lotes según el orden de nacimiento y el tamaño de nidada de procedencia para los dos años estudiados.....	43
Cuadro IX. Edad al morir de los 348 polluelos de <u>Larus heermanni</u> nacidos. Datos de todos los grupos de 1980 y 1981.....	45
Cuadro X. Resultados de los análisis de diferencias en el tamaño del ala de los polluelos de <u>Larus heermanni</u> .....	47
Cuadro XI. Captura de sardina Monterey por la flota sardinera del puerto de Guaymas, Sonora, durante las temporadas de 1979-80 a 1982-83.....	54
Cuadro XII. Tiempo invertido en la solicitud de alimento y frecuencia de alimentación de los polluelos de <u>L. heermanni</u> en Isla Rasa .....	61
Cuadro XIII. Comparación entre <u>Larus heermanni</u> , <u>L. modestus</u> y <u>L. bulleri</u> y la tribu Sternini, en algunas características de su biología reproductiva.....	92
Cuadro XIV. Comparación de las especies de gaviotas y sus habitats de anidación.....	95

Cuadro XV. Parámetros de la depredación de los polluelos de L. heermanni por L. livens.....103

Cuadro XVI. Variación en el número promedio de depredadores (L. livens) vistos en el estero de Isla Rasa con respecto al de presas (polluelos de L. heermanni) en los nidos de la muestra de los valles para 1981.....104

## INDICE DE FIGURAS

Figura 1. Clasificación taxonómica de la familia Laridae.....	16
Figura 2. Mapa de localización de la Isla Rasa en el Golfo de California.....	19
Figura 3. Mapa esquemático de Isla Rasa.....	22
Figura 4. Supervivencia de los polluelos según el orden de nacimiento y proporción perteneciente a cada categoría....	44
Figura 5. Éxito reproductivo de los nidos según la densidad de anidación y el tamaño de la nidada para 1980.....	48
Figura 6a. Crecimiento del ala de los polluelos en 1980.....	49
Figura 6b. Crecimiento del ala de los polluelos en 1981.....	50
Figura 7. Postura Erguida de Amenaza.....	66
Figura 8. Postura Erguida Echada.....	68
Figura 9. Posturas a. Erguida de Angustia y b. Oblicua.....	69
Figura 10. Amenaza de Pico Abierto.....	70
Figuras 11a, 11b y 11c. Lucha.....	72, 73 y 74
Figura 12. Abatimiento de Cabeza.....	75
Figura 13. Postura de Tos.....	77
Figura 14. Postura Horizontal.....	78
Figura 15. Oferta de Alimento.....	80
Figura 16a. Postura Oblicua Baja Extrema.....	81
Figura 16b. Postura Oblicua Alta Extrema.....	82
Figura 17. Postura de Cabeza Baja.....	84
Figura 18. Diagrama de flujo mostrando los factores relevantes, identificados en la ecología y conducta de la reproducción de la gaviota parda en Isla Rasa.....	114

## AGRADECIMIENTOS

El estímulo y ejemplo de mi familia han sido esenciales en el desarrollo de mi trabajo en todos estos años. Sin el apoyo e interés de mi madre, difícilmente se hubiera concluido este trabajo. El cariño y disponibilidad de mi hermano Emilio y mis primos Luz María y Carlos me han acompañado en los momentos más difíciles. Agradezco a mi madre su ayuda en muchas fases del desarrollo de este trabajo, tanto a nivel logístico, como en el análisis de datos, la mecanografía de las versiones iniciales y varias revisiones del texto. A Fulvio Eccardi agradezco su amistad, paciencia y cariño en estos últimos años. La confianza e interés que él y su familia han demostrado en mi trabajo me han dado mucha de la energía necesaria para la conclusión de esta contribución.

Durante el desarrollo de esta investigación me encontraba, en el Instituto de Biología, como becaria bajo el programa P.S.P.A. de la U.N.A.M.. El trabajo de campo fué financiado por el Instituto de Biología, CONACYT, la International Federation for the Conservation of Birds, la National Wildlife Federation y la International Conference for Bird Preservation, esta última a través del Arizona-Sonora Desert Museum. En particular deseo agradecer a las siguientes personas por su apoyo en la consecución de estas becas y fondos: Dr. Bernardo Villa-R., Dr. José Sarukhán K., Sr. Frank S. Todd, Sr. Gerald L. Schulman, Sr. Jay D. Hair, Dr. Richard S. Felger y Dr. Thomas E. Lovejoy.

A la Armada de México agradezco su apoyo en la vigilancia y protección del Santuario de Isla Rasa. A la entonces Dirección General de Fauna Silvestre, Subsecretaría Forestal y de la Fauna, S.A.R.H., agradezco los permisos otorgados con la debida oportunidad, para la permanencia en el Santuario de Isla Rasa.

El Dr. Bernardo Villa siempre me apoyó como su becaria en el Instituto de Biología, desde 1977 hasta 1982; y posteriormente con la revisión de muchas versiones preliminares de este trabajo. El Dr. Hugh Drummond leyó innumerables versiones del proyecto de tesis, así como de los manuscritos de resultados. La gran cantidad de comentarios que de él recibí han resultado en un manuscrito bastante más inteligible que las primeras versiones. Tanto ellos como los demás miembros del jurado, Dres. Rodolfo Dirzo, Jesús Manuel León Cázares, José Sarukhán, Daniel Piñero y Alfonso García Aldrete leyeron varias versiones del manuscrito, proporcionando una serie de comentarios y críticas muy valiosas tanto de forma como de fondo. A todos ellos agradezco sus importantes contribuciones.

Recibí una gran ayuda en la cuestión estadística por parte de los Dres. Rodolfo Dirzo, Alberto Burques y Daniel Piñero. Los Dres. Gordon Orians y Francis Feekes leyeron e hicieron valiosos comentarios al proyecto. Los Dres. José Luis Díaz y Thomas R. Howell hicieron importantes comentarios a una versión preliminar de la sección sobre patrones conductuales. Los Dres. Daniel W.

Anderson y Thomas W. Schoener comentaron en forma constructiva el manuscrito de la sección sobre depredación por la gaviota de patas amarillas.

Agradezco a Fulvio Eccardi su ayuda con el material fotográfico y el diseño de las ilustraciones de las posturas de las gaviotas y varias versiones de las gráficas que aparecen en este trabajo, así como por sus valiosas sugerencias editoriales. Versiones anteriores de algunas de las posturas de las gaviotas, ilustradas en este trabajo fueron realizadas por el Biol. Oscar Sanchez y el M. en C. Juan Pablo Gallo. Agradezco a Alberto Iturbe y Francisco Cuevas su asesoría con la computadora y su apoyo a través de la elaboración de las gráficas por computadora que aparecen en este trabajo. A Lorena Vadillo agradezco su ayuda con la mecanografía de algunas versiones preliminares del manuscrito.

Deseo agradecer el apoyo que recibí de diversas personas e instituciones durante la preparación y el desarrollo de los trabajos de campo de esta investigación. Siempre conté con el apoyo y buena disposición de la Dirección del Instituto de Biología, tanto por parte del Dr. José Sarukhán, como Director, como de las secretarías Ma. Esther Macín, Cecilia López Pulido y Teresita Medina, quienes siempre me auxiliaron con todo tipo de trámites, así como con un sinnúmero de atinados consejos y sugerencias.

Agradezco a los Dres. Fernando González Fariás y Francisco Flores Verdugo y a sus familias el apoyo de todo tipo, la hospitalidad y la amistad que durante muchos años me han brindado en mis anuales viajes hacia y de Isla Rasa. Además de prestamo de equipo, durante muchos años ellos cedieron parte de su espacio de bodega en la Estación de Mazatlán, del Instituto de Ciencias del Mar y Limnología de la U.N.A.M. para que pudiera almacenar equipo de campo.

Agradezco al entonces Laboratorio de Ecología del Instituto de Biología, y en particular al Dr. José Sarukhán, el préstamo de equipo de campo, especialmente por el hidrotérmografo y, posteriormente, por su intervención en la instalación en Isla Rasa de una estación meteorológica experimental. La instalación de esta estación estuvo a cargo del Instituto de Investigaciones en Matemáticas Aplicadas y en Sistemas, de la U.N.A.M., en particular del Dr. Alejandro Velazco Levy, entonces director del mismo.

La ayuda de campo que recibí del Sr. Antero Díaz, recientemente fallecido pionero de la península de Baja California, y de toda su familia, fué un apoyo infalible en esos años de aislamiento en la isla. Tanto Don Antero como su esposa Doña Cruz, sus hijos Samuel y "Chubasco" y sus respectivas familias me apoyaron siempre con interés y afecto. A Don Antero agradezco su preocupación genuina por nuestro bienestar en la isla. Especialmente a Doña Cruz agradezco sus atenciones por seleccionar y enviar siempre las mejores frutas, verduras y otros

perecederos, procurando que estuvieran en las condiciones óptimas para resistir hasta dos semanas sin refrigeración.

La ayuda y amistad de todos los pescadores que nos transportaban a nosotros y el equipo a la isla, así como los viveres y el agua cada dos semanas, ha tenido un valor incalculable durante todos estos años. Deseo expresar también mi agradecimiento a las tripulaciones de diversos barcos que, en el transcurso de estos años, han visitado la isla y ofrecido todo tipo de apoyo a las personas que ahí nos encontrábamos. Aún aquellos que pretendían, inicialmente, coleccionar huevos de las aves de la isla, acabaron retirándose con las manos vacías. A cambio de un par de hojitas que explicaban el carácter de santuario de la isla y de algunas explicaciones nuestras, nos dejaban una caja de apreciadísimas frutas y verduras frescas. Todos esos pescadores, tanto los que aún volvemos a ver llegar en sus pangas o barcos, como los que solamente vimos partir una vez, me han dejado unos de los mejores recuerdos acerca de las relaciones humanas.

En particular deseo agradecer a la tripulación del barco Don José Abaroa de La Paz, que durante años nos ha visitado, ofreciéndonos todo tipo de atenciones, apoyo logístico y una gran amistad. Su capitán de siempre, José Lozano ha aportado todo tipo de facilidades para solucionar problemas de diversa índole, además de obsequiarnos siempre con su hospitalidad y humor especial a bordo. Su experiencia en el mar, su gran conocimiento de la zona y su especial sensibilidad con los mamíferos marinos me han permitido conocer el Golfo en una forma muy particular. Deseo hacer patente mi agradecimiento hacia él y las diversas tripulaciones que han estado en el barco a lo largo de todos estos años.

Tim y Nora Means de la compañía Expediciones Bajacalifornianas, quienes tantas veces, llevando turistas en el Don José, me invitaron a pasar unos días en el barco, me permitieron conocer, inicialmente, la zona e islas cercanas a Rasa. Su colaboración para obtener fondos y equipo para Rasa, en el transporte y aprovisionamiento de la isla, su hospitalidad y el apoyo logístico en el barco Don José, en La Paz y en San Diego, han sido esenciales en la continuación del proyecto y la protección del santuario.

Agradezco también el apoyo de Mr. y Mrs. Waltham y de la tripulación del barco Baja Explorador, así como de los guías de ambos barcos turísticos y los directivos de ambas empresas turísticas. En particular deseo agradecer al Sr. Don Cano Abaroa de La Paz por su apoyo desinteresado de muchos años. Agradezco también las atenciones Michael Mahistet, de Gail "Roja" Laughlin y de Kent y Linda Madin.

Las tripulaciones de diversos barcos de pesca deportiva también nos han obsequiado, en innumerables ocasiones, con provisiones y una desinteresada hospitalidad, cada vez que fondean cerca de Isla Rasa. En especial quiero mencionar a los

barcos Santa Mónica, Poseidon, Felipe Angeles y Tártaro. Deseo agradecer muy particularmente a las tripulaciones y guías de todos los barcos de turismo y de pesca deportiva, el que siempre han seguido nuestras recomendaciones en cuanto a los sitios y formas de desembarco y del control de los turistas, previniendo así perturbaciones mayores a las aves anidantes. Su infalible atención y colaboración a este respecto es una muestra de su interés y respeto por el Santuario y el trabajo que en él se realiza. Quiero recalcar la importancia de esta actitud, que nos ha permitido trabajar con la seguridad, cada año mayor, que da un apoyo comunitario de este tipo.

Agradezco al personal del Laboratorio de Mastozoología del Instituto de Biología, en donde entonces me encontraba ubicada, por su amistad y compañerismo y por compartir su espacio con alguien dedicada a las aves. En especial deseo agradecer al Dr. Bernardo Villa y al M. en C. William Lopez Forment por compartir conmigo mucha de su experiencia de campo. Al M. en C. David Garriido agradezco su asesoría y ayuda en la fabricación de 10 letreros metálicos que fueron colocados en la Isla Rasa para explicar al visitante su carácter de Santuario; algunos de ellos, después de 9 años, aún se encuentran en buen estado sirviendo su función. A Raúl Martínez agradezco su labor dentro del laboratorio, su constante buena disposición para ayudar, su apoyo durante una de las temporadas de campo y el haberme enseñado el manejo adecuado de las aves que caen en redes ornitológicas. A muchos compañeros del mencionado laboratorio, así como a compañeros del entonces Laboratorio de Ecología en el Departamento de Botánica, agradezco el que se demostraron siempre abiertos a consultas de diversos tipos y a discusiones. Particularmente, deseo expresar mi aparecio al "Protodocor" Rodrigo Medellín por compartir conmigo su experiencia de campo, por su amistad y apoyo moral y por su colaboración en estudios colaterales a este. A él y a Clementina Equihua agradezco el haber realizado una colecta y producido un listado de especies vegetales de la Isla Rasa. Agradezco también la ayuda que me han prestado los compañeros del Laboratorio de Conducta Animal del Centro de Ecología.

A la M. en C. Lourdes Navarajo, entonces curadora de la Colección Ornitológica del IBUNAM, agradezco el préstamo de cajas para transportar especímenes y el donativo de material para prepararlos, a lo largo de todos los años que hemos trabajado en el área.

Durante mis estancias en Isla Rasa, para la realización de este trabajo, conviví con diversas personas. A todas ellas agradezco la poca o mucha ayuda que me prestaron. Particularmente deseo mencionar al Dr. Bernardo Villa por compartir conmigo su conocimiento del desierto y del mar durante mi primera temporada en Rasa. Mucha de su filosofía ha perdurado con nosotros a través de los años. Edgar Amador, Renato Mendoza y Beatriz Villa demostraron un espíritu de solidaridad y apoyo hacia nosotros durante sus cortas estancias en Rasa en 1979. La amistad, afecto y colaboración que se desarrolló con Julia Whitty

en Isla Rasa en 1980 se han reforzado en los años subsecuentes. A ella agradezco su apoyo moral y en la obtención de datos de campo. A Judith Vega agradezco su compañía siempre tranquila, su amistad, paciencia y apoyo de todo tipo durante las dos temporadas que compartimos en Rasa. Le agradezco todas sus enseñanzas, especialmente sobre la identificación de aves terrestres y la preparación de especímenes. También le agradezco muchos pequeños detalles y donativos que hizo al proyecto, su labor en cuanto al orden en el campamento, equipo y provisiones, así como el haber preparado la gran mayoría de los especímenes que se obtuvieron, los cuales se encuentran todos depositados en la Colección Ornitológica del IBUNAM. Su familia también dió importante apoyo logístico al proyecto.

Agradezco a todas aquellas personas que han colaborado para la obtención de la lista de especies de aves de Isla Rasa que se presenta en el Cuadro V. A riesgo de omitir a alguna de ellas deseo mencionar al Dr. Bernardo Villa, Dr. Daniel W. Anderson, M. en C. Mónica Herzig, Julia Whitty, Judith Vega, Dr. John Craighead, Biol. Lena Urrutia, Biol. Benjamin Morales, Biol. Fulvio Eccardi, Marisol Tordesillas, Lourdes González, Emilio Tobón, Josefina Arriola, M. en C. Juan Pablo Gallo, Gabriela Lozano y Sachiko Chiriguchi.

A los compañeros de trabajo y estudiantes con quienes he compartido los momentos buenos y malos en todos estos años en mis estancias en el Golfo de California deseo expresar mi sincero aprecio. Especialmente valiosa ha sido la labor de todos aquellos que se han entregado a su trabajo, estableciendo invaluable vínculos de compañerismo y amistad entre nosotros mismos y con los habitantes de la región.

Al M. en C. Antonio Lot agradezco, sinceramente, la confianza y el apoyo otorgados, que me dieron la tranquilidad mental necesaria para dar los últimos pasos en la elaboración de este trabajo.

Muchas personas que no he mencionado aquí han contribuido de forma conciente o inconciente a la realización de este trabajo. A todas ellas deseo agradecerles su ayuda.

Finalmente, muchos compañeros me han demostrado apoyo, confianza y amistad en los momentos más difíciles. En forma muy especial deseo expresarles a ellos mi más sincero agradecimiento.

## RESUMEN

Se describe la biología de la reproducción de la población de la gaviota parda (*Larus heermanni*) que anida en Isla Rasa, Baja California. Se analizaron, en dos años consecutivos (1980 y 1981), los siguientes factores: 1) la densidad de nidificación en dos zonas de la isla, con diferente topografía, 2) tamaño de nidada e intervalo de eclosión entre hermanos, 3) sincronía de nacimientos, 4) probabilidad de nacimiento de los polluelos, 5) sobrevivencia de los polluelos, 6) éxito reproductivo, 7) tamaño inicial y crecimiento de los polluelos y 8) la relación de la sobrevivencia de huevos y polluelos con la densidad de nidificación, el tamaño de la nidada y el orden de nacimiento.

Se encontró que el tamaño de la nidada y la tasa de crecimiento diferían, significativamente, de un año al otro. Entre ambos años estudiados las diferencias entre estos parámetros reproductivos, posiblemente se debieron a diferencias en la disponibilidad de las especies de peces de que se alimentan las gaviotas (sardina y anchoveta), ya que se encontró una correlación entre estos parámetros y la captura por unidad de esfuerzo de la flota sardinera en el área.

Se analizó el tiempo de solicitud de alimento y la frecuencia de alimentación de los polluelos. Se encontraron diferencias significativas entre hermanos en nidadas con dos, pero no con tres polluelos, para ambas conductas y en ambos años. No se encontraron diferencias significativas entre polluelos de diferentes tamaños de nidada, ni entre los dos años estudiados. Esto indica que existe una tendencia a mantener constantes las tasas de alimentación de los polluelos, aún cuando varía el tamaño de la nidada y la tasa de crecimiento de los polluelos.

La variabilidad interanual en el tamaño de la nidada sugiere que las gaviotas son capaces de predecir la abundancia del alimento y modificar su esfuerzo reproductivo de forma adaptativa. La especie es un posible indicador de la condición de las poblaciones de peces de las que se alimenta, mismas que son de importancia comercial para el hombre.

Al describir las pautas de la conducta de la gaviota parda, durante la época de la reproducción, y compararla con las de las especies emparentadas cercana y lejanamente (*Larus modestus* y *L. bulleri*, respectivamente) y con especies de la tribu Sternini, que anida a altas densidades, se observó que las principales diferencias conductuales pueden interpretarse como modificaciones que adaptan a la gaviota parda a la nidificación en altas densidades permitidas por la particular topografía de la Isla Rasa. Esto podría indicar que esta especie lleva un largo tiempo sujeta a presiones de selección que han favorecido a los individuos capaces de anidar y reproducirse, exitosamente, en altas densidades. Uno de estos factores de selección parece ser la depredación de los polluelos por la faviota de patas amarillas (*L. livens*). Otro de ellos podría ser la escasez de sitios

adecuados para la nidificación en su área de distribución.

Se encontró una diferencia significativa en la sobrevivencia de los polluelos entre los dos tipos de sustratos, valles y rocas, que hay en la isla y que presentan diferentes densidades de anidación. Se analizó la depredación por parte de la gaviota de patas amarillas sobre los polluelos en estas dos zonas. El número total de depredaciones fué mayor en los valles, pero la proporción de dichas depredaciones, con respecto al número de nidos por unidad de área, fué menor. Sin embargo, en los valles, donde la densidad de nidos es mayor que en las colinas rocosas, las gaviotas depredadoras invirtieron más tiempo en la búsqueda de presas, lo que dió como resultado que varios depredadores se encontrarán, al mismo tiempo, en las áreas de mayor densidad de presas. Asimismo, se encontró, a lo largo del primer mes de vida de los polluelos, una correlación positiva entre el número de éstos y el número de depredadores (gaviotas de patas amarillas) presentes en la isla. La reproducción sincrónica y las altas densidades de la nidificación de la gaviota parda, le confiere, por lo tanto, una defensa contra éste depredador. Isla Rasa, por sus características topográficas, constituye un santuario natural para la reproducción de la gaviota parda.

El único depredador de las gaviotas adultas es el halcón peregrino (*Falco peregrinus*), que se alimenta principalmente de ellas. Sin embargo, dada la gran cantidad de gaviotas que anidan sincrónicamente en la isla, se estimó que el impacto sobre su población es insignificante, mientras que para el halcón, la gaviota parda constituye su principal presa durante la temporada de reproducción de ésta.

## ABSTRACT

The breeding biology of the Heermann's Gull population nesting in Rasa Island, Baja California, is described. The following factors were analyzed in two consecutive years (1980 and 1981): 1) nesting density in two areas of the island with different topography, 2) clutch sizes and hatching intervals between siblings, 3) hatching synchrony, 4) hatching probabilities, 5) chick survival, 6) breeding success, 7) differences in chick size at hatching and chick growth according to clutch size and hatching order, and 8) the relationship between egg and chick survival with nesting density, clutch size and hatching order.

It was found that clutch size and growth rate differed significantly from one year to the next. These differences may have been due to differences in the availability of the fish on which the gulls feed (mainly sardine), since there was a correlation between the mentioned parameters and the catch per unit effort of the sardine fishing fleet in the area.

The food begging time and chick feeding frequency were analyzed. Significant differences were found between siblings in clutches with two, but not with three chicks in both behaviors for both years. No differences were found between clutch sizes or years. This indicates that there is a tendency to keep feeding rates constant, varying clutch size and chick growth rate.

The clutch-size variability between years suggests that gulls are able to "predict" the food availability and to modify their reproductive effort adaptively. The species is a possible indicator of the conditions of fish populations on which it feeds. These fish are commercially important.

Behavioral patterns of the Heermann's Gull, during the breeding season, are described and compared with those of closely and distantly related gull species (Larus modestus and L. bulleri, respectively) and species of the Tribe Sternini which nest, like the Heermann's Gull, in high densities. The main behavioral differences of the Heermann's Gull may be interpreted as modifications that adapt the species to high nesting density conditions, which are possible by the particular topography of Rasa Island. This might indicate that this species has, for a long time, been subject to selective pressures which have favored individuals capable of nesting and reproducing successfully under conditions of high density. One of these selective factors seems to be the chick predation by the Yellow-footed Gull (L. livens). Another one might be the scarcity of adequate nesting sites in the area where the species is distributed.

A significant difference was found in the chick survival between the two nesting substrates, valleys and rocky hills, that predominate on the island, and which are occupied at different nesting densities. Predation of chicks by the Yellow-footed Gull



## CAPITULO 1. INTRODUCCION GENERAL.

This was the first night which I spent under de open sky, with the gear of the recado for my bed. There is high enjoyment in the independence of the Gaucho life- to be able at any moment to pull up your horse, and say, "Here we will pass the night". The death-like stillness of the plain, the dogs keeping watch, the gipsy-group of Gauchos making their beds round the fire, have left in my mind a strongly-marked picture of this first night, which will never be forgotten.

Charles Darwin, 1860  
The Voyage of the Beagle

### I.A. RELEVANCIA DEL ESTUDIO.

Dado que la evolución resulta de una serie de procesos que afectan el acervo genético de una especie y de que uno de los más importantes de éstos procesos es la producción de progeñie, una serie de autores (Cullen, 1957; Tinbergen, 1959; Lack, 1966, 1968; Crook, 1970; Crook et al., 1976 y Eisenberg et al., 1972, entre otros) han puesto de relieve la importancia de los estudios descriptivos y comparativos de la conducta y la biología reproductivas de las especies animales. La edad a la que comienza la reproducción, la cantidad de energía que el organismo invierte en ella (expresado en producción de gametos, defensa de territorios de reproducción, cortejo y diversos tipos de cuidados a las crías) y la división temporal de los eventos reproductivos, son características de los organismos moldeadas, a través de la selección natural, por factores climáticos limitantes como la temperatura, precipitación, vientos predominantes y humedad relativas, abundancia y distribución de sitios para la reproducción, la abundancia y distribución del alimento, la intensidad de la competencia intra e interespecífica, la presión de la depredación, las enfermedades y otras fuentes de mortalidad. Por medio de la interacción de éstos factores ambientales y las características genéticas de los organismos, existirán ciertas tasas de mortalidad que afecten a los organismos según su edad. Así, por ejemplo, cambios bruscos en la temperatura o la cantidad de alimento disponible pueden afectar más fuertemente la sobrevivencia de crías pequeñas que de adultos; individuos de diferente sexo o diferentes clases de edad en la población pueden presentar diferentes tasas de mortalidad debida a presiones de depredación, competencia, parasitismo, etc.

Al comparar la conducta o biología reproductiva de algunas especies con las de otras y establecer correlaciones con características ambientales, se trata de explicar la existencia

de estas características de reproducción y conducta, en cuanto a su valor adaptativo. Los estudios comparativos de la conducta social en muchos grupos zoológicos han demostrado que especies que se encuentran en ambientes similares, bajo presiones selectivas parecidas, presentan lo que Eisenberg et al. (1972) llamaron un "síndrome adaptativo", en cuanto a sus conductas de alimentación, de defensa contra sus depredadores, de espaciamiento o de su estructura social. Muchos de los trabajos de clasificación y comparativos (Crook y Gartlan 1966, Crook 1970, Crook et al. 1976, Goss-Custard et al. 1972, Orians 1961, Cody 1968, Tinbergen 1960, S.A. Altmann 1974, Eisenberg et al. 1972, Jolly 1972) proponen, en general, cuatro tipos de comparaciones: 1) aquellas entre especies no emparentadas en ambientes diferentes, que nos proveen de poca información, 2) aquellas entre especies o poblaciones no emparentadas, en ambientes similares, que nos proveen de información acerca de posibles adaptaciones similares, favorecidas por presiones selectivas semejantes, 3) aquellas entre especies emparentadas en diferentes ambientes, que nos proveen de información acerca de la variabilidad del grupo o la especie, y 4) aquellas dentro de la misma población en diferentes tiempos (día, mes lunar, estación del año, en el lapso de una generación, etc.) nos proveen de información acerca de la variabilidad intrapoblacional.

En cuanto a la conducta en particular, en 1950, Niko Tinbergen inició un programa de estudios descriptivos y comparativos en el grupo de las gaviotas, cuyo objetivo era el obtener descripciones detalladas de la conducta de muchas especies de gaviotas de diferentes partes del mundo. Este programa incluía trabajos sobre causalidad, función y aspectos ecológicos de la conducta. De esta forma se obtendría suficiente información para llevar al cabo una reconstrucción de la evolución de la conducta social del grupo (Beer, 1977). Particularmente se estudió la conducta reproductiva. Estos trabajos condujeron a la idea de que una serie de características de la conducta reproductiva de cada especie es el resultado de ciertas presiones selectivas, y de que el estudio de las causas y funciones de las diferentes pautas conductuales nos facilitaría el entendimiento del origen y evolución de las mismas.

En el caso particular del grupo de las gaviotas se han encontrado varios ejemplos de diferencias conductuales que parecen ser adaptaciones a características ambientales (Tinbergen 1959). Por ejemplo, las especies de gaviotas que anidan en acantilados, como *Rissa tridactyla*, en vez de hacerlo sobre el suelo, como lo hacen la generalidad de las gaviotas (género *Larus*), se encuentran libres, prácticamente, de depredadores terrestres y en ellas se observan modificaciones conductuales tales como se muestran en la Cuadro I. Por ejemplo, *R. tridactyla* permanece en el nido en presencia de un intruso hasta que éste está ya muy cerca y, en caso de tratarse de un depredador, no lo ataca como lo hacen otras gaviotas. La conducta de sacar los cascarones de huevos, después del nacimiento de los polluelos, ya que pudieran atraer la atención de los depredadores, también está ausente en *R. tridactyla*, y los polluelos han perdido la

CUADRO I. CARACTERISTICAS DE LAS ESPECIES DE GAVIOTAS QUE ANIDAN SOBRE EL SUELO EN COMPARACION CON LAS QUE LO HACEN SOBRE LECHOS EN ACANTILADOS (Cullen 1957, Smith 1966).

<u>Larus argentatus</u> (exclusivamente sobre el suelo)	<u>Rissa tridactyla</u> (casi exclusivamente en acantilados)
Presión de depredación intensa	Presión de depredación relajada
Los adultos dejan el nido ante la presencia de un intruso	Los adultos permanecen en el nido hasta que el intruso esta muy cerca
Ataque a los depredadores	No hay ataque a los depredadores
Acarreo de los cascarones lejos del nido	No acarrean los cascarones lejos del nido
Crias coloreadas crípticamente	Crias de color claro y conspicuas
Las crias se orientan en cualquier dirección	Las crias se orientan hacia la pared del acantilado
Las crias huyen y se esconden al acercárseles	Las crias permanecen inmóviles al acercárceles
Las parejas se forman fuera del territorio	Las parejas se forman en el territorio
Construcción del nido no sincronizada para toda la población	Construcción del nido sincronizada para toda la población
Nido no custodiado antes de la puesta del primer huevo	Nido custodiado antes de la puesta del primer huevo
Los padres usan una vocalización de alimentación	No hay vocalización de alimentación
Las crias hambrientas atraen al padre por movimientos de la cabeza	No se presentan los movimientos de la cabeza para atraer al padre
Crias alimentadas por regurgitación del alimento en el suelo	Crias alimentadas directamente de la garganta del padre
Alimento en putrefacción se encuentra frecuentemente cerca del nido	Alimento en putrefacción es retirado inmediatamente
Los padres reconocen a sus crias a los pocos días de nacidas	Los padres reconocen a sus crias hasta después de los 28 días de edad

coloración manchada que encubre su presencia a depredadores potenciales. La escasez de sitios adecuados para anidar ha sido un factor selectivo, en *R. tridactyla*, a favor de que las parejas se formen en el territorio, que exista sincronía en la construcción del nido y que éste sea custodiado antes de la puesta del primer huevo. La restricción de movimiento impuesta por el pequeño territorio en el lecho del acantilado no permite a los polluelos de *R. tridactyla* huir ante ataques de vecinos; las crías de esta especie se quedan quietas ante la presencia de adultos extraños y se orientan hacia la pared del acantilado, mostrando una lëa oscura que presentan en la nuca y que tiene una función inhibitoria hacia la agresión de los adultos. Por el hecho de que, al estar separados los territorios unos de otros, no existe la posibilidad de mezcla entre polluelos de diferentes nidadas los padres han perdido la necesidad de reconocer a las crías en una fase temprana, y sólo desarrollan esta capacidad cuando el polluelo tiene más de 28 días de edad. En relación a ello tampoco presentan las crías los correspondientes movimientos de la cabeza que constituyen un estímulo de atracción hacia los padres y los padres tampoco emiten vocalizaciones para atraer a los polluelos hacia ellos. Finalmente, aparentemente por razones de higiene del nido, los polluelos de *R. tridactyla* son alimentados directamente de la garganta del padre, en vez de que el adulto regurgite el alimento en el suelo, como sucede en otras gaviotas; todo alimento que llegue a caer en el nido y no sea consumido por los polluelos, es retirado.

En el caso de gaviotas que anidan en altas densidades como lo hace *L. bulleri*, la gaviota de pico negro que habita en Nueva Zelanda, se han observado las adaptaciones que se muestran en la Cuadro II, en la cual se compara con *L. heermanni* que también presenta una alta densidad de anidación, aunque menor a la de *L. bulleri*. Vemos que ambas especies difieren en seis de las características y comparten otras seis. La gaviota de pico negro anida en áreas inestables, ya que lo hace en lechos de ríos que son inundados cada año, durante la temporada de lluvias. Por ello dispone de un tiempo limitado para establecer sus territorios, anidar y criar a los polluelos. De un año a otro la topografía del lecho de los ríos cambia, obligando a la gaviota de pico negro a variar de sitio de anidación de un año a otro. De ahí vemos que se presenta la primera diferencia con respecto a la gaviota parda, ya que ésta no debe cambiar de sitio cada año, conservando el mismo cada vez. Por lo mismo, la formación de la pareja en la gaviota parda le lleva al cabo dentro del territorio y el alto apego que existe hacia éste resulta en el desarrollo de conductas de señalización del mismo de alta intensidad, mientras que en la gaviota de pico negro la formación de la pareja sucede fuera del territorio y las conductas para su señalización son de baja intensidad. El corto tiempo de que dispone la gaviota de pico negro para la reproducción favorece que los territorios se ocupen inmediatamente antes de que comience la puesta, que la nidada se haya reducido (reduciendo el tiempo invertido en producción de huevos e incubación) y que los padres y crías abandonen el nido a los 2 a 4 días después del nacimiento de los polluelos, características que no comparten con la gaviota parda.

CUADRO II. CARACTERISTICAS DE LA GAVIOTA DE PICO NEGRO (Larus bulleri), QUE ANIDA EN ALTAS DENSIDADES (500 nidos/100 metros cuadrados) (Beer 1966, Evans 1980) Y DE LA GAVIOTA PARDA (L. heermanni)

<u>L. bulleri</u>	<u>L. heermanni</u>
Selección de un sitio de anidación diferente de un año a otro.	Selección del mismo sitio de anidación de un año a otro.
La formación de la pareja se lleva al cabo antes del establecimiento del territorio.	La formación de la pareja se lleva al cabo en el territorio.
Conductas de señalización del territorio de baja intensidad.	Conductas de señalización del territorio de alta intensidad.
Tiempo corto entre la ocupación del territorio y el comienzo de la puesta.	Tiempo largo entre la ocupación del territorio y el comienzo de la puesta.
La nidada consta solamente de dos huevos, en vez de tres.	La nidada consta de 1, 2, ó 3 huevos ( $X = 2$ ).
Padres y crías abandonan el nido entre 2 y 4 días después del nacimiento de los polluelos.	El territorio se abandona después de que los polluelos aprenden a volar.
Ocupación rápida y ordenada de los territorios de nidación.	Ocupación rápida y ordenada de los territorios de nidación.
Alto umbral de ataque durante situaciones de agresión, o sea menor tendencia a la agresión durante el establecimiento del territorio de nidación.	Umbral de ataque relativamente alto.
Alta sincronía de la ovoposición.	Relativamente alta sincronía de la ovoposición.
Las crías presentan un acelerado desarrollo motriz.	Las crías presentan un acelerado desarrollo motriz.
Reconocimiento temprano entre padres y crías.	Reconocimiento temprano entre padres y crías.
Los polluelos forman "grupos de guardería" o "crèches" al llegar a cierta edad.	Los polluelos forman "grupos de guardería" o "crèches" al llegar a cierta edad.

Sin embargo, existen otras características que si comparten como son, la ocupación rápida y ordenada de los sitios de anidación, un alto umbral de ataque durante situaciones de agresión relacionadas al establecimiento del territorio de anidación, alta sincronía en la oviposición, las crías presentan un acelerado desarrollo motriz (que les permite desplazarse, a edades tempranas, lejos de las áreas de inundación, en la gaviota de pico negro, o huir de adultos extraños que pudieran atacarlas, en la gaviota parda), existe un reconocimiento temprano entre padres y crías (que previene la confusión entre polluelos de nidadas diferentes, a los pocos días de nacidos los polluelos, coincidiendo con la capacidad de movimiento) y los polluelos forman "grupos de guardería" o "crèches" al llegar a cierta edad, a la cual disminuye la atención paterna. Todas estas características son comunes a otras especies de la familia Laridae, del género Sterna, que también anidan a altas densidades (Moynihan, 1962).

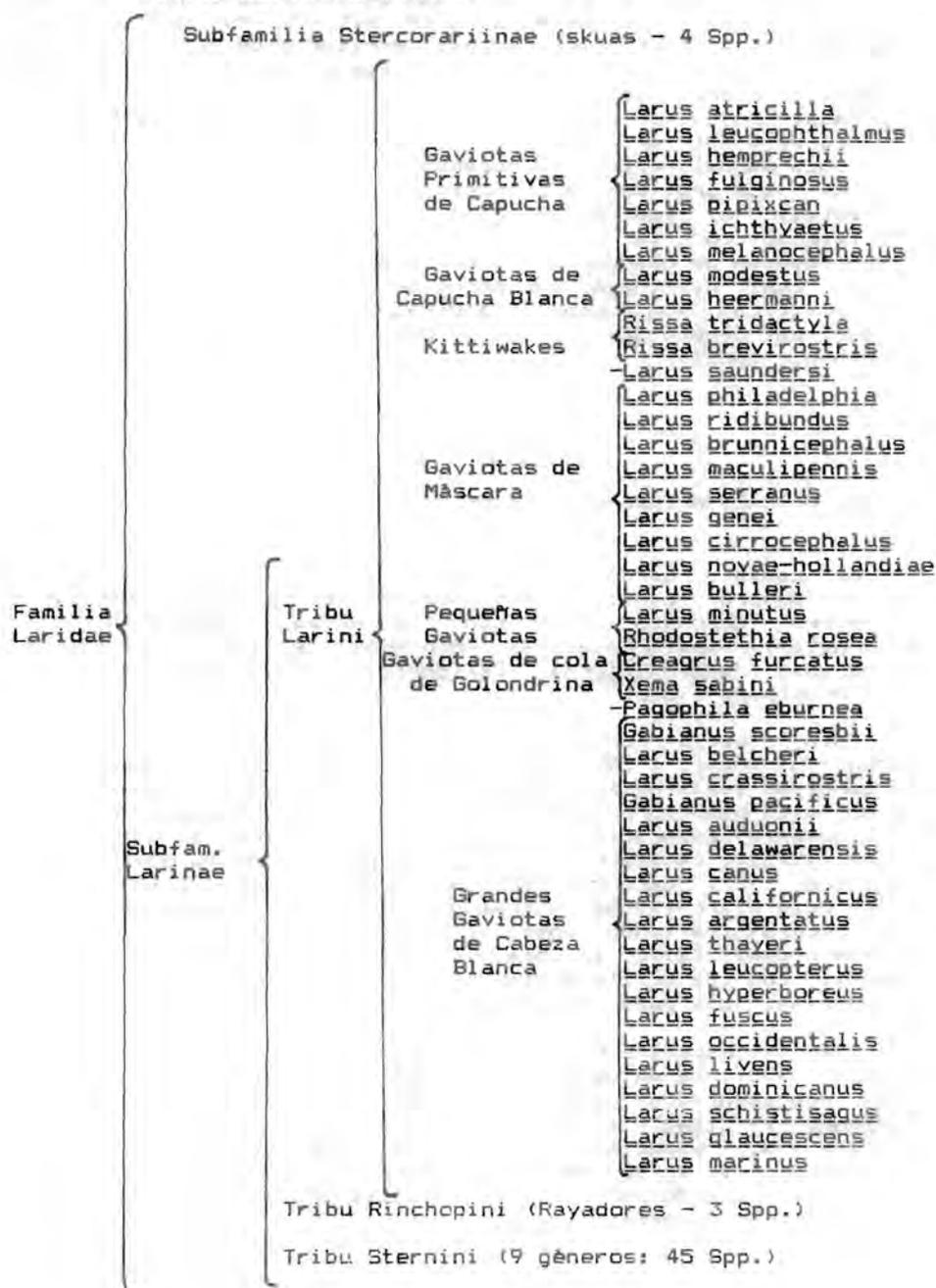
#### A. UBICACION TAXONOMICA Y DESCRIPCION DE LA ESPECIE

La gaviota parda (Larus heermanni) pertenece a la familia Laridae (Suborden Lari: Orden: Charadriiformes). Se encuentra en el mismo suborden junto con los skuas (Stercorarius y Catharacta), los rayadores (Rynchops) y los gallitos o golondrinas de mar (Sterna, Chlidonias, Anous, etc.) (Storer, 1971; Moynihan, 1959b) (Fig. 1.)

Esta especie pertenece al grupo de gaviotas de capucha blanca (Moynihan, 1959b); es una gaviota de tamaño mediano, con una longitud total de aproximadamente 500 mm, una envergadura de 900 mm y un peso aproximado de 500 g. La gaviota parda presenta la siguiente coloración, de acuerdo al catálogo de colores de Smithe (1975): cabeza blanca (white), pico y anillo ocular rojos (geranium, 12), garganta naranja (chrome orange, 16), pecho y cuello gris claro (light neutral gray, 85), el dorso y las alas gris oscuro (variando entre el dark neutral gray, 83 y el Vandyke brown, 121), la cola y las plumas primarias son negras (black), con la orilla distal blanca, al igual que las plumas secundarias. Las patas son negras.

Las 44 especies de gaviotas que se reconocen actualmente (Storer, 1971), se agrupan en siete géneros, cuatro de los cuales están representados solamente por una especie. Dos géneros (Gabianus y Rissa) tienen dos especies y el restante (Larus) contiene 37 especies. Estas se encuentran ampliamente distribuidas y anidan desde la tundra ártica hasta las islas antárticas, pasando por pantanos, acantilados marinos, desiertos, áreas volcánicas, edificios, etc.

FIGURA 1. CLASIFICACION TAXONOMICA DE LA FAMILIA LARIDAE (STORER, 1971; MOYNIHAN, 1959b).



Las gaviotas son aves marinas migratorias sumamente adaptables. Se han extendido ampliamente por todo el mundo, ya sea como subespecies de alguna especie generalista, o bien como especies, relativamente más especializadas. Ejemplos de ello son, por un lado, el complejo de *Larus argentatus*, distribuido alrededor del hemisferio norte con, por lo menos, 17 subespecies y, por otro, la gaviota de la lava de las Islas Galápagos (*L. fuliginosus*) y la gaviota gris (*L. modestus*), de los desiertos peruanos.

El plumaje de los adultos, en la generalidad de las especies, es claro ventralmente y oscuro en el dorso, y varía desde el gris perlado hasta un negro azabache. La coloración del plumaje de la cabeza puede ser blanca o bien presentarse una máscara o capucha en la época de reproducción. En algunos casos la capucha es oscura y en otros el vientre es gris con una máscara o capucha clara, como es el caso de la gaviota parda y la gris. La coloración de las patas, pico, anillo ocular e iris es variable y puede ser negro, rojo, naranja o amarillo. Tanto la coloración de estas partes anatómicas, como las manchas blancas en las puntas de las alas, parecen ser elementos morfológicos de reconocimiento intraespecífico (Smith, 1967), importante durante las interacciones sociales, particularmente la reproducción. Hay poco dimorfismo sexual en todas las especies: los machos son ligeramente mayores que las hembras, diferencia que es, a veces, casi imperceptible. El plumaje juvenil es muy diferente al del adulto; es pardo jaspeado y varía año con año hasta que, después de dos a cuatro años, se obtiene el plumaje adulto, en la época de reproducción. También la coloración del pico, anillo ocular, iris y patas en los juveniles difieren de la del adulto.

El grupo de las gaviotas presenta una dieta amplia y explota desde los estratos más bajos de la cadena trófica marina, en forma de plancton (*Rissa* sp. y *L. crassirostris*), hasta los más altos, ya que fungen como carroñeras y consumidoras de desperdicios. También consumen desde pequeños hasta grandes crustáceos, cefalópodos, moluscos, insectos y peces, así como huevos y polluelos de otras especies de aves marinas y adultos de aves acuáticas pequeñas. También practican el cleptoparasitismo, es decir, el robo de pescado a otras aves marinas (Nelson 1980).

Las gaviotas son, por lo general, muy territoriales, monógamas y de reproducción anual. La nidada consta hasta de tres huevos, con excepción de la gaviota plateada (*Larus novaehollandiae*) que habitan en áreas tropicales con baja estacionalidad, tienen una alta tasa de fracaso reproductivo, un tamaño de nidada de un huevo y un ciclo reproductivo semestral (Nelson, 1980).

Los huevos son, generalmente, de un color de fondo cremoso, azul o verde pálido, con manchas pardas distribuidas irregularmente. Los polluelos nacen, después de un periodo de

incubación de entre cuatro y cinco semanas, y están cubiertos con un plumón de color cremoso con manchas oscuras; son alimentados por un periodo de entre seis y ocho semanas, con productos que los padres regurgitan en forma prácticamente intacta.

La conducta de nidificación es similar en todas las especies. Las gaviotas forman, por lo general, colonias de nidificación poco densas, excepto el género *Rissa* y *L. bulleri*, y en ocasiones se asocian con otras especies del mismo género o del género *Sterna* para anidar. Presentan un repertorio de despliegues conductuales más o menos generalizado en todo el grupo, que abarca, principalmente, la conducta territorial, de cortejo y de comunicación con los polluelos (Tinbergen, 1959). Se ha observado que las características de la organización de las colonias de reproducción, la conducta en general y los despliegues conductuales son muy semejantes en todo el grupo de gaviotas, lo cual refuerza la conclusión de que las gaviotas son un grupo monofilético. Además, son mayores las semejanzas conductuales entre las especies, dentro de subgrupos previamente establecidos con bases morfológicas (Tinbergen, 1959).

Hay pocos estudios sobre la gaviota parda y muchos de ellos son de tipo general o cualitativo (por ejemplo Villa et al. 1980, Herzig-Zurcher 1978, Vidal 1967) o bien se refieren a la termoregulación o al balance hídrico de huevos, embriones o adultos (Bartholomew y Dawson 1979, Bennett y Dawson 1979, Rahn y Dawson 1979). Urrutia (1988) sugiere un posible fenómeno de reducción de la nidada, aunque sus cuantificaciones están basadas en muestras pequeñas.

La gaviota parda se encuentra actualmente distribuida en la costa del Pacífico de América del Norte, desde el norte de Estados Unidos hasta el sur de México (Fig. 2). Esta especie se reproduce en islas mexicanas, por lo que presenta una migración invertida con respecto al patrón general de migración del hemisferio norte, ya que viaja al norte en invierno y al sur en verano. Se han encontrado varias pequeñas colonias de anidación de esta gaviota en Isla Isabela y las Tres Marietas, en Nayarit (Gaviño y Uribe, 1980), en los islotes La Peña y el Certero en Bahía Guayabitos, en Isla Pajarera en la Bahía de Chamela, Jalisco, e Isla Carmen y San Esteban en el Golfo de California (Gaviño, comunicación personal). También se encuentran pequeñas colonias en las islas San Ildefonso y Cardonosa en el Golfo de California (observación personal). La mayoría de estas colonias son pequeñas, de entre 100 y 4,000 nidos, en relación al principal sitio de anidación de Isla Rasa, Baja California, en donde se estima que hay unos 120,000 nidos de esta especie, lo cual constituye aproximadamente el 95 % de la población total mundial. Hay pocas especies de gaviotas con sitios de reproducción tan restringidos. Las especies con sitios más restringidos son la gaviota de pico negro (*L. bulleri*) endémica de Nueva Zelanda, que nidifica en lechos secos de ríos, la gaviota de patas amarillas (*L. livens*) endémica del Golfo de California, que nidifica en muchas de las islas de dicho Golfo, y la gaviota gris (*L. modestus*), de la cual se conocen pocos sitios



CUADRO III. DENSIDADES DE NIDIFICACION Y DISTANCIA AL VECINO MAS CERCANO EN LOS GENEROS Larus Y Rissa

Especie	No. de nidos/ 100 m <sup>2</sup>	distancia entre nidos (m)	Autor
<u>Larus occidentalis</u>	0.28 0.53	21.0 ----	Schreiber (1970) Hunt y Hunt (1975)
<u>Larus modestus</u>	1	10.0	Howell, Araya y Millie (1974)
<u>L. argentatus</u>	5 a 13.7 10 a 24 4 a 30.0	3 a 5 ----- 0.5 a 5.5*	Noble y Wurm (1943) Parsons (1976) Burger (1977)
<u>L. maculipennis</u>	9 a 30.0	2.0 a 4.5*	Burger (1977)
<u>L. pipixcan</u>	9 a 30.0	2.0 a 4.5*	Burger (1977)
<u>L. glaucescens</u>	36.0	2.0	Vermeer (1970)
<u>L. atricilla</u>	.19 a 2.9 13.7 9 a 55.0 100.0	6.5 a 25.8 2.9 1.5 a 4.5* 1.0*	Montevocchi, et al (1979) Burger y Shisler (1978) Burger (1977) Noble y Wurm (1943)
<u>L. ridibundus</u>	.02 a 123 16 a 123	1 a 80 1.0 a 2.5*	Hutson (1977) (visibilidad desconocida) Burger (1977)
<u>L. bulleri</u>	500	0.49	Beer (1966)
<u>L. heermanni</u>	2 a 110	----	este trabajo
<u>Rissa tridactyla</u>	22 a 100	acantilado	Coulson y White (1960)

\* la densidad es inversamente proporcional a la visibilidad.

de reproducción por lo inaccesible del área donde anida: el desierto de Atacama, entre 50 y 100 Km de la costa de Chile. Esta última especie es la gaviota que presenta el mayor grado de parentesco con la gaviota parda. Sin embargo, ninguna de estas especies reúne el 95 % de su población reproductiva en una isla de menos de 1 Km cuadrado como sucede con la gaviota parda.

Otra característica poco común de la gaviota parda es su alta densidad de nidificación, en comparación con otras especies de gaviotas (Cuadro III), de hasta 110 nidos en 100 metros cuadrados en los valles de la Isla Rasa (J. Vega com. pers.).

## II. DESCRIPCION DEL SITIO DE ESTUDIO.

El presente estudio está basado en observaciones efectuadas en Isla Rasa, situada en el Golfo de California, a los 28° 49' 24" latitud norte y a los 112° 59' 03" longitud oeste, aproximadamente a 60 Km al sureste de Bahía de los Angeles (Fig. 2). La isla data del Mioceno Superior, Formación Comondu, posterior al origen de la Falla de San Andrés (Coyle y Roberts 1975). Esta formación consta principalmente de conglomerados, aglomerados y lava con depósitos sedimentarios intercalados.

La isla es plana, de donde deriva su nombre, con una superficie aproximada de 54 hectáreas y una elevación máxima de 30 metros sobre el nivel del mar. Tiene aproximadamente 1 Km de largo y 700 m de ancho (Fig. 3). Esta compuesta principalmente por colinas bajas de roca volcánica y grandes valles con enormes depósitos de guano. La orilla de la isla está formada principalmente de acantilados de roca volcánica. Hay tres lagunas, una de las cuales está conectada directamente al mar y, consecuentemente, se llena y vacía durante las mareas alta y baja, respectivamente. Vidal (1967), quien presenta una descripción muy detallada de la isla, sugiere, con base en unos perfiles edafológicos que se hicieron en varios de los valles, que algunos de éstos se originaron directamente a partir de la acumulación de deyecciones de las aves sobre el lecho rocoso. Otros valles, los más bajos, pudieron haberse originado a partir de lagunas semejantes a las actuales. Estas antiguas lagunas probablemente emergieron por levantamientos tectónicos y se llenaron de sedimentos y luego de guano, en donde posteriormente se fijó la vegetación. Vidal basa sus hipótesis en la secuencia que se encontró en los perfiles edafológicos y que consistía, en dirección descendente de: guano suave, guano compacto, arena mezclada con sedimentos, y finalmente, arcilla y agua salobre. A partir del tercer estrato se encontraron conchas de moluscos en proceso de fosilización, que se calculó que provenían aproximadamente del Pleistoceno Superior. Se hace énfasis en este punto, ya que éstos valles confieren a la isla una topografía particular que podría estar relacionada con los hábitos de nidación de las especies de aves marinas.

Figura 3. Mapa esquemático de Isla Rasa.



CUADRO IV. PRECIPITACION MEDIA Y TEMPERATURA SUPERFICIAL MEDIA DEL AGUA EN EL AREA DE ISLA RASA, BAJA CALIFORNIA.

Mes	Precipitación * (mm)	Temperatura superficial del agua en grados cen- tigrados **
enero	7.95	15.0
febrero	4.98	14.4
marzo	1.66	15.5
abril	0.02	19.4
mayo	0.21	22.8
junio	0.02	24.4
julio	4.99	27.2
agosto	7.66	29.4
septiembre	27.67	28.3
octubre	8.86	25.0
noviembre	6.04	21.7
diciembre	17.49	16.1
total	87.55	media 21.6 ± 5.4

\* DETENAL  
\*\* Robinson (1973)

El clima es del tipo BWx\* (García 1964), muy seco y con la lluvia distribuida a lo largo del año, pero principalmente entre los meses de agosto y diciembre (Cuadro IV). La temperatura superficial media del agua en esta zona varía entre los 14 grados centígrados en febrero y los 30 grados centígrados en agosto (Cuadro IV) (Robinson 1973).

Botánicamente, la isla queda englobada dentro del área de la comunidad de Desierto Sacarocauléscente (Wiggings 1980). Las principales plantas que se encuentran en ella son: cholla (*Opuntia cholla*), garambullo (*Lophocereus schottii*), cardón (*Pachycereus pringleyi*), pitaya agria (*Macharocereus gummosus*), así como algunas plantas de tipo halófito (*Heliotropium curassavicum* y *Salicornia pacifica*), y algunos arbustos (*Atriplex barclayana*). Sin embargo, no existe un estudio detallado de la vegetación. En la isla se encuentran dos reptiles: la lagartija *Uta stansburiana* y el geko *Phyllodactylus tinklei*. También hay dos mamíferos introducidos: el ratón y la rata domésticos (*Mus musculus* y *Rattus norvegicus*, respectivamente).

En la isla anidan, en gran cantidad, tres lãridos: la gaviota parda (*Larus heermanni*) con aproximadamente el 95 % de la población total conocida (Gaviño y Uribe, 1980; Gaviño, comunicación personal; y observaciones personales), y los gallitos de mar real y elegante (*Sterna maxima* y *S. elegans*, respectivamente). De esta última especie, aproximadamente el 95% de la población total conocida anida en esta isla. La isla constituye, por lo tanto, el principal sitio de reproducción de dos de estas especies de lãridos. La presencia de 350,000 aves reproduciéndose en una pequeña isla y, por lo tanto, sustrayendo materia y energía del ecosistema marino, de manera intensiva, durante 5 meses al año representa un impacto importante para dicho ecosistema, y será interesante esclarecer los factores climáticos, de disponibilidad del alimento y de sitios para anidar, que influyen en el hecho de que tal cantidad de aves se concentren en este sitio. Donde anidan en pequeño número o solamente de paso, se han observado más de 60 especies de aves en la isla (Cuadro V), ya que ésta se encuentra dentro de una de las principales rutas de migración de aves del Continente Americano.

### III. OBJETIVOS DE LA TESIS.

El propósito del presente trabajo es el de describir las características de las áreas y densidades de anidación de la gaviota parda en Isla Rasa, describir sus patrones conductuales durante la época de reproducción, los factores de su biología reproductiva, como tamaños de nidada, sobrevivencia de huevos y polluelos, sincronía de nacimientos y tasas de crecimiento de éstos, para relacionarlos con factores como tipo de sustrato de

CUADRO V. ESPECIES DE AVES VISTAS EN ISLA RASA Y ALREDEDORES, ENTRE 1979 y 1988 (obs. pers. y varias com. pers.).

Familia	Especie	Familia	Especie
Podicipedidae (Zambullidores)	<i>Podiceps nigricollis</i>	Haematopodidae (Ostreros)	<i>Haematopus palliatus</i>
Hydrobatidae (Paños)	<i>Oceanodroma microsoma</i>	Charadriidae (Chorlitos)	<i>Charadrius montanus</i> <i>C. semipalmatus</i> <i>Pluvialis squatarola</i>
Pelecanidae (Pelícanos)	<i>Pelecanus occidentalis</i>	Scolopacidae (Zarapitos)	<i>Numenius americanus</i> <i>N. phaeopus</i> <i>Limosa fedoa</i> <i>Actitis macularia</i> <i>Heteroscelus incanus</i> <i>Catantrophorus semipalmatus</i> <i>Tringa melanoleuca</i> <i>T. flaviceps</i> <i>Limnodromus scolopaceus</i> <i>Arenaria interpres</i> <i>A. melanocephala</i> <i>Calidris alba</i> <i>C. mauri</i> <i>C. minutilla</i> <i>Aphriza virgata</i>
Sulidae (Sulas)	<i>Sula leucogaster</i> <i>Sula nebouxii</i>	Phalaropodidae (Falaropos)	<i>Phalaropus lobatus</i> <i>P. fulicaria</i>
Phalacrocoracidae (Cormoranes)	<i>Phalacrocorax auritus</i> <i>P. penicillatus</i>	Laridae (Gaviotas)	<i>Larus livens</i> <i>L. californicus</i> <i>L. delawarensis</i> <i>L. canus</i> <i>L. heermanni</i> <i>L. philadelphia</i> <i>Sterna forsteri</i> <i>S. elegans</i> <i>S. maxima</i> <i>S. fuscata</i> <i>Synthliboramphus craveri</i>
Fregatidae (Fragatas)	<i>Fregata magnificens</i>	Tytonidae (Lechuzas)	<i>Tyto alba</i>
Phaethontidae (Rabijuncos)	<i>Phaethon aethereus</i>	Hirundinidae (Golondrinas)	<i>Tachycineta thalassina</i>
Ardeidae (Garzas)	<i>Nycticorax nycticorax</i> <i>N. violaceus</i> <i>Egretta caerulea</i> <i>E. rufescens</i> <i>E. thula</i> <i>Casmerodius albus</i> <i>Ardea herodias</i>		
Anatidae (Anátidos)	<i>Mergus serrator</i> <i>Branta bernicla</i>		
Pandionidae (Gavilán pescador)	<i>Pandion haliaetus</i>		
Falconidae (Halcones)	<i>Falco peregrinus</i> <i>F. sparverius</i>		

Familia	Especie	Familia	Especie
Corvidae (C6rvidos)	<u>Corvus corax</u>	Passeridae (Gorriones)	<u>Passer domesticus</u>
Troglodytidae (Trogloditas)	<u>Salpinctes obsoletus</u> <u>Thryomanes bewickii</u>	Icteridae (Bolseros)	<u>Molothrus ater</u> <u>Euphagus cyanocephalus</u>
Motacillidae (Bisbitas)	<u>Anthus spinoleta</u>	Fringillidae (Gorriones)	<u>Passerculus sandwichensis</u> <u>Spizela passerina</u> <u>Zonotrichia leucophrys</u>
Emberizidae (Chipes)	<u>Dendroica townsendi</u> <u>D. magnolia</u>		

anidación, posición del nido en la colonia, tamaño de nidada, orden de nacimiento, frecuencia de alimentación de los polluelos y la cantidad de alimento disponible en el medio, estimada según las capturas de la flota sardinera en el área de las Grandes Islas del Golfo de California. También se describe la depredación de polluelos por la gaviota de patas amarillas (Larus livens) según la densidad y tipo de sustrato de anidación; así como la depredación de adultos de gaviota parda por el halcón peregrino (Falco peregrinus), durante la época de reproducción.

Este tipo de estudios descriptivos básicos nos permitirán hacer, posteriormente, comparaciones con otras especies muy emparentadas en ambientes diferentes y con especies poco emparentadas, pero en ambientes semejantes. Las comparaciones nos permitirán determinar las características generales que se han conservado del grupo taxonómico al que la especie en cuestión pertenece, así como las posibles modificaciones adaptativas de dicha especie a sus condiciones particulares.

Hasta el momento no se ha dado ninguna explicación de por qué en esta isla se reproduce una proporción tan grande de la población total de la especie Larus heermanni, ni se han llevado al cabo investigaciones que nos indiquen qué factores selectivos pueden estar regulando los hábitos reproductivos y el tamaño de la población de esta especie.

Las diferencias conductuales entre especies capturadas obedecen, principalmente, a las respuestas experimentales diferentes en las características ambientales. Para determinar el valor adaptativo de esas diferencias conductuales será necesario el estudio de una serie de factores tales como la densidad y sincronía de anidación, el tamaño de la nidada, la sobrevivencia de huevos y polluelos, la mortalidad a diferentes edades, así como factores ambientales físicos y químicos. Además, el estudio de las características reproductivas de las especies es importante para ayudar a situarlas en el marco comparativo de especies. El estudio de las especies de Larus en 1970, Crook et al. (1971) y Crook et al. (1972) entre otros, según estos autores, las características ambientales y fisiológicas de la especie Larus en la isla de San Juan y la isla del alimento y los depredadores, así como de la nidada y la sincronía de la especie representaron restricciones críticas a los sistemas de reproducción. El conocimiento de los sistemas de reproducción de la especie y los mecanismos de regulación del tamaño de la nidada, son esenciales la posibilidad de formular un programa más completo de las características que se relacionan entre las características reproductivas y sociales.

## CAPITULO 2. BIOLOGIA REPRODUCTIVA, ALIMENTACION DE LOS POLLUELOS Y PATRONES CONDUCTUALES.

Existen en la estructura de la ciencia fuerzas internas que la sostienen pero que en ocasiones actúan como poderosas barreras contra el avance del conocimiento. Estas fuerzas constituyen lo que podríamos llamar el "establecimiento científico" ..... Al igual que toda organización humana adolece de males como los intereses de grupo o de individuos. Sin embargo, en estricto honor a la verdad, aunque tales estructuras hayan bloqueado algunas ideas innovadoras, al final de cuentas la verdad termina por imponerse a los intentos para preservar el statu quo en una disciplina.

José Sarukhán, 1988  
Las musas de Darwin

### I. INTRODUCCION GENERAL AL CAPITULO.

Las diferencias conductuales entre especies emparentadas obedecen, principalmente, a las respuestas específicas a diferencias en las características ambientales. Para interpretar el valor adaptativo de esas diferencias conductuales será necesario el estudio de una serie de factores tales como la densidad y sincronía de anidación, el tamaño de la nidada, la sobrevivencia de huevos y polluelos, la mortalidad a diferentes edades, así como factores ambientales bióticos y abióticos. Además, el estudio de las características reproductivas de una especie es importante para ayudarnos a situarla en un marco comparativo de referencia, similar a los propuestos por Crook, 1970), Crook *et al.* (1976) y Goss-Custard *et al.* (1973), entre otros. Según estos esquemas, las variables ambientales y parámetros de la especie (como son la distribución y abundancia del alimento y los depredadores, el tamaño de la nidada y la tasa de desarrollo de las crías) representan restricciones críticas a los sistemas de apareamiento y crianza. Si conocemos los parámetros de la reproducción de la especie y los mecanismos de regulación del tamaño de la nidada, tendremos la posibilidad de integrar un esquema más completo de las correlaciones que existen entre las características ambientales, los parámetros reproductivos y las características conductuales y sociales.

#### A. DESCRIPCIÓN DE LA POBLACION DE ISLA RASA Y ANTECEDENTES DE LA BIOLOGIA DE LA REPRODUCCION.

A continuación se presenta una descripción general de las actividades de las gaviotas, desde su llegada a la isla hasta después de la reproducción, basada en observaciones de la autora a lo largo de un periodo de aproximadamente cuatro meses. Esta descripción no difiere, en su contenido general, de las presentadas por otros autores.

Aproximadamente entre febrero y principios de marzo comienzan a llegar las gaviotas pardas a la zona aledaña a la isla, pasando la mayor parte del tiempo en el mar y las zonas costeras. Conforme aumenta el número de individuos, comienza, durante la noche, la ocupación de las zonas de nidificación. Para mediados de marzo, las gaviotas, que por miles se encuentran en el área, pasan las horas del día alimentándose, acicalándose y cortejando en las orillas y las cercanías de la isla. Al atardecer, ocupan la isla en grandísimas parvadas, que salen todas las mañanas otra vez hacia el mar. Durante la noche se desarrolla una intensa actividad de establecimiento del territorio y cortejo por parte de los machos y búsqueda de pareja por parte de las hembras. Como la mayor parte de las gaviotas, la gaviota parda vuelve a su mismo sitio de anidación del año anterior, por lo cual es probable que sirva como punto de reunión a los miembros de la pareja, que, generalmente, se conserva de una temporada a la siguiente (Velarde y Urrutia, en preparación). Simultáneamente se forman nuevas parejas. Los machos seleccionan un territorio y lo defienden de otros machos. Las hembras no apareadas visitan a diversos machos que las cortejan alternativamente. El cortejo presenta elementos de agresión y de atracción del macho hacia la hembra. Se presentan llamadas características con las que atraen aquellos a éstas y señalamientos del sitio del nido, que el macho puede ya haber comenzado a construir. Dichas vocalizaciones y posturas se describirán en el capítulo correspondiente de este trabajo.

El nido es rudimentario y consiste de una concavidad rodeada, a veces, de algunas ramitas. En ocasiones, el macho ataca a la hembra que intenta unirsele en el señalamiento del nido. A esto la hembra responde huyendo cada vez una distancia menor. Los ataques del macho también disminuyen en intensidad y frecuencia y el macho tolera a la hembra cada vez más cerca del nido y durante más tiempo. Durante este proceso un macho puede cortejar a varias hembras que se acerquen a su territorio y, a su vez, una hembra puede visitar a varios machos en sus territorios, de tal forma que, en ocasiones, se puede ver a una hembra yendo de un territorio a otro vecino, respondiendo al cortejo de ambos machos, alternativamente.

En esta época hay también peleas fuertes y numerosas entre machos y llegan a establecerse, hasta 110 nidos en 100 metros cuadrados. Más adelante, en el proceso de formación de la pareja, la agresividad del macho va disminuyendo y comienza éste a

ofrecer alimento a la hembra y ella a solicitárselo. Durante esta fase, en la cual los huevos se están formando en el tracto reproductivo de la hembra, la pareja continúa defendiendo el territorio, el macho alimenta a la hembra frecuentemente, respondiendo a sus solicitudes y copulan varias veces al día. Mientras no aparezca el primer huevo, la pareja deja, a veces, el territorio simultáneamente para alimentarse y acicalarse en la costa, sitio en el cual continúan con las actividades de cortejo y cópula. Una vez puesto el primer huevo, el territorio nunca es abandonado por ambos simultáneamente. Así comienza la época de incubación, turnándose los miembros de la pareja en esta actividad. La actividad de cortejo y cópula continúa hasta completarse la nidada, que puede ser de uno, dos o tres huevos.

La mayoría de las parejas se encuentran incubando en la misma época. Es este periodo el de mayor tranquilidad, ya que solamente de vez en cuando se presenta alguna gaviota para relevar a su pareja, y las peleas y las actividades de cortejo han ido disminuyendo paulatinamente, aunque la actividad territorial nunca cesa del todo. Los relevos entre miembros de la pareja son de cada dos a cuatro horas aproximadamente y se caracterizan por varias pautas de conducta, por medio de las cuales, la gaviota que llega se identifica con su pareja y le solicita el intercambio en el nido. Aquí hay muchas variantes en las secuencias de conductas adoptadas por las gaviotas, que parecen depender, principalmente, de la motivación que presente cada uno de los miembros de la pareja por incubar y ser relevado, respectivamente.

Después de un periodo de incubación de aproximadamente 30 días (L. González, comunicación personal), comienzan a nacer los polluelos semiprecoces. La actividad de la colonia vuelve a incrementarse con los adultos llevando alimento en el buche para sus polluelos. Estos solicitan el alimento picoteando el pico a los padres, quienes regurgitan alimento o agua. En este periodo vuelven también a incrementarse las peleas, originadas, principalmente, por dos causas: 1) intento de robo de alimento que los padres regurgitan a sus polluelos, por parte de adultos vecinos, y 2) invasión de territorios ajenos por polluelos vecinos. En general, la tendencia de los polluelos de salir de su territorio es baja y parece estar seleccionada negativamente. La probabilidad de muerte de un polluelo que abandone su territorio es alta, ya sea por ataque de otros adultos o por insolación, sed y/o inanición, y por la baja probabilidad de ser adoptado por otros padres. Conforme pasa el tiempo, los adultos, que al principio custodiaban el territorio y a los polluelos constantemente, comienzan a dejarlos solos durante lapsos cada vez mayores, de tal forma que, cuando éstos comienzan a volar, ambos padres están ausentes del territorio por periodos de, a veces, varias horas.

Durante esta etapa los polluelos, ya casi de la talla de los adultos, se reúnen en grupos de tamaño variable, donde realizan actividades relativamente sincrónicas de descanso, acicalamiento, juego, agresión y prácticas de vuelo. Estos grupos parecen ser

importantes en la defensa de los polluelos contra los ataques de adultos extraños, así como para la socialización de los polluelos. Simultáneamente, la territorialidad sufre un relajamiento considerable y solamente se manifiesta al volver los adultos a alimentar a sus polluelos en la colonia, atrayendo a los suyos con vocalizaciones características y agrediendo a todos los demás.

## B. OBJETIVOS GENERALES DEL CAPITULO.

El objetivo de este capítulo es el describir tres aspectos principales de la biología de la reproducción de la gaviota parda en la Isla Rasa, para, al final de este trabajo, tratar de conjuntar la totalidad de la información en un esquema que integre las características de la reproducción, la conducta y la defensa contra los depredadores en un marco evolutivo de referencia. Los aspectos que se analizarán en este capítulo son:

1) Los parámetros reproductivos: a) el tamaño de la nidada, b) la tasa de crecimiento de los polluelos y c) la sobrevivencia de los mismos en relación al tamaño de la nidada, el orden de nacimiento, el tipo de sustrato y densidad de anidación. 2) La frecuencia de la alimentación de los polluelos por los adultos y la solicitud de los polluelos de ser alimentados por los padres. Estas frecuencias se analizan en relación al tamaño de la nidada y al orden de nacimiento del polluelo. 3) Los patrones conductuales durante la época de reproducción, comparándolos con los de otras especies de gaviotas, en diversos ambientes.

## II. BIOLOGIA REPRODUCTIVA.

### A. INTRODUCCION.

#### 1. Factores que determinan la proporción de energía dedicada a la reproducción.

En los últimos 50 años se desarrolló una serie de modelos poblacionales determinísticos que, históricamente, llegaron a conocerse como "r" y "k". Estos modelos tienen la limitante de requerir de una serie de supuestos que, usualmente, no se cumplen (Stearns, 1977).

En 1977 Stearns propuso un modelo estocástico, en el cual solamente es necesario suponer que 1) el ambiente fluctúa y 2) la población se encuentra cerca de su densidad de equilibrio. En este modelo Stearns se refiere a dos casos posibles, uno en el cual la mortalidad juvenil o la tasa de nacimientos fluctúan, y otro en el cual fluctúa la mortalidad de los adultos, pero no la juvenil. Este modelo predice que, en el primer caso, la selección natural favorecerá a los individuos con maduración sexual tardía, con un esfuerzo reproductivo pequeño y que produzcan pocas crías. En el segundo caso se seleccionará a favor de una maduración sexual temprana, un gran esfuerzo reproductivo y un mayor número de crías. Estos patrones resultan del hecho de que, en un momento dado, el organismo solamente dispone de una cierta cantidad de energía para la reproducción y la forma óptima en que esta energía sea invertida dependerá de las presiones del ambiente (Williams, 1966; Gadgil y Bossert, 1970; Goodman, 1974; Smith y Fretwell, 1974). Así, vemos que esta energía puede ser invertida en muchas crías, asignando a cada una de ellas una pequeña proporción de la energía disponible, o bien, invertirla en pocas crías, asignando a cada una de ellas una mayor proporción de esa misma energía. El problema del balance óptimo entre el tamaño y el número de crías ha sido analizado y discutido por varios autores (Williams, 1966; Gadgil y Bossert, 1970; Goodman, 1974; Brockelman, 1975; Hogstedt, 1980) y se ha visto que si la energía disponible en el ambiente disminuye, entonces, la energía que el organismo asigne a la reproducción deberá disminuir, o bien, disminuirá la probabilidad de sobrevivencia del organismo al siguiente evento reproductivo. Por lo tanto, si el ambiente es tal que la probabilidad de sobrevivir es alta para los individuos adultos, entonces, serán más favorecidos por la selección los individuos que limitan su reproducción bajo condiciones de poco alimento.

Finalmente, la energía reproductiva puede ser invertida en diversas formas, factor que también estará sujeto a selección natural (Cody, 1966; Smith y Fretwell, 1974; Brockelman, 1975; Ricklefs, 1977). Existen cinco formas principales de inversión de la energía destinada a la reproducción: 1) la energía invertida en la producción de la progenie (producción de gametos y, en las

hembras de los mamíferos, en el desarrollo fetal), 2) a la territorialidad, 3) al cortejo, 4) a la obtención de alimento para las crías, y 5) a la defensa contra la depredación sobre las crías.

## 2. Factores determinantes del tamaño de la nidada.

En particular, Lack (1954) propuso que bajo ciertas condiciones del ambiente, será favorecido un cierto tamaño de nidada, ya que ese tamaño producirá un máximo número de crías que sobrevivan hasta la edad reproductiva. Un número menor o mayor de crías producidas dará como consecuencia un menor número de crías que alcancen la edad reproductiva; en el primer caso por haber producido menos crías y en el segundo porque la cantidad de alimento que los padres pueden proveer a cada cría es menor que el mínimo requerido. Asimismo, Lack (1954) propone dos tipos de diferencias adaptativas del tamaño de la nidada; diferencias hereditarias determinadas por la selección natural, y modificaciones fenotípicas condicionadas por el ambiente. En este segundo caso, la capacidad de modificar el tamaño de la nidada constituye, así mismo, una característica adaptativa con bases genéticas.

A esto debemos agregar que el mismo Lack (1948) encontró en *Parus major*, una correlación entre el peso de las crías a la edad en que se independizan de los padres y su sobrevivencia posterior. Como se vió en la mayoría de las aves nidícolas estudiadas, existe una correlación negativa entre el tamaño de la nidada y el peso de las crías. De esto deriva que el tamaño de la nidada solamente puede incrementarse hasta cierto límite, sin detrimento de la adecuación individual y bajo ciertas condiciones de abundancia del alimento. Esta correlación entre el tamaño y la sobrevivencia se debe a que los individuos mayores tienen una mayor capacidad de soportar condiciones adversas, ya sea climáticas o alimenticias. Esto se ha visto, en general, para individuos de cualquier edad, y no solamente para crías recién independizadas; aunque, la falta de experiencia en la obtención del alimento seguramente agudizará las situaciones adversas (Baldwin y Kendight, 1938; Gibb, 1950; Lack, D. y E., 1958; Lack, 1954, 1968; Smith y Fretwell, 1974). Además, si un mayor tamaño confiere una ventaja al individuo adulto en otro tipo de circunstancias, como por ejemplo, durante competencias por el alimento, el territorio o la pareja, entonces, éste será un factor selectivo adicional a favor de la producción de crías grandes. Subsecuentemente varios autores han encontrado y discutido esta misma correlación (Gibb, 1950; Smith y Fretwell, 1974; Fleming y Rauscher, 1978).

En general, con respecto a las respuestas adaptativas de los organismos a las fluctuaciones en la cantidad del alimento, se han propuesto dos mecanismos principales. Uno de estos mecanismos es la reducción del tamaño de la nidada (Lack, 1947, 1954, 1966,

1968; Stearns, 1976; O'Connor, 1978; Stinson, 1979; Hahn, 1981; Braun y Hunt, 1983), ya sea a partir de la puesta, o bien, después del nacimiento de las crías, por medio del infanticidio o el fratricidio. En el primer caso se propone que la hembra, de alguna manera "evalúa" fisiológicamente la abundancia del alimento y pone un menor número de huevos de los que pondría en años de mayor abundancia. Por "evaluación" o "predicción" fisiológica nos referimos al efecto que crea en el organismo del ave la acumulación de reservas, estimulando la producción de más o menos huevos (ver Introducción de la Sección III. Alimentación de las crías, de este capítulo). Esto se debe a que en aves que son ponedoras indeterminadas, es decir que pueden variar el número de huevos que pongan en un evento reproductivo, la cantidad de reservas que logren almacenar durante la etapa previa a la puesta, será determinante en el número de huevos producidos. Smith y Fretwell (1974) y Ricklefs (1968) discuten que la asignación de energía entre un número entero de crías es un problema aun poco estudiado (por ejemplo: ¿qué sucede cuando se tiene suficiente energía para producir 2.5 crías?), y añade que hay evidencias empíricas que indican que el problema de fracciones de crías se ajusta por medio de las variaciones en el tiempo, a través del cual se obtiene energía del medio. De tal manera que, si el alimento es escaso y se requiere de mayor tiempo para recolectarlo, entonces, la tendencia será hacia la reducción del tamaño de la nidada. Es interesante que Bagenal (1969, en Brockelman, 1975) encontró que el peso seco de los huevos individuales puestos por truchas, mantenidas bajo dietas pobres, se incrementaba en un 10 %, y Scott (1962, en Brockelman, 1975) observó que aumentaba el tamaño de los huevos de truchas que habitaban lagos con mayor competencia por el alimento.

La otra hipótesis que trata sobre la reducción del tamaño de la nidada, después del nacimiento de las crías, propone que en medios en donde la depredación sobre cada individuo de la nidada (a diferencia de la depredación sobre la nidada completa), es alta (Nisbet y Cohen, 1975; Stinson, 1979, en Braun y Hunt, 1983) o bien hay cambios impredecibles en la abundancia del alimento durante una época de reproducción (Howe, 1976, en Braun & Hunt, 1983; Stearns, 1976), es más adaptativo producir las crías que podrían sobrevivir adecuadamente en condiciones de abundancia del alimento y sacrificar a la menor, en caso de que sea escaso.

Generalmente, se ha observado en las gaviotas que el tercer huevo puesto es más pequeño, resultando en que el tercer polluelo nace más tarde, crece más despacio y presenta mayor mortalidad. A esta serie de características se le ha dado interpretaciones funcionales que se conocen como "desventaja del tercer polluelo". Sin embargo, otros autores (Schreiber et al., 1979) han encontrado que de un año a otro puede o no haber diferencias en el tamaño de los huevos y sugiere precaución al tratar de interpretar estas características funcionalmente. Dichas variaciones también se han encontrado con relación a la disponibilidad del alimento (Mills, 1979; Winkler y Walters, 1983). Además, Pierotti y Bellrose (1986) presentan evidencia de que esta "desventaja del tercer polluelo" no existe bajo

condiciones adecuadas de alimento y sugieren mayor parsimonia en la interpretación de los resultados, ya que las gaviotas presentan variación en el tamaño inicial del polluelo en forma facultativa y de acuerdo a la energía disponible a la hembra para la formación del huevo (Pierotti 1982; Houston et al., 1983 y Pierotti y Annett, 1987).

El otro mecanismo de adaptación a cantidades fluctuantes del alimento, se refiere a la disminución del número de crías, el aumento proporcional en el tamaño de cada cría producida y la disminución de la tasa de crecimiento de las crías (Williams, 1966; Lack, 1968; Ricklefs, 1968, 1973; Case, 1978). De esta forma, si el alimento es escaso y el tiempo requerido para obtenerlo es grande, se verán favorecidos los individuos cuyas crías presenten una tasa de crecimiento baja y, por lo tanto, una menor demanda de alimento por unidad de tiempo. Esto último, sin embargo, puede verse contrarrestado por otros factores ambientales que seleccionen a favor de un desarrollo rápido de las crías. Uno de estos factores es la depredación en el nido (Skutch, 1949; Paynter, 1952; Kruuk, 1964; Williams, 1966; Cody, 1966; Tinbergen et al., 1967; Klomp, 1970; Curio, 1976; Montevecchi, 1977; Perrins, 1977), ya que la depredación puede incrementarse si el período en el nido aumenta, o si el tamaño de la nidada aumenta. Se ha visto que las causas posibles de la depredación son: 1) la mayor conspicuidad de una nidada más grande, ya sea por el incremento en la actividad de los polluelos o por el de las entradas y salidas de los padres con el alimento, 2) el incremento en la cantidad de tiempo en el nido para una nidada mayor, ya que se requiere de más tiempo de ovoposición y de crianza, 3) aumento del riesgo de depredación para las hembras con nidadas mayores al aumentar el tiempo de permanencia en el nido y el tiempo dedicado a obtener alimento, lo cual podría aumentar su exposición a depredadores. En el grupo de las gaviotas existe una gran posibilidad de depredación sobre los huevos o los polluelos, por ser aves que anidan, en su mayor parte, sobre el suelo. Esta depredación puede ser tanto intra- como interespecífica y, en general, la defensa territorial es intensa en este grupo de aves marinas. Se ha visto que, generalmente, el espaciamiento entre los nidos disminuye la probabilidad de depredación, tanto de coespecíficos, por espaciamiento interindividual, como porque, en otras especies, puede evitar que se presente el fenómeno de "imagen de búsqueda", fenómeno que, según se postula, aumenta el éxito del depredador para encontrar a su presa (Kruuk, 1964; Tinbergen et al., 1967; Dexheimer y Southern, 1974; Hunt y Hunt, 1975; Parsons, 1976a; Davis y Dunn, 1976; Montevecchi, 1977).

La gaviota parda (*Larus heermanni*) que presenta una de las más altas densidades de anidación, en comparación con la mayoría de las demás especies de la Tribu Larini; pone entre uno y tres huevos. Según los datos de los trabajos que se han llevado a cabo en la isla, el tamaño promedio de nidada puede variar de año con año (Villa et al. 1980)

### 3. Concepto de Adecuación.

Los organismos, a través de la evolución, han tendido a producir el mayor número de crías posible, con el máximo grado de adecuación, en relación al resto de la población. El concepto de adecuación no está claramente definido. Dawkins (1982) discute cinco definiciones diferentes de adecuación. La adecuación individual puede definirse como el producto de la sobrevivencia y la fecundidad y es una medida del éxito reproductivo del individuo. Aún no se define si el concepto se refiere al número de crías producidas, al número de crías sobrevivientes a la edad reproductiva o a algún otro parámetro. Por problemas metodológicos, cada autor define adecuación de acuerdo al organismo y a las condiciones de trabajo particulares del caso. En este trabajo se define en relación al número de crías producidas hasta una edad de 20 días, por la imposibilidad de seguir a las crías hasta su tercer año de vida, que es cuando alcanzan su edad reproductiva.

### B. OBJETIVOS.

Con el fin de determinar el tamaño óptimo de nidada y el efecto de ciertos factores en el éxito reproductivo de una muestra de población, en esta sección II de Biología reproductiva se trata de:

1) Determinar el tamaño de la nidada con el mayor éxito reproductivo. 2) Determinar la sincronía de nacimientos de los polluelos. 3) Determinar el éxito reproductivo de nidos: a) en dos tipos de sustratos con diferentes densidades de nidificación: valles y colinas rocosas, b) en áreas rocosas con perturbación humana intensa (Con paso de personas diariamente y, en ocasiones, en grupos de 20, aproximadamente), y leve (con paso, solamente, de la autora cada 3 o 4 días, para tomar los datos), c) en la orilla y centro de colonias de los valles, d) en dos años diferentes 1980 y 1981 y e) en nidos con diferentes tamaños de nidada: 1, 2 y 3 huevos, 4) Determinar la sobrevivencia, el tamaño inicial y la tasa de crecimiento de los polluelos según el año, el tamaño de la nidada y el orden de nacimiento.

### C. METODOS.

Se diferenciaron dos zonas según la fisiografía: zona de colinas rocosas y zona de valles. Dentro de estas dos grandes categorías se establecieron, al azar, 10 cuadrantes de 10 X 10

metros.

La densidad de nidificación se determinó por medio de conteos del número de nidos presentes en 26 cuadrantes de 100 metros cuadrados establecidos en la zona de rocas y por medio de fotografías aéreas que permitieron el conteo de gaviotas en todo un valle, en un total de 62 cuadrantes de la misma dimensión. Los conteos se llevaron al cabo cada ocho días durante toda la temporada de reproducción, desde el inicio de la puesta (principios de abril) hasta el final de la época de crianza de los polluelos, poco antes de que las aves abandonen la isla (fines de junio). Las densidades a las que aquí nos referimos son las obtenidas al final de la época de incubación, por ser éstas las que representa a la mayor parte de la población anidante y en las que nacen la mayor parte de los polluelos. Los conteos se hicieron directamente en el sitio, hasta el momento del nacimiento de los polluelos. Posteriormente los conteos se hicieron aproximadamente a una distancia de 10 m del área, en las zonas rocosas y por medio de fotografías en las zonas de los valles. Un nido se definió como cualquier concavidad que contuviera, por lo menos, un huevo, hasta el momento de la incubación, o por lo menos un polluelo, durante la temporada de crianza.

Para obtener los datos de la sincronía de nacimientos, tamaño de nidada, sobrevivencia, tasas de crecimiento y tasas de alimentación de los polluelos se marcaron cuatro grupos de nidos en 1980 y uno en 1981. Se consideró que un nido había sido establecido, a partir de la fecha en que las gaviotas se quedaron definitivamente en la isla, sin abandonarla durante el día. El conteo de huevos por nido comenzó a partir de ese momento. Los lotes de 1980 constaron de 40 nidos cada uno. Los lotes A y B de 1980 fueron marcados en la zona de colinas rocosas y los lotes C y D en un valle. El lote A se marcó a lo largo de la vereda por la cual circulábamos las tres personas que habitábamos la isla y los turistas que ocasionalmente la visitaban. El lote B se marcó también en un área de colinas rocosas, pero alejado del paso de las personas. El lote C estuvo constituido por nidos situados a lo largo de la orilla de un valle y el lote D por los nidos situados en el centro de la colonia de nidificación en el mismo valle que el lote C. Los nidos fueron marcados con pequeñas piedras con un número pintado en cada una. En 1981, se marcaron 58 nidos en un valle por medio de estacas con un número pintado. Se consideraba que un huevo había sobrevivido cuando éste eclosionaba, y la sobrevivencia de los polluelos se consideró desde el nacimiento hasta la fecha en que éstos cumplieron 20 días de edad.

Los nidos fueron revisados caminando junto a ellos durante la época de incubación, ya que las gaviotas se levantan del nido momentáneamente. Después del nacimiento las revisiones se hicieron por medio de binoculares, a una distancia aproximada de 10 m del área de nidos marcados. Durante la época de ovoposición e incubación se anotó, a intervalos de 2 días, únicamente el número de huevos en cada nido. Los huevos no eclosionados o

desaparecidos se tomaron como perdidos dado que fué imposible determinar si su desaparición se debió a depredación intra- o interespecifica o a ruptura accidental. La reposición de huevos ocurrió muy tardíamente y no se tomó en cuenta. Durante la fase de nacimiento de los polluelos, en las primeras dos semanas de mayo, las revisiones se hicieron cada tercer día, por la mañana, anotando la fecha de nacimiento de los polluelos de la siguiente forma: si se encontraba un polluelo seco se consideraba que había nacido el día anterior. Un polluelo húmedo, así como un cascarón picado, se consideraba como un polluelo nacido ese mismo día. Se anillaron los polluelos con anillos de plástico numerados, se anotó en cada revisión: a) fecha y número de huevos y polluelos presentes, b) peso (sólomente en 1980), c) ala (longitud del radio), d) culmen (longitud del pico desde donde termina la cubierta dérmica hasta el extremo distal), e) pata (longitud del tarso-metatarso). Los ejemplares fueron medidos con un vernier, con precisión de hasta 0.1 cm y pesados con un dinamómetro con divisiones hasta de 0.5 g. Durante la fase de crianza de los polluelos se continuó con éstas mediciones hasta los 16 días de edad en 1980 y los 28 días de edad en 1981. En 1980 el número de polluelos en cada nido se siguió anotando hasta aproximadamente los 24 días de edad de aquellos, que es cuando comienzan a dispersarse.

Las diferencias en los tamaños de nidada entre zonas y entre años se determinaron por medio de la prueba de Mann-Whitney. Las diferencias en la sobrevivencia de huevos y polluelos entre lotes, zonas, años, tamaños de nidada y orden de nacimiento, se analizaron comparando el número de polluelos vivos y muertos por medio de pruebas de chi-cuadrado.

Dado que solamente se obtuvieron los pesos de los polluelos durante 1980, no se puede usar éste parámetro para hacer las comparaciones entre años entre categorías de polluelos. Se hicieron pruebas de correlación del peso con los otros tres parámetros somáticos tomados (longitud del ala, culmen y tarso) y se seleccionó aquel parámetro que mayor correlación presentara con el peso para usarse en las comparaciones estadísticas.

Se obtuvo la longitud promedio y desviación estándar del ala según la edad de los polluelos, se dividieron en categorías de tamaño de nidada (TN1 = 1 huevo, TN2 = 2 huevos, TN3 = 3 huevos), orden de nacimiento (P1 = primer polluelo, P2 = segundo polluelo, P3 = tercer polluelo) y año (1980, 1981). Se obtienen de este modo 12 categorías demográficas.

Para determinar si había diferencias de tamaño entre polluelos de diferentes categorías, según el tamaño de la nidada, el orden de nacimiento y los años estudiados se usaron las pruebas no paramétricas de Mann-Whitney y de Kruskal-Wallis, ya que los datos no presentaron una distribución normal. En el caso de la comparación de los tamaños entre hermanos, se usó la prueba de Wilcoxon por categorías para datos apareados (Zar, 1974).

Se obtuvo la probabilidad de nacimiento, definida como el número de polluelos nacidos/número de huevos puestos; la sobrevivencia de las crías definida como el número de polluelos sobrevivientes a 20 días de edad/número de polluelos nacidos y el éxito reproductivo definido como el número de polluelos sobrevivientes por nido a 20 días de edad.

#### D. RESULTADOS.

##### Densidad de la nidificación.

La densidad promedio de nidificación para las zonas de colinas rocosas fué de 9.5 (d.e. = 3.6, N = 26) nidos/100 metros cuadrados. En los valles, la densidad promedio de nidificación fué de 71 (d.e. = 7.6, N = 62) nidos/100 metros cuadrados. Estas densidades están entre las más altas reportadas hasta la fecha para especies de la Tribu Larini, bajo condiciones de visibilidad completa por ausencia de obstáculos como vegetación o desniveles del sustrato como en el caso de gaviotas que anidan en acantilados (Cuadro III). Esto se observa especialmente en el caso de los valles de Isla Rasa, en donde ni piedras ni vegetación obstaculizan la visibilidad y, sin embargo, encontramos las densidades más altas.

##### Tamaño de la nidada e intervalo de eclosión.

En 1980, el tamaño promedio de la nidada observada en los lotes A y B de las zona de colinas rocosas fué de 1.63 (d.e. = 0.67, N = 40) y 1.55 (d.e. = 0.60, N = 40) huevos/nido, respectivamente. Para los lotes C y D de la zona de valles fué de 1.68 (d.e. = 0.56, N = 40) y 1.80 (d.e. = 0.53, N = 40) huevos/nido respectivamente. Para 1981 el tamaño promedio de la nidada fué de 2.05 (d.e. = 0.69, N = 58) huevos/nido para los valles (Cuadro VI). El tamaño de la nidada difirió significativamente en 1980 entre nidadas de colinas rocosas y valles, (N = 160, Z = 9.358, P <<<.001) (Cuadro VI).

Entre 1980 (N = 80) y 1981 (N = 58), la diferencia en el tamaño de la nidada en el valle resultó significativa (Z = 38.8, P <<<.001) ya que la proporción de nidos con uno y dos huevos fué menor y con tres mayor, para 1981 que para 1980 (Cuadro VI).

El intervalo promedio de eclosión de todos los polluelos observados fué de 1.40 días (d.e. = 1.25, N = 72).

CUADRO VI. PROBABILIDAD DE NACIMIENTO, SOBREVIVENCIA DE LOS POLLUELOS Y EXITO REPRODUCTIVO DE *Larus heermanni* EN LOTES DE 1980 Y 1981, SEGUN EL TAMAÑO DE LA NIDADAA.

Año		1980		1981
Lote		Roca	Valle	Valle
No. Nidos		80	80	58
TN1	nidos	39	25	12
	huevos	39	25	12
	huevos sobrevivientes	17	9	7
	Probabilidad de nacimiento	0.44	0.36	0.58
	polluelos	17	9	7
	polluelos sobrevivientes	2	6	4
	Polluelos sobrevivientes/ número de huevos puestos	0.05	0.24	0.33
	Sobrevivencia	0.12	0.67	0.57
	Exito reproductivo	0.05	0.24	0.33
TN2	nidos	35	50	31
	huevos	70	100	62
	huevos sobrevivientes	48	91	57
	Probabilidad de nacimiento	0.69	0.91	0.92
	polluelos	48	91	57
	polluelos sobrevivientes	6	28	25
	Polluelos sobrevivientes/ número de huevos puestos	0.09	0.28	0.40
	Sobrevivencia	0.13	0.31	0.44
	Exito reproductivo	0.17	0.56	0.81
TN3	nidos	6	5	15
	huevos	18	15	45
	huevos sobrevivientes	17	12	44
	Probabilidad de nacimiento	0.94	0.80	0.98
	polluelos	17	12	44
	polluelos sobrevivientes	2	8	17
	Polluelos sobrevivientes/ número de huevos puestos	0.11	0.53	0.38
	Sobrevivencia	0.12	0.67	0.39
	Exito reproductivo	0.33	1.6	1.13
Tamaño de nidada (promedio ± desviación estandar)		1.61±0.64	1.74±0.55	2.05±0.69

### Sincronía de nacimientos.

Para 1980 el lapso que abarcó el nacimiento de los polluelos del primer 90 % de los nidos de la muestra fué de 26 días. Para 1981 el lapso fué de 16 días (Cuadro VII). El promedio y desviación estándar del tiempo que tarda en nacer el 100 % de los polluelos de ambos años se muestran en esta misma tabla, observándose que la sincronía de nacimientos fué mayor en 1981 que en 1980.

### Probabilidad de nacimiento de los polluelos.

La probabilidad de nacimiento de los polluelos no difirió significativamente entre colinas rocosas y valles, en 1980 ( $N = 265$ ,  $\chi^2 = 11.85$ ,  $g.l. = 1$ ,  $P < .005$ ). La probabilidad de nacimiento de los polluelos, según el tamaño de la nidada, se encontró significativamente diferente siendo el principal contribuyente a ésta significancia los nidos con un huevo, ya que para éste tamaño de nidada la mortalidad de huevos es mucho mayor que para los otros ( $N = 265$ ,  $\chi^2 = 15.15$ ,  $g.l. = 2$ ,  $P < .001$ ) (Cuadro VI). La mayor probabilidad de nacimiento de los polluelos se presenta en nidadas de 3 huevos.

### Sobrevivencia de los polluelos.

La sobrevivencia de los polluelos difirió significativamente entre ambas zonas ( $N = 233$ ,  $\chi^2 = 13.51$ ,  $g.l. = 1$ ,  $P < .001$ ), siendo menor para la zona de colinas rocosas (Cuadro VI). Dentro del área de valles la sobrevivencia de los polluelos no difirió significativamente entre ambos años (1980:  $N = 112$ , 1981:  $N = 108$ ,  $\chi^2 = 0.0384$ ,  $g.l. = 1$ , no hubo diferencias significativas, por lo cual en las siguientes pruebas se juntaron los datos de ambos lotes de cada zona. Se encontró que la sobrevivencia de los polluelos no difería significativamente para ninguno de los tres tamaños de nidada ni entre los dos años muestreados (Cuadro VIII).

La sobrevivencia entre polluelos según el orden de nacimiento no difirió significativamente en nidadas de dos ni de tres polluelos para 1980 ni 1981 (Cuadro VIII y Fig. 4).

Se observó que la proporción mayor de polluelos sobrevivientes siempre provenía de nidadas de 2 huevos.

En la Cuadro IX se muestra la edad de muerte de los polluelos de todos los grupos establecidos en ambos años, observándose que la mayor mortalidad se presenta en los primeros cinco días de vida, durante los cuales muere, aproximadamente, el 65 % de los polluelos, habiendo otro pico alrededor de los 24 y 26 días de edad.

CUADRO VII. DISTRIBUCION EN EL TIEMPO DE LOS NACIMIENTOS DE LOS POLLUELOS DE *Larus heermanni* EN LAS MUESTRAS DE NIDOS DE 1980 (N = 160) Y 1981 (N = 58), A PARTIR DEL NACIMIENTO DEL PRIMER POLLUELO EN CADA MUESTRA.

Día	1980			1981		
	No. Nac.	No. Acum.	% Acum.	No. Nac.	No. Acum.	% Acum.
1	14	14	8.75	13	13	22.41
3	0	14	8.75	12	25	43.10
5	6	20	12.50	8	33	56.90
7	2	22	13.75	4	37	63.80
9	1	23	14.38	8	45	77.60
11	1	24	15.00	4	49	84.50
13	9	33	20.63	1	50	86.21
15	6	39	24.38	1	51	87.93
16						*
17	6	45	28.13	2	53	91.40
19	7	52	32.50	4	57	98.30
21	8	60	37.50	0	57	98.30
23	35	95	39.38	1	58	100.00
25	40	135	84.38			
26			*			
27	17	152	95.00			
29	7	159	99.38			
31	1	160	100.00			
media (1980) = 20.0 + 7.88			media (1981) = 6.79 + 5.75			

No. Nac. = número de nacimientos en el día

No. Acum. = número acumulado de nacimientos a partir del primero

% Acum. = porcentaje acumulado de los nacimientos

\* = nacimiento de aproximadamente el 90 % de los polluelos de la muestra de ese año.

CUADRO VIII. SOBREVIVENCIA HASTA 20 DIAS DE EDAD DE LOS POLLUELOS DE *Larus heermanni* DE LOS LOTES, SEGUN EL ORDEN DE NACIMIENTO Y EL TAMAÑO DE NIDAD DE PROCEDENCIA PARA LOS DOS AÑOS ESTUDIADOS

Año	TN	#	N	Sobrevivencia	X <sup>2</sup>	P
1980 Valle	1	1	23	7/23		
	2	1	52	17/41	0.85	NS
		2		13/40		
	3	1	5	3/5	1.83	NS
2		1/4				
3		1/3				
Comparación del 1er. polluelo en TN1, 2 y 3					0.62	NS
1981 Valle	1	1	12	6/12		
	2	1	31	9/31	0.29	NS
		2		12/31		
	3	1	15	7/15	0.56	NS
2		6/15				
3		5/15				
comparación del 1er. polluelo en TN1, 2 y 3					0.71	NS

TN = tamaño de nidada

# = polluelo según su orden de nacimiento

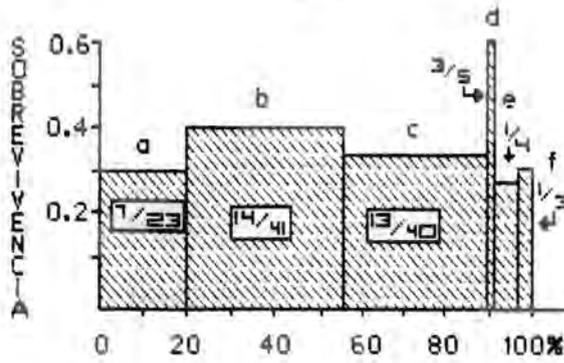
N = Número de nidos

Sobrevivencia = número de polluelos sobrevivientes/número de polluelos nacidos

X<sup>2</sup> = Resultado de la prueba de chi-cuadrado

P = Significancia del análisis de chi-cuadrado

1980



1981

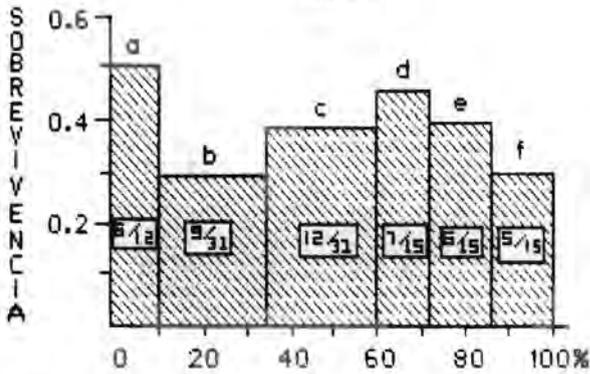


Figura 4. Sobrevivencia de los polluelos según su orden de nacimiento y proporción perteneciente a cada categoría. a: polluelo en nidada de 1 huevo, b: primero en nidada de 2, c: segundo en nidada de 2, d: primero en nidada de 3, e: segundo en nidada de 3, f: tercero en nidada de 3.

CUADRO IX. EDAD AL MORIR DE LOS 348 POLLUELOS DE *Larus heermanni* NACIDOS. DATOS DE TODOS LOS GRUPOS DE 1980 Y 1981.

Edad (días)	No. de polluelos muertos	% de polluelos muertos	% acumulado de polluelos muertos
1	88	25.4	
2	78	22.5	47.9
3	28	8.1	56.0
4	14	4.0	60.0
5	16	4.6	64.6
6	5	1.4	66.0
7	1	0.3	66.3
8	0	0.0	66.3
9	1	0.3	66.6
10	2	0.6	67.2
11	1	0.3	67.5
12	1	0.3	67.8
13	0	0.0	67.8
14	2	0.6	68.4
15	1	0.3	68.7
16	0	0.0	68.7
17	0	0.0	68.7
18	3	0.9	69.6
19	7	2.0	71.6
20	5	1.4	73.0
21	1	0.3	73.3
22	6	0.6	73.9
23	2	0.6	74.5
24	9	2.6	77.1
25	1	0.3	77.4
26	16	4.6	82.0
27	1	0.3	82.3
28	2	0.6	82.9

### Éxito Reproductivo.

El éxito reproductivo (Cuadro VI) para 1980 fue, en la zona de colinas rocosas de 0.05, y 0.17 y 0.25 crías por pareja para nidadas de uno (N = 39), dos (N = 35) y tres (N = 6) polluelos, respectivamente; para el área de valles para los mismos tamaños de nidada, el éxito reproductivo fue de 0.21 (N = 25), 0.56 (N = 50) y 2.0 (N = 5), respectivamente. En 1981 el éxito reproductivo para esos mismos tamaños de nidada (N = 12, 32 y 13, respectivamente) fue de 0.33, 0.83 y 1.13, respectivamente. La probabilidad por huevo de producir un polluelo a edad de volar (Cuadro VI) fue, para 1980, en el área de colinas rocosas de 0.05, 0.09 y 0.11 para nidadas de uno (N = 39), dos (N = 70) y tres (N = 18) polluelos; para el área de valles y los mismos tamaños de nidada la probabilidad fue de 0.21 (N = 25), 0.29 (N = 100) y 0.67 (N = 15), respectivamente. En 1981 las probabilidades respectivas por los tamaños de nidada mencionados fueron de 0.33 (N = 12), 0.42 (N = 60) y 0.38 (N = 45) (Fig. 4).

### Tamaño inicial y crecimiento de los polluelos.

Los coeficientes de correlación del peso, con los demás parámetros de los polluelos fueron: con culmen,  $r = 0.8344$ ,  $P < 0.005$ , con longitud de ala,  $r = 0.9230$ ,  $P < 0.005$  y con tarso  $r = 0.9186$ ,  $P < 0.005$  (N = 108). Por ello se seleccionó la longitud del ala como parámetro de crecimiento del polluelo.

Para 1980 el tamaño de la muestra de nidadas con tres polluelos fue insuficiente para realizar un análisis estadístico para diferencias entre hermanos y entre tamaños de nidada, con este tamaño de nidada. Para 1980 el tamaño de la muestra de parejas de hermanos de 10 o más días de edad fue insuficiente para realizar un análisis estadístico entre hermanos en nidadas de dos y tres polluelos (Cuadro X y Apéndice).

La comparación de la longitud del ala al nacer, en nidadas con dos polluelos no mostró una diferencia significativa entre ellos para 1980 ni para 1981. En 1981, la comparación de la longitud del ala al nacimiento entre hermanos en nidadas con tres polluelos, tampoco mostró diferencias significativas. Por lo anterior se agruparon los datos de los hermanos para dividirlos, a su vez, según el tamaño de la nidada.

La comparación de la longitud del ala al nacimiento entre polluelos de diferentes tamaños de nidada y de diferentes años no mostró diferencias significativas (Figs. 6a y 6b). La comparación de la longitud del ala a los ocho días de edad entre hermanos no se pudo llevar a cabo por carecer de una muestra representativa; entre nidadas de uno y dos polluelos no mostró diferencias significativas para 1980. La comparación de la longitud del ala a los 20 días de edad entre hermanos y entre tamaños de nidada, en 1981, no mostró diferencias significativas.

CUADRO X. RESULTADOS DE LOS ANALISIS DE DIFERENCIAS EN EL TAMAÑO DEL ALA DE LOS POLLUELOS DE *Larus heermanni*.

Categorías de polluelos según el orden de nacimiento	Tamaño de nidada	Año
P1	TN1	1980
P1-P2	TN2	
P1-P2-P3	TN3	
P1	TN1	1981
P1-P2	TN2	
P1-P2-P3	TN3	

Entre hermanos (Wilcoxon)	Entre tamaños de nidada	Entre años Mann-Whitney
1980: Diferencia del tamaño inicial del ala en TN2 = NS.	1980: Diferencia del tamaño inicial del ala = NS. Mann-Whitney	Diferencia del tamaño inicial del ala = NS.
1981: Diferencia del tamaño inicial del ala en TN2 = NS.	1981: Diferencia del tamaño inicial del ala = NS. Kruskal-Wallis	
Diferencia del tamaño inicial del ala en TN3 = NS.		
1980: Diferencia del tamaño del ala a los 10 días: muestra insuficiente de P2.	1980: Diferencia del tamaño del ala a los ocho días = NS entre TN1 y TN2. Mann-Whitney	Diferencia del tamaño del ala a los ocho días P = 0.0017
1981: Diferencia del tamaño del ala a los 20 días en TN2 = NS.	1981: Diferencia del tamaño del ala a los 20 días = NS. Kruskal-Wallis	
Diferencia del tamaño del ala a los 20 días en TN3 = NS.		

P1 = polluelo único de nidadas de un huevo o primer polluelo de nidadas mayores.

P2 = segundo polluelo de la nidada.

P3 = tercer polluelo de la nidada.

TN1 = nidada con un huevo.

TN2 = nidada con dos huevos.

TN3 = nidada con tres huevos.

= las categorías encerradas en un rectángulo carecieron de suficientes datos para poder llevar al cabo un análisis estadístico.

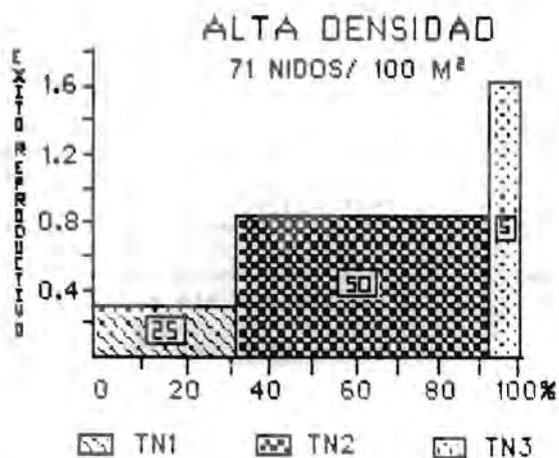
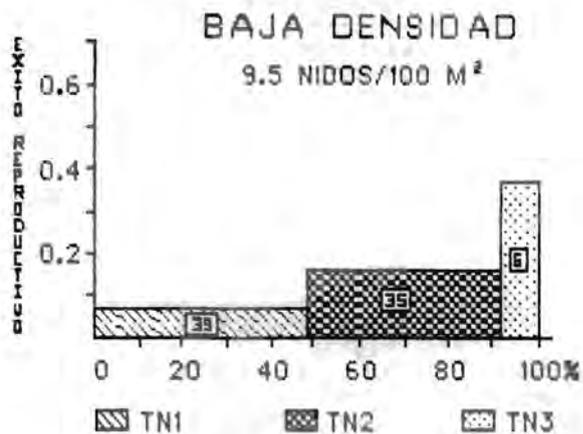
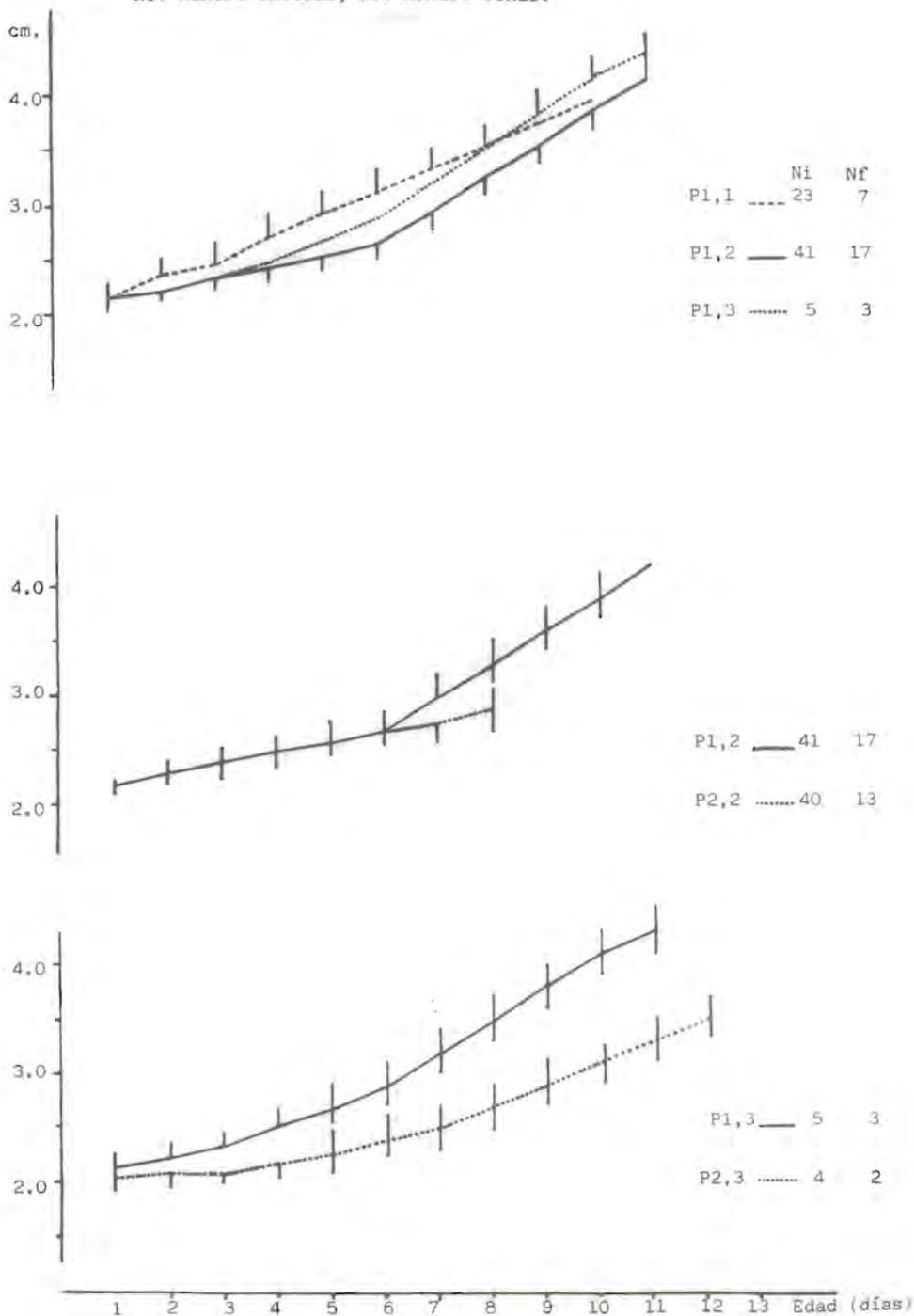
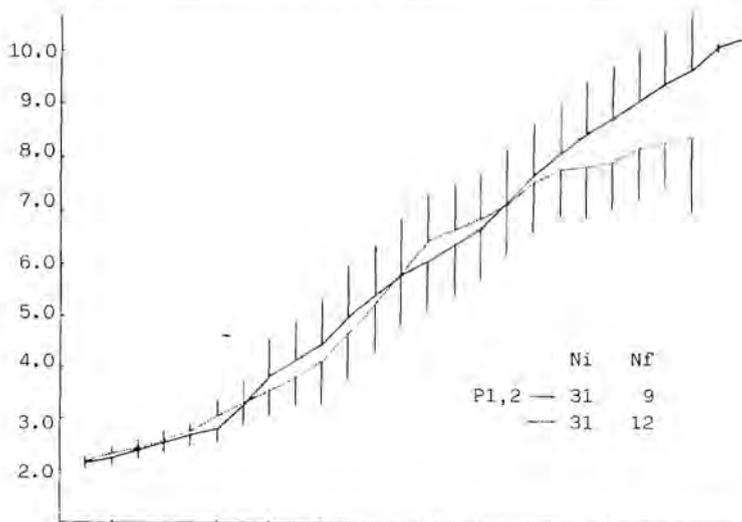
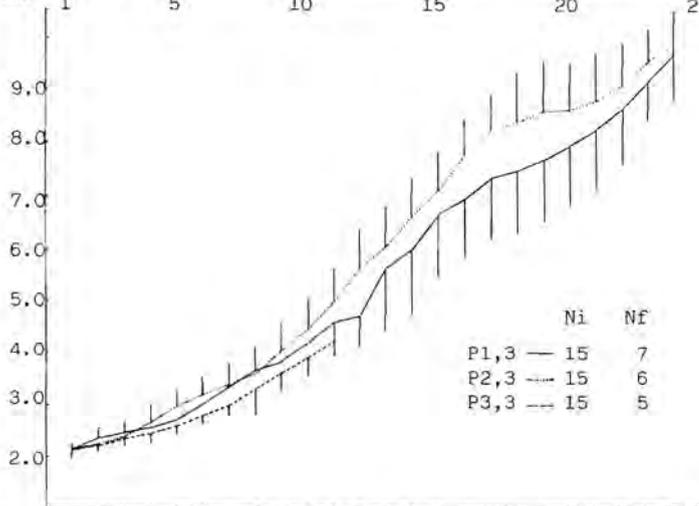
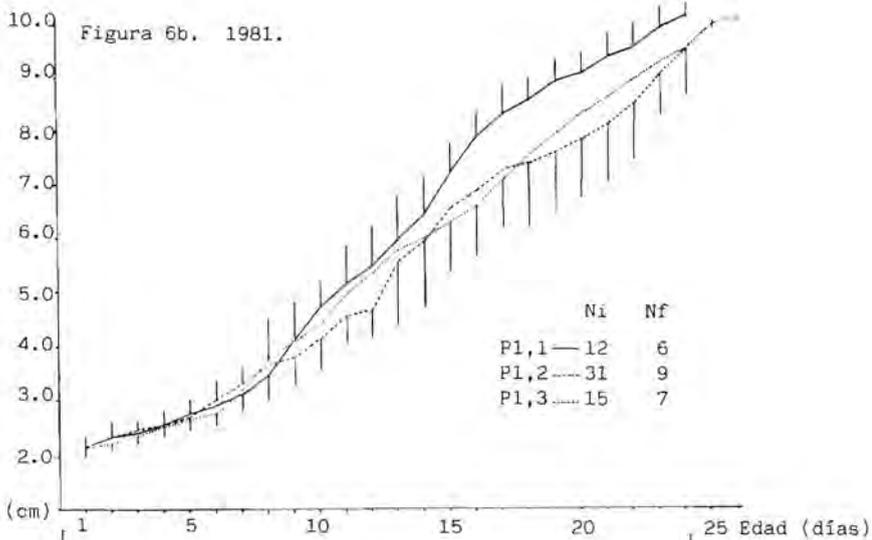


Figura 5. Éxito reproductivo de los nidos según la densidad de anidación y el tamaño de la nidada, para 1980.  
TN1= nidada con un huevo, TN2= nidada con dos huevos,  
TN3= nidada con tres huevos.

Figura 6a. Crecimiento del ala de los polluelos en 1980.  
 Ni: número inicial, Nf: número final.





La comparación de la longitud del ala a los ocho días de edad, entre polluelos de los dos años estudiados mostró que existía una diferencia a un nivel de confiabilidad de  $P = 0.0017$ . Por lo cual se observa una diferencia en las tasas de crecimiento exclusivamente entre polluelos nacidos en los dos diferentes años estudiados.

## E. DISCUSION.

### Sincronía de Nidificación

La distribución de las frecuencias de los nacimientos de los polluelos nos indica que en 1980 el proceso de ovoposición tardó más días que en 1981, además de que, en un principio se inicia un número menor de nidos. Gochfeld (1980), al discutir la sincronía de la reproducción de las aves marinas, señala seis factores con efectos sincronizadores y desincronizadores: 1. el ciclo anual, 2. la accesibilidad del alimento, 3. nieve, hielo y agua que cubran los sitios de nidificación, 4. el clima, 5. las interacciones sociales, y 6. la depredación. Por otro lado, se ha visto que, en algunas especies (Perrins, en Gochfeld, 1980), la accesibilidad del alimento en la época de la formación de los huevos es un factor importante al ejercer un fuerte efecto en el calendario de la puesta. Los resultados de la sincronía en este trabajo podrían indicar una menor abundancia de recursos alimenticios en 1980 (ver sección III de este capítulo), por lo que las aves requirieron de un mayor tiempo para obtener las reservas necesarias para la ovoposición.

### Probabilidad de nacimiento y sobrevivencia de los polluelo.

#### Densidad de nidificación, paso de personas y efecto de borde.

La diferencia en la densidad de nidificación se manifiesta, principalmente, en relación al sustrato y factores que covarian con el mismo. En las colinas rocosas hay, principalmente, rocas de diversos tamaños, entre cuyas cavidades se acumula el guano. Solamente en estas cavidades es en donde las gaviotas pueden establecer sus nidos. En cambio en los valles, que son planos y se encuentran totalmente cubiertos de guano no hay, virtualmente, ningún obstáculo para la nidificación en grandes concentraciones. En las colinas rocosas hay una mayor exposición a los vientos y, por lo tanto son más frías durante la noche y más frescas en el día; frecuentemente la presencia de piedras de mediano tamaño brindan a los polluelos o adultos la posibilidad de resguardarse del viento o el sol. El suelo de los valles es más húmedo debido a que el guano que lo cubre absorbe y retiene la humedad por más

tiempo en comparación del sustrato rocoso de las colinas.

Dado que no hubo diferencias significativas en la mortalidad de los polluelos entre los lotes dentro de las zonas de colinas ni entre los lotes dentro de los valles, podemos decir que la mortalidad en las áreas de colinas rocosas no se incrementó con el paso de las personas. Los nidos de la periferia de las colonias establecidas en los valles, tampoco presentan mayor mortalidad que los nidos del área central, es decir que, por los métodos estadísticos utilizados no se detecta que exista un "efecto de borde". Esto nos permite inferir que, muy posiblemente las ratas, como único depredador terrestre potencial, no tienen un efecto notable sobre la mortalidad de huevos o polluelos. La validez de esta inferencia fué comprobada en 1987, cuando se llevó al cabo una colecta de ratas en diferentes áreas de la isla. El análisis de sus contenidos estomacales reveló que más del 95 % de su dieta estaba constituida por vegetales (L. Vadillo, com. pers.).

#### Tamaño de la nidada.

El tamaño de la nidada con mayor éxito reproductivo fué, en todos los casos, el de tres huevos, aunque el más frecuente haya sido, en todos los casos, el de dos huevos. Esto nos indica que, para la población que anida en la isla existe algún factor que está favoreciendo los tamaños de nidada grandes.

Por otro lado, observamos que el tamaño de nidada promedio se incrementó de 1980 a 1981. Si, como ha sido demostrado por algunos investigadores (Lack, 1947, 1954, 1966, 1968; Stearns, 1976) el tamaño de la nidada puede variar de acuerdo a la abundancia del alimento, éste podría ser uno de los factores involucrados en este caso particular. Si el alimento es variable la estrategia más favorable será la de presentar un tamaño de nidada capaz de variar. Si el alimento es escaso la táctica más adaptativa será la de producir menos crías, cada una de las cuales recibirá más alimento; así los padres obtienen una mayor adecuación individual.

La distribución de la sardina Monterey (*Sardinops sagax*), principal alimento de la gaviota parda, se ha descrito de la siguiente forma (Sokolov y Wong, 1973): la sardina Monterey se encuentra durante el invierno en la zona central del Golfo de California, frente a las bahías de Guaymas y Yávaros en Sonora, en donde desova. Los huevos y larvas son transportados por las corrientes, formando parte del zooplankton, hacia las costas de Baja California. En primavera los adultos se desplazan hacia el norte a lo largo de la costa de Baja California, correspondiendo con el aumento en la temperatura superficial del agua. Ambas poblaciones llegan a la región de las Grandes Islas, caracterizada por su baja temperatura superficial del agua y alta productividad. En esta zona ambas poblaciones se entremezclan y se realiza el reclutamiento de juveniles a la población adulta en el verano. Esta es la misma zona en que se encuentra la isla

Rasa y otras islas con enormes colonias de reproducción de aves marinas.

La flota sardinera de Sonora realiza sus capturas principalmente entre Guaymas y la región de las Grandes Islas. Analizando las capturas entre las temporadas de 1969-70 y 1982-83 (Cuadro XI) se observa que la sardina capturada aumentó de 1980 a 1981. Incluso la captura por unidad de esfuerzo aumentó entre estos dos años (Lluch-Belda et al., 1986). La captura por viaje se incrementó de aproximadamente 12 a 15 toneladas métricas entre ambas temporadas. Sin embargo no podemos suponer que la gaviota parda explota la sardina de igual forma que lo hace la flota sardinera, por lo cual las capturas de ésta pueden o no reflejar la abundancia del recurso desde el punto de vista de la gaviota. Por ello solamente se puede decir que la variación en la reproducción de las aves correspondió con una variación en la captura de sus presas por la flota pesquera. Esta variación no tuvo un efecto diferencial en la sobrevivencia de los polluelos según su tamaño de nidada ni su orden de nacimiento. Sin embargo ver Urrutia (1988).

El hecho de que los nidos con un huevo presentaran una mayor proporción de pérdida de huevos podría ser el resultado de que éstas nidadas fueran producidas por individuos más jóvenes y, consecuentemente, menos experimentados en la anidación e incubación. Una característica del individuo que se ha visto que puede influir sobre el tamaño de nidada y que aquí no está considerada es la edad. Se ha observado, en varias especies de aves marinas (Richdale, 1949; Coulson y White, 1958; Coulson, 1963; Mills, 1973), que el tamaño de la nidada se incrementa con la edad y que, además, los territorios de individuos más jóvenes se encuentran ubicados en zonas más desfavorables que los de individuos de mayor edad. Dado que en el área de colinas rocosas la nidada más frecuente es la de un huevo, se podría suponer que en esta zona, que presenta la menor sobrevivencia de polluelos, es en donde anidan los individuos más jóvenes. Las zonas de valles, más favorables, son ocupadas por individuos de más edad y experiencia.

Por otra parte, el que el tamaño de nidada más exitoso haya sido el de tres huevos, indica que éste es el que produce, proporcionalmente, el mayor número de polluelos. Este fenómeno, a diferencia de indicar una limitante en la cantidad de alimento, sugiere a la depredación de los polluelos, independientemente de su tamaño de nidada de procedencia, como un factor importante en el éxito reproductivo para la gaviota parda (ver Cap. 3). O sea que, si la probabilidad de pérdida individual de polluelos por depredación es alta, será adaptativo y, relativamente poco costoso, producir un huevo más que el número óptimo de polluelos que se puedan criar. Esto es particularmente cierto en especies que, como la gaviota parda, producen huevos pequeños en relación al tamaño de su cuerpo (10 % aproximadamente), por lo cual producir un huevo más no resulta en una inversión adicional demasiado grande. En este caso la producción de nidadas de tamaños menores dependerá de la edad del individuo o la

CUADRO XI. CAPTURA DE SARDINA MONTERREY POR LA FLOTA SARDINERA DEL PUERTO DE GUAYMAS, SONORA DURANTE LAS TEMPORADAS DE 1979-80 A 1982-83 (Lluch-Belda et al. 1986).

Temporada	C.T.M.	C.P.U.E.	N.E.
1969-70	12,000	12	23
1970-71	18,000	14	30
1971-72	32,000	17.5	32
1972-73 *	10,000	6	32
1973-74	16,000	10	25
1974-75	32,500	18	36
1975-76	50,000	20	37
1976-77 *	8,000	4	37
1977-78	29,000	9	46
1978-79	24,000	8	47
1979-80	65,000	12	54
1980-81	87,000	15	57
1981-82	61,000	12	67
1982-83 *	63,000	11	70

C.T.M. = Captura en toneladas métricas.

C.P.U.E. = Captura de la flota por unidad de esfuerzo.

N.E. = Número promedio de embarcaciones operantes.

\* = Temporada en que ocurrió el fenómeno de "El Niño".

abundancia del alimento disponible.

#### Tamaño inicial y tasa de crecimiento.

Las pruebas utilizadas no detectaron una diferencia significativa en los tamaños de los polluelos ni al nacimiento ni a los 20 días de edad, debida al tamaño de la nidada de origen ni al orden de nacimiento. Al nacimiento tampoco se detectó una diferencia significativa entre polluelos nacidos en 1980 y 1981. Sin embargo, a los ocho días de edad, los tamaños del ala, comparados entre 1980 y 1981 resultaron significativamente diferentes.

Estos resultados indican que factores diferentes al tamaño de la nidada y al orden de nacimiento afectan más intensamente el éxito reproductivo, a través de su efecto en las tasas de crecimiento. Uno de estos factores puede ser la variabilidad interanual en la abundancia del alimento (ver Sección III de este Capítulo).

En esta sección se demuestran diferencias significativas entre los dos años estudiados en algunos de los parámetros de las estrategias de ciclos de vida de una muestra de individuos de la población de la gaviota parda que anida en Isla Rasa. Las principales diferencias encontradas fueron:

1. El tamaño de la nidada entre ambos años.
2. La tasa de crecimiento de los polluelos entre ambos años.
3. La sobrevivencia de los polluelos entre ambas áreas de anidación (colinas rocosas y valles).

La aparición, en conjunto, de las diferencias de los puntos 1 y 2, nos sugieren como posible factor determinante, una diferencia en la abundancia del alimento entre ambos años. Al disminuir el tamaño de la nidada en un año con menor abundancia de alimento, se puede dedicar una mayor cantidad de recurso a cada cría. Sin embargo, es importante hacer notar aquí que la correlación de estos factores con la abundancia del alimento no implica, necesariamente, una causalidad. La diferencia del punto 3 sugiere un factor diferente, posiblemente la depredación (ver Cap. 3), como determinante en las estrategias reproductivas de esta especie.

### III. ALIMENTACION DE LAS CRIAS.

#### A. INTRODUCCION.

Varios autores (Lack, 1954; Cody, 1966; Klomp, 1970) han propuesto que el tamaño de la nidada será seleccionado, evolutivamente y en forma principal, por la cantidad de alimento disponible en el medio. Por lo tanto, si el alimento es abundante, predecible y fácil de obtener, los polluelos en nidadas grandes recibirán suficiente alimento, pero si es escaso, impredecible o difícil de obtener, y si el tamaño de la nidada no disminuye, entonces cada polluelo recibirá menos alimento que el necesario para sobrevivir. La reducción del tamaño de la nidada puede ocurrir durante la fase de formación de los huevos, ya que algunas especies de aves producen un número variable de huevos dependiendo de la cantidad de reservas que logran almacenar en la etapa previa a la formación de los huevos. Esto ocurre si existe algún factor del ambiente que le permita al individuo "predecir" qué disponibilidad de alimento habrá durante la época de crianza. En este caso vemos que estas especies han desarrollado la estrategia de presentar un tamaño de nidada variable, adoptando tácticas diferentes en respuesta al recurso; su táctica será de aumentar la nidada con recursos abundantes y de disminuirla con recursos escasos. Si el alimento es impredecible dentro de una estación dada, la reducción del tamaño de la nidada puede ocurrir durante la época de crianza de los polluelos, por mortalidad diferencial de éstos.

La abundancia del alimento no solamente es importante durante la fase de formación de los huevos. En el caso de organismos cuyas crías dependen de los adultos para su alimentación, durante un tiempo posterior a su nacimiento, la abundancia del alimento, durante este lapso, será importante para determinar el número de crías que se puedan producir. Por ejemplo, Lack (1954) demostró en Parus major que, conforme aumenta el tamaño de la nidada cada cría recibe, proporcionalmente, menos alimento. En muchos casos (Lack, 1954) la probabilidad de sobrevivencia de las crías está en relación con el tamaño que éstas hayan alcanzado cuando se independicen de los padres. Entonces, serán favorecidos los individuos que disminuyan su tamaño de nidada en respuesta a condiciones de menor cantidad del alimento y aumentan, proporcionalmente, la inversión en cada cría producida. A éste respecto, se ha demostrado (Howe, 1976 en Braun y Hunt, 1983; Stearns, 1976; Braun y Hunt, 1983) que, en algunas especies (de los géneros Sula, Rissa y otros) y bajo ciertas condiciones de escasez de alimento, se presenta una competencia entre hermanos que se manifiesta, normalmente, con la muerte de el o los más pequeños de ellos. En este caso, se observa una selección a favor de nidadas en donde las crías difieran en tamaño, ya que, de esa

forma, la eliminación de una cría, se llevará al cabo con el menor gasto de energía y tiempo posible, haciendo máxima así, la adecuación de la cría que queda (Hahn, 1981; Howe, 1976 en Brown y Hunt, 1983; Stearns, 1976; Brown y Hunt, 1983; Lack, 1954, 1966; Parsons, 1975; Nisbet y Cohen, 1975). Una forma de llegar a esta diferencia en la capacidad competitiva de las crías es por medio de la asincronía de sus nacimientos.

Existen varias tácticas reproductivas que se pueden adoptar para controlar el número de crías a producir en cada evento reproductivo. El número de crías puede estar inicialmente limitado, como en el caso de aves de puesta determinada (Klomp, 1970) o no estarlo, como en las ponedoras indeterminadas. La cantidad de recursos disponibles y la probabilidad de muerte del organismo también influirán en sus tácticas reproductivas. Si el alimento es predecible, un ave que sea ponedora indeterminada tendrá la opción de variar, de forma adaptativa, el tamaño de la nidada de acuerdo a las reservas que ha logrado acumular. Si, por el contrario, el alimento no es predecible, será más adaptativo ajustar el tamaño de la nidada al número máximo de polluelos que se pueden criar bajo condiciones óptimas de abundancia de alimento. Si el alimento resulta abundante lograrán criar a todos los polluelos, pero si no lo es las crías extra deberán ser eliminadas durante la etapa de crianza. En muchas especies la mortalidad diferencial de los polluelos ocurre por agresión física de los padres a los polluelos, de los polluelos más grandes hacia los más pequeños o por la falta de alimento por negligencia de los padres. El análisis de estos factores es necesario para conocer las causas de mortalidad para la especie que nos interesa, en las diferentes etapas de su ciclo de vida.

## B. ANTECEDENTES Y OBJETIVOS.

Se observaron diferencias en el tamaño de las nidadas, tasas de crecimiento de las crías y el tamaño de las crías de edad entre los dos años estudiados, que sugieren que la cantidad del alimento fue mayor para 1981 que para 1980 (sección anterior de este Capítulo). La Sardina Monterrey (*Sardinops sagax*) es la especie más común en la dieta de la gaviota parda (L. Urrutia, com. pers. y obs. pers.). La abundancia de esta especie no fue medida directamente, sin embargo, el análisis de los datos de captura anual de la Sardina Monterrey por la flota pesquera de Guaymas y la captura por unidad de esfuerzo (Lluch-Belda et al., 1986) explican que la abundancia de este pez fue mayor para 1981 que para 1980. Al puerto de Guaymas entra cerca del 80 % de la captura total de la sardina del estado de Sonora. En este estado se captura entre el 50 y el 75 % de la sardina que se pesca en el Golfo de California. Con el fin de ver si existe alguna relación de la abundancia del alimento con parámetros tales como la tasa

de crecimiento de los polluelos y el éxito reproductivo se observaron también las frecuencias de solicitud de alimento y las tasas con que los polluelos recibían alimentación. Otra forma indirecta de estimar la cantidad de alimento disponible en el medio es por medio del análisis de las tasas de alimentación de los polluelos en los dos años, así como de algunos de los parámetros reproductivos mencionados anteriormente. En esta sección del capítulo se lleva al cabo un análisis de este tipo para ambos años, en nidadas con uno, dos y tres polluelos y para cada polluelo según su orden de nacimiento con el fin de establecer:

- 1) si existe una diferencia en las frecuencias de solicitud de alimento y tasas de alimentación de los polluelos entre ambos años.
- 2) si existe una diferencia en las frecuencias de solicitud de alimento y tasas de alimentación entre polluelos de diferentes tamaños de nidada.
- 3) si existe una diferencia en las frecuencias de solicitud de alimento y tasas de alimentación para cada polluelo dentro de una misma nidada, o sea una alimentación preferencial por parte de los padres, o una competencia por el alimento entre las crías.

Existen especies en las que la mortalidad diferencial de los polluelos de una nidada está influida por la agresión física entre los polluelos de la misma nidada o la de los padres hacia aquellos. Aquí es conveniente aclarar que fueron prácticamente nulas las agresiones observadas entre los polluelos, o bien, del padre hacia éstos, por lo cual, la frecuencia de agresiones entre miembros de la misma familia no se analizó.

### C. METODOS

De la muestra de nidos marcados para obtener la información del capítulo anterior, se observaron nidos con 1, 2 y 3 polluelos respectivamente, durante 1980 (n = 16) y 1981 (n = 20). Los nidos estuvieron siempre en la orilla de la colonia, con el fin de tener la máxima visibilidad posible. La observación se hizo a unos 10 m. de la orilla de la colonia por medio de binoculares 8 X 30. Se podría producir un error de muestreo, si es que los individuos que anidan a la orilla de la colonia difirieran en su éxito reproductivo con respecto a los del centro de la colonia. Sin embargo, dado que las tasas de mortalidad de polluelos y tamaño de nidada no difirieron entre nidos del centro y la periferia, supusimos que los individuos anidantes ahí no presentan diferencias significativas con los que anidan en la

zona central. Además, ya que en la Isla Rasa no existen depredadores terrestres, el "efecto de borde" no se presenta en este caso.

El número de nidos observados para cada tamaño de nidada y año se muestra, junto con otros datos, en la Tabla XII.

En estos nidos se llevaron al cabo observaciones por el método "Focal" (J. Altmann, 1974). Las observaciones se grabaron en una cinta magnetofónica, transcribiéndose después, para luego ser codificados los datos para su análisis estadístico. Para este caso particular se observaron las conductas de: a) solicitud de alimento por los polluelos a los padres, y b) alimentación por parte de los padres a los polluelos. Estas conductas se describen en el capítulo 5, correspondiendo a la "Solicitud de Alimento" las descripciones de la Postura Horizontal y la de Sacudida de la Cabeza. A la conducta de "Alimentación" corresponde la descripción de Oferta de Alimento, siempre y cuando las crías recibieran el alimento, ya que, si éste era vuelto a ingerir por el adulto, no se consideraba como alimentación. Se anotó qué individuos estaban en el territorio (polluelos y adultos), el tiempo que cada polluelo solicitaba alimento del padre y la frecuencia con que lo recibía, así como si se trataba del primer polluelo, del segundo o del tercero. Cada período de observación focal en cada nido fue de 30 minutos. Las observaciones se llevaron al cabo entre las 0500 y las 1900 horas, por un promedio de siete horas diarias, cinco días a la semana, a partir del nacimiento de los polluelos y hasta la edad promedio de 35 días de 1980 y de 43 días en 1981. Los datos se agruparon para que las edades de los polluelos fueran equivalentes. Cada tamaño de nidada fue observado durante un tiempo semejante a todas las horas del día, se completaron un promedio de 20 horas de observación para cada tamaño de nidada para 1980 y de 33 horas por tamaño de nidada en 1981. Se calcularon las frecuencias de alimentación y duraciones de solicitud del alimento cada 100 min de observación para cada nido y estos valores fueron los que se utilizaron para las pruebas estadísticas que se mencionan a continuación. Como cada nido se observó varias veces, se calculó la frecuencia y la proporción de tiempo, sumando todos los períodos de observación.

Se utilizó la prueba de Wilcoxon para la comparación de los datos apareados de diferencias en la frecuencia de alimentación de los dos polluelos (hermanos) en nidadas de dos y de tres polluelos (tomando por parejas para detectar en donde recaía la diferencia), y la de U de Mann-Whitney para comparar esta misma conducta en nidadas de uno y dos polluelos, y para comparar nidadas iguales entre los dos años (Zar, 1974; Gibbons, 1974). Dado que la solicitud del alimento entre hermanos podría ser distinta a causa de la diferencia de edad, los análisis entre hermanos se llevaron al cabo con los datos en que aquellos tenían la misma edad. Esto se hizo ya que puede haber una diferencia en el nivel de actividad entre diversas edades y al comparar hermanos a un mismo tiempo, la diferencia de edades podría producir una diferencia en las solicitudes de alimento

observadas. Al comparar datos de hermanos de la misma edad se trata de eliminar esta posible fuente de error. Los datos de solicitud de alimento se analizaron por la prueba de Wilcoxon para determinar si había diferencias entre polluelos de una misma nidada y la de Mann-Whitney para comparaciones entre nidadas de diversos tamaños y entre ambos años estudiados.

#### D. RESULTADOS

##### Solicitud de Alimento.

Las crías solicitaron alimento según se muestra en el Cuadro XII en donde se ve que los tiempos más largos invertidos en esta conducta se observaron en 1980 y TN3. El tiempo invertido en solicitud de alimento difirió significativamente entre hermanos en nidadas de dos polluelos comparados a la misma edad para 1980 ( $N = 8$ ,  $.01 < P [T < 2] < .02$ ), pero no para nidadas de tres polluelos (en todos los casos  $N = 2$ ,  $T+ = 3$ ,  $P = .25$ ). Para 1981 la diferencia no resultó significativa para nidadas de dos polluelos ( $N = 9$ ,  $.05 < P [T < 5.5] < .1$ ), ni para nidadas de tres polluelos ( $N = 2$ ), para polluelo 1 vs. polluelo 2 ( $T+ = 0$ ,  $P > .5$ ), para polluelo 1 vs. polluelo 3 y 2 vs. 3 ( $T- = 1$ ,  $P = .5$ ).

La diferencia de tiempo, comparado entre tamaños de nidada de uno y dos polluelos no resultó significativa para 1980 ( $N_1 = 6$ ,  $N_2 = 8$ ,  $U = 20.5$ ,  $P > 0.2$ ), ni para 1981 ( $N_1 = 9$ ,  $N_2 = 9$ ,  $U = 34$ ,  $P > 0.2$ ). La comparación de los tiempos entre años tampoco demostró una diferencia significativa ( $N_1 = 14$ ,  $N_2 = 18$ ,  $U = 138.5$ ,  $P > 0.2$ ).

##### Alimentación de las Crías

Las frecuencias de alimentación (Cuadro XII) comparadas entre hermanos, en nidadas de dos polluelos resultaron significativamente diferentes para 1980 ( $N = 8$ ,  $.02 < P [T < 3] < .05$ ) y para 1981 ( $N = 9$ ,  $P [T < 3] < .02$ ), pero no para nidadas de tres, en ninguno de los dos años (en todos los casos  $N = 2$ ,  $T+ = 3$ ,  $P = .25$ ). Sin embargo, dado que la cantidad de alimento que el polluelo recibía en cada alimentación podía variar, la medida de frecuencia es solamente un parámetro aproximado del alimento recibido. La diferencia de frecuencias no resultó significativa al comparar nidadas de uno y dos polluelos para 1980 ( $N_1 = 6$ ,  $N_2 = 8$ ,  $U = 26.5$ ,  $P > .2$ ) ni para 1981 ( $N_1 = 9$ ,  $N_2 = 9$ ,  $U = 52$ ,  $P > 0.2$ ). Tampoco hubo una diferencia significativa en las frecuencias de alimentación comparadas entre ambos años ( $N_1 = 14$ ,  $N_2 = 18$ ,  $U = 156$ ,  $P > 0.2$ ).

CUADRO XII. TIEMPO INVERTIDO EN LA SOLICITUD DE ALIMENTO Y FRECUENCIA DE ALIMENTACION DE LOS POLLUELOS DE *L. heermanni* EN ISLA RASA.

			tiempo de solicitud de alimento/100 min de observación			Frecuencia de alimentación/100 min observac.			
			n	$\bar{x}$	$\pm$	s	$\bar{x}$	$\pm$	n
1980	TN1	P1,1	6	37 0'	31	30'	1.39	1.14	
	TN2	P1,2	8	43 6'	30	42'	1.78	1.99	
		P2,2	8	37 54'	34	42'	1.66	1.96	
	TN3	P1,3	2	44 0'	00	0'	0.45	0.05	
		P2,3	2	32 30'	00	30'	0.30	0.10	
P3,3		2	2 0'	1	0'	0.05	0.05		
1981	TN1	P1,1	9	25 0'	15	0'	1.08	0.95	
	TN2	P1,2	9	30 0'	19	30'	0.63	0.71	
		P2,2	9	29 12'	20	48'	0.70	0.69	
	TN3	P1,3	2	20 0'	20	0'	0.50	0.50	
		P2,3	2	20 0'	20	0'	0.40	0.40	
P3,3		2	40 0'	40	0'	0.40	0.40		

TN1 = nidada con un polluelo  
 TN2 = nidada con dos polluelos  
 TN3 = nidada con tres polluelos  
 P1,1 = polluelo único en nidada de uno  
 P1,2 = primer polluelo en nidada de dos  
 P2,2 = segundo polluelo en nidada de dos  
 P1,3 = primer polluelo en nidada de tres  
 P2,3 = segundo polluelo en nidada de tres  
 P3,3 = tercer polluelo en nidada de tres

## E. DISCUSION

Entre ambos años estudiados, las tasas de obtención de alimento por cada cría no difirieron significativamente, de acuerdo con la prueba estadística usada. Sin embargo, dada la naturaleza de la prueba y el tamaño de la muestra, una probabilidad mayor a .05 podría aún considerarse como significativa, hasta  $P = 0.2$ . Las probabilidades encontradas fueron siempre mayores a 0.2. Si atendemos a los resultados de la prueba, éstos nos indican que los adultos son capaces de mantener una tasa de alimentación relativamente constante para cada cría, al variar el tamaño de la nidada.

Se ha visto (Case, 1978) que la tasa de crecimiento de las crías está adaptada, en algunos casos, a la cantidad de alimento disponible para los padres en el medio y a la tasa de mortalidad infantil. De tal forma que, si la cantidad de alimento o su tasa de obtención es baja, será más adaptativo producir crías de crecimiento lento y una menor demanda de alimento por unidad de tiempo (Case, 1978; Ricklefs, 1984). Si el número de crías decrece, conforme disminuya la cantidad del alimento, la inversión realizada en cada cría se incrementa y, concomitantemente, la adecuación de cada cría se mantendrá más o menos constante (Williams, 1966; Gadgil y Bossert, 1970; Goodman, 1974; Brockelman, 1975; Hogstedt, 1980). En el caso de éste trabajo encontramos que de un año al otro hubo un aumento en el tamaño de la nidada. Esto puede indicar una capacidad de las aves de "predecir", fisiológicamente, según se explica en la sección anterior, la cantidad de alimento disponible y, como respuesta, producir un mayor o menor número de crías. Además, la variación entre años en la tasa de crecimiento de las crías puede indicar otra estrategia adaptativa a las condiciones de disponibilidad del alimento.

Entonces, a diferencia de varias aves marinas y de presa, en donde el control del tamaño de la nidada se lleva a cabo después del nacimiento de las crías (Nelson, 1966; Hahn, 1981; Nisbet y Cohen, 1975; Parsons en Braun y Hunt, 1983), se sugiere que, en este caso, dicho control se realiza antes de la ovoposición, durante la fase de producción folicular. Además, como lo discuten Hirshfield y Tinkle (1975), esto sólo se podrá realizar si la abundancia del alimento es predecible, a partir de aquella existente durante la etapa de formación de los huevos.

#### IV. PATRONES CONDUCTUALES, DESPLIEGUES Y VOCALIZACIONES DURANTE LA EPOCA DE LA REPRODUCCION.

##### A. INTRODUCCION

Con el fin de reconstruir una secuencia evolutiva de la forma más fidedigna posible, en cuanto a la conducta se refiere, se han utilizado tres métodos principales: a) Correlaciones de estructuras morfológicas de especies existentes, con estructuras iguales en especies extintas. Uno de los ejemplos más claros es la presencia de relieves endocraniales que reflejan ciertas capacidades cerebrales funcionales. b) Artefactos de la conducta. Por ejemplo, termiteros fosilizados que indican el patrón específico de su construcción. c) Estudios comparativos de la conducta de las formas actuales.

En el caso de las aves, en donde la fosilización es extremadamente poco frecuente, el tercer método ha sido, por mucho, el más utilizado. Este método supone, dentro del marco de la teoría evolutiva, que las semejanzas de conductas entre especies cercanamente emparentadas se deben a que esta misma conducta era presentada por un ancestro común (Heinroth, 1911; Lorenz, 1941; Moynihan, 1959; Tinbergen, 1959; Whitman, 1919).

El análisis de las diferencias interespecíficas en los patrones conductuales, ha llevado a varios autores a postular diversos orígenes posibles para estas diferencias (Campbell y Hodos, 1970; Ghiselin, 1976; Hodos, 1976). Dado que estos autores representan diversas corrientes de pensamiento se ha creado una confusión en la terminología utilizada. Hailman (1976) hace una síntesis bastante exhaustiva de la terminología referente al origen de los patrones conductuales. Hailman analiza el problema de la carencia de uniformidad en el uso de la nomenclatura, especialmente de términos como: homología, analogía, homoplacia y homogeneidad. El principal problema para la aplicación de estos términos a la conducta es la dificultad de determinar el origen de la misma. La dificultad, en el caso de la conducta, se incrementa respecto a caracteres morfológicos, por la escasa posibilidad de recurrir a un registro fósil.

Aunque existe una diversidad de opiniones de varios autores, en este trabajo se supone que la conducta, al igual que otras expresiones fenotípicas, está sujeta a presiones de selección y evolución.

La similitud de patrones conductuales de dos especies, al igual que otros caracteres (por ejemplo morfológicos) pueden deberse a: 1) Origen común en especies emparentadas. Si dos especies emparentadas con diferencias importantes en su ecología, experiencia ontogenética y morfología presentan conductas

comunes, éstas semejanzas conductuales pueden ser atribuidas a un origen común.

2) Evolución convergente hacia una función común. En éste caso, se utiliza el concepto de función como está definido por Hinde (1975) en su forma estricta: con referencia a fuerzas selectivas. Es decir, una conducta puede tener consecuencias negativas, neutras o positivas. Las consecuencias positivas son consideradas funciones o ventajas adaptativas.

3) Experiencias ontogenéticas comunes. En éste caso los efectos de la experiencia ontogenética común determinan la semejanza conductual. Sin embargo, la potencialidad de desarrollo de conductas similares puede ser atribuida a comunidad de origen.

## B. ANTECEDENTES Y OBJETIVOS.

Existe una vasta literatura acerca de los despliegues y patrones conductuales de las gaviotas. Las afinidades taxonómicas de más de 20 especies del género Larus han sido reforzadas por los estudios etológicos. El estudio de las diferencias en uno o más caracteres de especies emparentadas ha demostrado su valor adaptativo y reforzado inferencias filogenéticas. Los estudios más relevantes sobre éste tema son los de Tinbergen (1953, 1959), Moynihan (1955a, 1955b, 1956, 1958a, 1958b, 1959a, 1959b, 1962), Beer (1965, 1966), Cullen (1957), Evans (1970), Brown (1967b), Nelson (1968) y Vermeer (1963).

Esta sección tiene dos objetivos: 1) enumerar y describir los patrones conductuales de Larus heermanni, durante la época de reproducción, y 2) compararlos con los de otras especies de gaviotas, principalmente con los de la gaviota gris (Larus modestus), la especie que está más cercanamente emparentada con L. heermanni (Selander, 1971), y la gaviota de pico negro (Larus bulleri), que presenta semejanzas con L. heermanni en sus características de anidación (Beer, 1966), y sugerir posibles causas evolutivas para las semejanzas y diferencias. La gaviota gris de Chile y Perú, ha sido estudiada principalmente por Howell (1978) y Howell et al. (1974). Moynihan (1962) también estudió los patrones conductuales de la gaviota gris en las costas de Chile, lejos de las áreas de nidificación.

## C. METODOS

Para la descripción de las pautas conductuales y vocalizaciones de la gaviota parda se hicieron observaciones "Ad libitum" (J. Altmann, 1974) durante todo el ciclo reproductivo. Estas observaciones se hicieron, generalmente, en los nidos marcados para otros fines (Sección 2). Se observó el sexo y estado reproductivo del actor y receptor(es), así como el contexto en que ocurría la conducta. Los patrones conductuales y vocalizaciones se compararon con los conocidos para otras

especies del género, en particular la gaviota gris y la de pico negro, así como la familia en general. Se compararon, además, las características de la ecología reproductiva de la gaviota parda y otras especies del género, particularmente las dos gaviotas mencionadas anteriormente, para tratar de establecer correlaciones entre éstas características y las pautas conductuales.

Los nombres de las pautas conductuales y vocalizaciones se aplican siguiendo la nomenclatura común en la literatura. Las vocalizaciones se describen usando la ortografía anglo-sajona y, (en paréntesis, su traducción fonética al Español, con el fin de hacerla comparable con las descripciones de vocalizaciones en la literatura más representativa, que se encuentra publicada, en su mayoría, en inglés.

#### D. RESULTADOS

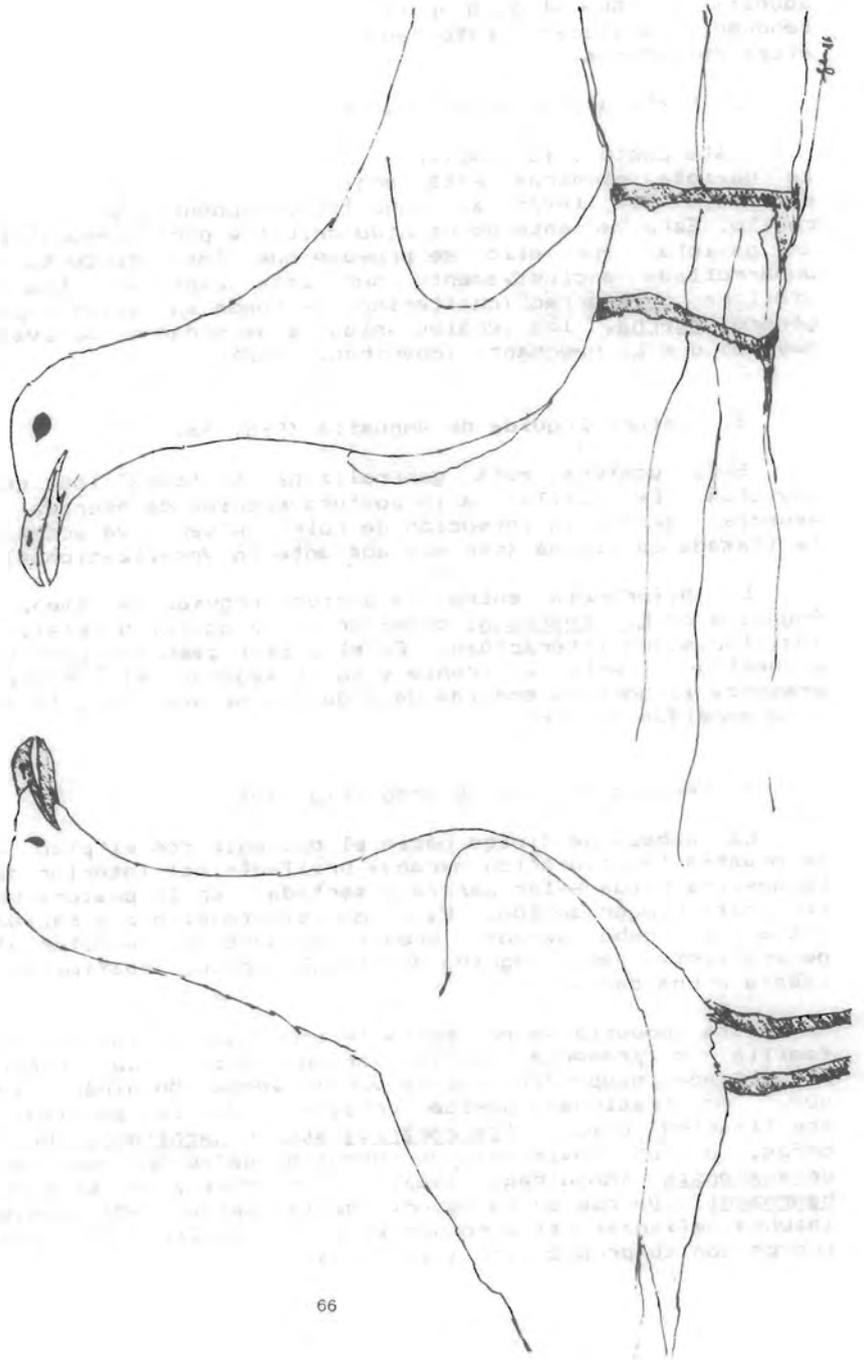
La gran mayoría de los despliegues y patrones conductuales son ejecutados tanto por hembras adultas como por machos adultos. Por lo tanto, a menos que se especifique lo contrario, las referencias corresponden a los dos sexos, en el estado adulto, durante la época de reproducción.

#### I. Posturas y patrones conductuales.

##### 1. Postura Erguida de Amenaza (Fig. 7)

El cuello se encuentra casi vertical o dirigido oblicuamente hacia el frente, el pico puede estar horizontal o apuntando levemente hacia arriba y las articulaciones del carpo son visibles sobre las plumas del costado. Esta postura, generalmente, no va acompañada de vocalizaciones. Se presenta durante encuentros territoriales. La gaviota puede estar inmóvil o caminando hacia el oponente. Esta postura está muy extendida en toda la familia y presenta poca variación (Moynihan, 1962). Muy probablemente esta conducta fuera presentada por un ancestro común y conservada en la mayoría de las especies de éste suborden. Las especies de otras familias del mismo suborden también presentan esta conducta. Sin embargo, su forma difiere en las diversas especies en cuanto a la dirección en que apunta el pico. En el caso de *L. heermanni* la forma es similar a la del skua (*Stercorarius skua*) (Moynihan, 1962) y es casi indistinguible de la postura erguida de angustia, en la cual el pico apunta ligeramente hacia arriba. También Beer (1966) indica que en *L. bulleri*, que anida a las mayores densidades conocidas

Figura 7. Postura Erguida de Amenaza



para las gaviotas, la forma de postura erguida más común es aquella en que el pico apunta hacia arriba, que indica menor tendencia a atacar. Esto resulta adecuado para una anidación en altas densidades.

#### 2. Postura Erguida Echada (Fig. 8)

Esta postura es similar a la anterior y puede ser usada por la gaviota mientras está echada en el nido, en cuyo caso solamente se llevan al cabo los componentes de la cabeza y cuello. Esta variante no ha sido descrita para ninguna otra clase de gaviota. Por ello se presume que esta conducta ha sido desarrollada exclusivamente por esta especie. Una conducta similar: chismorreo (chattering) es común en varias especies del género Sterna, las cuales anidan a densidades equivalentes o mayores que L. heermanni (Moynihan, 1962).

#### 3. Postura Erguida de Angustia (Fig. 9a)

Esta postura está generalizada en todos los grupos de gaviotas. Es similar a la postura erguida de amenaza en esta especie, semeja la intención de huir. A veces va acompañada por la llamada de alarma (ver más adelante en Vocalizaciones).

La diferencia entre la postura erguida de amenaza y de angustia en L. heermanni consiste en la posición relativa de los individuos que interactúan. En el primer caso los individuos se encuentran frente a frente y en el segundo el individuo que presenta la postura erguida de angustia se posiciona lateralmente o de espaldas al otro.

#### 4. Amenaza de Pico Abierto (Fig. 10)

La cabeza se dirige hacia el oponente con el pico abierto, se muestra la coloración naranja brillante del interior del pico. La gaviota puede estar parada o sentada, en la postura erguida y no emite ningún sonido. Es un movimiento simple y rápido que se lleva al cabo durante breves encuentros territoriales y, generalmente, es seguida de acicalamiento, abatimiento de la cabeza o una carga.

Esta conducta se encuentra irregularmente distribuida en la familia y presenta cierta variabilidad. Pudo haber sido ritualizada independientemente varias veces (Moynihan, 1962), ya que, en ocasiones parece derivarse de la emisión de una vocalización como en Stercorarius skua y Larosterna inca y, en otras, de un movimiento de intención de morder como en Larus delawarensis (Moynihan, 1962). Este parece ser el caso de L. heermanni, ya que en la mayoría de las peleas cada contendiente intenta afianzar al otro por el pico, cuello u otra parte del cuerpo con su propio pico (ver "carga").

Figura 8. Postura Erguida Echada



Figura 9. Posturas a. Erguida de Angursta y b. Oblicua

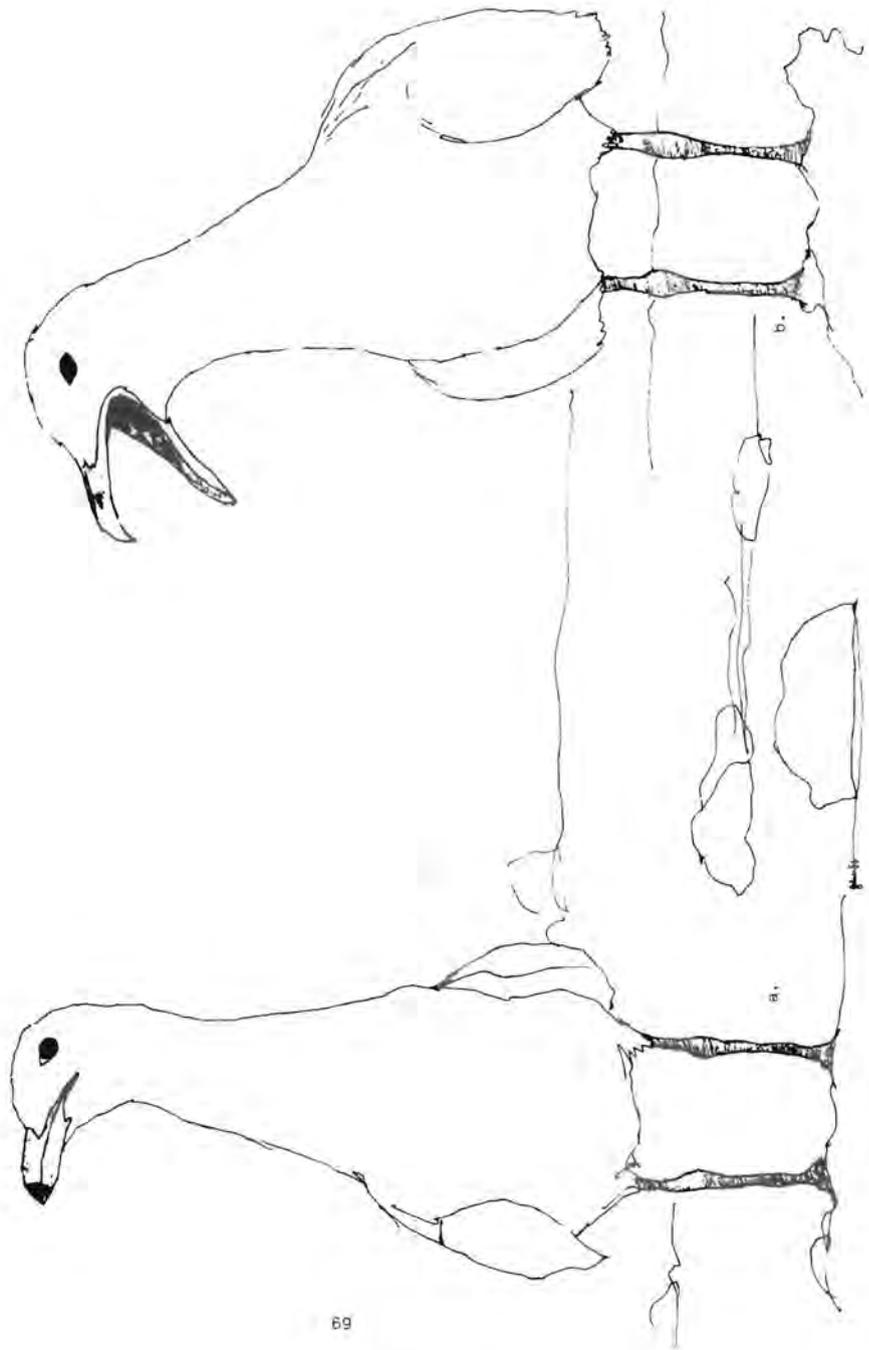
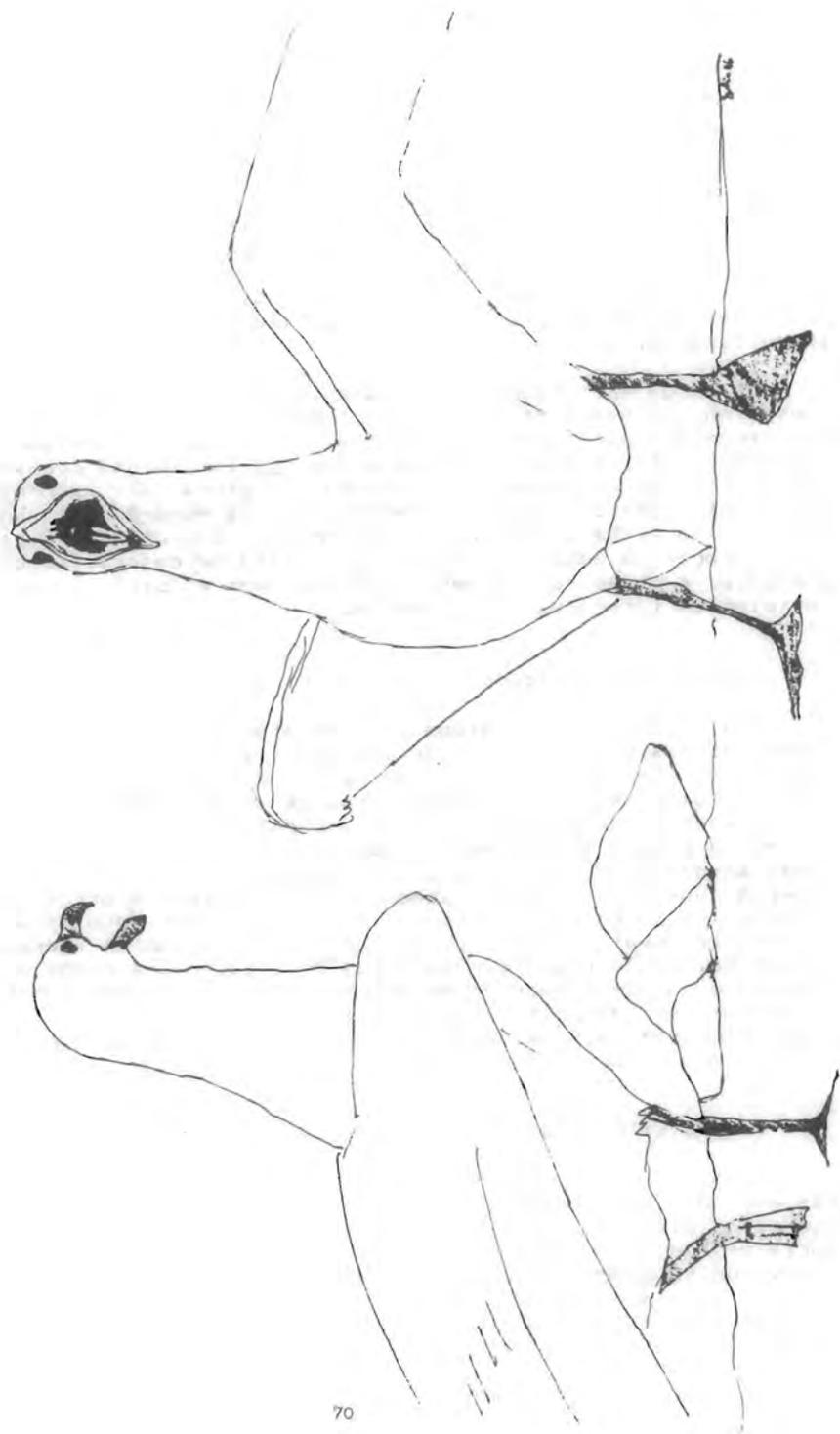


Figura 10. Amenaza de Pico Abierto



## 5. Carga y Lucha (Fig. 11a, b y c)

Cuando un individuo que se encuentra en su propio territorio amenaza a otro que lo ha invadido y éste no se retira, y tras algunos desafíos, el dueño corre hacia el invasor con las alas extendidas y amenaza de pico abierto. El oponente, entonces, puede huir con alas extendidas y postura erguida de angustia. En casos extremos, el residente puede agredir al oponente y jalarlo de las plumas de las alas o de la cola; pueden también jalarse el pico mutuamente, atacarse por mordidas en el cuello o luchar a base de "llaves", con las cuales un individuo intenta asir el pico del otro y presionarle el cuello contra el suelo para inmovilizarlo.

La carga aparece en casi todas las especies de la tribu, a excepción de especies como las del género *Rissa* que, por anidar en pequeños nichos en acantilados, no pueden corretear a un oponente. Típicamente en el género *Larus* las luchas consisten en una serie de picotazos y aletazos dirigidos al oponente. *L. heermanni* lanza picotazos aislados en forma esporádica. En este sentido la lucha es más bien similar a la del género *Rissa* que, por carecer de espacio suficiente, trata de desequilibrar a su oponente a base de "llaves" asíéndolo por el pico y realizando movimientos laterales de la cabeza.

## 6. Ataque Redirigido

Los ataques redirigidos se presentan principalmente en el grupo de las grandes gaviotas y skuas y se presume que evitan o disminuyen la probabilidad de herir a un coespecífico. El jaloneo de pasto, común como forma de ataque redirigido entre otras especies de gaviota, no se encuentra ni en la gaviota gris ni en la parda, lógicamente, por la ausencia de pastos en las zonas áridas en donde anidan. Sin embargo, en la gaviota parda se observó que muchos de los ataques son dirigidos a otros vecinos durante la pelea. Por ejemplo, cuando el individuo está en su territorio involucrado en una intensa interacción de amenazas con un vecino, puede redirigir su agresión y hacer una carga hacia un individuo que vaya pasando en ese momento o hacia otro vecino que se encuentre demasiado cerca de la frontera territorial. Esta misma conducta ha sido descrita solamente para *L. nova-hollandiae* (Tinbergen y Broekhuysen, 1954).

## 7. Abatimiento de Cabeza (Fig. 12)

Consiste en un movimiento sutil de la cabeza, aparentemente casual, de tal forma que el pico apunta hacia abajo y en dirección diferente a la del oponente, aunque no necesariamente hacia el lado directamente opuesto a éste. En su forma extrema el individuo se agacha escondiendo completamente el pico y mostrando la nuca al oponente casi como la postura de cabeza baja que usan los polluelos. Luego la gaviota puede pasar a acicalarse o recoger material de nidificación. Es llevada al cabo durante



Figura 11a. Lucha

Figura 11 b.

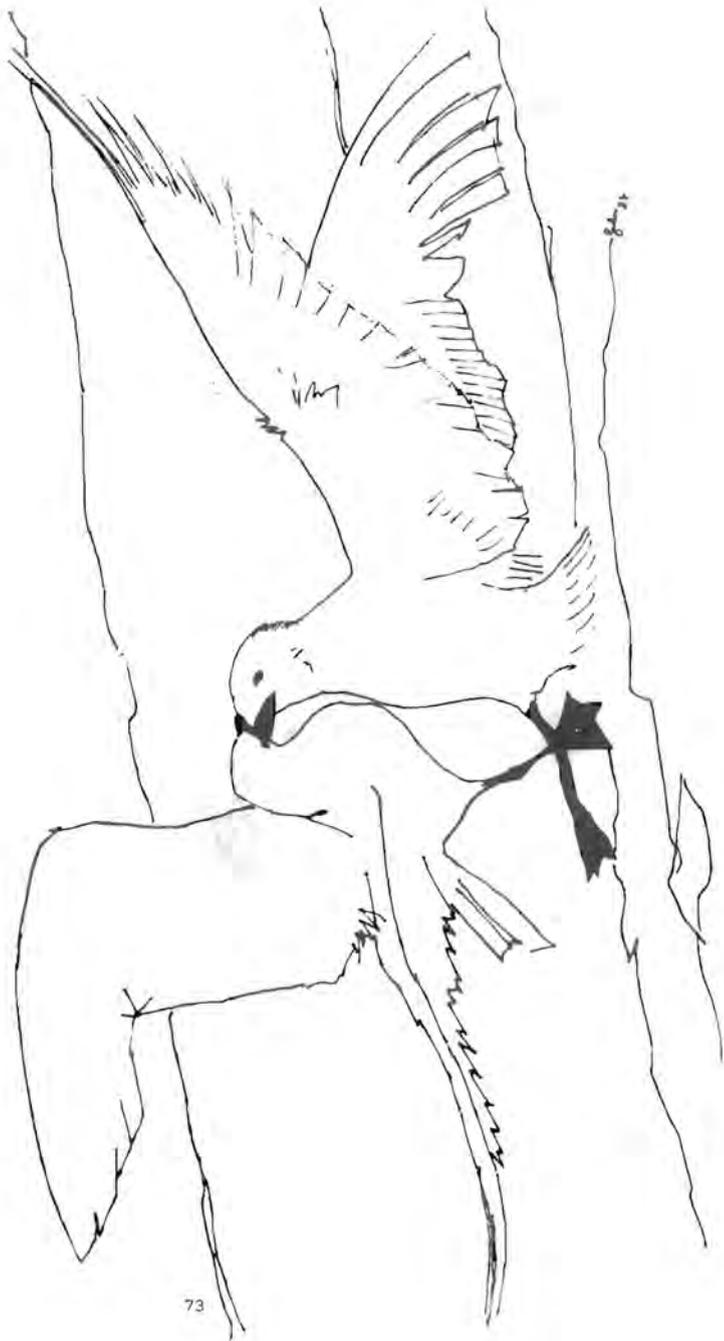
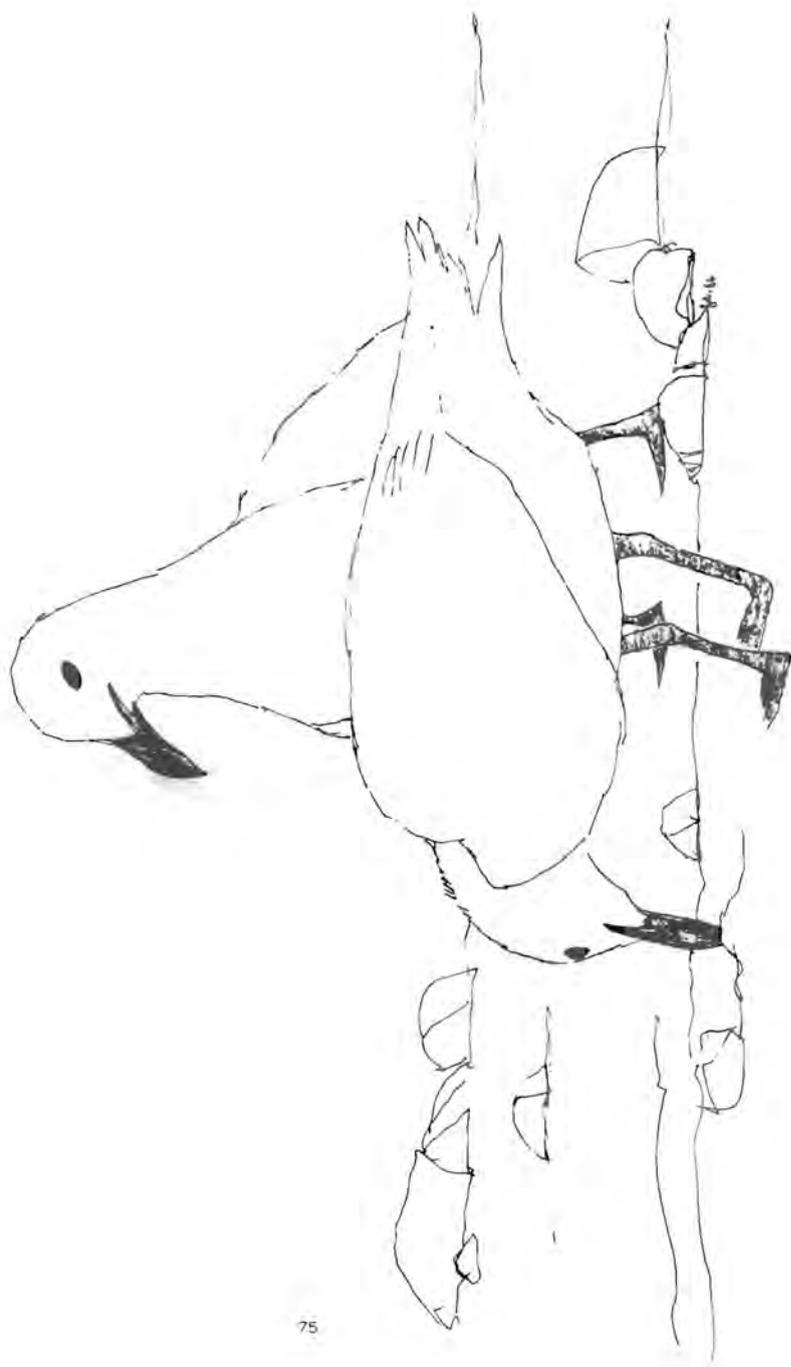


Figura 11 c.



Figura 12. Abatimiento de Cabeza



encuentros territoriales y, generalmente, en las zonas fronterizas y resulta en el apaciguamiento del oponente. Difiere de la forma en que la presentan la mayoría de las otras especies, excepto el género *Rissa*, ya que aquellas no dirigen el pico hacia abajo. En *L. heermanni* el movimiento es muy similar a la conducta de "pico hacia abajo" que Moynihan (1962) describe para especies de los géneros *Sterna* y *Anous*, durante encuentros territoriales, bajo condiciones de ambivalencia entre escape y huida.

Esta conducta está distribuida irregularmente en la familia, y Moynihan (1962) propuso que pudo haber sido ritualizada, independientemente, por lo menos dos veces. En todo caso parecen derivarse de movimientos no ritualizados de evasión y huida y ser siempre equivalentes desde el punto de vista funcional; es decir, reducen la agresión.

#### 8. Postura de Tos (Fig. 13)

El individuo se encuentra parado o ligeramente inclinado hacia adelante con el cuerpo casi horizontal y la cola levemente levantada; lleva al cabo movimientos verticales de la cabeza con el pico apuntando hacia abajo, pero sin tocar el suelo. En algunos casos, las articulaciones del carpo y las plumas laterales se levantan. Simultáneamente con los movimientos de la cabeza, se emite un sonido ahogado. Se presenta esta conducta frecuentemente antes o después de una amenaza erguida o amenaza de pico abierto.

Esta postura se observa frecuentemente durante la etapa de cortejo y construcción del nido. Por lo general, la ejecutan, simultáneamente, ambos miembros de una pareja bien constituida, colocándose junto o en el nido. A veces, las gaviotas adoptan esta postura durante las actividades de fabricación del nido, pero, en este caso, sin los movimientos de la cabeza ni los sonidos.

Esta postura está generalizada en todos los grupos de gaviotas, pero no en la Familia, ya que está ausente en los skuas.

Se han propuesto dos hipótesis sobre el origen de esta conducta (Moynihan, 1955b); una se refiere a la alimentación de las crías y otra a los movimientos de construcción del nido. Tanto en *L. heermanni* como en *Rissa tridactyla* (Cullen, 1957) el segundo parece ser el caso correcto.

#### 9. Postura Horizontal (Fig. 14)

El cuerpo se encuentra horizontal y el cuello retraído. Esta postura es adoptada por la hembra cuando solicita alimento al macho durante el cortejo y por los polluelos al solicitar alimento a los padres.

Figura 13. Postura de Tos



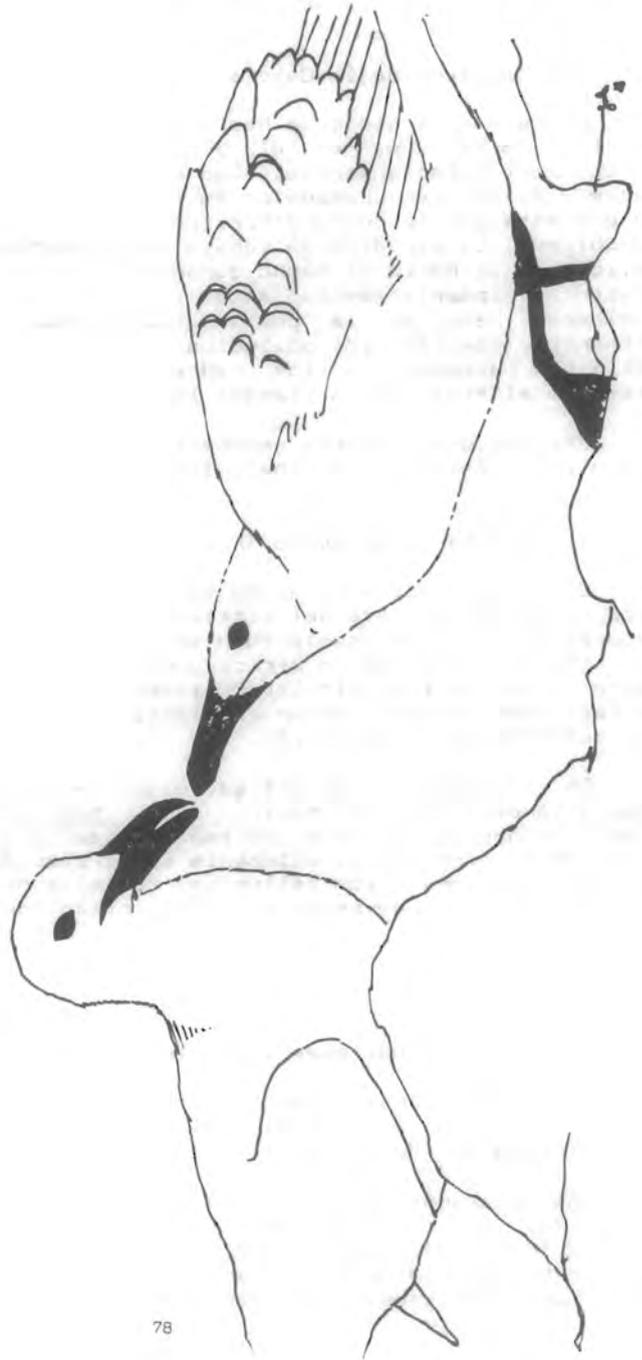


Figura 14. Postura Horizontal

Esta postura está muy generalizada y prácticamente sin variación en todos los grupos de gaviotas.

#### 10. Sacudida de la Cabeza

La cabeza es dirigida hacia arriba en un movimiento rápido, de tal forma que, en el punto más alto, el pico apunta directamente hacia arriba. Con cada sacudida se emite un sonido suave y agudo (ver Llamada de Solicitud de Alimento). Usualmente se presenta con la postura horizontal pero, a veces, también con la Oblicua. La sacudida de cabeza la presentan las hembras cuando solicitan alimento al macho durante el cortejo. Los machos la presentan inmediatamente antes de la cópula, aunque ellos raramente adoptan la postura horizontal. Esta postura la presentan también los polluelos de dos semanas o más, cuando solicitan alimento a los padres. Ocasionalmente también se presenta al final de la llamada larga.

Esta es una conducta generalizada en gaviotas, pero no en el resto de la familia (Moynihan, 1962).

#### 11. Oferta de Alimento (Fig. 15)

En esta gaviota el alimento es ofrecido directamente en el pico como en el caso del kittiwake (Cullen, 1957) y nunca es regurgitado sobre el suelo como en otras especies. Si el polluelo no consume el alimento ofrecido en unos cuantos segundos, el padre vuelve a tragarlo inmediatamente. Este proceso repetido varias veces, resulta en un constante regurgitar y tragar durante las sesiones de alimentación.

En la mayoría de las gaviotas, el alimento es ofrecido regurgitándolo sobre el suelo. en *L. heermanni*, al igual que en *Rissa tridactyla* y todas las especies de la tribu sternini, el alimento es ofrecido directamente en el pico del adulto, de donde lo toma la hembra o los polluelos. El alimento que cae al suelo es, generalmente, devorado en forma instantánea por algún vecino.

#### 12. Posturas Oblicuas (Fig. 16 a y b y 9b)

Estas posturas son primitivas y se encuentran muy generalizadas en la familia, aunque la Oblicua Baja Extrema es menos frecuente (Moynihan, 1962).

Las posturas oblicuas en esta gaviota tienen diversas variantes, lo cual sucede, igualmente, en otras especies de gaviota (Moynihan, 1958a, 1962; Tinbergen, 1959), aunque en la gaviota parda, no se presentan, necesariamente, en los mismos contextos. Las tres principales variedades de la postura oblicua

Figura 15. Oferta de Alimento



Figura 16 a. Postura Oblicua Baja Extrema

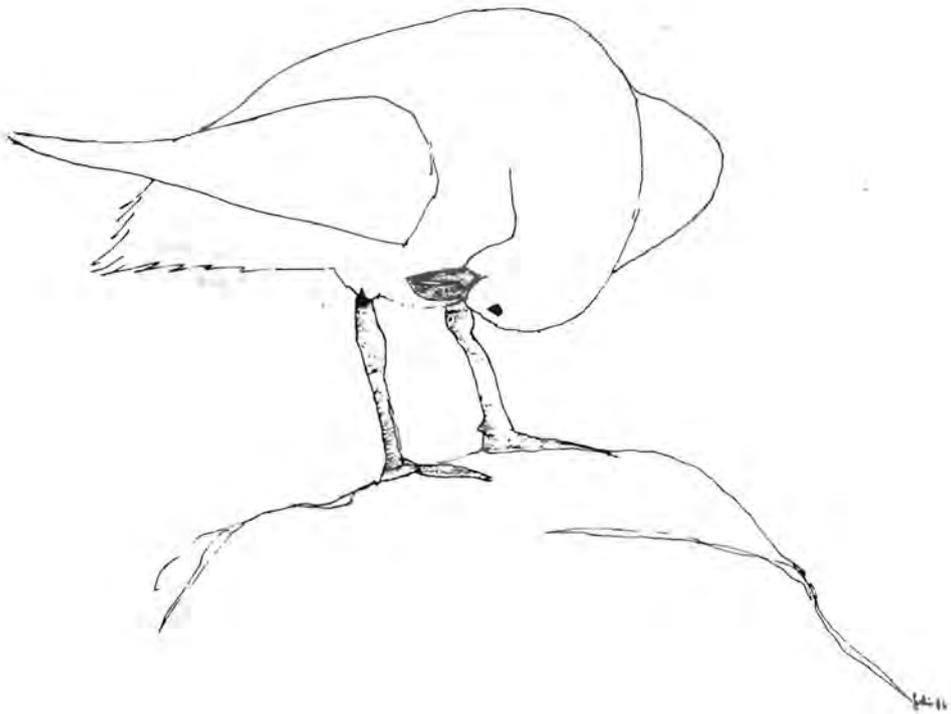
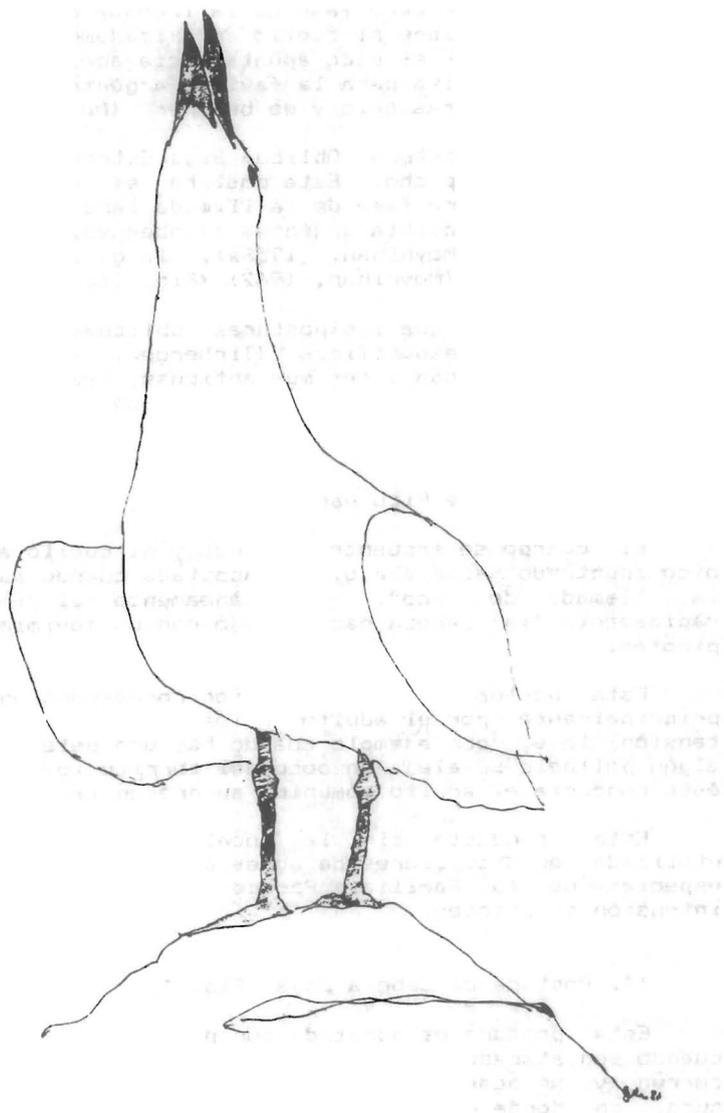


Figura 16 b. Postura Obliqua Alta Extrema



en esta especie son:

i) La Postura Oblicua Alta Extrema, que se presenta durante la segunda fase de la llamada larga (ver más adelante). En esta el cuello está estirado hacia arriba a 90 grados con respecto al suelo y el pico apunta directamente hacia arriba. Esta postura es similar a la descrita para la gaviota común (Tinbergen, 1957) y las gaviotas de pico anillado y gris (*Larus delawarensis* y *L. modestus*, respectivamente, Moynihan, 1958a, 1962), (Fig. 16b).

ii) La Postura Oblicua, que se presenta durante la llamada de maullido y en la tercera fase de la llamada de trompeta, en las cuales, el ave tiene el cuello aproximadamente a 40 grados con respecto al suelo y el pico apunta hacia adelante. La postura es similar a la descrita para la gaviota argentea (Tinbergen, 1959) y para las gaviotas gris y de belcher (Moynihan, 1962) (Fig. 9.b).

iii) En la Postura Oblicua Baja Extrema el ave coloca la cabeza bajo el pecho. Esta postura es usada exclusivamente durante la primera fase de la llamada larga y es similar a la descrita para la gaviota argentea (Tinbergen, 1959), la gaviota de pico anillado (Moynihan, 1958a), la gaviota de belcher y el gran skua chileno (Moynihan, 1962) (Fig. 16a).

A pesar de que las posturas oblicuas presentan grandes variaciones interespecificas (Tinbergen, 1959) todas parecen tener un origen común y ser muy antiguas, ya que son presentadas por especies emparentadas fuera del Suborden Lari (Moynihan, 1962).

### 13. Postura de Pico hacia Abajo

El cuerpo se encuentra oblicuo y el cuello arqueado con el pico apuntando hacia abajo. Es adoptada cuando la gaviota emite la llamada de "Koo". Simultáneamente el individuo mueve rápidamente la cabeza hacia abajo con un movimiento similar al picoteo.

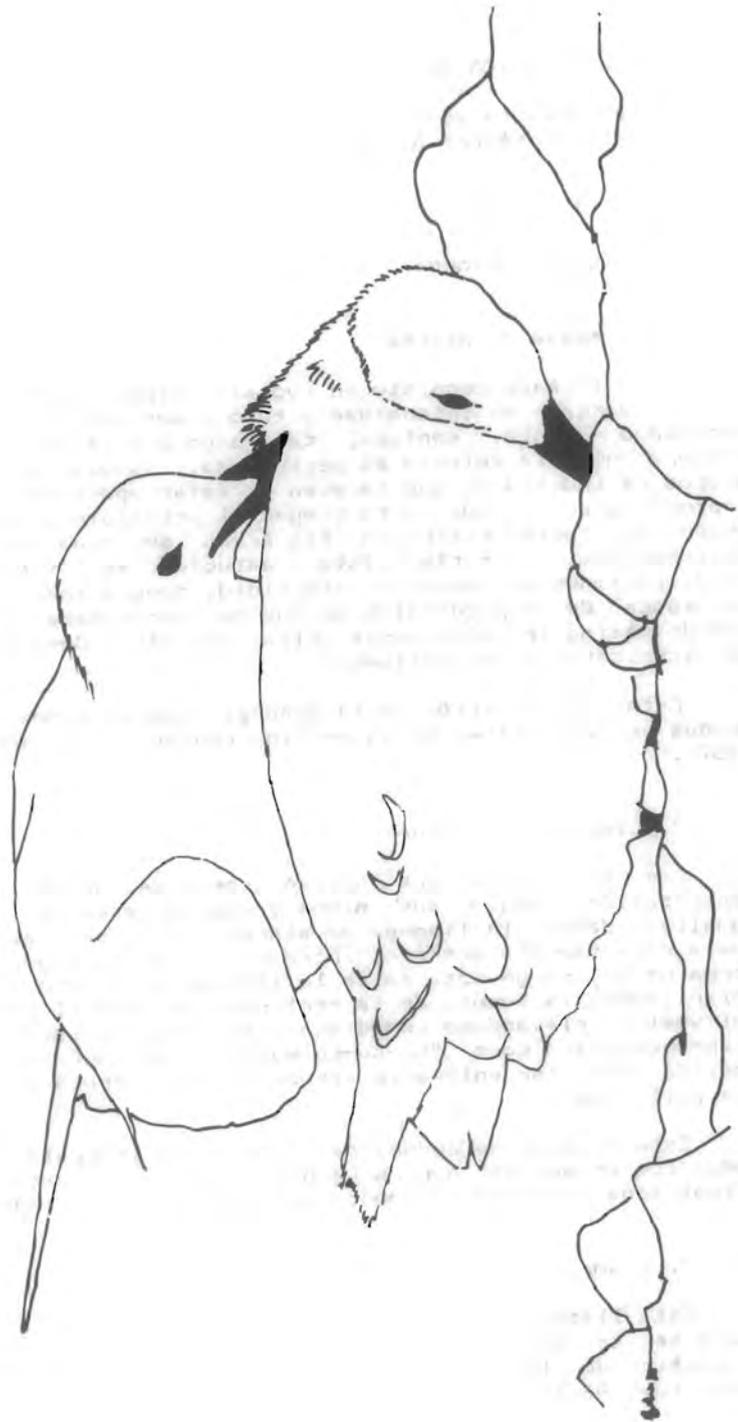
Esta postura y la vocalización correspondiente es emitida principalmente por el adulto a los polluelos en situaciones de tensión leve, por ejemplo cuando hay una pelea entre vecinos o algún polluelo se aleja un poco del territorio. Aparentemente con esta conducta el adulto comunica su presencia a los polluelos.

Esta conducta sin la vocalización correspondiente es utilizada en situaciones de agresión inhibida por algunas otras especies de la familia. Parece derivarse de movimientos de intención de picoteo.

### 14. Postura de Cabeza Baja (Fig. 17)

Esta postura es adoptada por polluelos de todas las edades cuando son atacados por adultos o polluelos mayores. Normalmente corren y se agachan con la cabeza bajo el pecho, mostrando la nuca, en donde normalmente son picados. Esta postura tiende a

Figura 17. Postura de Cabeza Baja



inhibir la agresión de los adultos.

Esta conducta es poco frecuente en la Familia, pero también la presenta el género Rissa.

## II. Vocalizaciones

### 1. Llamada de Alarma

Esta llamada consiste en vocalizaciones cortas de "Kew" que pueden variar en intensidad y tono y son emitidas al estar el individuo de pie, sentado, caminando o volando y es producida siempre que la colonia es perturbada. También es emitida por grupos de individuos que parecen no estar apareados o no estarse reproduciendo y que se congregan al principio y al final de la época de reproducción en las áreas de nidación por causas desconocidas. Durante este estudio se vió que estas vocalizaciones variaban en intensidad, dependiendo del periodo de la época de reproducción en que se encontraba el individuo, siendo máxima inmediatamente antes, durante y después del periodo de nacimiento de los polluelos.

Esta vocalización está generalizada en todos los grupos, aunque en los kittiwakes es emitida con poca frecuencia (Cullen, 1957).

### 2. Llamada de Ataque

Los individuos que anidan cerca de donde proviene una perturbación, dejan sus nidos y vuelan cerca de la fuente de aquella, dando la llamada de alarma. A veces, alguna gaviota vuela directamente sobre el intruso. El vuelo sigue una ruta en forma de U. La gaviota emite la llamada de ataque, justamente al volar sobre la fuente de la perturbación y en el punto más bajo del vuelo, elevándose inmediatamente después. Esta llamada puede representarse como "Ku-Ku-Ku-waaa" ("Cu-Cu-Cu-uaaa"), y es emitida más frecuentemente alrededor de la época de eclosión de los polluelos.

Esta llamada se encuentra distribuida irregularmente en casi todos los grupos del género Larus; por lo cual, parece haber sido ritualizada independientemente varias veces (Moynihan, 1962).

### 3. Llamada de Tos

Esta llamada es un sonido ahogado, repetitivo y rítmico que puede ser transcrito como "hwo-hwo-hwo" ("juo-juo-juo"). Se emite a partir de la postura de tos y, por lo tanto, en el mismo contexto. Al final de la época de reproducción, muchas parejas

sin polluelos se observan haciendo movimientos de construcción del nido y emitiendo llamadas de tos, lo cual parece servir como un reforzamiento del lazo de la pareja antes de dejar el área de reproducción.

Moynihan (1962) propone que esta llamada está relacionada con la llamada de maullido, aunque se encuentra menos ampliamente distribuida en la familia. Parece haberse originado en un grupo de gaviotas primitivas, ya separadas de los skuas.

#### 4. Llamada de Maullido

En ésta y otras especies del género *Larus*, esta llamada es similar al maullido de un gato, de donde deriva su nombre. Es emitida adoptando la postura oblicua, y puede ser seguida por la llamada de solicitud de alimento. Es utilizada por los machos sin pareja para atraer a las hembras a su territorio y durante el cortejo, inmediatamente antes de la cópula. También es utilizada por ambos miembros de la pareja para atraer a los polluelos, así como cuando uno de ellos le ofrece relevo en el nido a su pareja y como contestación a la llamada de maullido del compañero que acaba de llegar al territorio.

Esta llamada parece estar relacionada con la llamada larga y la postura oblicua (Moynihan, 1962) y se presenta, en el género, asociada a condiciones hostiles y de formación de la pareja, aunque ha sido poco analizada.

#### 5. Llamada de "Koo" (Cu)

Esta consiste de una sola nota corta, emitida por los adultos en la cercanía de su territorio y de los polluelos. No se encuentra ninguna llamada equivalente en la literatura, pero ésta es emitida adoptando la postura de pico hacia abajo, y bajo las situaciones explicadas para dicha postura.

#### 6. Llamada de Solicitud de Alimento.

Esta es una llamada muy generalizada y primitiva en la familia (Moynihan, 1962). Esta vocalización consiste en un píar emitido con cada sacudida de la cabeza durante el proceso de solicitud de alimento. La hembra lo emite constantemente y con una baja frecuencia en la fase de solicitud de alimento durante el cortejo, antes de la cópula y aún en la fase inicial de la incubación. El macho también lo emite justamente antes de montar a la hembra. Cuando la hembra solicita alimento durante el cortejo, el macho, generalmente, responde regurgitando algo de alimento, que la hembra ingiere inmediatamente. Si la misma vocalización es emitida por los polluelos, los padres responden, tras un intervalo de tiempo variable, del orden de minutos, con la regurgitación de alimento o agua. También, es emitida durante las fases de establecimiento del territorio y formación de la

pareja, por individuos que aterrizan cerca del territorio de otra pareja y, generalmente, después de las llamadas larga o de maullido. Frecuentemente, es seguida por el ataque del individuo residente. También, es emitida por uno o ambos miembros de la pareja inmediatamente después de la llamada larga, cuando uno de ellos llega al territorio.

#### 7. Llamada de Còpula

Esta es una llamada que se encuentra en todo el género. Esta es una llamada que consta de una serie de "ek"s ("ec"s) monótonos: "ek-ek-ek-ek...", ("ec-ec-ec-ec..."). Es emitida por el macho después de haber montado a la hembra, mientras copula o trata de copular. Su intensidad y frecuencia alcanzan el máximo durante el contacto cloacal.

#### 8. Notas Largas

Las notas largas siempre son emitidas durante el vuelo, al dejar la colonia tras el relevo en el territorio. Se puede transcribir como una serie de "kuuuaa-kuuuaa-kuuuaa-ka-ka" ("cuuuaa-cuuuaa-cuuuaa-ca-ca"), y a veces, las últimas notas cortas son omitidas. También puede emitirse una serie de notas cortas por individuos que llegan a, o dejan la colonia y pueden ser transcritas como: "kaw-kaw-kaw" ("cau-cau-cau"). Parecen ser equivalentes a lo que Moynihan (1962) denomina Llamada de Aterrizaje.

Se presentan en todo el género Larus pero existe una gran variación interespecífica y Moynihan (1962) propone que las notas largas de las grandes gaviotas, de las gaviotas de máscara y las gaviotas de capucha blanca, casi seguramente evolucionaron en forma independiente.

#### 9. Llamada Larga

Esta llamada ha sido descrita como la más interesante y compleja del repertorio vocal en todas las especies estudiadas del género Larus. Strong (1914) la denominó Llamada de Reto y Tinbergen (1959) la describió para L. argentatus.

Sin embargo, la llamada larga de L. heermanni difiere en relación a aquellas descritas para otras especies. El sonido puede representarse como "kook-ook-/ kwoook-/ ak-ak-ak..." ("Cuc-uc-/cuoooooc-/ac-ac-ac..."). Las primeras dos sílabas son emitidas lentamente y en la postura oblicua baja extrema, después, con un repentino alzar de la cabeza, se emite la tercera sílaba en la postura oblicua alta extrema. Las últimas sílabas son emitidas rápidamente, mientras baja la cabeza y el cuello y, al final de la secuencia, el pico apunta hacia adelante en la postura oblicua. Durante toda la llamada, las articulaciones del metacarpo están considerablemente separadas del cuerpo.

La variación individual de esta llamada es alta. La llamada larga puede ser seguida por la llamada de solicitud de alimento, cosa que es más frecuente durante la fase temprana de formación de la pareja. Esta llamada se observa en diversas situaciones. Por ejemplo, cuando un ave aterriza en la colonia de anidación, varios individuos, frecuentemente incluyendo a la pareja, emiten esta vocalización. Cuando dos aves se pelean en la zona de anidación, los vecinos emiten la llamada. La pareja puede responder a la llamada larga con otra llamada larga o con una de maullido. Los polluelos de dos o más semanas de edad, generalmente se acercan al padre emitiendo la llamada al padre o la de solicitud de alimento. También es emitida, en algunas ocasiones, después de que el ave ha aterrizado cerca de su propio territorio. En ocasiones, cuando el ave aterriza a un par de metros de territorio, la llamada larga es seguida inmediatamente por la llamada de maullido, de tal forma que la primera llamada parece continuarse con la segunda, sin ninguna separación obvia entre ambas, ya sea en el sonido o en la postura del individuo. Esta llamada solamente es emitida por los adultos. Sin embargo, en ocasiones, se observa a algún individuo inmaduro, desde aproximadamente dos meses de edad, emitiéndola, aunque haciendo movimientos imperfectos y con un tono de voz áspero, diferente de la tonalidad melodiosa de la voz de los adultos.

Una llamada larga aérea, que es básicamente la misma que la emitida cuando el ave está en tierra, es emitida, continuando con el batir de las alas, usualmente justo cuando el ave deja la colonia de anidación, tras haber sido relevada por su pareja, así como cuando se acercan a las zonas de baño.

#### 10. Llamada de Temor

Es una llamada aguda en los polluelos, y cascabeleante y aguda en los adultos, a quienes se les escucha en raras ocasiones. Es emitida con el pico muy abierto, casi tanto como en la amenaza de pico abierto. Esta llamada es emitida solamente en casos de peligro inminente, como cuando pican los adultos a los polluelos ajenos que invaden su territorio. En el caso de los adultos, es emitida cuando se les captura o son atacados por un ave de presa.

#### 11. Llamada a los Padres

Esta llamada consiste de un largo piar con matices de cascabeleo, por parte de los polluelos, cuando están pequeños, y un grito agudo cuando son mayores, es usado para establecer contacto o llamar a los padres. El reconocimiento padre-cria parece ser llevado al cabo principalmente a través de reconocimiento vocal. Se ha observado que los polluelos que se han mezclado con una nidada vecina, son atacados solamente cuando han comenzado a vocalizar. Los polluelos y la pareja parecen también reconocer las vocalizaciones de los padres, y/o la pareja

sin necesidad de contacto visual, ya que se les ha observado acercarse al adulto, recién llegado al área, que venga emitiendo la llamada larga o la de maullido.

## 12. Llamada de Gorgeo

Esta también parece ser una llamada de contacto y se desarrolla cuando los polluelos comienzan a reunirse en grupos en la época del inicio del vuelo. Puede ser transcrita como un "ga-ga-ga-ga-ga" ("ga-ga-ga-ga-ga") áspero. La llamada se conserva aún en pollos de por lo menos un año, cuando ya se han separado de los padres. En este caso es usada por los individuos mientras se encuentran alimentándose en grupo en las costas.

## E. DISCUSION

Ya en 1957 Cullen demostró que los hábitos de nidificación del kittiwake han producido varias modificaciones en la conducta reproductiva de la especie, en relación a la generalidad del grupo. Posteriormente, Smith (1966) demostró la existencia de modificaciones en L. thayeri, L. leucopterus y L. hyperboreus, anidando en acantilados, y Beer (1966) lo hizo con L. bulleri, que anida en lechos de ríos temporalmente secos.

Esta última especie presenta la mayor densidad de anidación conocida entre gaviotas (500 nidos/100 metros cuadrados), los individuos están al alcance del pico de sus vecinos. Aparentemente, debido a que los sitios de nidificación son muy escasos y efímeros, la alta densidad sirve la función de permitir a más individuos anidar en un espacio menor y a la estimulación del proceso reproductivo (efecto Fraser-Darling). Este último factor, aunado al acelerado desarrollo de los polluelos, permite la evacuación rápida de los sitios de nidación, frecuentemente susceptibles a inundaciones (Beer, 1966). La densidad de anidación de esta especie es similar a la que presentan muchas especies del género Sterna.

La gaviota reidora y la de cabeza negra (Larus atricilla y L. ridibundus) alcanzan densidades equivalentes o mayores a los 100 individuos en 100 metros cuadrados, solamente bajo condiciones de baja visibilidad, por estar rodeados de vegetación (Burger, 1977; Noble y Wurm, 1943), o en áreas de anidación inundadas en donde los nidos están separados por agua. Hutson (1977) midió densidades de gaviotas de cabeza negra de hasta 123 nidos en 100 metros cuadrados, pero no menciona la visibilidad alrededor de los nidos. Sin embargo, describe la zona de anidación como en el brazo de un lago, sobre islas de lodo, zonas pantanosas o vegetación flotante, condición similar a la que Burger (1977) encuentra también con la más alta densidad de

nidos.

*Larus heermanni*, por el contrario presenta sus mayores densidades en áreas planas y abiertas, en ausencia de barreras visuales entre vecinos, y menores densidades en áreas rocosas o con vegetación.

Parece ser que muchas de las modificaciones de los despliegues de la gaviota parda están relacionados con la alta densidad de nidificación, y han permitido, elevando el umbral de las conductas agresivas, la anidación a altas densidades, para esta especie. Por ejemplo, la postura erguida de amenaza particular adoptada mientras el ave está echada en el nido, no ha sido descrita para otras especies de gaviotas y parece estar asociada a las altas densidades de nidificación, ya que una conducta similar en forma y circunstancias en que ocurre (Gakkerling, Moynihan, 1955b) se presenta en el género *Sterna* que anida a altas densidades. Probablemente sería muy costoso levantarse, con cada aproximación de otro individuo al territorio, y también podría afectar la termoregulación de la nidada y/o incrementar el riesgo de la depredación.

La forma de abatimiento de la cabeza en esta gaviota probablemente también está asociada con altas densidades de nidificación. Si la gaviota abatiera la cabeza en sentido directamente opuesto a su rival, probablemente apuntaría hacia otro vecino. Sin embargo, las gaviotas pardas apuntan hacia el suelo, en vez de hacerlo hacia atrás como en otras gaviotas, evadiendo así un enfrentamiento agresivo con su vecino de atrás. Esta conducta, especialmente en su forma extrema, es semejante a la presentada en especies de la tribu sternini, quienes anidan en altas densidades (Moynihan, 1962).

Los ataques redirigidos durante las peleas hacia otros vecinos, que no se encontraban, inicialmente, involucrados en ellas, pueden representar ataques redirigidos sobre blancos menos amenazadores que el oponente, ya que aquellos no están motivados agresivamente. Además, son escasos otros blancos alternativos, como por ejemplo objetos inanimados, matorrales o pastos utilizados por gaviotas de otras especies.

El estilo de ofrecimiento del alimento utilizado por la gaviota parda parece estar también adaptado a las densidades altas de nidificación, puesto que los vecinos, en ocasiones, roban el alimento que está siendo ofrecido, ya sea por el macho a la hembra o por los padres a los polluelos, si éste es tirado o el donador no se encuentra alerta. Las gaviotas, generalmente se encuentran poco dispuestas a regurgitar tras las primeras solicitudes. Usualmente, caminan un poco en el territorio y observan durante algunos minutos antes de regurgitar. Además, las alimentaciones de cortejo son más frecuentes en la gaviota parda que en la gris, probablemente, debido a la mayor dificultad de adquisición del alimento en el caso de la gaviota gris, hecho que, indudablemente, aumenta el valor de la alimentación de la hembra por el macho, durante el cortejo (Howell, comunicación

personal).

Si comparamos la ecología de la gaviota parda en Isla Rasa con la de otras especies del género en particular y de la familia en general, podremos tener una perspectiva más clara y completa de los factores ambientales que pueden estar afectando a los patrones conductuales. En el Cuadro XIII se compara a *L. heermanni* con *L. modestus*, *L. bulleri* y la tribu sternini y se proponen varios factores que podrían estar afectando las características conductuales de la gaviota parda en particular. Por ejemplo, la accesibilidad del alimento parece ser mayor en la gaviota parda que en la gris. Por una parte, Isla Rasa se encuentra situada en un área particularmente productiva del Golfo de California y la gaviota parda generalmente no tiene que volar distancias de 50 a 100 Km a los sitios de alimentación. Howell et al. (1974) mencionan que en la gaviota gris el tamaño de la nidada está reducido de tres a dos huevos, con lo cual muestran una convergencia con otras aves que deben volar grandes distancias, desde el sitio de anidación al de alimentación. Además, incluso los parches de incubación se han reducido de tres a dos en esta especie. En contraste, la accesibilidad de sitios de nidación es mucho menor para la gaviota parda que para la Gris, ya que aquella anida principalmente en Isla Rasa, y solamente ocupa la mitad de su superficie total (700,000 metros cuadrados). La zona de anidación de la gaviota gris se limita a las áreas que son tocadas por el viento vespertino, críticamente refrescante (Howell et al., 1974).

El riesgo de la depredación es virtualmente inexistente para la gaviota gris en las áreas de anidación conocidas (Howell, et al., 1974). La gaviota parda, aunque no tiene depredadores terrestres en la Isla Rasa, excepto por la depredación de huevos por el hombre, tiene que enfrentarse a la gaviota de patas amarillas (*Larus livens*), que es un importante depredador de polluelos (ver Capítulo 3).

Finalmente, otro factor que parece estar afectado por la alta densidad de nidificación es el gran apego de los polluelos al territorio y el reconocimiento temprano y marcado entre padres y polluelos, especialmente en las zonas de valles. El reconocimiento padre-cría parece ser promovido en las aves marinas por la alta probabilidad de mezcla de nidadas, a partir de dos causas principales (Howell, et al., 1974; Hunt y Hunt, 1975; Evans, 1970; Beer, 1966; Tinbergen, 1953; Burger, 1974): 1) la movilidad de la nidada y 2) la cercanía de los territorios de nidificación. En la gaviota parda el segundo punto se encuentra definitivamente presente. El problema del primer punto no se presenta en los primeros días de la vida del polluelo debido a su restringida movilidad. Las condiciones de alto hacinamiento entre otras especies de gaviotas afectan adversamente el éxito reproductivo (Davis y Dunn, 1976; Parsons, 1977; Montevecchi, 1972). En el caso de la gaviota parda, los polluelos ajenos son atacados por los adultos principalmente si aquellos penetran a su territorio. Esto sucede, únicamente, cuando la colonia es perturbada, o bien, si los padres abandonan a los polluelos

CUADRO XIII. COMPARACION ENTRE *Larus heermanni*, *L. modestus*,  
*L. bulleri* Y LA TRIBU STERNINI, EN ALGUNAS  
 CARACTERISTICAS DE SU BIOLOGIA REPRODUCTIVA.

<i>L. modestus</i>	<i>L. heermanni</i>	<i>L. bulleri</i>	Sternini
alto	Grado de parentesco -----		bajo
baja	Accesibilidad del Alimento alta		alta
2	Número de parches de incubación 3		2
2	Tamaño Modal de la Nidada 2 - 3		1
baja	Sincronia de la reproducción mediana		alta
baja 1 nido/100 m <sup>2</sup>	Densidad de nidación variable 2-110 nidos/100 m <sup>2</sup>		muy alta 500 nidos/100 m <sup>2</sup>
baja	Grado de acceso de depredadores (aéreos y terrestres) media		media-alta
alta	Estabilidad del sitio de anidación alta		baja
baja	Fidelidad al sitio de anidación alta		baja
baja	Velocidad de desarrollo del polluelo baja		alta
alta	Disponibilidad de sitios para anidar baja		baja

pequeños por largos periodos, quedando expuestos al sol a la inanición o a ataques de adultos extraños. En general, la depredación intraespecifica casi no existe en esta especie, especialmente si se compara con otras especies del género que presentan alta tendencia al canibalismo. Sin embargo, cuando un polluelo deja su territorio, es ferozmente atacado por los adultos de los territorios vecinos. En las especies L. bulleri y L. heermanni, la agresividad entre adultos y de adultos a polluelos ajenos, fuera del propio territorio de anidación ha disminuido, pero es alta dentro del pequeño territorio. Además, el reconocimiento padre-cría ocurre en los primeros días de desarrollo. Estas tendencias, aunadas a las de los polluelos de la gaviota parda, de permanecer fijo dentro de su territorio, hacen que la probabilidad de que un polluelo extraviado sea adoptado por un adulto extraño disminuya y puede evitar que éste invierta en crías que no son suyas.

Entre los gallitos de mar (Sterna) encontramos varias especies en que la densidad de nidificación es igual o mayor que la de la gaviota parda. Tres de las cuatro pautas conductuales de Larus heermanni, que más difieren de las del resto de la tribu, son semejantes a las equivalentes mostradas por otras especies de la tribu sternini (Moynihan, 1962), las cuales anidan a altas densidades. Las especies de la tribu sternini, junto con Larus bulleri, comparten con Larus heermanni, además de la alta densidad de nidificación, una mayor sincronía de reproducción, mayor exposición a depredadores y baja disponibilidad de sitios para anidar.

## V. CONCLUSIONES DEL CAPITULO

En éste capítulo se demuestran varias diferencias significativas en parámetros reproductivos y tasa de desarrollo de los polluelos entre ambas áreas de anidación y los años de 1980 y 1981, en que se estudiaron muestras de individuos de la población de la gaviota parda que anida en Isla Rasa. Las diferencias encontradas fueron, básicamente:

1. El tamaño de la nidada entre ambos años.
2. La tasa de crecimiento de los polluelos entre ambos años.
3. La sincronía de nacimientos de los polluelos entre ambos años.
4. La sobrevivencia de los polluelos entre ambas áreas de anidación (colinas rocosas y valles).

Los resultados a los que se refieren los puntos 1, 2 y 3 sugieren una diferencia en la abundancia del alimento entre ambos años, como factor determinante ya que al disminuir el tamaño de la nidada en un año con menor abundancia del alimento, se disminuye, teóricamente, la probabilidad de muerte de los adultos, debida al mayor esfuerzo reproductivo. El resultado del punto 4 sugiere como factor determinante de la estrategia reproductiva de esta especie a la depredación, como se analizará en el Capítulo 3.

De 1980 a 1981 aumentó la productividad de la sardina Monterey, de la que se alimenta la gaviota parda en forma primordial. Esto sugiere que, a diferencia de varias aves marinas y de presa, en donde la regulación del tamaño de la nidada se lleva al cabo después del nacimiento de las crías (Nelson, 1966; Hahn, 1981; Nisbet & Cohen, 1975; Parsons en Braun & Hunt, 1983), en este caso, dicha regulación se realiza antes de la ovoposición, durante la fase de producción folicular (Winkler y Walters, 1983; Pierotti y Bellrose, 1986). Se puede mantener, entonces, una tasa de alimentación constante para las crías, independientemente del tamaño de la nidada de la cual provengan y de su orden de nacimiento.

La diferencia en la tasa de crecimiento encontrada entre ambos años estudiados podría indicar que la gaviota parda presenta una estrategia de variación de la tasa de desarrollo de los polluelos igualmente adaptada a las fluctuaciones del recurso alimenticio. Las capacidades de variar tanto su tamaño de nidada como la tasa de crecimiento de los polluelos le permitirán a esta especie regular el esfuerzo reproductivo realizado en cada evento reproductivo, en forma adaptativa.

Finalmente, en el Cuadro XIV se presenta una comparación entre los grupos de gaviotas y sus hábitats respectivos de nidificación. En el cuadro vemos que el grupo de las grandes

CUADRO XIV. COMPARACION DE LAS ESPECIES DE GAVIOTAS Y SUS HABITATS DE ANIDACION.

Tribu de Gaviotas	Habitat de anidación				
	Suelo de Islas Oceánicas	Acantilados	Pantanos y praderas	Areas planas arenosas o pedregosas	Arboles
Gaviotas primitivas de Capucha	<u>L.fuliginosus</u>		<u>L.atricilla</u> <u>L.pipixcan</u> <u>L.melanoccephalus</u>		
Gaviotas de Capucha Blanca				<u>L.modestus</u> <u>L.heermanni</u>	
Kittiwakes		<u>Rissa</u> spp.			
Gaviota de Saunders			<u>L.saundersi</u>		
Gaviotas de Mascara			<u>L.ridibundus</u> <u>L.brunniccephalus</u> <u>L.maculigenis</u> <u>L.cirrocephalus</u> <u>L.serranus</u> <u>L.novahollandiae</u> <u>L.relictus</u> <u>L.genei</u>	<u>L.bulleri</u>	<u>L.philadelphia</u>
Gaviota de cola de golondrina		<u>C.furcatus</u>			
Gaviota Delfin	<u>G.scoresbii</u>				
Grandes Gaviotas de Cabeza Blanca	<u>L.argentatus</u> <u>L.livens</u> <u>L.crassirostris</u> <u>L.hyperboreus</u>	<u>L.thayeri</u> <u>L.leucopterus</u>	<u>L.delawarensis</u> <u>L.californicus</u> <u>L.fuscus</u> <u>L.canus</u>		

gaviotas de cabeza blanca, que es considerado como el más avanzado y diversificado (Moynihan, 1959b), presenta varias especies anidando en varios tipos de hábitats. Los demás grupos se encuentran restringidos en sus hábitats de nidificación. Por ejemplo, los kittiwakes anidan exclusivamente en acantilados y presentan patrones conductuales adaptados a ello. Igualmente, las tres especies del grupo de las grandes gaviotas de cabeza blanca, que anidan en acantilados, presentan adaptaciones conductuales similares a las de los kittiwakes (Smith, 1966). En este trabajo, al comparar a la gaviota parda, principalmente con la gaviota gris, la de pico negro y la tribu sternini (Cuadro XIII), vemos que, aunque taxonómicamente la gaviota parda y la gris se encuentran emparentadas más cercanamente una de la otra, algunas de las características ecológicas y conductuales de la gaviota parda son más similares a las de la gaviota de pico negro. En ambos casos la densidad de nidación es alta y la disponibilidad de sitios para anidar es baja. Igualmente, la sincronía de la reproducción es alta. En el caso de la gaviota de pico negro, la sincronía puede estar favorecida por lo efímero de sus sitios de nidación, y en el de la gaviota parda, por la depredación a la que están expuestos los polluelos (ver Capítulo 3). Esta misma depredación, parece haber favorecido las altas densidades de nidación, a través de un período evolutivo largo, ya que la gaviota de patas amarillas es endémica del Golfo de California, zona en donde se reproduce el 99 % de la población mundial de gaviotas pardas (ver Capítulo 3).

## CAPITULO 3. DEPRADACION

The weeks passed, we saw no sign either of a ship or of drifting remains to show that there were other people in the world. The whole sea was ours and, with all the gates of the horizon open, real peace and freedom were wafted down from the firmament itself. It was as though the fresh salt tang in the air, and all the blue purity that surrounded us, had washed and cleansed both body and soul. To us on the raft the great problems of civilized man appeared false and illusory-like perverted products of the human mind. Only the elements mattered.

Thor Heyerdahl, 1950  
Kon-Tiki

### I. INTRODUCCION GENERAL

Se ha postulado que las tendencias de los organismos para agruparse espacial y temporalmente durante la época de reproducción pueden estar seleccionadas positivamente por varios factores como son: 1) la distribución espacio-temporal del alimento (Ward y Zahavi, 1973; Krebs, 1978); 2) la distribución de los sitios adecuados para la nidación (Lack, 1966); 3) la estimulación social para la reproducción (Darling, 1938); 4) la disminución de la interferencia, ya que se ha visto que aves que no están reproduciéndose pueden depredar polluelos o robar alimento a las que están anidando (Nelson, 1976 en Gochfeld, 1980); 5) la facilitación del encuentro de los miembros de la pareja reproductiva (Gochfeld, 1980) y la depredación; o, 6) una combinación de varios de estos factores (Darling, 1938). Varios autores han analizado las ventajas y desventajas del gregarismo como mecanismo de defensa contra la depredación, habiendo demostrado entre las ventajas: 1) La simple agregación de varios individuos en un grupo disminuye la probabilidad de que uno, en particular, sea depredado (Hamilton, 1971). 2) Es más difícil para el depredador el seleccionar y separar a una presa en particular de dentro del grupo. 3) Un mayor grupo de presas potenciales tiene una mayor probabilidad de detectar a un depredador y huir cuando éste se encuentre aún a una mayor distancia que si el grupo de presas es menor (Pulliam, 1973; Kenward, 1978; Hoogland y Sherman, 1976). Esto permite que los individuos de un grupo usen su tiempo en actividades diferentes a la vigilancia, e incrementen el tiempo y energía dedicado a actividades tales como la alimentación o la reproducción. 4) Facilita la defensa comunal del grupo ante un ataque inminente por parte del depredador (Darling, 1937; Crook, 1966; Kruuk, 1972) y el ataque a depredadores aún sin que éstos hayan atacado previamente. Este último fenómeno es conocido en la literatura sajona con el nombre de "mobbing" ("montoneros")

(Altmann, 1956; Kortland y Kooij, 1963; Shaller, 1967; Janzen, 1970).

Para depredadores que atacan a una especie de presa durante su época de reproducción, si ésta es sincrónica, se presupone que mientras mayor número de presas se encuentren expuestas al mismo tiempo al depredador, éste se saciará rápidamente, y consumirá una menor proporción de presas, que si hubiera menor grado de sincronía (Darling, 1938). Esto se aplica solamente en el caso de no haber posibilidad de que más depredadores lleguen a la zona en donde se encuentra la presa. En este caso la reproducción sincrónica es favorecida por el fenómeno de selección de grupo, en donde los individuos expuestos a esta presión de selección presentan un alto grado de parentesco, que justifica el sacrificio de algunos en beneficio de parientes cercanos (J.R. Brown, 1966, 1972, 1974; Kacjm 1968; Lack, 1968; West, 1967; Wilson, 1975; Woolfenden, 1973, 1974).

Las desventajas aparentes de la sincronía de la reproducción que se han demostrado van desde 1) la competencia por los sitios de nidación (Lack, 1966; Hoogland y Sherman, 1976); 2) la competencia por la pareja (Paludan, 1951 en Gochfeld, 1980; Vermeer, 1963; MacRoberts, 1973; Hoogland y Sherman, 1976); 3) la depredación intraespecífica (Davis y Dunn, 1976; Paynter, 1949; Emlen, 1956; Parsons, 1971; Hunt y Hunt, 1975; Montevicchi, 1977); 4) y mayor riesgo de parasitismo (Hoogland y Sherman, 1976).

Así mismo, se ha observado que el depredador puede responder a las variaciones en la densidad de las presas de dos formas principales (Hollings, 1959; Krebs, 1972; Curio, 1976). Estas son: 1) La respuesta numérica, si la densidad de la presa aumenta, también aumentará la del depredador, y si la de la presa disminuye, también lo hará la del depredador. 2) La respuesta funcional, cuando aumenta la densidad de la presa, la densidad del depredador se mantiene constante, pero cada individuo de la especie depredadora aumenta su consumo de esa presa.

La respuesta funcional depende, en un momento dado, de factores característicos de la presa como son: la calidad de la presa en cuestión y la de otras presas alternativas, así como de la vulnerabilidad y palatabilidad de la presa (Curio, 1976). Así mismo, dicha respuesta estará determinada, a través de la selección natural, por características del depredador como son sus requerimientos alimenticios y sus capacidades sensoriales y motrices, así como su metabolismo (Curio, 1976; Krebs, 1978).

En el caso de la gaviota parda es bastante lógico pensar, por la distribución que presenta su alimento, según se vió en el capítulo anterior, que este recurso es uno de los factores que favorecen su agregación en el área de las Grandes Islas, ya que ésta es una zona de alta productividad y de concentración de grandes poblaciones de peces pelágicos menores, como es la sardina Monterey. Isla Rasa, además, carece de depredadores

terrestres como serpientes y mamíferos medianos, que pudieran depredar huevos o polluelos. También carece de las características topográficas que permitan anidar a depredadores aéreos en gran número, como la gaviota de patas amarillas (Larus livens) (Spear y Anderson, ms.). Por ello este depredador debe volar desde sus sitios de anidación localizados a, por lo menos, 4 millas marinas de distancia de Isla Rasa, para poder alimentarse de los polluelos de la gaviota parda. Sin embargo, observaciones de la actividad de este depredador en Isla Rasa sugirieron un posible impacto en la población de crías de gaviota parda, durante sus primeras semanas de vida.

## II. LA GAVIOTA DE PATAS AMARILLAS (*Larus livens*) COMO DEPREDADOR DE LOS POLLUELOS DE LA GAVIOTA PARDA (*Larus heermanni*).

### A. INTRODUCCION

Una serie de estudios sugiere que la nidación colonial puede disminuir la depredación en el nido (Kruuk, 1964; Hoogland y Sherman, 1976), ya sea por ataques comunales al depredador o bien, en el caso de que el depredador sea territorial, por el fenómeno de "saciación" (Patterson, 1965; Estes, 1966). La colonialidad puede, en algunas ocasiones, favorecer la selección de grupo. Esto sucederá si el grado de parentesco entre individuos que aniden juntos es alta (Brown, 1966, 1972, 1974; Wilson, 1975 y citas del mismo).

Una serie de autores han analizado hipótesis propuestas acerca de las diferentes estrategias que podrían adoptar los depredadores, y cómo es que éstas se relacionan con características de las presas tales como su distribución en el tiempo y en el espacio. Krebs (1978) y Pyke et al. (1977) presentan revisiones de estas hipótesis propuestas, en las cuales se supone que los depredadores tenderán a maximizar la tasa de ganancia de energía o, en forma alternativa, tenderán a minimizar el tiempo y energía dedicados a la localización, obtención y procesamiento del alimento que requieren para poder llevar al cabo todas sus demás actividades, sin incurrir en un detrimento a su adecuación.

En Isla Rasa se observó que la mortalidad de los polluelos de la gaviota parda era significativamente mayor en la zona de colinas rocosas que en la de valles (Cap. 2). Se notó la intensa actividad depredadora de la gaviota de patas amarillas sobre los polluelos más pequeños (de hasta dos semanas de edad aproximadamente) de la gaviota parda, presentes en la isla durante aproximadamente 3 semanas, dada la sincronía de los nacimientos. Esta actividad depredadora es muy conspicua, principalmente en los valles, debido a que a cada intento de depredación la gaviota de patas amarillas es atacada en forma comunal por varias gaviotas pardas, cercanas al sitio del intento. Asimismo se notó el aumento del número de estos depredadores en la isla durante el periodo de nacimiento de los polluelos. Por ello se llevaron al cabo observaciones de la conducta de depredación para evaluar su impacto en las dos zonas mencionadas y correlacionar la densidad de nidificación con el éxito de la depredación. También, se trató de determinar el cambio en el número de depredadores en la isla y el cambio en el tiempo de búsqueda de la presa, en relación a la distribución y la abundancia de la presa.

La gaviota de patas amarillas tiene una importante colonia de nidación, durante esta misma época, en la Isla Partida Norte, situada aproximadamente a 5 Km al Noroeste de Isla Rasa, de la cual puede llegar en un tiempo de vuelo de aproximadamente 15 min.

## B. METODOS

Para estimar el número de gaviotas depredadoras en la isla, durante la época de reproducción de 1981, se hicieron conteos instantáneos del número de gaviotas presentes en el estero de la isla y sus orillas. Se seleccionó este sitio dada la gran afluencia de estas aves al mismo y por la gran visibilidad que ofrece. Los conteos fueron hechos desde el 7 de abril al 29 de junio, cada cuatro días y cada dos horas, entre las 0600 y las 1800 horas, se obtuvo una media del número de gaviotas vistas en los siete censos del día. Las observaciones de la conducta de depredación se hicieron en dos zonas de área equivalente (18,000 metros cuadrados), pero de diferente forma debido a la topografía; y desde un punto alto, aproximadamente a 100 m del área de observación, que permitía buena visibilidad sobre toda la zona de observación.

El número de nidos en las dos zonas de observación (colinas rocosas y valles) se estimó con base en los datos de densidad obtenidos según se explica en el Capítulo 2 y multiplicando la densidad por el área observada. Se hicieron observaciones en 18 días entre el 5 y el 30 de mayo, durante una hora diaria en cada zona, comenzando a las 0600 horas el primer día, a las 0800 el segundo día, y así sucesivamente, hasta llegar a las 1900 horas, para luego volver a comenzar a las 0600 horas. En esta segunda vez se invirtió el orden de observación de las áreas con respecto a la primera ocasión. Se registraron: 1) Los intentos de depredación y su resultado. 2) El comienzo y término de búsqueda de la presa por cada gaviota de patas amarillas para conocer el tiempo de búsqueda de la presa. La búsqueda de la presa se definió como el vuelo sobre el área de nidación de la presa, con la vista dirigida hacia dicha área. Se caracteriza por los movimientos de la cabeza que dirigen la vista hacia ambos lados, atrás y adelante de la trayectoria de vuelo.

Con el fin de calcular el tiempo de búsqueda de la presa por la gaviota de patas amarillas, se midió el total de minutos en que se encontraba una o más gaviotas de patas amarillas en el área de observación buscando a la presa. Se calculó la frecuencia de intentos de depredación en las 18 horas de observación y la frecuencia de depredaciones exitosas para cada zona. Un intento de depredación se definió como un vuelo descendente, por parte del depredador, sobre la colonia de anidación de la presa, con la entrada en vuelo rasante a la colonia y dirigiéndose a un nido en particular, del cual intenta sustraer un polluelo, pero sin lograrlo (generalmente a causa de ataques de los adultos de la gaviota parda). Si el polluelo era sustraído, el evento se

clasificò como depredaciòn exitosa. Ademàs, se calculò el èxito de depredaciòn, definido como: nùmero de depredaciones / nùmero de intentos de depredaciòn.

Para determinar la diferencia entre ambas àreas en cuanto a la proporciòn de nidos depredados, se comparò el total de nidos depredados en cada una de las àreas de observaciòn con respecto al total de nidos presentes en ellas, por medio de una prueba de chi-cuadrado.

Se usò una prueba de datos apareados de Wilcoxon, comparando entre sí los resultados para ambas àreas de cada uno de los 18 días de observaciòn para los demàs anàlisis. Para determinar si existía una relaciòn numérica del depredador con respecto a la presa, se hizo una prueba de correlaciòn de rangos de Spearman entre el nùmero estimado de nidos de las presas presentes en el àrea de observaciòn y la media del nùmero de depredadores presentes en el estero de la isla, en siete fechas diferentes a lo largo del mes de mayo (Cuadro XVI).

### C. RESULTADOS

Los valles presentaron una densidad de nidaciòn mayor que la de las colinas rocosas (71 nidos/100 metros cuadrados y 9.5 nidos/100 metros cuadrados, respectivamente). Se estimò que en las zonas de observaciòn del valle el total de nidos fue de 12,780 y en la colina rocosa de 1,710. La proporciòn de nidos atacados en la zona de valle fuè significativamente menor que en las colinas rocosas (chi-cuadrado = 46.21, g.l. = 1,  $P <<< .001$ ). Sin embargo, en el valle, los depredadores invirtieron significativamente mäs tiempo buscando a la presa que en la colina rocosa ( $N = 18$ ,  $0.001 < P [T < 21] < 0.005$ ), hicieron un nùmero significativamente mayor de intentos de depredaciòn ( $N = 18$ ,  $P [T = 32] = 0.02$ ) (Cuadro XV), indicando una mayor inversiòn de tiempo y energìa en una zona con mayor densidad de presas. Los depredadores obtuvieron presas en mayor nùmero absoluto, pero en menor proporciòn en los valles, aunque la diferencia en nùmero no resultò significativa ( $N = 18$ ,  $.1 < P < .2$ ). El nùmero de depredaciones por intervalo de tiempo en el que se encontraba presente el depredador, no difiriò entre ambas zonas ( $N = 18$ ,  $P > 0.2$ ). Tampoco difiriò el nùmero de depredaciones con relaciòn al nùmero de intentos realizados (èxito de depredaciòn) ( $N = 18$ , presas en el valle porque ahì es donde invierten mäs tiempo).

Finalmente, la variaciòn en el nùmero de depredadores, con respecto al de presas se muestra en la Cuadro XVI, habiéndose encontrado que existe una correlaciòn significativa de  $r = 0.80$  ( $P < 0.03$ ).

5

CUADRO XV. PARAMETROS DE LA DEPREDACION DE LOS POLLUELOS DE *L. heermanni* POR *L. livens*.

Zona	Colinas rocosas	Valles	Signific. estadist.
Tiempo total de observación (hrs)	18	18	
No. total de nidos en el área de observación	1,710	12,780	
No. de intentos de depredación (No. int.)	121	282	$P = .02$
No. de depredaciones (No. dep.)	26 (1.5%)	41 (0.3%)	$P < .001$
Exito de depredación (No. dep./No. int.)	0.22	0.15	$.2 < P < .5$
Tiempo total de búsqueda de la presa (min)	334	676	$P < .005$
Tasa absoluta de captura (No. depredaciones/No. hrs de observación)	1.44	2.28	$.1 < P < .2$
Tasa relativa de captura (No. depredaciones/No. hrs que el depredador busca presa)	4.67	3.64	$.2 < P < .5$

CUADRO XVI. VARIACION EN EL NUMERO PROMEDIO DE DEPREDADORES (*L. livens*) VISTOS EN EL ESTERO DE ISLA RASA CON RESPECTO AL DE PRESAS (polluelo de *L. heermanni*) EN LOS NIDOS DE LA MUESTRA DE LOS VALLES PARA 1981.

Fecha	No. de polluelos	No. de <i>L. livens</i>
mayo 3	0	3
9	2	3
12	4	18
16	36	21
20	32	24
24	24	21
28	25	20

$$r = 0,80 \quad P < 0,03$$

s

r = coeficiente de correlación de Spearman  
s

#### D. DISCUSION

Estos resultados indican que, para las gaviotas pardas que anidan en los valles existe una ventaja en la reproducción sincrónica y en altas densidades de nidación, ya que, aunque el número de polluelos capturados, por unidad de tiempo en el área de valle fué mayor que en la colina rocosa, el porcentaje capturado en aquellos fué menor. Por la gran sincronía en la reproducción, los polluelos más pequeños se encuentran disponibles durante un tiempo restringido. Por lo tanto las gaviotas depredadoras no pueden consumir todas las presas existentes. En este caso es factible pensar que en la gaviota parda se está dando una selección de grupo, a través de la cual los individuos que aniden en forma sincrónica y densa resultan favorecidos. Además, en los valles, el ataque comunal al depredador (mobbing), que es poco frecuente en el área de rocas, puede ser un factor importante para disminuir el éxito de la depredación. Otro dato que puede aportar elementos de juicio a favor de la posible selección de grupo es el hecho de que una gran proporción de las gaviotas (ca. 80 %) mantienen sus territorios de un año al otro, indicando un alto índice de fidelidad al sitio de anidación y a sus vecinos (Velarde y Urrutia, ms.).

Se comprobó que para el depredador resulta igualmente exitosa la depredación en ambas zonas, aunque invierte más tiempo en el área de valles. En cuanto al tiempo invertido en las áreas de alimentación en relación a la densidad de las presas los resultados concuerdan con lo encontrado por diversos autores (Goss-Custard, 1970; Smith y Sweatman, 1974; Gill y Wolf, 1977; Greenwood y Harvey 1978; Mittlebach, 1981 y Sih, 1982). Estos resultados indican que los depredadores tienden a concentrarse en áreas con mayor densidad de presas. Sin embargo, la tasa de depredación no es el resultado de un aumento en el éxito de la depredación (No. depredaciones/No. intentos), sino de el tiempo invertido en el área de mayor concentración de presas (tasa relativa de captura), por lo cual no se demuestra que el depredador esté maximizando su tasa de alimentación. Esto también concuerda con los resultados obtenidos por otros investigadores (Goss-Custard, 1970; Zach, 1976; Zach y Falls, 1976; Davies 1977; Gill y Wolf 1977; Crook, 1978; Greenwood y Harvey, 1978; Heller y Milinski 1979 y Sih, 1982).

Las gaviotas de patas amarillas, presentes inicialmente en números bajos en la isla, comenzaron a consumir a la presa al iniciarse el periodo de nacimientos. Además, se vió que el número de depredadores aumentó en el área de conteo en relación al aumento del número de la presa. Aunque el incremento en el número de depredadores en el estero, podría deberse también a que en la isla se presenta, simultáneamente alguna otra presa para la gaviota de patas amarillas, la única otra posible presa que se vió que era consumida por ésta en la isla, fueron los polluelos de los gallitos de mar que anidan en la misma isla. Sin embargo, la actividad depredadora sobre éstos no parece ser tan intensa

como sobre los polluelos de gaviota (obs. pers.). Además, la densidad de nidificación es mucho mayor, y el desarrollo de los polluelos de gallito es mucho más rápido que el de los de gaviota, por lo cual, están disponibles al depredador por un período aún menor. Otro factor importante que podría causar la menor depredación de gallitos es que, aparentemente, las gaviotas de patas amarillas defienden territorios de alimentación en la isla. Como la colonia de los gallitos ocupa un área comparativamente pequeña, en relación a la colonia de gaviotas, la misma territorialidad del depredador podría estar obstaculizando un mayor consumo de polluelos de gallito. Sin embargo, esta posibilidad no se puede afirmar hasta que no se hagan estudios de territorialidad en la gaviota de patas amarillas. Por lo tanto, se desconoce qué factores limitan el incremento en el número de depredadores en la Isla Rasa, aunque podría deberse al tamaño de la población de depredadores anidando en Isla Partida, o a su posible territorialidad.

En resumen, se comprueba que aquellos individuos de gaviota parda que anidan densa y sincrónicamente, tienen una menor probabilidad de perder a sus polluelos por depredación de la gaviota de patas amarillas; mientras que esta última invierte más tiempo en las zonas de mayor densidad de presas, presentando un éxito de depredación independiente de la densidad de la presa.

### III. EL HALCON PEREGRINO (*Falco peregrinus*) COMO DEPREDADOR DE ADULTOS.

#### A. INTRODUCCION

El halcón peregrino, el ave rapaz más veloz del mundo y casi exclusivamente ornitófaga, tiene una distribución prácticamente cosmopolita, exceptuándose la Antártida, el Polo Norte, el corazón de zonas extremadamente áridas y parte del sur de Sudamérica (Mebs, 1968; Ratcliffe, 1980; Rodríguez, 1970). Se reconocen hasta 22 subespecies (Rodríguez, 1970), que ocupan una gran diversidad de hábitats, desde los acantilados marinos hasta la tundra ártica, y evitan siempre las áreas densamente arboladas. Su dieta, sumamente amplia, varía según las especies disponibles en el hábitat y la época del año, habiéndose observado que en Gran Bretaña consume por lo menos 132 especies diferentes de aves y 210 en Europa Central (Ratcliffe, 1980). Las presas varían también en tamaño, desde pequeñas, como Passeriformes, hasta gansos salvajes.

La depredación de aves marinas por peregrinos ha sido ya observada en diversas ocasiones, y se ha visto que aquellas constituyen un alto porcentaje de la dieta de halcones que habitan las zonas costeras. Ratcliffe (1980) informa que para peregrinos que anidan en acantilados marinos, lejos de colonias de nidificación de aves marinas, éstas constituyen alrededor del 30 % de su dieta. En el caso de anidar en acantilados con, o cercanos a colonias de nidificación de aves marinas, éstas constituyen un 70 % de la dieta. El mismo autor dice que tanto Gray (1871) como Neale (1890) hablan de parejas de peregrinos anidando junto a colonias de alcas, urias, frailecillos y kittiwakes (*Alca*, *Uria*, *Fratercula* y *Rissa*, respectivamente), que se alimentaban casi exclusivamente de estas aves. Estos halcones se alimentaban casi exclusivamente de estas aves marinas. También menciona que Smith informa de una pareja que vivía principalmente de fulmares (*Fulmarus*). Así mismo, cita una lista de especies obtenidas por Warpole Bond (1938) donde menciona como aves marinas depredadas en el condado de Sussex, Inglaterra, a los gallitos de mar común y negro (*Sterna hirundo* y *Chlidonias niger*), gaviotas de cabeza negra, argéneas y kittiwakes (*Larus ridibundus*, *L. argentatus* y *Rissa tridactyla*), además de urias, frailecillos y alcas. El ave marina de mayor tamaño que, en ocasiones se ha encontrado entre los restos de las presas del peregrino es la gaviota de espalda negra (*Larus marinus*) con 165 cm de envergadura, mientras que el halcón peregrino hembra, mayor que el macho, tiene una envergadura de 113 cm.

El peregrino utiliza diversos tipos de técnicas de caza que varían, aparentemente, con el tipo de presa de que se trate, de la dirección del viento y del tipo de terreno sobre el cual vuela

la presa. En la mayoría de los casos, el peregrino ataca a aves en vuelo, pero, en ocasiones, se le ha observado atacar a pequeños mamíferos o aves en tierra (Ratcliffe, 1980). Las técnicas de caza de presas en vuelo pueden dividirse principalmente en dos: 1) el peregrino vuela encima de la presa y se deja caer en diversos ángulos hacia ésta, con el fin de suministrarle un golpe con los talones, rompiéndole de ésta forma, el cuello, un ala o la espalda; 2) el peregrino persigue a su presa haciendo una picada detrás de ésta y, rectificando su trayectoria de vuelo, la ataca por detrás, prendiéndola con las garras (Ratcliffe, 1980; Rodríguez, 1970). Cuando el peregrino caza presas que se encuentran sobre el suelo, lo hace siguiendo la técnica del aguilucho que, por medio de un vuelo muy bajo, trata de sacar a sus presas del escondite para luego capturarlas en vuelo rasante y con las garras extendidas hacia adelante. En ésta forma caza pequeños mamíferos o polluelos de diversas especies, que aún no vuelan (Ratcliffe, 1980). Se ha visto que el peregrino no ataca a aves que vuelan sobre el mar (Ratcliffe, 1980), por lo cual puede suponerse que, mientras las aves se mantengan volando sobre el mar, difícilmente serán atacadas.

## B. ANTECEDENTES Y OBJETIVOS

En la Isla Rasa caza una pareja de halcones peregrinos. Al principio de la época de reproducción, cuando las gaviotas comienzan a establecer territorios en la isla, se observan, constantemente, intentos parciales de asentarse en los valles, por grandes parvadas que llegan al atardecer. Los miles de aves establecidas en sus territorios durante la noche, salen diariamente, al amanecer en una especie de estampida hacia el mar. Las actividades territoriales de las gaviotas se van prolongando cada vez más en el período diurno, hasta quedar establecidas en la isla definitivamente. Durante el lapso de transición, mientras las gaviotas se establecen definitivamente existe una gran susceptibilidad, a levantar "vuelos de pánico masivos" al ser sobrevoladas por alguno de los peregrinos.

Aunque nunca logré ver al peregrino capturar una gaviota, frecuentemente lo observé haciendo intentos. En éstas ocasiones se le vió principalmente volando a unos 100 a 150 m sobre algún valle cercano a la orilla de la isla, por donde las gaviotas salen al mar, lo que podría llamarse un corredor aéreo. Ahí, iniciaba sus picadas hacia las gaviotas, que lo evadían bajando su vuelo hacia el suelo o con un viraje brusco cuando detectaban al halcón tardíamente. Al llegar cerca de los acantilados y hacia el mar, las gaviotas normalmente volaban cerca de la superficie del agua, cuando uno o ambos peregrinos estaban sobrevolando el área.

En ésta sección se pretende establecer la composición de la

dieta de la pareja de halcones peregrinos anteriormente mencionada, así como el impacto de su depredación en la población de aves marinas anidantes en la Isla Rasa, especialmente, la de la gaviota parda.

### C. METODOS

Para determinar el consumo de presas por los halcones peregrinos en la isla se usó el siguiente método: desde antes de que las gaviotas se establecieran en la isla, entre el 15 y el 20 de marzo de 1982, se hicieron recorridos diarios en la isla, hasta abarcarla en su totalidad, para recoger los restos de gaviotas y gallitos. Para buscar restos, se hicieron recorridos en las Áreas rocosas y la periferia de la colonia y el nido, aproximadamente cada cuatro días, durante un periodo de 66 días, desde el 20 de marzo hasta el 20 de mayo. Este método permite localizar, en forma bastante confiable a todas las presas del peregrino, ya que éstas presentan un aspecto característico que permite identificarlas inequívocamente como tales (Craighead y Craighead, 1969; Ratcliffe, 1980), ya que se presenta el pecho y vísceras de la presa totalmente consumidos y, en ocasiones, también el cráneo abierto y consumida la masa encefálica, de tal forma que se observan, generalmente, solamente las alas unidas a la cintura escapular, la columna vertebral, cintura pélvica, extremidades inferiores y la porción inferior del cráneo. Las presas son consumidas en, o muy cerca, de donde fueron capturadas, o bien, son llevadas al nido para los polluelos.

### D. RESULTADOS

Se encontraron restos de 50 aves en los 66 días de colecta. De éstos, cuarenta fueron de *Larus heermanni*, nueve de *Sterna elegans* y uno de *S. maxima*.

Se ha calculado que el requerimiento promedio de alimento para un halcón peregrino adulto es de 127 g / día más un 20 % de peso de la presa, que no se consume (Ratcliffe, 1980). De acuerdo con esto, la pareja de peregrinos en los 66 días de muestreo debió haber consumido 20.11 Kg de presa (127 g / día X 66 días X 2 aves + 20 %). Según los cálculos de los restos de presas encontrados en Isla Rasa, con base en los pesos de aves de estas especies, colectadas en la isla, en el lapso mencionado, se consumieron 16 Kg de gaviota parda (400 g / individuo X 40) y 2.7 Kg de gallito de mar (250 g / individuo X 9 individuos para *S. elegans* + 450 g para *S. maxima*). Esto representa un 80 % en

número (N) y un 86 % en peso (P) de gaviota parda, un 18 % N y 12 % P para el gallito de mar elegante y un 2 % N y 3 % P para el gallito de mar real.

## E. DISCUSION

Aunque probablemente los peregrinos estudiados, esporádicamente consuman otras presas, los resultados nos indican que en este periodo, la dieta de esta pareja es la gaviota parda, y en seguida los gallitos de mar elegante y real. Las 40 gaviotas consumidas en los 66 días de observación constituyen un porcentaje mínimo, menor del 0.02 %, de la población que anidó en la isla. Se sabe que un polluelo de peregrino consume en promedio 157 gr de presa por día durante su primer año de vida (Ratcliffe, 1980). Si consideramos que las gaviotas están en la isla un promedio de cuatro meses por año y si suponemos que la pareja de peregrinos procrea un promedio de dos polluelos por año, el total de peso de presa consumido deberá ser de 38 Kg para dos polluelos durante cuatro meses. Por lo tanto, una familia entera, dos adultos y dos polluelos consumirá un total de 168 gaviotas, 29 Kg para los adultos más 38 Kg para los polluelos, durante los cuatro meses en que éstas se encuentran en la isla, lo cual representa un 0.06 % de la población de adultos anidantes. Considerando que cuando los polluelos de gaviotas comienzan a volar, ellos constituirían una presa más fácil para el halcón y seguramente una presa más adecuada para los jóvenes peregrinos durante su aprendizaje de cacería, el impacto sobre la población de gaviotas adultas será aún menor. En este caso, se puede ver que la congregación y sincronía de la reproducción de la gaviota son factores que posiblemente favorecen a la población en contra de este depredador, pues reducen el tiempo en que la presa está disponible. Sin embargo, esto no quiere decir que la agregación y sincronía sean respuestas adaptativas generadas exclusivamente por la depredación por el halcón peregrino, ya que otros factores, como la distribución y abundancia del alimento parecen constituir, como vimos en el Capítulo 2, otro factor de gran importancia.

La situación de algunas de las poblaciones de halcones peregrinos es precaria, tanto por su captura excesiva e ilegal como su vulnerabilidad a los contaminantes (Anderson y Hickey, 1970). En décadas pasadas el alto grado de contaminación de las aguas, principalmente por DDT y organoclorados, provocó, a través del adelgazamiento del cascarón del huevo, la casi total desaparición de muchas aves marinas y de presa en Norteamérica. Por ello el monitoreo del estado de contaminación del área, así como de las poblaciones de aves marinas y de presa es una labor indispensable en la conservación y manejo de estas especies.

#### CAPITULO 4. DISCUSION GENERAL Y CONCLUSIONES

Coming in on small boats  
Over seas of unpublished pasts,  
We waded volcanic rock  
Lifted above our saltwater beginnings,  
The birds of wilderness  
Screamed over our heads-  
Cast their wing-breaths  
On expectant souls.

Our tongues were palewhite  
From city talk.  
Our legs were wobbling still  
From taxi rides and too many  
Sticky modern men.  
On each brow sat  
One deep disgust-lined wrinkle.  
Our brains emitted  
foul odours of congestion.....

En este trabajo se ha demostrado que la gaviota parda puede presentar variaciones significativas en algunos parámetros de su reproducción de un año a otro. Estas variaciones se manifiestan, principalmente, en su tamaño de nidada y tasa de crecimiento de las crías. Las variaciones corresponden con una diferencia en la abundancia del alimento disponible entre los dos años estudiados, estimada por las capturas por unidad de esfuerzo de la flota sardinera que pesca en la región de las Grandes Islas (Lluch-Belda et al. 1986). Estas variaciones de la especie pueden ser el resultado de estrategias adaptativas que la ayuden en la regulación de su esfuerzo reproductivo, adoptando diferentes tácticas dependiendo de las condiciones ambientales con relación a la disponibilidad de alimento en el medio.

No se detectaron diferencias en la sobrevivencia de los polluelos con relación al tamaño de la nidada ni al orden de nacimiento, como se ha demostrado para otras especies de gaviotas.

En otros estudios (Coulson, 1968; Coulson y White, 1958, 1961; Davis, 1975; Ryder, 1980) se ha demostrado que otro factor que afecta la variación del tamaño de la nidada es la edad del individuo. Este factor no se analizó en el presente trabajo.

Las conductas de solitud de alimento y alimentación de los polluelos mostraron diferencias ambiguas y, debido a la imposibilidad de cuantificar la cantidad de alimento que se da al polluelo en cada alimentación, ésta no constituye un buen parámetro para medir la inversión en cada cría.

La gaviota parda presentó su mayor éxito reproductivo en áreas de alta densidad de anidación. Aunque, por ahora, no se han identificado el o los factores que causan este patrón en el éxito reproductivo, es posible que durante un largo tiempo la especie haya estado, y aún esté, sujeta a una presión de selección que haya favorecido a aquellos individuos que tiendan a anidar a altas densidades, ya que las modificaciones conductuales encontradas en esta gaviota están relacionadas con adaptaciones a una alta densidad de anidación. Uno de los factores que puede estar ejerciendo esta presión es la depredación por la gaviota de patas amarillas, ya que la proporción de nidos de gaviota parda depredados es significativamente menor en las zonas de alta densidad en los valles de la isla, a pesar de que las gaviotas depredadoras tienden a concentrarse ahí, debido a la mayor densidad del alimento.

La interacción depredador-presa entre estas dos especies representa un interesante punto de investigación, ya que no sabemos, por ejemplo, 1) si las gaviotas depredadoras son territoriales en su zona de alimentación, 2) qué limita su número en Isla Rasa?, 3) qué proporción de su dieta representan los polluelos de la gaviota parda?, 4) si existen individuos "especializados" en alimentarse de polluelos de gaviota parda, 5) en qué isla anidan las gaviotas depredadoras?, 6) que ventaja o desventaja representa el explotar esta fuente de alimento para las gaviotas de patas amarillas, desde el punto de vista de la teoría de búsqueda óptima de alimento? etc. La investigación de todas estas interrogantes presenta un amplio e interesante campo.

Igualmente interesante será el estudio de la gaviota parda desde el punto de vista de presa. Por ejemplo, habría que saber si es que el ataque comunal al depredador representa una respuesta a una selección individual o de parentesco. Esto podría abordarse por medio del estudio del grado de parentesco entre individuos que anidan en proximidad.

La depredación por aves de presa como, el halcón peregrino, no parece tener un efecto importante sobre la población de gaviotas pardas que anidan en Isla Rasa; aunque podría influir, junto con otros factores de depredación y alimento, en su tendencia a anidar en forma sincrónica y colonial. Sin embargo, el halcón sí depende estrechamente de estas aves para su alimentación, por lo menos durante los meses de reproducción.

El marcaje de individuos a través de varios años nos permitirá conocer sus movimientos migratorios, patrones de mortalidad, variaciones del tamaño de la nidada con la edad o en diferentes sub-poblaciones, la tendencia a regresar a anidar al sitio de nacimiento, los patrones de dispersión de la población, la duración del vínculo de la pareja a través de los años, el efecto de la permanencia de la pareja en el éxito reproductivo en años sucesivos, etc. También, en relación a la alimentación, es necesario disponer de una muestra de individuos marcados, ya que la eficiencia en la búsqueda del alimento puede variar con la edad del individuo.

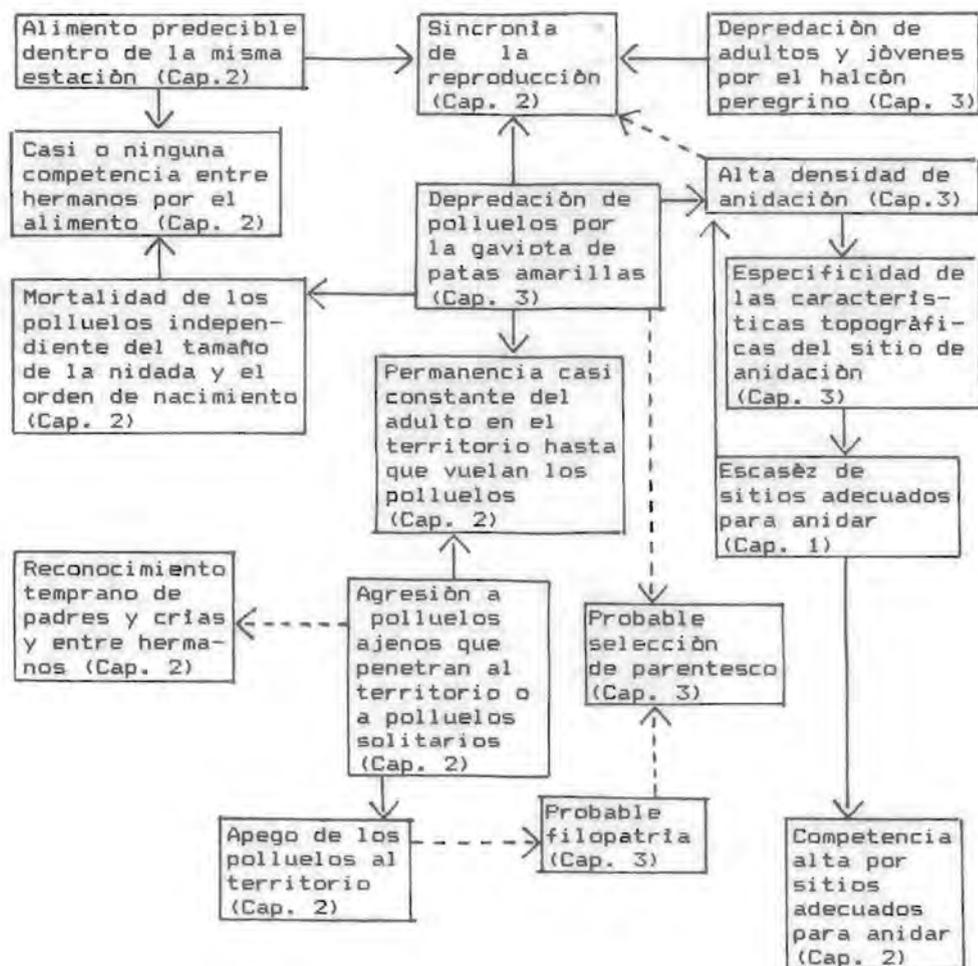
Si la reproducción de las gaviotas refleja la abundancia de ciertas especies de peces e invertebrados marinos, los parámetros reproductivos de esta especie pueden ser usados como predictores de las poblaciones de las especies presas. La posibilidad de usar a las aves marinas como predictores de la condición de las poblaciones de peces ya ha sido demostrada por varios investigadores (Anderson et al., 1980, 1982, 1984; Sunada et al., 1981, entre otros). Dado que algunas de estas especies son de importancia comercial para el hombre y que existe el peligro de su sobreexplotación, el seguimiento de la reproducción de algunas aves marinas, como la gaviota parda, podría ser importante para conocer, indirectamente, la abundancia y fluctuación a largo plazo de las poblaciones de esos peces.

El ritmo promedio de crecimiento de la producción pesquera en México ha sido del 20 % anual desde 1976 (González y García-Crespo, 1983), siendo el área de las Grandes Islas una de las principales zonas de producción. Es bien conocido el peligro de la sobrepesca, por los resultados que, en las últimas décadas, ha causado en las costas de Chile y Perú (Idyll, 1973), así como en las de California (Anderson et al., 1980; Radovich, 1981) y otras áreas de alta productividad marina. Las aves marinas son una herramienta potencial en el manejo de las pesquerías, lo son también en la investigación, la docencia y en otros aspectos de la actividad humana, además de representar un recurso valioso por sí mismo.

Finalmente, si como parece indicar la parte de este estudio, referente a la interacción con la gaviota de patas amarillas, la defensa contra éste depredador es por medio del denso agrupamiento durante la nidación, es importante recalcar el valor de la Isla Rasa, por sus características topográficas y por la ausencia de depredadores terrestres, como santuario natural para la reproducción del 95 % de la población mundial de la gaviota parda.

En la Figura 18 se muestra un diagrama de flujo de los factores relevantes identificados en este estudio para la ecología y conducta de la reproducción de la gaviota parda en la Isla Rasa. En él se muestran los probables efectos directos e indirectos o posibles. Los primeros son aquellos que han sido demostrados con una relativa seguridad en este trabajo. Como efecto indirecto o posible se indican aquellos que no han sido demostrados y que son susceptibles de un estudio en el futuro, o bien aquellos que podrían tener una influencia a más largo plazo sobre las respuestas adaptativas de la especie.

Figura 18. Diagrama de flujo mostrando los factores relevantes identificados en la ecología y conducta de la reproducción de la gaviota parda en Isla Rasa.



—————> Efecto directo  
 - - - - -> Efecto indirecto o posible

.....

We are going out on small boats.  
The sun sets before us-  
Lighting new pebbles left  
On a beach of embryo memories.  
The wind of solitude pushes us  
With gentle confidence.  
Our brain-children ride the bow waves  
Playing now  
In the clean surf of renewal.

Julia Whitty, Isla Rasa, 1980  
Women of the Island

APENDICE. TAMANO DEL ALA (cm) DE LOS POLLUELOS DE *Larus heermanni* A DIFERENTES EDADES Y SEGUN EL TAMANO DE LA NIDADADA DE PROCEDENCIA Y EL ORDEN DE NACIMIENTO.

1980						
Tamaño de nidada	1		2		3	
Categoría	P1,1	P1,2	P2,2	P1,3	P2,3	P3,3
Edad (días)						
1	2.15±.13	2.13±.08	2.14±.10	2.05±.09	2.04±.07	
2	2.32±.14	2.23±.11	2.24±.10	2.26±.03	2.07±.09	
3	2.47±.16	2.34±.14	2.33±.14	2.36±.10	2.11±.11	
4	2.69±.21	2.45±.15	2.43±.14	2.50±.13	2.20±.13	
5	2.89±.22	2.54±.16	2.53±.14	2.71±.13	2.29±.23	
6	3.09±.22	2.64±.17	2.63±.15	2.92±.20	2.30±.23	
7	3.28±.19	2.94±.18	2.74±.15	3.20±.13	2.50±.23	
8	3.51±.20	3.25±.19	2.84±.16	3.50±.06	2.70±	
9	3.71±.19	3.54±.18				
10	3.94±.18	3.83±.18				
N =	15	35	35	3	3	
1981						
1	2.15±.22	2.15±0.10	2.15±.10	2.12±0.10	2.12±.13	2.10±.10
2	2.35±.22	2.20±0.10	2.25±.12	2.35±0.13	2.25±.20	2.20±.11
3	2.40±.22	2.30±0.13	2.45±.13	2.45±0.20	2.35±.20	2.30±.13
4	2.55±.22	2.50±0.17	2.52±.15	2.55±0.20	2.70±.26	2.45±.20
5	2.76±.30	2.66±0.20	2.74±.15	2.70±0.25	2.90±.27	2.60±.25
6	2.92±.29	2.75±0.25	3.00±.30	3.00±0.25	3.20±.30	2.76±.20
7	3.09±.29	3.20±0.30	3.26±.40	3.26±0.26	3.40±.30	3.00±.20
8	3.45±.26	3.76±0.75	3.48±.48	3.36±0.31	3.60±.50	3.30±.50
9	4.09±.35	4.06±0.75	3.73±.48	3.81±0.51	4.06±.49	3.71±.27
10	4.68±.35	4.38±0.81	4.03±.81	4.17±0.59	4.47±.67	3.90
11	5.15±.30	4.95±0.89	4.60±.83	4.54±0.35	5.01±.55	4.20
12	5.46±.31	5.32±0.91	5.14±.89	4.66±0.49	5.58±.66	
13	5.93±.35	5.76±1.04	5.71±.83	5.57±1.15	6.02±.71	
14	6.40±.30	5.06±1.01	6.35±.78	5.92±1.20	6.57±.71	
15	7.13±.50	6.25±0.91	6.55±.78	6.54±1.16	7.06±.68	
16	7.83±.50	6.55±0.91	6.75±.78	6.86±1.16	7.72±.56	
17	8.30±.52	7.04±0.91	7.06±.96	7.23±1.16	8.15±.58	
18	8.55±.48	7.52±1.04	7.45±.82	7.33±1.16	8.30±.95	
19	8.80±.45	7.90±1.09	7.65±.82	7.56±1.17	8.49±.93	
20	9.05±.43	8.29±1.07	7.71±.87	7.78±1.11	8.56±.87	
N =	7	18	11	12	8	2

P1 = polluelo en nidadas de un huevo, P1,2 y P2,2 = primero y segundo polluelos en nidadas de 2 huevos, P1,3; P2,3 y P3,3 = primero, segundo y tercer polluelos en nidadas de 3 huevos.

## BIBLIOGRAFIA

- Altmann, J. 1974. Observational study of behavior: sampling methods. Behaviour, 49(3-4): 227-265.
- Altmann, S.A. 1956. Avian mobbing behavior and predator recognition. Condor, 58(4): 241-253.
- ----- 1974. Baboon, space, time and energy. Amer. Zool. 14: 221-248.
- Anderson, D.W. y J.J. Hickey. 1970. Ecological data on egg and breeding characteristics of Brown Pelicans. Wilson Bull. 82(1): 14-28.
- Anderson, D.W., F. Gress, K.F. Mais y P.R. Kelly. 1980. Brown Pelicans as anchovy stock indicators and their relationships to commercial fishing. CalCOFI Rep., 21: 54-61.
- Anderson, D.W., F. Gress, K.F. Mais. 1982. Brown Pelicans: influence of food supply on reproduction. Oikos, 39: 23-31.
- Anderson, D.W., y F. Gress. 1984. Brown Pelicans and the anchovy fishery off southern California, en D.N. Nettleship, G.A. Sanger, y P.F. Springer (Eds.), Marine birds: their feeding ecology and commercial fisheries relationships. Minister of Supply and Services, Canada.
- Baldwin, S.P. y S.C. Kendight. 1938. Variations in the weight of birds. Auk, 55: 416-467.
- Bartholomew, G.A. y W.R. Dawson. 1979. Thermoregulatory behavior during incubation in Heermann's Gulls. Physiol. Zool. 52(4): 422-437.
- Beer, C.G., 1965. Clutch size and incubation behavior in Black-billed Gulls (Larus bulleri). Auk, 82: 1-18.
- ----- 1966. Adaptations to nesting habitat in the reproductive behaviour of the Black-billed Gull, Larus bulleri. Ibis, 108: 394-410.
- ----- 1977. What is a display? Amer. Zool. 17: 155-165.
- Bennett, A.F. y W.R. Dawson. 1979. Physiological responses of embryonic Heermann's gulls to temperature. Physiol. Zool. 52(4): 413-421.
- Braun, B.M. y G.L. Hunt, Jr. 1983. Brood reduction in Black-legged Kittiwakes. Auk, 100(2): 469-476.
- Brockelman, W.Y. 1975. Competition, the fitness of offsprings and optimal clutch-size. Amer. Natur. 109(970): 677-699.

- Brown, J.L. 1966. Types of group selection. Nature, 211(5051): 870.
- \_\_\_\_\_, 1972. Communal feeding of nestlings in the Mexican jay (Aphelocoma ultramarina): interflock comparisons. Anim. Behav., 20(2): 395-403.
- \_\_\_\_\_, 1974. Alternate routes to sociality in jays- with a theory for the evolution of altruism and communal breeding. Amer. Zool., 14(1): 63-80.
- \_\_\_\_\_, 1975. The Evolution of Behavior. W. W. Norton & Co. Inc., N. Y.
- Brown, R.G.B. 1967a. Breeding success and population growth in a colony of Herring and Lesser Black-backed gulls Larus argentatus and L. fuscus. Ibis, 109: 502-515.
- \_\_\_\_\_, 1967b. Courtship behavior in the Lesser Black-backed gull, Larus fuscus. Behaviour, 29: 122-153.
- \_\_\_\_\_, R.G.B., N.G. Blurton Jones y D.J.T. Huxsell. 1967. The breeding behaviour of Sabine's Gull, Xema sabini. Behaviour, 28: 110-140.
- Burger, A.E. y J. Cooper. 1984. The effects of fisheries on seabirds in South Africa and Namibia, en D.N. Nettleship, G.A. Sanger y P.F. Springer (Eds.), Marine birds: their feeding ecology and commercial fisheries relationships. Minister of Supply and Services, Canada.
- Burger, J. 1974. Breeding biology and ecology of the Brown-hooded Gull in Argentina. Auk, 91: 601-613.
- \_\_\_\_\_, 1977. Role of visibility in nesting behavior of Larus gulls. J. Comp. Physiol. Psych., 91(6): 1347-1358.
- \_\_\_\_\_ y J. Shisler. 1978. Nest site selection and competitive interactions of Herring and Laughing Gulls in New Jersey. Auk, 95: 252-266.
- Campbell, C.B.G. y W. Hodos. 1970. The concept of Homology and the Evolution of the Nervous System. Brain & Behavior and Evolution, 3:353-367.
- Carscadden, J.E. 1984. Capelin in the northwest Atlantic, en D.N. Nettleship, G.A. Sanger y P.F. Springer (Eds.), Marine birds: their feeding ecology and commercial fisheries relationships. Minister of Supply and Services, Canada.
- Case, T.J. 1978. On the evolution and adaptive significance of postnatal growth rates in the terrestrial vertebrates. Quart. Rev. Biol., 53: 243-276.

- Cody, M.L. 1966. A general theory of clutch-size. Evolution 20: 174-184.
- Coulson, J.C. 1963. Egg size and shape in the Kittiwake (Rissa tridactyla) and their use in estimating age composition of populations. Proc. Zool. Soc. Lond., 140: 211-227.
- \_\_\_\_\_. 1968. Differences in the quality of birds nesting in the centre and on the edges of a colony. Nature, 217: 478-479.
- Coulson, J.C. y E. White. 1958. The effect of age in the breeding biology of the Kittiwake, Rissa tridactyla. Ibis, 100: 40-51.
- \_\_\_\_\_ y \_\_\_\_\_. 1960. The effect of age and nest density on the time of breeding of the Kittiwake. Ibis, 102: 71-84.
- \_\_\_\_\_ y \_\_\_\_\_. 1961. An analysis on the factors influencing the clutch size of the Kittiwake. Proc. Zool. Soc. Lond., 136: 207-217.
- Craighead, J.J. y F.C. Craighead. 1969. Hawks, Owls and Wildlife. Dover Pub. Inc. N.Y.
- Crook, J.H. 1966. The adaptive significance of avian social organization. Symp. Zool. Soc. Lond., 14: 181-218.
- Crook, J.H. 1970. Social organization and the environment: aspects of contemporary social ethology. Anim. Behav., 18: 197-209.
- Crook J.H. y J.S. Gartlan. 1966. Evolution of primate societies. Nature, 210(5042): 1200-1203.
- Crook, J.H., J.E. Ellis y J.D. Goss-Custard. 1976. Mammalian Social Systems: Structure and Function. Anim. Behav., 24: 261-274.
- Cullen, E., 1957. Adaptations in the Kittiwake to cliff-nesting. Ibis, 99: 275-302.
- Curio, E. 1976. The Ethology of Predation. Springer Verlag. Berlin, Heidelberg, N. Y.
- Darling, F.F. 1937. A herd of Red Deer. Oxford University Press, London.
- \_\_\_\_\_. 1938. Bird flocks and the breeding cycle: a contribution to the study of avian sociality. Cambridge University Press, Cambridge.
- Davis, J.W.F. 1975. Age, egg size and breeding success in the Herring Gull, Larus argentatus. Ibis, 117: 460-473.

- \_\_\_\_\_ y E.K. Duhn, 1976. Intraspecific predation and colonial breeding in Lesser black-backed gulls *Larus fuscus*. *Ibis*, 118: 65-77.
- Davis, N.B. 1977. Prey selection and the search strategy of the spotted flycatcher (*Muscicapa striata*): a field study on optimal foraging. *Anim. Behav.*, 25:1016-1033.
- Dawkins, R. 1982. The Extended Phenotype, the gene as the unit of selection. W. H. Freeman & Co. San Francisco.
- Dexheimer, M. y W.E. Southern. 1974. Breeding success relative to nest location and density in Ring-billed Gull colonies. *Wilson Bull.*, 86(3): 288-290.
- Eisenberg, J.F., N.A. Muckenhirn y R. Rudran. 1972. The relation between ecology and social structure in primates. *Science*, 176: 863-874.
- Emlen, Jr., J.T. 1956. Juvenile mortality in a Ring-billed Gull colony. *Wilson Bull.*, 68: 232-238.
- Estes, R.D. 1966. Behavior and life history of the Wildebeest (*Conochaetes taurinus*, Burchell). *Nature*, 212(5066): 999-1000.
- Evans, R.M. 1970. Parental Recognition and the "mew call" in Black-billed gulls (*Larus bulleri*). *Auk*, 87: 503-513.
- Fleming, T.H. y R.J. Rauscher. 1978. On the evolution of litter size in *Peromyscus leucopus*. *Evolution*, 32: 45-55.
- Gadgil, M. y W.H. Bossert. 1970. Life history consequences of natural selection. *Amer. Natur.*, 104(935): 1-24.
- García, A.E. 1964. Modificaciones al Sistema de Koeppen (para adaptarlo a las condiciones de la República Mexicana). Instituto de Geografía, U.N.A.M.
- Gaviño, G. y Z. Uribe. 1980. Distribución, población y época de la reproducción de las aves de las islas Tres Marietas, Jalisco, México. *A. Inst. Biol. Univ. Nal. Auton. de Mex.* 51, Ser. Zool., (1): 505-524.
- Ghiselin, M. 1976. The nomenclature of correspondence: a new look at "Homology and "Analogy", en R.B. Masterton, W. Hodoss y H. Jerison (Eds.), Evolution, Brain and Behavior: Persistent problems. Lawrence Erlbaum, Hillsdale, N.J.
- Gibb, J.A. 1950. The breeding biology of the Great and Blue Tit mice. *Ibis*, 92: 507-539.
- Gibbons, J.D. 1974. Nonparametric Methods for Quantitative Analysis. Holt, Rinehart and Winston, New York.

- Gill, F.B. y L.L. Wolf. 1977. Nonrandom foraging by sunbirds in a patchy environment. Ecology, 58:1284-1296.
- Gochfeld, M. 1980. Mechanisms and Adaptive Value of Reproductive Synchrony in Colonial Birds, en J., Burger, B.J., Olla y H.E., Winn (Eds.). Behavior of Marine Animals, Vol. 4. Plenum Press, N.Y.
- González, G. y R. Garci-Crespo. 1983. Ecología y producción pesquera, en J. Carabias y V.M. Toledo (Eds.), Ecología y Recursos Naturales. Ediciones del Comité Central, México.
- Goodman, D. 1974. Natural selection and a cost ceiling on reproductive effort. Amer. Natur., 108: 247-268.
- Goss-Custard, J.D. 1970. The response of redshank (Tringa totanus L.) to spatial variation in the density of their prey. J. Anim. Ecol., 39: 91-113.
- Graves, J., A. Whiten y P. Henzi. 1984. Why does the Herring Gull lay three eggs? Anim. Behav., 32:798-805.
- Greenwood, P.J. y P.H. Harvey. 1978. Foraging and territory utilization of blackbirds (Turdus merula) and song thrushes (Turdus philomelos). Anim. Behav., 26:1222-1236.
- Groves, S. 1984. Chick growth, sibling rivalry and chick production in American Black Oystercatchers. Auk, 101:525-531.
- Hahn, D.C. 1981. Asynchronous hatching in the Laughing Gull: cutting losses and reducing rivalry. Anim. Behav., 29: 421-427.
- Hailman, J.P. 1976. Homology: logic, information and efficiency, en R.B. Masterton, W. Hodos y H. Jerison (Eds.), Evolution, Brain and Behavior: Persistent problems. Lawrence Erlbaum, Hillsdale, N.J.
- Hamilton, W.D. 1971. The geometry of the selfish herd. J. Theoret. Biol., 31(2): 295-311.
- Heinroth, D. 1911. Beitrage zur Biologie, namentlich Ethologie und Psychologie der Anatiden. Verh. S. Intern. Ornithol. Kongr. Berlin 1910: 589-702.
- Herzing-Zurcher, M. 1978. Contribución al conocimiento de la histogénesis de las glándulas supraorbitales en Larus heermanni (Cassin). Tesis profesional. Facultad de Ciencias. UNAM.
- Hinde, R.A. 1975. The concept of function, en G.P. Baerends, C. Beer y A. Manning (Eds.), Function and Evolution in Behaviour. Claredon Press, Oxford.

- Hirshfield, M.F. y D. Tinkle., 1975. Natural selection and the evolution of reproductive effort. Proc. Natl. Acad. Sci., 72: 2227-2231.
- Hodos, W. 1976. The concept of homology and the evolution of behavior, en R.B. Masterton, W. Hodos y H. Jerison (Eds.), Evolution, Brain and Behavior: Persistent problems. Lawrence Erlbaum, Hillsdale, N.J.
- Hogstedt, G. 1980. Evolution of clutch size in birds: adaptive variation in relation to territory quality. Science, 210: 1148-1150.
- Hollings, C.S. 1959. The components of predation as revealed by a study of small mammal predation of the European pine sawfly. Can. Entomologist, 91: 293-320.
- Hoogland, J.L., P.W. Sherman. 1976. Advantages and disadvantages of Bank Swallow (Riparia riparia) coloniality. Ecol. Monogr., 46: 33-58.
- Howell, T.R. 1978. Ecology and Reproductive Behavior of the Gray Gull of Chile and of the Red-tailed Tropicbird and White Tern of Midway Islands. Nat. Geog. Soc. Res. Rep., 1969 Proj.: 251-284.
- \_\_\_\_\_, B. Araya y Millie, W.R. 1974. Breeding biology of the Gray Gull Larus modestus. U. Cal. Pub. Zool., 104: 57 pp. + 21 plates. U. of California Press, Ltd. London.
- Hunt, G.L. y M.W. Hunt. 1975. Reproductive ecology of the Western Gull: The importance of nesting spacing. Auk, 92: 270-279.
- Hutson, G.D., 1977. Aggonistic display and spacing in the Black-headed Gull, Larus ridibundus. Anim. Behav., 25: 765-773.
- Idyll, C.P. 1973. The anchovy crisis. Sci. Am., 228: 22-29.
- Janzen, D. 1970. Altruism by coatis in the face of predation by Boa constrictor. J. Mammal., 51(2): 387-389.
- Jolly, A. 1972. The evolution of primate behavior. Macmillan Co., New York.
- Kenward, R.E. 1978. Hawks and doves: attack succes and selection in Goshawk flights at wood-pigeons. J. Anim. Ecol., 47: 449-460.
- Klomp, H. 1970. The determination of clutch-size in birds, a review. Ardea, 58(1-2): 1-121.

- Kortland, A. y M. Kooij. 1963. Protohominid behavior in primates (preliminary communication). Symp. Zool. Soc. Lond. 10: 61-88.
- Krebs, C.J. 1972. Ecology: the experimental analysis of distribution and abundance. Harper & Row, New York.
- ----- . 1978. Colonial nesting in birds with special reference to the Ciconiformes, en: H. Sprunt, J.C. Ogden y S. Winckler (Eds.), Wading Birds. National Audubon Society, N.Y.
- Kruuk, H. 1964. Predators and anti-predator behaviour of the Black-headed gull (Larus ridibundus L.). Behaviour, Suppl. XI. 129 pp. + 22 Figs.
- ----- . 1972. The Spotted Hyena: a study of predation and social behavior. University of Chicago Press, Chicago.
- Lack, D. 1947. The significance of clutch-size. Ibis, 89: 302-352.
- ----- . 1948. Notes on the ecology of the Robin. Ibis, 90:252-259.
- ----- . 1951. The breeding biology of the Swift Apus apus. Ibis, 93: 501-546.
- ----- . 1954. The natural regulation of animal numbers. Oxford University Press. Oxford.
- ----- . 1966. Population studies of birds. Clarendon Press. Oxford.
- ----- . 1968. Ecological adaptations for breeding in birds. Methuen, London.
- ----- y E. Lack. 1958. The nesting of the Long-tailed Tit. Bird Studies, 5: 1-19.
- Lluch-Belda, D., F.J. Magallón y R.A Schwartzlose. 1986. Large fluctuations in the sardine fishery in the Gulf of California: possible causes. CalCOFI Rep. 27: 136-139.
- Lorenz, K. 1941. Vergleichende Bewegungsstudien an Anatinen. J. Orn. 89: 194-294.
- MacRoberts, M.H. 1973. Extramarital courting in Lesser Black-backed and Herring Gulls. Zeits. Tierpsychol. 32: 62-74.
- Mebs, T. 1968. Die Falken und ihre Verwandten, en B. Grzimek (Ed.), Grzimeks Tierleben, Vol VII Kindler Verlag, Zurich.
- Meyburg, B. 1974. Sibling aggression and mortality among nestling eagles. Ibis, 116:224-228.

- Mills, J.A. 1973. The influence of age and pair-bond on the breeding biology of the Red-billed Gull, Larus novaehollandiae scopulinus. J. Anim. Ecol., 42: 147-162.
- Mittlebach, G.G. 1981. Foraging efficiency and body size: a study of optimal diet and habitat use by bluegills. Ecology, 62:1370-1386.
- Mock, D.W. 1984. Infanticide, siblicide and avian nestling mortality, en G. Hausfater y S.B. Hrdy (Eds.), Infanticide: comparative and evolutionary perspectives. Aldyne, N.Y. pp. 3-30.
- Montevocchi, W.A. 1977. Predation in a Salt marsh Laughing Gull colony. Auk, 94: 583-585.
- -----, 1978. Nest site selection and its survival value among Laughing Gulls. Behav. Ecol. & Sociobiol., 4: 143-161.
- -----, M. Impekoven, A. Segre-Terkel y C. G. Beer. 1979. The seasonal timing and dispersion of egg-laying among Laughing Gulls, Larus atricilla. Ibis, 121: 337-344.
- Moynihan, M. 1955a. Some aspects of reproductive behaviour in the black-headed gull (Larus L. ridibundus) and related species. Behaviour, Suppl., 4: 1-201.
- ----- 1955b. Notes on behavior of some North American gulls II: Non-aerial hostile behavior of adults. Behaviour, 12: 95-182.
- ----- 1956. Notes on the behavior of some North American gulls. Aerial hostile behavior. Behaviour, 10: 126-177.
- ----- 1958a. Types of hostile displays. Auk, 72: 247-259.
- ----- 1958b. Notes on the behavior of some North American gulls III. Pairing behavior. Behaviour, 13: 112-130.
- ----- 1959a. Notes on the behavior of some North American gulls IV: The ontogeny of hostile behavior and display patterns. Behaviour, 14: 214-239.
- ----- 1959b. A revision of the Family Laridae (Aves). Amer. Mus. Novit., (1928): 1-42.
- ----- 1962. Hostile and Sexual Behavior Patterns of South American and Pacific Laridae. Behaviour, Suppl. 8. 365 pp.
- Nelson, J.B. 1966. Clutch-size in the Sulidae. Nature, 23: 435-436.
- -----, 1968. The breeding ecology of the Red-footed Booby in the Galapagos. J. Anim. Ecol., 38: 181-198.

- ----- . 1980. Seabirds, their biology and ecology. Hamlyn, London.
- Nisbet, I.C.T. y M.E. Cohen. 1975. Asynchronous hatching in Common and Roseate Terns, Sterna hirundo and S. dougallii. Ibis, 117: 374-379.
- Noble, G.K. y M. Wurm. 1943. The social behavior of the Laughing Gull. Ann. N.Y. Acad. Sci., 45: 179-220.
- D' Connor, R.J. 1978. Egg weights and brood reduction in the European Swift (Apus apus). Condor, 81: 133-145.
- Orians, G.H. 1961. On the evolution of mating systems in birds and mammals. Amer. Natur., 103: 589-603.
- Paludan, K. 1951. Contributions to the breeding biology of Larus argentatus and Larus fuscus. Vidensk. Medd. Dansk. naturh. Foren., 114: 1-128.
- Parsons, J. 1970. Relationship between egg-size and post hatching chick mortality in the Herring Gull (Larus argentatus). Nature, 228:1221-1222.
- ----- . 1971. Cannibalism in Herring Gulls. Br. Birds 44: 528-537.
- ----- . 1975. Asynchronous hatching and chick mortality in the Herring Gull (Larus argentatus). Ibis, 117:517-520.
- ----- . 1976a. Nesting density and breeding success in the Herring Gull Larus argentatus. Ibis, 118: 537-546.
- ----- . 1976b. Factors determining the number and size of eggs by the Herring Gull. Condor, 78:481-492.
- Patterson, I.J. 1965. Timing and Spacing of Broods in the Black-headed gull. Ibis, 107: 433-460.
- Paynter, R.A. 1949. Clutch size and egg and chick survival of Kent Island Herring Gulls. Ecology, 30: 146-166
- ----- . 1952. Studies of gulls and penguins. Ecology, 133: 314-316.
- Perrins, C.M. 1977. The role of predation in the evolution of clutch-size, en B. Stonehouse y C., Perrins (Eds.), Evolutionary Ecology. The MacMillan Press, Ltd. London.
- Pierotti, R. y C.A. Bellrose. 1986. Proximate and ultimate causation of egg size and the "third-chick disadvantage" in Western Gull. Auk, 103: 401-407.
- Pulliam, H.R. 1973. On the advantages of flocking. J. Theor. Biol., 38: 419-422.

- Pyke, G.G., H.R. Pulliam y E.L. Charnov. 1977. Optimal foraging: a selective review of theory and tests. Q. Rev. Biol., 52:137-154.
- Radovich, J. 1981. The collapse of the California sardine fishery: what have we learned?, en M.H. Glantz y J.D. Thompson, (eds.). Resource management and environmental uncertainty: Lessons from coastal upwelling fisheries. John Wiley and Sons, New York.
- Rahn, H., W.R. Dawson. 1979. Incubation water loss in eggs of Heermann's and Western gulls. Physiol. Zool., 52(4): 451-460.
- Ratcliffe, D. 1980. The Peregrine Falcon. Buteo Books, Vermillion, South Dakota.
- Richdale, L.E. 1949. A study of a group of penguins of known age. Biol. Monog. (Dunedin).
- Ricklefs, R.E. 1968. Patterns of growth in birds. Ibis, 110: 419-454.
- ----- 1973. Patterns of growth in birds II. Growth rate and mode of development. Ibis 115: 177-210.
- ----- 1977. A note on the evolution of clutch size in altricial birds, en B., Stonehouse y C., Perrins (Eds.), Evolutionary Ecology. The MacMillan Press, Ltd. London.
- ----- 1984. The optimization of growth rate in altricial birds. Ecology, 65(5): 1602-1616.
- Robinson, M.K. 1973. Atlas of monthly mean sea surface and subsurface temperatures in the Gulf of California, Mexico. Scripps Institution of Oceanography, San Diego.
- Rodriguez de la Fuente, F. 1970. Enciclopedia Salvat de la Fauna. Vol V. Salvat, S.A. de Ediciones, Pamplona. pp. 95-119.
- Schreiber, R. 1970. Breeding biology of Western Gulls (Larus occidentalis) on San Nicolas Island, California, 1968. Condor, 72: 133-140.
- S.P.P. 1985. Anuario Estadístico de los Estados Unidos Mexicanos, 1985. Instituto Nacional de Estadística, Geografía e Informática, México.
- Selander, R.K. 1971. Systematics and Speciation in birds, en D.S. Farner y J.R. King (Eds.). Avian Biology, Vol. I Academic Press, N.Y.

- Schaller, G.B. 1967. The deer and the tiger: a study of wildlife in India. University of Chicago Press, Chicago. IX + 370 pp.
- Sih, A. 1982. Optimal patch use: variation in selective pressure for efficient foraging. Amer. Natur., 120(5): 666-685.
- Skutch, A.F. 1949. Do tropical birds rear as many young as they can nourish? Ibis, 91: 430-455.
- Smith, N.G. 1966. Adaptations to cliff-nesting in some arctic gulls (Larus). Ibis, 108: 68-83.
- \_\_\_\_\_ . 1967. Visual isolation in gulls. Sci. Am., 217(4): 94-102.
- Smith, C.C. y S.D. Fretwell. 1974. The optimal balance between size and number of offspring. Amer. Natur., 108(962): 499-506.
- Smith, J.N.M. y H.P.A. Sweatman. 1974. Food searching behavior of titmice in patchy environments. Ecology, 55:1216-1232.
- Smithe, F.B. 1975. Naturalists Color Guide. The American Museum of Natural History. New York.
- Spear, L.B. y D.W. Anderson. ms. Comparisons of colonial and non-colonial breeding in Yellow-footed gulls.
- Stearns, S.C. 1976. Life history tactics, a review of the ideas. Quart. Rev. Biol., 51: 3-47.
- \_\_\_\_\_ . 1977. The evolution of life history traits: a critique of the theory and a review of the data. Ann. Rev. Ecol. Syst., 8: 145-171.
- Stinson, C.H. 1979. On the selective advantage of fratricide in raptors. Evol., 33: 1219-1225.
- Storer, R.W. 1971. Classification of birds, en D.S. Farner y J.R. King (Eds.). Avian Biology, Vol. 1. Academic Press, N.Y.
- Strong, R.M. 1914. On the habits and behaviour of the Herring Gull, Larus argentatus Pont. Auk, 31: 22-50, 178-200.
- Sunada, J.S.; P.R. Kelly; I.S. Yamashita y F. Gress. Brown Pelicans as a sampling instrument of age group structure in the Northern Anchovy population. CalCOFI. Rep., 22: 65-68.
- Tinbergen, L. 1960. The natural control of insects in pine woods. 1. Factors influencing the intensity of predation by songbirds. Arch. Neerl. Zool., 13: 265-343.

- Tinbergen, N. 1953. The Herring gull's world. Collins, London.
- \_\_\_\_\_, 1957. The functions of territory. Bird Study, 4: 14-27.
- \_\_\_\_\_, 1959. Comparative studies of the behaviour of gulls (Laridae): a progress report. Behaviour, 15: 1-70.
- \_\_\_\_\_ y G.J. Broekhuysen. 1954. On the threat and courtship behaviour of Hortlaub's gull. Ostrich, June: 50-61.
- \_\_\_\_\_, M. Impeken y D. Frank. 1967. An experiment on spacing-out as a defense against predation. Behaviour, 28 (3-4): 307-321.
- Tinkle, y Hadley. 1975. Ecology 56:427-434
- Urrutia L., L.P. 1988. Posible reducción de la nidada en la gaviota parda (Larus heermanni), en Isla Rasa, Baja California. Tesis profesional. Facultad de Ciencias, U.N.A.M. 55 pp.
- Velarde E. y L.P. Urrutia. En prep. Nesting site tenacity in the Heermann's Gull (Larus heermanni) in Rasa Island, Baja California, Mexico.
- Vermeer, K. 1963. The breeding ecology of the Glaucous-winged gull (Larus glaucescens) on Mandarte Island, B.C. B. C. Prov. Mus. Occas. Pap., 13; 104 pp.
- \_\_\_\_\_, 1970. Breeding biology of California and Ring-billed Gulls: a study of ecological adaptation to the inland habitat. Can. Wildl. Serv. Rep. Ser., 12.
- Vidal, N. 1967. Aportación al conocimiento de la Isla Rasa, Baja California. Tesis Profesional, Fac. de Ciencias. U.N.A.M. 48 pp.
- Villa R., B.; A. Treviño; M. Herzig Z.; M. Valdéz; G. Davis T.; M. Monieux y W. López-Forment. 1980. Informe de los trabajos de campo en Isla Rasa, Mar de Cortés, B.C. Calafia, 4(2): 25-30.
- Ward, P. y A. Zahavi. 1973. The importance of certain assemblages of birds as "information centers" for food finding. Ibis, 115: 517-534.
- Whitman, C.D. 1919. The behavior of pigeons. Publ. Carneg. Inst., 254: 1-161.
- Wiggins, I.L. 1980. Flora of Baja California. Stanford University Press, Stanford.

- Williams, G.C. 1966. Natural selection, the cost of reproduction and a refinement of Lack's principle. Am. Nat., 100: 687-692.
- Wilson, E.O., 1975. Sociobiology, the new synthesis. Belknap Press, Cambridge.
- Zach, R. 1976. Ovenbird (Aves: Parulidae) hunting behavior in a patchy environment: an experimental study. Can. J. Zool., 54: 1836-1879.
- \_\_\_\_\_ y J.B. Falls. 1976. Do ovenbirds (Aves: Parulidae) hunt by expectation? Can. J. Zool., 54: 1894-1903.
- Zar, J.H. 1974. Biostatistical Analysis. Prentice-Hall, Inc., N.J.