

75  
24



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTONOMA DE MEXICO

FACULTAD DE CIENCIAS

**DIMORFISMO SEXUAL EN LA CONDUCTA DE  
REPRODUCCION Y LA DESERCIÓN DEL MACHO EN  
Fregata magnificens EN ISLA ISABEL, NAYARIT**

**T E S I S**

QUE PARA OBTENER EL TITULO DE:

**B I O L O G O**

P R E S E N T A :

**MARCIA LETICIA DURAND SMITH**

México, D. F.

1992

TESIS CON  
FALLA DE ORIGEN



## **UNAM – Dirección General de Bibliotecas Tesis Digitales Restricciones de uso**

### **DERECHOS RESERVADOS © PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL**

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

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

## INDICE

<b>Indice</b>	<b>I</b>
<b>Resumen</b>	<b>1</b>
<b>1-Introducción</b>	<b>2</b>
1.1-Sistemas de apareamiento y cuidado parental	2
1.2-Inversión y cuidado parental	7
1.3-El fenómeno de la deserción	12
<b>2-Historia natural de <u>Fregata magnificens</u></b>	<b>21</b>
<b>3-Objetivos</b>	<b>29</b>
<b>4-Métodos</b>	<b>30</b>
4.1-Area de estudio	30
4.2-Registro de conducta	33
4.3-Determinación de la edad de las crías	40
4.4-Determinación del sexo de crías y juveniles	42
<b>5-Resultados</b>	<b>47</b>
5.1-Tiempo de permanencia en nido	47
5.2-Frecuencia de alimentación a las crías	56
5.3-Cantidad de alimento otorgada a las crías	62
5.4-Cuidado diferencial entre crías machos y hembras, proporción de sexos en juveniles y mortalidad	65
<b>6-Discusión</b>	<b>71</b>
<b>7-Literatura citada</b>	<b>78</b>
<b>8-Apéndice 1</b>	<b>83</b>
<b>9-Agradecimientos</b>	<b>84</b>

## RESUMEN

Algunas especies de aves presentan cuidado biparental, donde ambos padres cooperan para proveer el cuidado necesario para las crías. Sin embargo machos y hembras pueden diferir en la cantidad de cuidado que aportan a su progenie. De acuerdo con esto un componente importante en el complejo del cuidado parental es la decisión de un individuo ya apareado de continuar con la crianza o desertar en algún momento de ella.

A diferencia de las otras cuatro especies del género, en Fregata magnificens el macho deserta la crianza aproximadamente a los tres meses de edad de la cría, dejando a la hembra a cargo de completar la crianza por lo menos once meses más. Para establecer el papel del macho durante la crianza en F. magnificens y las consecuencias de la deserción en el patrón de cuidado parental de la hembra, se describió el cuidado parental de machos y hembras en términos de: 1) tiempo de permanencia en nido, 2) frecuencia de alimentación y 3) cantidad de alimento otorgado a crías, de abril a julio de 1991 en Isla Isabel, Nayarit.

Machos y hembras mostraron diferentes patrones de cuidado parental, las hembras acumularon más tiempo de permanencia en el nido desde la incubación y alimentaron a la cría más frecuentemente después que esta alcanzó los 40 días de edad. No se encontraron diferencias significativas en la cantidad de alimento otorgada a las crías por machos y hembras y tampoco en la cantidad de cuidado de ambos padres. a hijos e hijas.

Los machos desertaron aproximadamente a los 40 días de edad de la cría; lo que condujo a un aumento en la frecuencia y cantidad de alimentación de la hembra, pero no tuvo consecuencias sobre su tiempo de permanencia en nido. Esto sugiere que la deserción del macho posiblemente se vea facilitada por la capacidad de la hembra de incrementar su inversión en la alimentación de la cría.

## 1-INTRODUCCION.

### 1.1 Sistemas de apareamiento y cuidado paterno.

Uno de los temas de mayor interés en ecología conductual es el estudio de la evolución de los sistemas de apareamiento (Lazarus, 1990). El término sistema de apareamiento se refiere a la manera en que los individuos obtienen cópulas, incluyendo la cantidad de cópulas de un sexo con respecto al otro y las características de los miembros de la pareja (posición social, experiencia y condición reproductiva, edad), así como los patrones de cuidado parental de cada sexo (Davies, 1991).

Los factores que limitan el éxito reproductivo (número total de hijos producidos en un evento reproductivo; Lincoln *et al*, 1982) son distintos en machos y hembras. Para las hembras que típicamente tienen un número limitado de óvulos, la disponibilidad de recursos (alimento, sitios de anidación, etc.) es la limitante principal, ya que éstas necesitan únicamente de una o unas cuantas cópulas para fertilizar todos sus huevos. En cambio para los machos el éxito reproductivo está limitado básicamente por su tasa de fecundación de hembras, y por lo tanto por el acceso a las mismas (Davies, 1991). Lo anterior implica que el sistema de apareamiento no es necesariamente una asociación cooperativa en donde machos y hembras crían a la descendencia en perfecta armonía, sino una situación en la que cada

individuo intenta maximizar su éxito reproductivo aún a expensas de su pareja (Davies,1991). Generalmente esto provoca que el sistema de apareamiento óptimo de cada sexo difiera, por lo que el establecimiento del sistema de apareamiento de cada especie depende de la coevolución de dos tipos de estrategias: la del macho y la de la hembra (Wittemberger,1980; Lazarus,1990).

La teoría sobre sistemas de apareamiento se ha desarrollado alrededor de dos puntos básicos: 1) los factores que determinan cuál de los dos sexos tiene mayor influencia en la evolución del sistema de apareamiento, y 2) los factores que determinan el sistema de apareamiento óptimo para el sexo de mayor influencia (Wittemberger,1980).

Tradicionalmente, los sistemas de apareamiento han sido clasificados de acuerdo al número de parejas obtenidas por hembras y machos por unidad de tiempo durante una temporada reproductiva, pudiendo los individuos ser monógamos (una pareja), polígamos (más de una pareja) o promiscuos (parejas múltiples o indiscriminadas, sin estabilidad; Oring,1982). El problema de esta clasificación es que no toma en cuenta variaciones en la manera de monopolizar a los individuos del sexo opuesto, haciendo imposible identificar distintos tipos de sistemas de apareamiento polígamos en donde las estrategias de machos y hembras difieren (Oring,1982).

En 1969, Orians propuso el modelo del "umbral poliginico" para explicar la evolución de la poliginia. En

este modelo establece que un apareamiento poligínico ocurre cuando la diferencia entre la calidad de los hábitats ocupados por distintos machos es tan grande que provoca una fuerte selección de pareja y una gran variación en el éxito reproductivo (Emlen y Oring, 1977). En tales casos resulta más ventajoso para una hembra aparearse con un macho ya apareado que posea un territorio de alta calidad, que realizar un apareamiento monógamo con un macho cuyo territorio es marginal. En cambio, cuando la calidad de los territorios no es muy variable, o la dispersión de los recursos es muy amplia, disminuye el potencial poligínico del ambiente y se hace imposible para los machos monopolizar los recursos críticos. En consecuencia las hembras ganan poco o nada al realizar apareamientos polígamos (Orians, 1969; Emlen y Oring, 1977; Mock, 1985).

Basados en la idea de que la habilidad de cierta porción de la población para controlar el acceso a los apareamientos potenciales rige el sistema de apareamiento de la población, Emlen y Oring (1977) formularon una nueva clasificación de los sistemas de apareamiento. En ella la monogamia prevalece cuando ninguno de los sexos tiene la oportunidad de monopolizar a los individuos del otro sexo, y la adecuación se maximiza a través del cuidado parental. La poligínia y poliandria surgen cuando existe control sobre el acceso, por machos en el primer caso y por hembras en el segundo, a individuos del sexo opuesto. Los sistemas en donde machos y hembras se aparean de manera distinta pueden

diferenciarse de acuerdo a la forma en que se realiza la monopolización de las parejas potenciales, que puede ser de manera directa o indirecta (Tabla 1).

Cuando los machos proveen cuidado parental, convierten en un recurso que limita el éxito reproductivo de las hembras (en algunas especies de los géneros Columba (Fam. Columbidae) y Parus (Fam. Paridae), la remoción del macho en etapas tempranas de la crianza implica una reducción en el éxito reproductivo cercana al 50%, Bart y Tornes, 1989). Los beneficios de los distintos sistemas de apareamiento para cada sexo dependen entonces no solamente de la capacidad para monopolizar cópulas, sino también de la intensidad con que opera la selección inter-sexual (tendencia a aparearse con ciertos individuos del sexo opuesto; Lincoln et al, 1982) sobre individuos que tienden a aportar diferentes cantidades de inversión parental. Los individuos deben seleccionar parejas que inviertan más en cuidado parental, evaluando los costos y beneficios de continuar con la crianza o desertar. La inversión parental es por lo tanto un carácter decisivo en la evolución de los sistemas de apareamiento (Trivers, 1972; Oring, 1982; Wolf et al, 1988; Davies, 1991).



Tabla 1.- Clasificación de los sistemas de apareamiento según Emlen y Oring (1977), modificado de Oring (1982).

-----  
 -----  
**MONOGAMIA:** Ningun sexo tiene la oportunidad de monopolizar miembros del sexo opuesto, la adecuación se maximiza a partir del cuidado parental.

**POLIGINIA:** Los machos controlan el acceso a múltiples hembras.

**Poliginia de defensa de recursos:** Los machos controlan el acceso a las hembras indirectamente a partir de la monopolización de recursos críticos.

**Poliginia de defensa de harems:** Machos controlan el acceso a las hembras directamente defendiendo agregaciones de hembras.

**Poliginia de dominancia de machos:** Los machos compiten por las hembras defendiendo posiciones sociales dominantes o demostrando su "calidad" mediante despliegues agresivos. No hay monopolización de recursos críticos.

**POLIGAMIA DE NIDADES MULTIPLES:** Ambos sexos tienen oportunidades de incrementar su adecuación por cópulas múltiples. Machos y hembras incuban por separado nidos diferentes.

**POLIANDRIA:** Hembras controlan el acceso a múltiples machos.

**Poliandria de defensa de recursos:** Hembras monopolizan recursos críticos, control indirecto.

**Poliandria de acceso a machos:** Las hembras no monopolizan recursos críticos para el macho, pero a través de interacciones entre ellas limitan el acceso a los machos.

**Poliandria cooperativa:** Una sola hembra y un grupo de machos forman una unidad reproductiva en donde todos los machos tienen oportunidad de aparearse.

-----

## 1.2-Inversion y cuidado parental.

La inversión parental se define como cualquier inversión por parte de los padres en una cría que incremente las posibilidades de sobrevivencia y reproducción de la cría bajo el costo de reducir su inversión potencial (presente o futura) en otra cría (Trivers, 1972). Para hablar de inversión parental es necesario conocer los costos de la crianza para los padres en términos de descendencia producida en el futuro, así como el beneficio para las crías en cuanto al incremento de las posibilidades de sobrevivencia (Wright y Cuthill, 1989).

Existen problemas metodológicos para medir la inversión parental (p. ej. necesidad de conocer exactamente la identidad de los individuos, varios años de estudio, etc.) que con frecuencia solo permiten estimarla a través del cuidado parental. El cuidado parental es la inversión inmediata (p. ej. tiempo de incubación, cuidado en el nido, frecuencia y cantidad de alimentación, etc.) de los padres que aparentemente incrementa la probabilidad sobrevivencia de sus crías, sin tomar en cuenta los costos energéticos o la disminución en el número de crías producidas en el futuro (Davies, 1991).

Entre las aves existen cuatro tipos básicos de cuidado parental: 1) cuidado biparental (machos y hembras), 2) cuidado materno (uniparental por hembras), 3) cuidado

paterno (uniparental por machos) y 4) cuidado comunal (asistencia por varios adultos de ambos sexos a varias nidadas; Clutton-Brock, 1991).

El cuidado biparental se presenta en el 90% de las 9000 especies de aves actuales (Clutton-Brock, 1991). Se sospecha que el cuidado de ambos padres se hace indispensable para la sobrevivencia de las crías en aves altamente coloniales que experimentan fuerte competencia por alimentos y sitios de anidación; en aves de gran tamaño en donde el cuidado biparental reduce la mortalidad por depredación e interferencia de coespecíficos; y en aves con técnicas de alimentación o dietas especializadas (Wittemberger, 1980). El cuidado biparental es también frecuente en aves de carácter altricio, ya que las habilidades de los críos para buscar alimento se desarrollan tardíamente, aumentando el periodo de dependencia de los padres (Emlen y Oring, 1977).

La monogamia está íntimamente relacionada con el cuidado biparental y por lo tanto éste último es el sistema de apareamiento preponderante entre las aves (Wolf *et al.*, 1988; Clutton-Brock, 1991). Se sospecha que el desarrollo de la monogamia se debe principalmente a la distribución espacio-temporal de los recursos y a la incapacidad de un solo padre de proveer alimento y protección a su prole (Mock, 1985). Sin embargo es posible que la frecuencia en la que se presenta la monogamia sea a menudo sobrestimada; diversos estudios en especies previamente clasificadas como

monógamas han indicado la existencia de paternidad múltiple como resultados de cópulas múltiples, cópulas forzadas o parasitismo de nidos (puesta de huevos en nidos ajenos) causando que los adultos cuiden crías con las que no están genéticamente emparentados, en una "monogamia aparente". En ella, los patrones de apareamiento observados en el campo no corresponden con los patrones de parentesco genético (Gowaty, 1985).

Se ha encontrado (Wolf et al, 1988) que a pesar de que en ciertas especies prevalezca un sistema de apareamiento monogámico, el macho teóricamente podría incrementar su adecuación apareándose con dos hembras y cuidando a una sola nidada. Sin embargo la monogamia parece mantenerse debido a que la competencia entre los machos impide que éstos adquieran recursos suficientes como para atraer a más de una hembra o bien a que las hembras no aceptan aparearse con un macho ya apareado.

Otro aspecto importante en el estudio del cuidado parental es la manera en que los padres invierten en crías de distinto sexo cuando éstas difieren en sus costos de crianza, lo que se supone ocurre en especies dimórficas, en donde el sexo de mayor tamaño podría considerarse como el más costoso. Existe sin embargo, poca evidencia de que el sexo de mayor tamaño sea más alimentado (frecuencia o cantidad) y se sugiere que posiblemente exista entre los sexos una utilización diferencial de la energía, por lo que el incremento en masa puede no ser un buen estimador del

desarrollo entre los sexos (Stamps,1990). Por otra parte, se dice que el sexo de menor tamaño puede estar utilizando conductas alternativas para atraer la atención de los padres, que impliquen un gasto extra de energía, lo que ocasionaría que sus requerimientos energéticos superen aquellos calculados con base en su tasa de incremento en masa (Stamps,1990). De acuerdo con esto, la relación entre el tamaño de cada sexo y la inversión de los padres no es estrictamente directa, y la existencia de tasas semejantes de inversión para ambos sexos en especies dimórficas puede deberse a otros factores independientes del tamaño como podrían ser la competencia entre hermanos, la competencia entre juveniles durante la independencia o a patrones de dispersión sexualmente sesgados.

La existencia de patrones de inversión diferencial en crías de distinto sexo puede tener consecuencias sobre la proporción de sexos de la población. Fisher (1930) propuso que los padres deben invertir de igual manera en crías de ambos sexos (Teather,1987). Si machos y hembras representan costos de crianza semejantes, se espera que se produzca un mismo número de crías de cada sexo; cuando estos costos difieren (los individuos de un sexo son más caros), se predice una mayor producción del sexo más barato (Teather,1987; Teather y Weatherhead,1988; Clutton-Brock,1991).

A pesar de que la teoría de Fisher (1930) se confirma en algunos grupos de invertebrados y mamíferos, en

aves con dimorfismo sexual en tamaño hay poca evidencia que permita afirmar que costos diferenciales de crianza producen una proporción secundaria de sexos sesgada (Teather, 1987; Teather y Weatherhead, 1988). Esto puede deberse principalmente a que: a) existan entre los sexos diferencias en la utilización y asignación de recursos y energía, así como en las prioridades de crecimiento y composición del cuerpo; b) los padres pueden compensar la mayor demanda de alimento de uno de los sexos sin costos extra, diluyendo las consecuencias de los distintos requerimientos de energía entre los sexos; y c) en ciertas situaciones los beneficios para los padres en términos de adecuación son mayores al invertir en crías de determinado sexo (Teather, 1987; Stamps, 1990; Drodge y Gowaty, 1991). Estas circunstancias pueden producirse cuando entre hermanos un sexo compite más intensamente que otro; cuando los críos de un sexo cooperan en la crianza de hermanos; cuando es demasiado costoso variar la proporción de sexos durante el periodo de cuidado parental; ó cuando las situaciones ambientales favorecen la sobrevivencia diferencial de uno de los sexos (Clutton-Brock, 1991).

### 1.3- El fenómeno de la deserción.

El estudio de la inversión parental se ha concentrado en evaluar sus costos y beneficios para ambos sexos. Sin embargo, predecir la evolución del cuidado parental es complicado por el hecho de que tanto machos como hembras tienen la posibilidad de desertar y las ventajas de esta acción para el sexo desertor están afectadas por la respuesta del sexo que ha sido abandonado (Lazarus, 1990; Clutton-Brock, 1991).

En algunas especies en donde ambos sexos participan del cuidado parental, la cantidad de inversión y el tipo de tareas realizadas varía entre machos y hembras y la decisión de los individuos ya apareados de continuar con su pareja y cuidar a las crías o desertar la crianza, tiene consecuencias dentro del conjunto de estrategias reproductivas de la población (Lazarus, 1990). En estas especies la presencia de al menos uno de los padres en el nido hasta que las crías alcancen la independencia parece imprescindible. Sin embargo se predice que ambos padres se mantendrán en el nido cuando, como resultado de sus esfuerzos combinados, críen descendencia de mayor calidad o probabilidad sobrevivencia que la que cada padre criaría desertando a la pareja y buscando otra; en caso contrario

para cada padre la deserción será la mejor opción (Mock, 1985).

La deserción puede definirse como la interrupción definitiva o fin del cuidado de uno (deserción uniparental) o ambos padres (deserción biparental) en un intento reproductivo, antes de que las crías sean independientes. En la deserción, a pesar de que el cuidado biparental sea la mejor estrategia para ambos sexos, los beneficios para el desertor pueden ser altos si la pareja abandonada continúa con la crianza. Por lo tanto, cada padre trata de reducir su inversión en cuidado parental a expensas de su pareja, asegurando al mismo tiempo la sobrevivencia de la descendencia (Fujioka, 1989; Davies, 1991).

Una de las primeras teorías propuestas para explicar el fenómeno de la deserción fue producida por Robert Trivers (1972). Relacionando la deserción con una inversión diferencial entre hijos e hijas, Trivers propuso que cuando la inversión de uno de los padres es excedida por la del otro, el primero tiende a desertar especialmente si la diferencia es grande, ya que el desertor tiene menos que perder dada su pequeña inversión inicial si su pareja no logra criar a la nidada. Por otro lado, después de la deserción, la pareja que ha invertido más está presionada para quedarse con las crías pues su muerte le ocasionaría fuertes pérdidas. Esta idea se conoce como la "cruel atadura" (Trivers, 1972).



Otros autores (Dawkins y Carlisle, 1976; Boucher, 1976) criticaron la idea de Trivers (1972) proponiendo que el momento de la deserción está relacionado con la cantidad de inversión que aún es necesario aportar para llevar al crío a la independencia, la cual disminuye a medida que la cría crece. Esta crítica es llamada "La Falacia del Concord" y sugiere que la deserción y la ventaja que representa la sobrevivencia de determinada cría o nidada se valora en términos de lo que ésta significa dentro de las futuras posibilidades reproductivas de los individuos (valor reproductivo futuro). En apoyo a esta propuesta se sabe que en algunas especies el cuidado paterno está significativamente influido por el tamaño de la nidada y la edad de las crías, prefiriendo los padres invertir más en crías de mayor edad que representan un mayor valor reproductivo (Witthlinghan, 1989).

Recientemente, Coleman y Gross (1991) evaluaron la validez de la hipótesis de Dawkins y Carlisle (1976) en relación a la teoría de historias de vida. Los autores mencionan que de acuerdo a esta teoría, el costo energético de un evento reproductivo determina la cantidad de energía que podrá utilizarse en reproducción en el futuro, por lo que la inversión en eventos reproductivos debe optimizar el balance entre la inversión presente y la capacidad de inversión futura. Por otro lado indicaron que el éxito reproductivo solo puede maximizarse cuando el valor reproductivo de la presente nidada se relaciona con el valor

reproductivo de nidadas futuras, por lo que el valor de la inversión realizada en el pasado es un componente que permite evaluar el valor reproductivo de eventos futuros. Coleman y Gross (1991) concluyeron que tomando en cuenta la teoría de historias de vida la inversión pasada puede ser importante para determinar la manera de invertir en el momento actual y señalaron que la "Palacia del Concord" no es una idea que ayude a comprender el problema de la inversión parental.

Maynard-Smith (1977) generó un modelo sobre la tendencia a la deserción y el sexo del desertor bajo el análisis prospectivo sugerido por Dawkins y Carlisle (1976) y dedujo que la decisión de cada padre de invertir o no está influida por tres factores: 1) la capacidad de crianza de cada padre con respecto a la pareja en conjunto, 2) las posibilidades de encontrar una nueva pareja con quien reaparearse después de la deserción y 3) la certeza de ser el verdadero padre de las crías. El balance de estos tres factores tendrá como resultado la deserción de uno de los padres, la deserción de ambos o la permanencia de ambos. Un modelo más reciente incorpora la estrategia a seguir por el miembro de la pareja que ha sido abandonado para establecer con mayor exactitud los costos y beneficios de la deserción (Lazarus, 1990).

El desarrollo de estos modelos ha permitido aclarar los principales factores implicados en la decisión de desertar o no, abriendo paso a una amplia serie de

estudios experimentales que intentan evaluar la veracidad e importancia de cada uno de estos factores. La necesidad de cuidado parental se considera como un elemento básico en la explicación de la evolución de la monogamia (Wittenberger, 1980; Mock, 1985). Gran parte de las investigaciones recientes han sido enfocadas a eliminar el carácter intuitivo de esta aseveración, tratando de proveer información sobre la influencia del cuidado parental del macho sobre la adecuación de la hembra y de determinar las capacidades de crianza de cada sexo con relación a la pareja en conjunto.

Se ha encontrado una gran variación del valor del macho en el cuidado parental. Algunos estudios en donde los machos fueron removidos (Smith *et al.*, 1982; Gowaty, 1983; Martin *et al.*, 1985; Muldal *et al.*, 1986; Leffelar y Robertson, 1986; Lyon *et al.*, 1987; Wolf *et al.*, 1988; Wright y Cuthill, 1990,) han demostrado que la cooperación del macho es útil, pero no esencial, para el éxito reproductivo de la hembra, pudiendo ésta compensar la ausencia de inversión por parte del macho al incrementar la suya sin fuertes costos fisiológicos aparentes. En otras especies, sin embargo, el éxito en la crianza es totalmente dependiente de la presencia de ambos sexos en el nido. Esta información permite concluir que el valor del macho dentro del cuidado parental depende de: 1) la especialización de ambos sexos en las distintas tareas que involucra la crianza y 2) el momento del ciclo reproductivo en que ocurre la deserción

(Buitron,1988; Bart y Tornes,1989; Dunn y Hannon,1989). Esta información debe ser manejada con cautela, ya que las diferencias encontradas pueden deberse a diferencias reales entre especies, pero también pueden ser resultado de los distintos métodos utilizados en cada estudio y de la variabilidad temporal y espacial en la importancia del cuidado del macho (Wolf et al,1988).

Los sistemas de crianza en donde ocurre una división de labores entre los miembros de la pareja presentan menor flexibilidad a la deserción, ya que los individuos no son capaces de sustituir la labor del otro sexo en determinadas actividades (Buitron,1988; Dunn y Hannon,1989). Se ha observado que la presencia de ambos padres es importante sólo en algunos momentos del ciclo reproductivo, o durante algunas estaciones reproductivas, y carece de significado en otros, dependiendo de factores ambientales como la abundancia de alimento (Bart y Tornes,1989; Whittingham,1989). Tomando en cuenta esto, Bart y Tornes (1989) especificaron una serie de condiciones bajo las cuales la presencia de los machos en sistemas de apareamiento monógamos es de mayor o menor importancia para el éxito reproductivo (Tabla 2).

La variación en la importancia del cuidado paterno en la crianza ha hecho que algunos autores (Wolf et al, 1988; Lyon et al,1987) cuestionen el papel predominante del cuidado parental en la evolución de la monogamia, y sugieren que la influencia del cuidado parental podrá evaluarse

Tabla 2.- Condiciones bajo las cuales machos de especies monógamas son de mayor o menor importancia para la sobrevivencia de las crías (modificado de Bart y Tornes, 1989).

-----  
**Mayor importancia**

-----  
**Menor importancia**  
 -----

1- Si ayuda en la incubación.

1- Si el macho no participa mas que en el cuidado de la cría.

2- Si alimenta a la hembra durante la incubación.

2- Cuando los machos son polígamos oportunistas.

3- Si la cría requiere de empollamiento constante.

3- En periodos de gran abundancia de alimento.

4- Si la hembra no puede alimentar sola a la cría.  
 -----

Únicamente en estudios a largo plazo que aclaren el valor adaptativo de la monogamia durante el tiempo total de vida de los individuos.

La probabilidad de encontrar una nueva pareja con quien reaparearse influye también en la decisión de desertar (Maynard-Smith, 1977), y depende de que la estación reproductiva sea lo suficientemente larga para que el desertor pueda aparearse nuevamente (Beissinger, 1987), y de la proporción operacional de sexos (proporción de individuos potencialmente reproductivos en una población en un momento dado; Breitwisch, 1983). La evidencia en este sentido muestra que efectivamente, la proporción de individuos que desertan aumenta en correspondencia con la cantidad de individuos del sexo opuesto que se encuentran libres, y que el sexo desertor es aquel menos abundante dentro de la población (Fujioka, 1989).

Los machos que invierten en cuidado paterno son vulnerables a ser parasitados en su inversión por otros individuos que copulen con su pareja, o por huevos ajenos introducidos en el nido. Bajo esta circunstancia se espera la evolución de conductas que permitan asegurar la paternidad (cortejo prolongado, territorialidad). Algunas investigaciones sugieren que la inversión del macho en el cuidado paterno disminuye a medida que la certeza de paternidad estimada por el macho a partir de la actividad general de cópulas y cópulas extra-pareja de las hembra es menor (Moller, 1988).

Descripciones detalladas del cuidado parental de machos y hembras en especies monógamas en donde se presenta variación en la tendencia de machos y hembras de invertir en sus crías, pueden ser muy útiles para determinar las posibles causas de la deserción, sus consecuencias para la pareja abandonada y las ventajas que representa al desertor. En este sentido Fregata magnificens es un ave marina que presenta variación intersexual en el cuidado parental. La información sobre esta especie es escasa y su estudio es potencialmente útil, ya que diferencias conductuales drásticas en especies cercanamente emparentadas pueden permitir aclarar aspectos sobre la evolución del cuidado parental y los sistemas de apareamiento. Además, aunque existe en la literatura un número creciente de estudios experimentales sobre temas como cuidado parental diferencial, deserción, y evaluaciones de la importancia que cada sexo tiene durante la crianza, aún se requiere de una base empírica firme para elaborar teorías concernientes a la variación en la inversión parental que sólo puede ser desarrollada mediante estudios detallados de carácter descriptivo (Clutton-Brock, 1991).

## 2- HISTORIA NATURAL DE Fregata magnificens

La familia Fregatidae (Orden Pelecaniformes) esta compuesta por el género Fregata, y cinco especies: F. ariel, F. andrewsi, F. aquila y F. magnificens (Nelson, 1967), conocidas comunmente como fragatas o tijeretas.

Estas aves tienen una distribución pan-tropical y se encuentran en áreas de vientos constantes y moderados necesarios para sustentar el vuelo (Schreiber y Clapp, 1987). Fregata magnificens se distribuye a lo largo de las franjas costeras e islas del Caribe, penetrando a lo largo de la costa Este de América del Sur hasta Brasil cruzando el Istmo de Panamá y extendiéndose hacia el Norte hasta Florida y en el Sur hasta el Golfo de Guayaquil a lo largo de la plataforma este de América (Nelson, 1976; Fig 1). Con excepción del Caribe, sus zonas de reproducción están confinadas a islas como las Galápagos, Fernando de Noronha, Cabo Verde, Mariás, Santa Margarita e Isabel (Diamond, 1973; Nelson, 1976; Moreno y Carmona, 1988)

Dentro del género, las diferencias específicas están basadas en tamaños y en patrones de coloración, con diferencias a nivel intraespecífico entre machos, hembras y juveniles. En F. magnificens el macho es completamente negro con un saco gular grande de color rojo. La hembra, 15% mas grande que el macho (J.L.Osorno, com. pers.), es de color



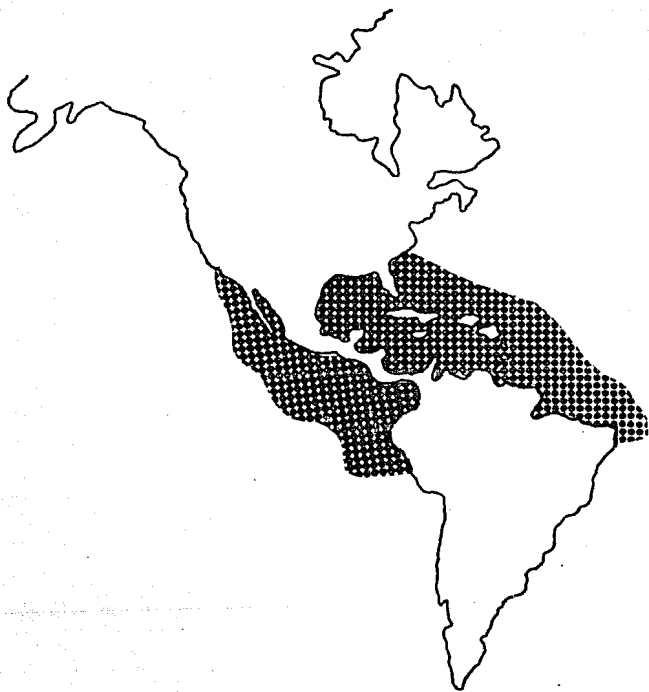


Fig 1.- Area de distribución de *E. magnificens* en America.

negro con una zona de plumaje blanco que se inicia en el cuello y cubre parte de la zona ventral; los juveniles tienen la cabeza, cuello y la zona ventral de color blanco (Nelson, 1976).

Muchos de los rasgos morfológicos de este género, como el desarrollo de músculos pectorales extensos, una cola larga y bifurcada, y la mayor relación superficie alar/peso corporal encontrada en aves marinas les confieren gran destreza en el vuelo y una alta velocidad (Nelson, 1967). Esto les permite realizar un vuelo económico mediante el uso del planeo sostenido remontándose en corrientes de aire ascendente y desplazándose por corrientes horizontales predominantes (Moreno y Carmona, 1988)

El método de alimentación utilizado por las fragatas es el denominado "dipping" que consiste en atrapar a las presas sobre la superficie del mar o justo bajo ella sin la ayuda de las patas, por lo que nunca se sumergen o se posan sobre el agua (Ashmole, 1971; Schreiber y Clapp, 1987). Las fragatas hacen uso también del cleptoparasitismo o robo de alimento a otras aves, principalmente súlidos (Nelson, 1976). Estudios en Isla Isabel (Osorno et al, 1992) mostrarón que el cleptoparasitismo fue una actividad frecuente aunque pobre en resultados, realizada en su mayor parte por hembras.

En cuanto a aspectos de reproducción, las fragatas difieren del resto de los pelecaniformes y otras aves marinas. El periodo reproductivo de estas aves es mucho más

prolongado que en la mayoría de las aves de hábitos marinos y cerca de tres veces mayor en comparación con otros géneros del orden. Las fragatas requieren alrededor de 400 días desde que comienza la incubación para que las crías alcancen su independencia (Nelson, 1967). Este alargamiento en el ciclo de reproducción está relacionado principalmente con un crecimiento lento y un difícil proceso de independización de las crías, provocado por el largo período necesario para dominar las técnicas especializadas de alimentación (Nelson, 1967 y 1976). Gochfeld y Burger (1981) reportaron que los adultos de *F. magnificens* obtienen por cleptoparasitismo aproximadamente cuatro veces más alimento por unidad de tiempo que los juveniles, evidenciando la importancia del aprendizaje para el éxito en el forrajeo de esta especie.

Las fragatas construyen nidos parecidos a pequeñas plataformas de aproximadamente 20 cm de diámetro fabricadas con ramas de la vegetación que recogen del suelo, árboles o que roban de nidos de coespecíficos o a otras aves. Ponen un solo huevo blanco y de cáscara delgada que representa entre el 5 y el 6% del peso total de la hembra (Nelson, 1976). Aparentemente, las hembras pueden reemplazar los huevos perdidos por lo menos una vez entre los 4 y 21 días después de la puesta (Nelson, 1976).

El cortejo comienza a finales de agosto y la puesta se da de 3 a 4 semanas después de la cópula (Nelson, 1976). La mayor frecuencia de puestas ocurre probablemente a inicios de noviembre (Diamond, 1973) aunque

parece existir cierta variación entre las distintas colonias (Coello et al, 1977; Trivelpiece y Ferraris, 1987). La incubación dura de 6.5 a 8 semanas (Diamond, 1972; Moreno y Carmona, 1988). Para la población de Isla Isabel no hay datos precisos sobre la fecha y duración de estas actividades.

Como en todos los Pelecaniformes, las crías son altricias y nacen desnudas. A las dos semanas de vida están cubiertas de plumón blanco y se observan las plumas escapulares. Las plumas reemplazan al plumón en las alas de forma gradual entre los 80 y 100 días y tres semanas después en la cabeza. El plumón permanece en la cabeza y otras áreas del cuerpo entre los 140 y 180 días de edad. Las crías son capaces de permanecer solas en los nidos por largos periodos, aproximadamente desde los 40 días de edad, y comienzan a volar entre los seis y siete meses. Los padres continúan alimentándolas entre cinco y 14 meses más, dependiendo de la especie, hasta alcanzar la independencia (Nelson, 1976).

Como consecuencia del alargamiento del ciclo reproductivo, que toma más de un año, se especula que los individuos exitosos de este género, pueden aparearse únicamente cada dos años, siendo el ciclo reproductivo bianual (Diamond, 1972). El éxito reproductivo en este género es bajo, entre 15 y 20% en comparación con el 60-80% en los súlidos. Alrededor del 80% de la población fracasa en la reproducción cada año y puede aparearse a la siguiente

temporada, haciendo que la periodicidad de las colonias sea anual (Nelson, 1976).

Al contrario de las otras cuatro especies de fragatas en las que ambos sexos participan en la crianza hasta que la cría se hace independiente, en *E. magnificens* el macho deserta tempranamente. Ambos sexos participan en el periodo de crianza entre aproximadamente mes y medio y tres meses de edad de la cría, pero después de ese momento el macho deserta el nido dejando a la hembra a cargo de completar la crianza (Diamond, 1972, 1973; Coello *et al.*, 1977; Trivelpiece y Ferraris, 1987).

Diamond (1972, 1973) describió que el cortejo y la formación de parejas en esta especie en Isla Barbuda comienza a finales de octubre, el periodo de incubación se prolonga hasta mediados de enero. Durante estos meses el número de machos y hembras es similar. Entre abril y mayo los machos comienzan a abandonar la colonia y para mediados de junio los machos son ya escasos y probablemente comienzan a volver a principios de octubre.

Debido a que la hembra permanece con la cría probablemente más de un año, mientras que el macho deserta, se sugiere que los machos se reproducen anualmente, mientras que las hembras exitosas sólo podrían hacerlo bianualmente (Diamond, 1972). Aunque existen estudios donde se reporta la ocurrencia de la deserción de los machos después de los tres meses de la crianza (Trivelpiece y Ferraris, 1987), no se ha

demostrado que la reproducción sea anual en los machos y bianual en las hembras.

Diamond (1972) predijo que si realmente existe una diferencia entre sexos en la tasa reproductiva, debería esperarse que existiera el doble de hembras que de machos en la población reproductiva. Este desequilibrio en la proporción operacional de sexos en la población de F. magnificens dependería del éxito reproductivo, que determina el número de hembras que se aparea cada año, así como de la mortalidad diferencial entre los sexos. Sin embargo estas predicciones no son consistentes con la Teoría de Proporción de Sexos elaborada por Fisher (1930), quien afirma que la proporción de sexos primaria es independiente de la mortalidad diferencial después del periodo de cuidado parental, así como del sistema de apareamiento. Por consiguiente las diferencias en la frecuencia de reproducción de machos y hembras en las fragatas no debería considerarse como el factor causal del posible sesgo en la proporción de sexos de la población.

Aún cuando se menciona en la literatura (Coello et al, 1977; Moreno y Carmona, 1988.) que desde el inicio de la crianza la hembra realiza la mayor parte de las alimentaciones, ningún autor ha reportado diferencias en los tiempos de incubación, permanencia en el nido y cantidad de alimento otorgada por machos y hembras durante los primeros tres meses de edad de las crías (Coello et al, 1977; Trivelpiece y Ferraris, 1987; Moreno y Carmona, 1988). Incluso

Trivelpiece y Ferraris (1987) no encontraron diferencias significativas en la frecuencia de alimentaciones otorgadas por machos y hembras hasta los dos meses de edad de la cría, aunque afirmaron que a partir de los 100 días de edad no se observan machos participando en las alimentaciones.

La información existente para F. magnificens en cuanto a los roles de machos y hembras en el cuidado parental es escasa y contradictoria en algunos aspectos, ya que la mayor parte de ella ha surgido de estudios donde éste no ha sido el objetivo principal o de estudios realizados en cortos periodos de tiempo. En este estudio se intentó establecer el papel del macho en la crianza en Fregata magnificens, y las consecuencias de la deserción en el patrón de cuidado parental de la hembra.

### 3-OBJETIVOS

A- Determinar si existen diferencias en el cuidado parental de adultos machos y hembras de Fregata magnificens en cuanto a: 1) la cantidad de alimento, 2) la frecuencia de alimentación y 3) el tiempo de permanencia desde la incubación hasta el emplumado de la cría.

B- Comparar el cuidado parental de ambos adultos a crías machos y hembras.

C- Determinar el periodo máximo de dependencia alimenticia de las crías



#### 4-METODOS

##### 4.1-Área de estudio.

La Isla Isabel es una isla volcánica situada a los  $21^{\circ} 52''$  N y  $105^{\circ} 54''$  W a 28 Km de la costa del estado de Nayarit en México (Gaviño y Uribe, 1978).

El área total de la isla comprende 194 ha con una longitud máxima de 1.8 Km y un ancho promedio de 0.7 Km (Gaviño y Uribe, 1978). Las formaciones más importantes son el Acantilado Mayor (E), el Cerro de los Pelicanos (NE) y el Cerro del Faro (S), así como las planicies norte, oriental y sur. Las principales playas de la isla son la Playa de las Monas (N) y la Bahía de Tiburoneros (S) (Riuz, 1977 tomado de Castillo y Chávez-Peón, 1983) (Fig 2).

La Isla está cubierta en un 70% por un bosque tropical caducifolio formado por dos especies: Crataeva tapia (domiante) y Euphorbia schlechtendalli. El 30% restante está compuesto por pastizal, abundando las familias Graminae y Cyperaceae (Gaviño y Uribe, 1978).

La fauna más conspicua son las aves marinas, haciendo de Isla Isabel un importante sitio de reproducción de estos organismos dentro del Pacífico, se encuentran dos órdenes, cinco familias y un total de nueve especies de aves, existen además tres especies de reptiles, una de anfibios y dos de mamíferos (Tabla 3, Gaviño y Uribe, 1978).

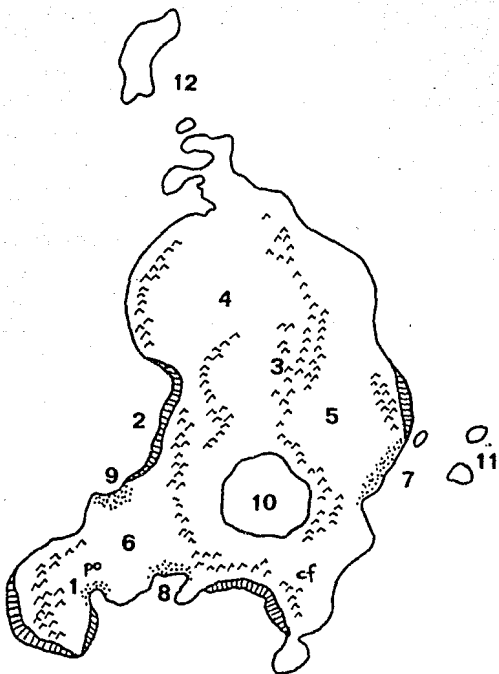


Fig 2.- Formaciones más importantes de Isla Isabel y zonas de trabajo. 1) Cerro del Faro, 2) Acantilado mayor, 3) Cerro de los Pelicanos, 4) Planicie Norte, 5) Planicie Oriental, 6) Planicie Sur, 7) Playa de las Monas, 8) Bahía Tiburonerros, 9) Playa del Ocaso, 10) Lago Cráter, 11) Monas, 12) Cerro Pelón, cf) zona de trabajo Costa Fragatas y po) zona de trabajo Playa del Ocaso-Construcción.

Tabla 3. Especies de vertebrados presentes en Isla Isabel  
(modificado de Canela, 1991).

---

**AVES**

Orden Pelecaniformes

Familia Phaethonidae

Phaeton aethereus (ave del trópico)

Familia Pelecanidae

Pelecanus occidentalis (pelicano café)

Familia Sulidae

Sula nebouxii (bobo de patas azules)

Sula leucogaster (bobo café)

Sula sula (bobo de patas rojas)

Familia Fregatidae

Fregata magnificens (fragata o tijereta)

Orden Charadriiformes

Familia Laridae

Larus heermanni (gaviota parda)

Sterna fuscata (pericota)

Anous stolidus (golondrina café)

**REPTILES**

Ctenosaura pectinata (iguana café)

Iguana iguana (iguana verde)

Sceloporus clarki (lagartija espinosa)

Cnemidophorus costatus (lagartija rayada)

Lampropeltis triangulum (culebra falsa corallillo)

**ANFIBIOS**

Bufo mazatlanensis (sapo)

**MAMIFEROS**

Felis catus (gato)

Rattus rattus (rata)

---

Fregata magnificens anida principalmente sobre el ruache (Crataeva tapia). Es factible ver nidos en casi toda la extensión del bosque, aunque se presentan tres agrupaciones principales de nidos localizadas frente a la Construcción y Playa del Ocaso (S), en Costa Fragatas (SE) y finalmente sobre la ladera norte del Cerro de los Pelicanos (NE). No existen datos sobre el tamaño poblacional de F. magnificens en Isla Isabel, pero un censo de nidos realizado en 1987 indicó que había 3500 nidos, implicando alrededor de 7000 adultos reproductivos (J.L.Osorno, com. pers.).

#### 4.2-Registro de Conducta

Para describir el cuidado parental en Fregata magnificens se registró: a) el tiempo que machos y hembras incubaron y/o empollaron (tiempo de permanencia en nido), b) la ocurrencia de alimentación a la cría por machos y hembras y c) la cantidad de alimento proporcionada por machos y hembras (ver método más adelante), desde la incubación hasta emplumado.

Para el registro de las pautas conductuales se utilizó un método longitudinal con reemplazo, muestreando grupos permanentes de nidos durante cuatro meses (de abril a julio de 1991). Debido a la alta mortalidad registrada (50%) el número de crías por grupo varió a lo largo de la temporada, se trató de mantener constante el tamaño de muestra a lo largo de todo el estudio mediante el marcaje

continuo de nuevos nidos que reemplazaran a los nidos perdidos.

Al inici6 del estudio se di6 prioridad al marcaje de nidos que contenian huevo, lo que permiti6 establecer la edad exacta de la cría al conocer la fecha de eclosi6n. Cada tres días los nidos fueron revisados para establecer fechas de eclosi6n, así como coleccionar los cadáveres de crías muertas. Los cadáveres se utilizaron para determinar el sexo de las crías.

La elecci6n de los nidos a observar se hizo tomando en cuenta únicamente las facilidades de acceso para pesar y medir a las crías y su visibilidad desde los puntos de observaci6n. Todos los nidos de los grupos de observaci6n fueron marcados con marcas plásticas numeradas colocadas en ramas cercanas al nido o sobre las ramas en las cuales se asentaba.

En total se registraron 77 nidos, de los cuales 38 se siguieron desde la incubaci6n y 39 ya tenian crías con un promedio de 49 días de edad (d.e.=36.53, rango=1-111 días) al iniciar los registros (Fig 3).

Los registros conductuales sumaron un total de 603 h de observaci6n, con un promedio de 10:37 horas por día (d.e.=0.559, rango=8:05-10:44 h) en 61 días de registro y un promedio de 15.25 días por nido.

Se eligieron dos zonas de trabajo en funci6n de la mayor densidad de nidos dentro de la isla. La primera, Costa Fragatas (CF) al sur y la segunda Playa del

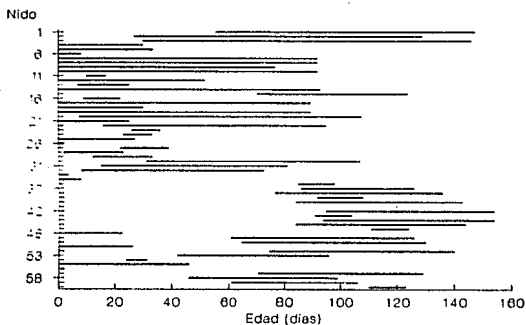


Fig 3.- Edad (días) durante la cual se registro la conducta en cada nido (n=60), los nidos que no aparecen en la gráfica se perdieron en etapa de huevo (n=17).

Ocaso/Construcción (PO) al suroeste. En cada zona hubo dos grupos de observación; un grupo control (CF n=23, PO n=13) y un grupo experimental (CF n=18, PO n=22) (Fig 2). En los grupos experimentales se obtuvo información sobre los tiempos de permanencia de machos y hembras en los nidos, ocurrencia de alimentaciones y cantidad de alimento dada a las crías. En los grupos control sólo se midió el tiempo de permanencia de machos y hembras en el nido y la ocurrencia de alimentaciones a las crías; con el fin de medir el efecto de la frecuente manipulación de las crías en los grupos experimentales.

La información registrada para cada nido durante cada sesión de registro, tanto en los grupos control como en los grupos experimentales fue: a) contenido del nido: huevo o cría y sexo del adulto presente, b) peso (g) de la cría al inicio y final de cada sesión, utilizando un dinamómetro "Pesola" de 2.5 Kg ( $\pm 12.5$  g) y balanza electrónica de 1 Kg ( $\pm 1$  g), c) longitud (mm) de pico y ulna de la cría medida con cinta métrica flexible de 1.80 m ( $\pm 0.5$  mm) al inicio de cada sesión de observación, d) estado de desarrollo de la cría de acuerdo al plumaje (Tabla 4), e) hora de llegadas y salidas del nido por machos y hembras, y f) hora, frecuencia y sexo del padre en cada alimentación. Dado la dificultad para observar cuando los adultos efectivamente regurgitaban alimento a las crías, se consideró como alimentación cualquier interacción entre macho o hembra y cría en la cual ésta última introducía su pico en el pico del adulto.

Tabla 4.- Relación entre el desarrollo del plumaje y la edad promedio en Fregata magnificens.

\* Edad a la ya se presenta el plumaje indicado.

Estado	Desarrollo de plumaje	Edad* ( $\bar{X}$ días)	rango (días)	n
1	Desnudo	13.93	5-14	5
2	Plumón y escapulares	29.15	12-46	40
3	Plumas primarias	50.40	32-45	35
4	Plumas secundarias	61.40	45-83.5	24
5	Media ulna emplumada	93.12	61-135	186
6	Ulna emplumada	128.06	102-154	76
7	Cría emplumada	138.20	120-154	10



La cantidad de alimento entregada por machos y hembras a las crías se registró solamente en los 40 nidos experimentales. En cada nido se registró el peso de las crías: a) cada tres horas desde el inicio hasta el final de la sesión, y b) 10 min después de cada alimentación.

Debido a que en las fragatas los relevos por machos y hembras en el nido y las alimentaciones a las crías ocurren con poca frecuencia, fue posible que un observador registrará simultáneamente la conducta de cuidado parental en grupos grandes que variaron de 6 a 21 nidos tanto en lotes control como en experimentales (control  $\bar{x}=9.3$  d.e.=3.5, experimental  $\bar{x}=11$  d.e.=2.7).

Los registros conductuales se realizaron en cada grupo de observación cada seis días, de 0700 h a 1800 h, con relevos de observador cada dos horas en los grupos experimentales y cada tres horas en grupos control. El observador se dispuso a una distancia aproximada de 10 m del conjunto de nidos, bajo un puesto de observación construido con postes plásticos y un toldo.

Se realizaron pruebas de confiabilidad para asegurar que los observadores midieran pico y ulna de la misma manera. Para ésto al principio y durante el estudio, los observadores hicieron repetidas medidas de un mismo individuo, hasta obtener la misma medida cada uno de ellos, estandarizando así la forma de registrar estas variables. Para el registro de la actividad en los nidos no fue necesario realizar pruebas de confiabilidad, ya que los

registros se basaban prácticamente en la presencia o ausencia de los adultos en el nido y en la ocurrencia de alimentaciones, pauta conductual que quedó claramente definida al comienzo de este trabajo.

Para establecer la duración del periodo de dependencia de las crías después del emplumado y sobre el sexo del padre que alimenta a la cría en esa etapa, se estableció otro tipo de registros conductuales denominados "registros libres". En estos registros, que se realizaron durante las sesiones de observación conductual, se anotó toda alimentación que ocurriera en nidos que no formaban parte de los grupos de observación pero que eran visibles desde el sitio ocupado por el observador. En estos registros se incluyó el sexo del padre que alimentaba, la hora, la frecuencia de alimentación y el estado de desarrollo de la cría de acuerdo al plumaje (Tabla 4).

#### 4.3-Determinación de la edad de las crías.

Para aquellas crías cuya eclosión ocurrió durante la revisión (n=7) el primer día de edad correspondió a la fecha de observación de la eclosión. Las crías que se siguieron desde huevo pero cuya fecha exacta de eclosión ocurrió entre dos visitas (n=15), el primer día de edad se asignó a la mitad del intervalo entre la última revisión como huevo y la primera como cría.

La edad de las crías que se registraron después de la eclosión (n=39) se determinó interpolando la medida de pico la primera vez que se registro, en curvas de crecimiento para esa variable. Estas curvas se construyeron ajustando las medidas de pico de crías machos y hembras de edad conocida (8 hembras, 5 machos) a un modelo polinomial ( $X=A+BX+CX^2 +DX^3$ ) (Fig 4), que explicó el 96% de la varianza observada en el crecimiento de pico en machos y hembras (Hembras  $r= 0.988, n=139, p<0.05$ , Machos  $r= 0.985, n=135, p<0.05$ ). Se eligió el tamaño de pico para determinar la edad de estas crías ya que esta medida resulto ser la que mas tempranamente se diferencia entre machos y hembras, además de estar sujeta a menor variación y errores de medición en el campo.

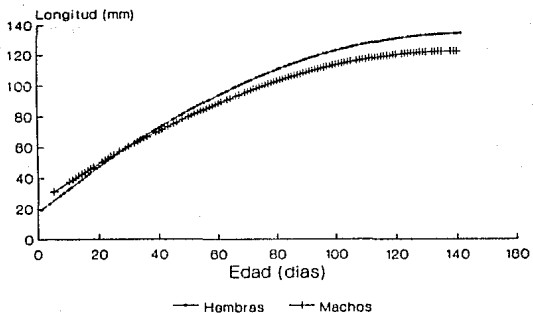


Fig 4.- Curva ajustada ( $X=A+BX+CX^2 +DX^3$ ) de crecimiento en pico para crías machos y hembras de edad conocida.

#### 4.4- Determinación del sexo de crías y juveniles.

Todas las crías y juveniles de los grupos de observación que fueron encontradas muertas se sexaron a partir de una inspección gonádica por disección (n=3). Las gónadas de los machos son dos pequeñas estructuras ovaladas de aproximadamente 6 mm de largo, de color negro oscuro y textura lisa y brillante. En las hembras el ovario izquierdo mide cerca de 1.5 cm, tiene forma alargada e irregular, de color gris oscuro y textura rugosa.

Para las crías de los grupos de observación control y experimental que sobrevivieron hasta el final de la temporada y que no llegaron a los estadios de desarrollo 6 ó 7, el sexo se determinó por medio de inspección gonadal por endoscopia (n=11). Para las crías de los grupos de observación que al final de la temporada llegaron a los estadios de desarrollo de plumaje 6 y 7, el sexo se estableció a través de una función discriminante (n=18, ver más adelante).

En adultos de *E. magnificens* existe un dimorfismo sexual inverso en tamaño, en donde las hembras son 15% mayores que los machos (J.L.Osorno, com. pers.). Aunque existe cierto solapamiento de las distribuciones de medidas de peso, pico y uña entre los sexos los valores promedio de estas variables para machos y hembras fueron significativamente diferentes (Tabla 5). El dimorfismo en

Tabla 5.- Medidas de pico, ulna y peso para adultos de Fregata magnificens.

Variable	Machos				Hembras				t de Student	
	$\bar{x}$	$\pm$	sd	(n)	$\bar{x}$	$\pm$	sd	(n)	t	P
Pico(mm)	122.1	$\pm$	3.9	(15)	138.8	$\pm$	4.9	(15)	-11.3	0.000
Ulna(mm)	263.0	$\pm$	6.9	(15)	279.5	$\pm$	7.2	(15)	-8.1	0.000
Peso(g)	1300.0	$\pm$	60.0	(15)	1581.6	$\pm$	125.1	(15)	-7.4	0.000

tamaño de pico y ulna en las crías se expresa en juveniles cercanos al emplumado, es decir, estado de desarrollo del plumaje 6 y 7 (Tabla 6).

Para la obtención de la ecuación discriminante, se realizaron 18 disecciones de juveniles de estados 6 y 7 que no pertenecían a los grupos de registro de conducta y que fueron encontrados muertos en distintas zonas de la isla, con alas rotas o caídos de sus nidos. Debe tomarse en cuenta que existe la posibilidad de que esta sea una muestra sesgada, ya que se desconocen las causas de muerte o accidentes de los individuos, pudiendo deberse a deficiencias en el desarrollo que pueden tener consecuencias sobre el crecimiento y las medidas morfométricas de esas crías. La información colectada para cada individuo fue: a) sexo, y b) medidas de pico y ulna. Utilizando los valores de estas variables para ambos sexos (Tabla 6), se desarrolló la siguiente función discriminante que resultó altamente significativa, con un margen de error de 5.0%, donde para un solo individuo se determinó el sexo erróneamente:

$$Y = -40.5199 + 0.12260(\text{pico}) + 0.08955(\text{ulna}),$$

$$p < 0.00001$$

La regla de clasificación fue la siguiente:

si  $Y > 0$  = Hembra

si  $Y < 0$  = Macho

El peso como medida morfométrica se excluyó ya que su utilización en este tipo de análisis es poco recomendable debido a su variabilidad y a que se desconocía el estado de salud de los cadáveres (Malacalaza, 1988).



Tabla 6.- Medidas de juveniles de Fregata magnificens de sexo conocido por inspección gonadal, utilizadas en el análisis discriminante.

Variable	Machos		Hembras		t de Student	
	$\bar{x} \pm$ d.e.	(n)	$\bar{x} \pm$ d.e.	(n)	t	P
Pico(mm)	121.0 $\pm$ 3.7	(7)	134.5 $\pm$ 6.3	(11)	-4.15	0.001
Ulna(mm)	166.1 $\pm$ 6.4	(7)	277.9 $\pm$ 5.4	(11)	-3.66	0.002

## 5-RESULTADOS.

Dado que la mayor frecuencia de deserciones ocurrió entre los 30 y 40 días de edad de las crías, todos los análisis se hicieron comparando dos bloques de edad: de 0 a 40 y de 40 a 100 días, con el fin de describir los patrones de cuidado parental de machos y hembras antes de la deserción y determinar las modificaciones en el patrón de la hembras después de la deserción.

### 5.1-Tiempo de permanencia en el nido.

Para comparar el tiempo de permanencia de adultos en el nido, se trabajó con la proporción de tiempo que los adultos machos o hembras pasaron en el nido en cada sesión de observación con respecto al tiempo total de observación de esa sesión (Proporción de permanencia= tiempo (min) de permanencia de machos o hembras entre tiempo (min) total de observación de la sesión).

Con el fin de determinar los efectos de la manipulación se comparó el tiempo de permanencia de machos y hembras entre grupos control y experimental. La muestra para este análisis se estableció tomando al azar (sorteo) un solo dato por nido entre los 0 y 40 y entre 41 y 100 días de edad

en el grupo con menor número de nidos (grupo control en el intervalo 0 a 40 y grupo experimental entre 41 y 100 días). Estos datos fueron pareados con datos de crías del grupo contrario de idéntica edad o semejante ( $\pm 2$  días). Se incluyó siempre un solo dato por nido para cada análisis

No se encontraron diferencias significativas entre la proporción de tiempo de permanencia de machos y hembras de grupos control y experimental para ninguno de los dos bloques de edad analizados (Tabla 7). Sin embargo, se observó que los machos de grupos control redujeron drásticamente su tiempo de permanencia después de los cuarenta días, mientras que en el grupo experimental el tiempo de permanencia de machos disminuyó paulatinamente desde la incubación hasta hacerse cero entre los 71-80 días de edad de la cría (Fig 5 y 6).

Dado que no hubo diferencias en los tiempos de permanencia de ambos sexos entre grupos control y experimental, la permanencia de machos y hembras se comparó agrupando los datos de ambos grupos. Para este análisis se eligió al azar un solo dato por nido entre los 0-40 y entre 41-100 días de edad, considerando en cada registro los tiempos de permanencia de machos y hembras en un nido como pares.

Machos y hembras difirieron significativamente en el tiempo de permanencia en el nido entre los 0-40 días (U de Mann Whitney,  $T=268.5$ ,  $n=57$ ,  $p<0.05$ ) y entre los 41-100 días de edad ( $T=8$ ,  $n=16$ ,  $p<0.05$ ), invirtiendo las hembras en

Tabla 7.- Proporción de tiempo de permanencia en nido de adultos machos y hembras en grupos control y experimental.

Edad (días)	Control		Experimental		Mann Whitney	
	$\bar{x}$	$\pm$ d.e. (n)	$\bar{x}$	$\pm$ d.e. (n)	T	P
<b>Hembras</b>						
0-40	0.68	$\pm$ 0.35 (26)	0.64	$\pm$ 0.34 (26)	379	0.55
41-100	0.12	$\pm$ 0.22 (17)	0.15	$\pm$ 0.23 (17)	158	0.65
<b>Machos</b>						
0-40	0.27	$\pm$ 0.31 (26)	0.29	$\pm$ 0.33 (26)	348	0.83
41-100	0.00	$\pm$ 0.00 (17)	0.02	$\pm$ 0.07 (17)	161	0.58

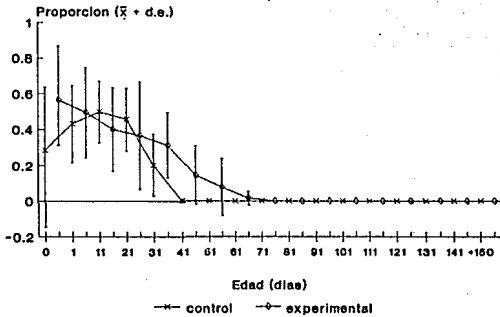


Fig 5.- Proporción del tiempo de observación que machos de grupo control y experimental permanecieron en el nido.

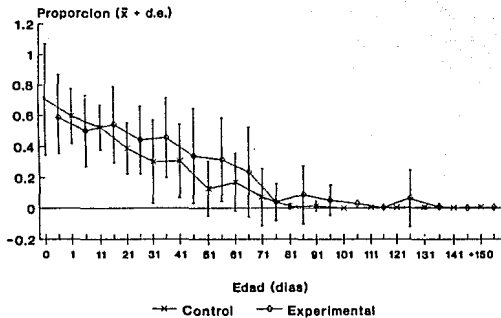


Fig 6.- Proporción del tiempo de observación que hembras de grupo control y experimental permanecieron en el nido.

promedio 50% más tiempo en el nido que los machos durante los primeros cuarenta días de edad de la cría y 90% más entre los 41 y 100 días de edad (Fig 7).

El tiempo de permanencia de las hembras se redujó gradualmente desde la incubación, y aproximadamente a los 71 días de edad realizaron únicamente visitas poco frecuentes de uno o dos minutos (Fig 7) durante las cuales alimentaron a la cría. Los machos incrementaron su tiempo de permanencia después de la eclosión, alcanzando un máximo entre 1 y 10 días de edad (Fig 7). Posteriormente el tiempo de permanencia decreció rápidamente, hasta que los machos se ausentaron del nido entre los 71-80 días de edad de la cría (Fig 7).

La mayor parte de los machos desertaron del nido cuando la cría tenía entre 21 y 40 días de edad (la fecha de deserción se estableció como el último día que se vió al macho en el nido), aunque la deserción ocurrió desde los 20 días (n=1) hasta los 125 (n=1) días en los casos más extremos (Fig 8, apéndice 1). El máximo número de deserciones ocurrió en el mes de mayo en nidos donde las crías tenían un promedio de edad de 43 días (d.e.=15.02, n=11) (Fig 9). Dado que los machos se ausentaron del nido en promedio 0.6 (rango 0-2 días consecutivos de registro) días registros antes de desertar definitivamente, y a que el trabajo de campo concluyó el 28 de julio de 1991 y la última deserción se registró el día ocho de julio (tres registros después de la deserción), es poco probable que en estos

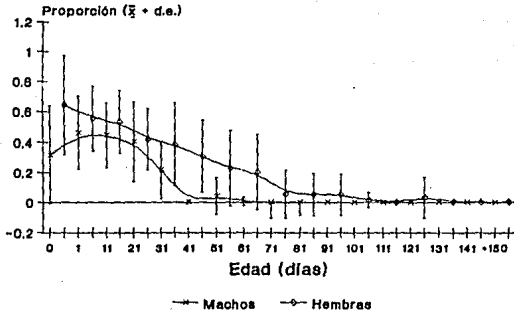


Fig 7.- Proporción del tiempo de observación que machos y hembras (grupos control y experimental) permanecieron en el nido.



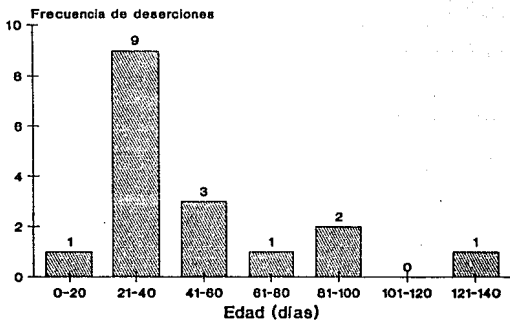


Fig 8.- Edad de las crías a la deserción.

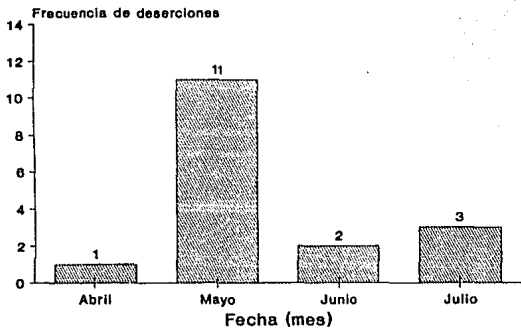


Fig 9.- Fecha (mes) de deserción de los machos.

resultados exista un sesgo causado por la fecha en que se interrumpieron los registros.

#### 5.2-Frecuencia de alimentación a las crías.

La frecuencia de alimentación se analizó calculando para cada nido en cada sesión de observación, el número total de alimentaciones a la cría, y a partir de este dato se determinó la frecuencia relativa de alimentación de machos y hembras (Frecuencia de alimentación de machos o hembras= número de alimentaciones realizadas por machos o hembras entre el número total de alimentaciones a la cría en una sesión de registro). Los datos para realizar las comparaciones se seleccionaron de la misma forma que aquellos utilizados en el análisis de tiempo de permanencia.

No se encontraron diferencias significativas entre las frecuencias de alimentación de adultos machos y hembras entre grupos control y experimental (Fig 10 y 11, Tabla 8), por lo que fué posible reunir los datos de ambos grupos para realizar los análisis comparativos entre machos y hembras.

Machos y hembras no difirieron en la frecuencia relativa de alimentación a las crías entre los 0-40 días de edad (Wilcoxon,  $T=30$ ,  $n=13$ ,  $p>0.05$ ), aunque desde los 31 días de edad los promedios de frecuencia de alimentación de hembras fueron substancialmente mayores que los de los machos pero con gran varianza (Fig 12).

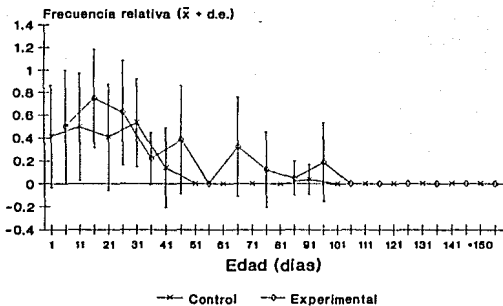


Fig10.- Frecuencia relativa de alimentación a crías por machos de grupo control y experimental.

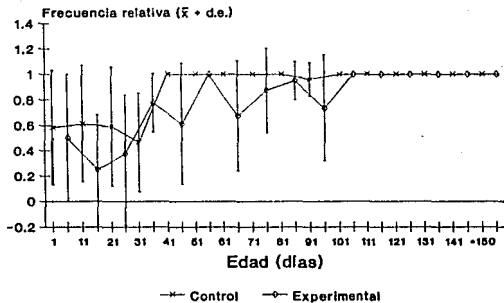


Fig 11.- Frecuencia relativa de alimentación a crías por hembras de grupo control y experimental.

Tabla 8.- Frecuencia de alimentación de machos y hembras adultos a crías en grupos control y experimental.

Edad (días)	Control		Experimental		Mann Whitney	
	$\bar{X} \pm$ d.e. (n)		$\bar{X} \pm$ d.e. (n)		T	P
<b>Hembras</b>						
0-40	0.33 $\pm$ 0.47	(15)	0.13 $\pm$ 0.34	(15)	135	0.36
41-100	0.82 $\pm$ 0.38	(17)	0.55 $\pm$ 0.48	(17)	185	0.17
<b>Machos</b>						
0-40	0.20 $\pm$ 0.40	(15)	0.20 $\pm$ 0.40	(15)	112	1.00
41-100	0.00 $\pm$ 0.00	(17)	0.97 $\pm$ 0.09	(17)	152	0.81

Entre los 41-100 días de edad, la frecuencia de alimentación de las hembras fué significativamente mayor que la de los machos (Wilcoxon,  $T=13$ ,  $n=23$ ,  $p<0.05$ ). La frecuencia de alimentación de los machos disminuyó a partir de los 21 días de edad y después de los 50 días su participación fue eventual haciéndose nula aproximadamente a los 100 días de edad de la cría (Fig 12). Las hembras incrementaron su frecuencia de alimentación a partir de los 21 días de edad cuando los machos comenzaron a disminuir su inversión en ese sentido, y se hicieron cargo de toda la alimentación después de los 100 días de edad (Fig 12).

De 181 registros libres de alimentaciones a crías en estadios de desarrollo de plumaje entre 5 y 7, el 100% fueron realizados por hembras. Algunas observaciones ( $n= 9$ ) en marzo de 1992 con crías de grupos control y experimental que llegaron al emplumado y que fueron marcadas con números individuales en las alas, mostraron que las hembras continúan alimentando a las crías por lo menos nueve meses más, después de que estas comienzan a volar.

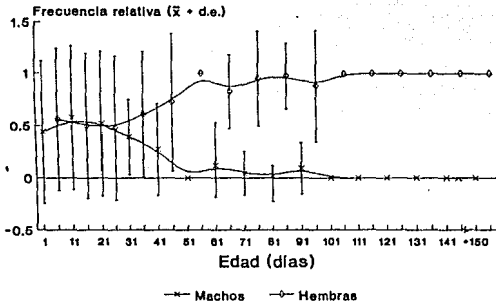


Fig 12 .- Frecuencia relativa de alimentación a crías por machos y hembras (grupos control y experimental).



### 5.3-Cantidad de alimento otorgada a las crías.

Para estimar la cantidad de alimento otorgado a las crías fue necesario determinar el peso real de la cría antes de cada alimentación ya que las crías no se pesaron exactamente antes de ese evento. Para ello se calculó la tasa de pérdida de peso por minuto en un intervalo entre dos mediciones de peso inmediatamente anterior a cada alimentación, o posterior cuando ésto no fue posible durante el cual la cría no hubiera sido alimentada. Para esto se restó al peso de la cría al inicio del intervalo, el peso al final del intervalo y se dividió entre el número de minutos transcurridos. Esta tasa de pérdida de peso permitió calcular con más precisión la masa del alimento otorgado por los padres.

El peso real de la cría antes de la alimentación se calculó multiplicando el número de minutos transcurridos desde la última vez que se pesó a la cría hasta el momento de la alimentación por la tasa de pérdida de peso calculada previamente. Finalmente se calculó la cantidad de alimento otorgada a las crías, restando el peso real calculado antes de la alimentación al peso después de la alimentación.

Dado que la cantidad de alimento sólo se midió en los grupos experimentales y dado que se registraron pocas alimentaciones por machos en las cuales pudiera calcularse la cantidad de alimento, para el análisis de esta variable

la muestra no se dividió en dos bloques de edad, realizando un único análisis general.

Para establecer la muestra se eligió al azar (sorteo) para cada nido un evento de alimentación realizado por el macho y estos datos se compararon con datos de alimentaciones hechas por hembras a crías de edad idéntica o semejante ( $\pm 2$  días), usando siempre un solo dato por nido.

La cantidad de alimento otorgada a las crías por ambos padres aumenta desde la eclosión hasta los 51 días de edad, permaneciendo constante después de esa edad con un promedio máximo de 239.86 g/día (Fig 13).

Machos y hembras no difirieron en la cantidad de alimento que otorgaron a las crías (Wilcoxon,  $T=1$ ,  $n=9$ ,  $p>0.05$ ), sin embargo, el porcentaje de contribución del macho nunca llegó al 50 % del total de alimento recibido por la cría, invirtiendo la hembra siempre más en este aspecto de cuidado parental (Fig 13).

Los machos presentaron una ligera tendencia a incrementar la cantidad de alimento a las crías desde la eclosión, llegando a un máximo entre los 31-40 días de edad, después comenzaron a disminuir su inversión hasta dejar de participar en la alimentación después de los 80 días de edad.

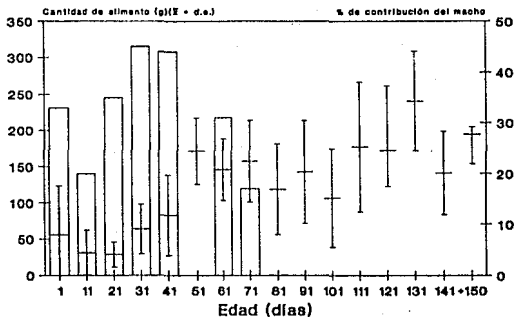


Fig 13.- Cantidad de alimento otorgada a las crías. La cantidad promedio ( $\pm 1$  d.e.) de alimento (g) otorgada por ambos padres a las crías en cada bloque de edad, se indica con  $\pm$ . Las barras indican únicamente el porcentaje de la cantidad promedio que aportaron los machos.

#### 5.4- Cuidado diferencial entre crías machos y hembras, proporción de sexos en juveniles y mortalidad.

Se analizó el tiempo de permanencia total en el nido de ambos padres así como la frecuencia total de alimentación a hijos e hijas. Debido a que la muestra fué pequeña no fué posible comparar la cantidad de alimento otorgada a crías machos y hembras.

Para analizar el tiempo de permanencia en hijos e hijas, se sumaron las proporciones de permanencia obtenida para adultos machos mas hembras en cada nido para cada sesión de registro, y para la frecuencia de alimentación se comparó el número total de alimentaciones recibidas por hijos e hijas en cada nido para cada sesión de registro.

Las comparaciones se hicieron en los bloque de edad de los análisis anteriores. Para establecer la muestra se sorteó un dato por nido con cría macho en cada bloque de edad y se pareó con un dato para cría hembra de edad idéntica o similar ( $\pm 2$  días), incluyendo siempre un solo dato por nido.

No se encontraron diferencias signifcativas entre el tiempo de permanencia ni en la frecuencia de alimentación de ambos padres a hijos e hijas (Fig 14 y 15, Tabla 8).

Durante la temporada en la que se realizó este estudio, se marcaron y midieron 158 juveniles emplumados, que fueron sexados a través de la función discriminante

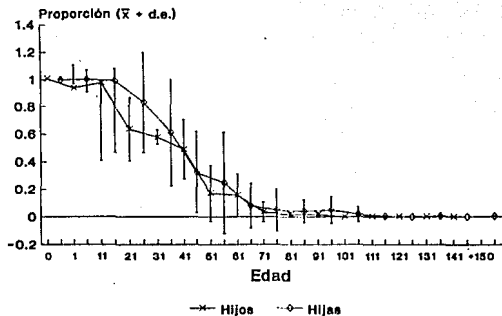


Fig 14.- Proporción del tiempo de observación que los padres permanecieron en nidos con hijos o hijas.

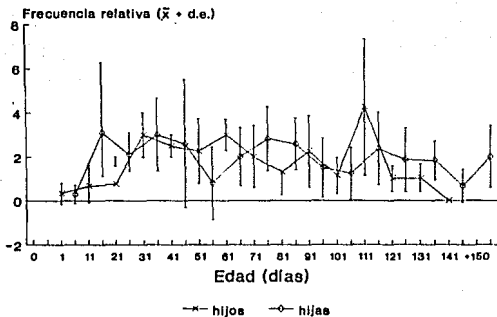


Fig 15.- Frecuencia relativa de alimentación de los padres a hijos o hijas.

Tabla 9.- Proporción del tiempo de permanencia y frecuencia de alimentación de ambos adultos a hijos e hijas.

Edad (días)	Hijos		Hijas		Mann Whitney	
	$\bar{x}$	$\pm$ d.e. (n)	$\bar{x}$	$\pm$ d.e. (n)	T	P
<b>Tiempo de permanencia</b>						
0-40	0.74	$\pm$ 0.26 (5)	0.98	$\pm$ 0.02 (5)	20	0.15
41-100	0.02	$\pm$ 0.06 (12)	0.02	$\pm$ 0.04 (12)	75	0.88
<b>Frecuencia de alimentación</b>						
0-40	0.20	$\pm$ 0.40 (5)	0.60	$\pm$ 0.80 (5)	15	0.69
41-100	1.41	$\pm$ 0.18 (12)	1.75	$\pm$ 1.29 (12)	83	0.81

antes mencionada (pp 36). El número de hembras (n=80) y de machos (n=78) no fue significativamente diferente de una proporción de 50:50 al emplumado ( $\chi^2 = 0.024$ , 1 g.l.,  $p > 0.05$ ). La proporción de sexos de juveniles marcados que fueron observados en visitas subsecuentes a la Isla tampoco difirió significativamente de 50:50 durante noviembre de 1991 (n= 29 hembras y 26 machos,  $\chi^2 = 0.162$ , 1 g.l.,  $p > 0.05$ ) y marzo de 1992 (n=42 hembras, 39 machos,  $\chi^2 = 0.11$ , 1 g.l.,  $p > 0.05$ ).

Se registró una mortalidad de 50% (n=38), en donde el 42% (n=17) fueron huevos que no llegaron a eclosionar y el 58% (n=22) crías, de las cuales el 100% murieron antes del emplumado. No se registró mortalidad diferencial entre los sexos antes del emplumado ( $\chi^2 = 0.25$ , 1 g.l.,  $p > 0.05$ , n=7).



## 6-DISCUSSION

La ausencia de diferencias significativas entre grupos control y experimental indica, que el único efecto de las manipulaciones en grupos experimentales fue que los machos desertaron aproximadamente 30 días mas tarde que los machos de grupos control. Esta tendencia a retrasar el momento de la desertación puede deberse al intento de los machos de proteger a la cría de la constante perturbación causada durante las sesiones de registro.

Stamps (1990) sugirió que en aves con dimorfismo sexual, el sexo de mayor tamaño o que posee una tasa de crecimiento más alta debería ser más alimentado que el otro sexo y que si ambos sexos son alimentados de igual forma el sexo de mayor tamaño debería estar expuesto a un mayor stress alimenticio y por lo tanto sufrir mayor mortalidad. En *E. magnificens* no se observaron diferencias en la mortalidad de crías macho y hembra antes del emplumado, ni diferencias en el cuidado parental. Sin embargo los datos señalan cierta tendencia de los padres de alimentar más a las hembras de acuerdo a lo mencionado por Stamps (1990), y posiblemente la ausencia de diferencias significativas en cuanto a la cantidad de cuidado parental a hijos e hijas se deba a lo reducido de la muestra o bien, a que estas no ocurren.

Dado que las fragatas tienen solo un crío en cada evento reproductivo, en esta especie es imposible considerar la hipótesis que explica inversiones similares en sexos de diferente talla, a partir del incremento en gasto de energía del sexo más pequeño por la utilización de conductas costosas que atraigan la atención de los padres. A pesar de que el dimorfismo sexual en pico y ulna se expresa antes del emplumado (estadio de desarrollo del plumaje 6), es posible, como sugiere Stamps (1990), que los sexos inviertan cantidades distintas de energía en el desarrollo de ciertas partes o funciones del cuerpo no consideradas en este estudio, diluyendo la posibilidad de determinar la existencia de tasas diferenciales de inversión.

Diamond (1973) en Isla Barbuda y posteriormente De Vries et al en Isla Gálpagos (1977) reportaron que la proporción sexual de juveniles, sexados por la longitud del pico y en función de la coloración del plumaje de las alas, era de 1.6 hembras por cada macho, en ninguno de esos estudios se especifica la edad de los juveniles sexados, y al parecer la técnica de sexado por coloración del plumaje no es del todo confiable (Trivelpiece y Ferraris, 1987). En Isla Isabel, utilizando como técnica de sexado las medidas de pico y ulna incorporadas a una función discriminante (con un error de 1.8%), no se encontraron diferencias significativas en la proporción de machos y hembras que alcanzaron el emplumado (n=158, rango 102-154 días) en julio de 1991, esta proporción no varió para los individuos

marcados que fueron avistados en noviembre de 1991 y marzo de 1992. Esto sugiere que si realmente existe un sesgo hacia hembras en las poblaciones de *E. magnificens*, este probablemente sea causado por una mortalidad diferencial de las crías después de la independencia (ya que en estas aves la independencia no se alcanza al emplumado) o durante la etapa adulta. En este sentido Stamps (1990) sugiere que el sexo de menor tamaño podría requerir de mayores reservas de energía para competir con el sexo dominante a la independencia. Al no existir un aprovisionamiento diferencial de alimento entre los sexos en *E. magnificens* y dado que se ha demostrado que las hembras en Isla Isabel tienen una mayor capacidad de forrajeo en cantidad y tamaño de presas (I. Calixto, en prep.) es posible que exista una mortalidad más alta de machos al llegar a la etapa independiente.

Los machos de *E. magnificens* permanecieron significativamente menos tiempo en el nido que las hembras entre los 0-40 y 41-100 días de edad, a diferencia de lo reportado en otros estudios, donde se menciona que machos y hembras pasan el mismo tiempo en el nido desde la incubación hasta aproximadamente un mes de edad de la cría (Trivelpiece, 1987; Coello *et al.*, 1977). Las hembras disminuyen la permanencia en nido gradualmente desde la eclosión, y la disminución drástica en el tiempo de permanencia de los machos a partir de los 21-30 días no provocó un incremento en el tiempo de permanencia de las

hembras (Fig 6), probablemente porque en promedio a los 30 días las crías ya no necesitan de la protección constante de los padres, pues son capaces de termorregular y el peligro de depredación parece reducido. En la isla se han observado gatos alimentándose de cadáveres de crías de fragatas, pero parece difícil que ellos sean capaces de depredarlas aún en los nidos más accesibles; en cambio, es más factible considerar a la perturbación por coespecíficos que fue observada con frecuencia (adultos y juveniles voladores), y a la ocurrencia de vientos fuertes como los factores que provocan la mortalidad de las crías que ya son capaces de permanecer solas en el nido.

Lo contrario sucedió en cuanto a la frecuencia de alimentación. Machos y hembras invirtieron de manera semejante hasta los 40 días de edad, sin embargo la frecuencia de alimentación del macho comenzó a disminuir desde los 21-30 días, y en ese momento la hembra incrementó proporcionalmente su inversión (Fig 11). La deserción del macho implicó un aumento en la cantidad de alimento otorgada por la hembra, pues aunque el macho nunca llegó a contribuir con el 50% de la cantidad total de alimento, entre 1 y 70 días de edad cubrió en promedio el 30% de la alimentación que fué compensada por la hembra después de la deserción (Fig 13).

La deserción del macho en *F. magnificens* pudiera estar facilitada porque aproximadamente después de los dos meses de crianza la hembra tiene la capacidad de incrementar

su inversión en cuidado parental (alimentación básicamente) lo que le permite compensar la ausencia del macho y siendo, en este momento, la capacidad de crianza de la hembra similar a la de la pareja en conjunto (Maynard-Smith, 1977; Buitron, 1988; Bart y Tores, 1989). Es posible también que sea el macho quien deserte debido a que su capacidad de forrajeo, inferior a la de la hembra, no le permita alimentar solo a la cría (Maynard-Smith, 1977; Diamond, 1973; I. Calixto en prep.).

Aunque no se encontraron diferencias en la proporción de sexos al emplumado, la deserción del macho podría ser promovida por un exceso de hembras reproductivas en la población que permitiría al macho reaparearse, aunque la existencia del sesgo hipotético en la proporción operacional de sexos y los mecanismos que lo promueven son desconocidos para la población de Isla Isabel (Maynard-Smith, 1977). Por otro lado, la deserción en Fregata magnificens puede estar influida por la certeza de macho de ser el verdadero padre de la cría, sin embargo aún no existen datos que nos permitan conocer el patrón de cópulas intra y extra-pareja en la especie que ayuden a aclarar el papel de la paternidad en el proceso de deserción.

El pico de deserción ocurrió entre los 21-40 días de edad y coincidió con el mes de mayo cuando la mayor parte de las crías estaban alrededor de esa edad posiblemente debido a la sincronía inducida por la colonialidad. Sin embargo existe gran varianza, y la deserción puede ocurrir

durante los primeros 20 días de edad de la cría o bien hasta después de los cuatro meses. Esta flexibilidad en los patrones de deserción puede deberse a que los factores que la facilitan o promueven varían para cada pareja y a través de la temporada reproductiva. Es posible suponer que los machos que desertan tempranamente hayan comenzado su reproducción antes que la mayor parte de la colonia y desertando tengan la posibilidad de reaparearse en la misma temporada. Alternativamente la deserción temprana pueda estar influida por una mayor incertidumbre en la paternidad o por parejas en las cuales las hembras poseen una capacidad de crianza mayor que el promedio. Del mismo modo deserciones tardías pueden deberse a una pareja con capacidades reducidas de crianza, o que comencaron a reproducirse más tarde y a medida que avanza la temporada hay menos hembras disponibles disminuyendo las posibilidades de reaparearse y las ventajas de la deserción. Es posible también que la variación del momento de la deserción este relacionada con factores como la edad de la pareja y la experiencia reproductiva.

El sistema de apareamiento de Fregata magnificens parece ser una modificación del sistema predominante en el género, que podría definirse como una monogamia con cuidado biparental continuo a la independencia. Es posible que estas diferencias hayan surgido como resultado de una mayor abundancia de alimento (F. magnificens es la especie del género que anida más al norte, donde la productividad marina

se incrementa), o a un aumento en el dimorfismo sexual en el tamaño que se traduce en diferentes capacidades de inversión de energía en la reproducción o a una alteración en la proporción de sexos.

El sistema de apareamiento en *F. magnificens*, a pesar de presentar diferencias drásticas con las otras especies del género es considerado al igual que en estas como monógamo. Esto hace evidente la necesidad de analizar con cuidado los apareamientos en esta ave, e integrar la variación en el cuidado parental como un aspecto importante dentro de la monogamia ya que el concepto clásico de monogamia no nos permite reconocer en esta especie eventos importantes como la deserción, que pueden ser determinantes en la evolución de los sistemas de apareamiento y que muchas veces son subestimados. Sin embargo hay que ser cuidadosos en las conclusiones elaboradas a partir de estudios de cuidado parental en poblaciones contemporáneas, ya que la conducta de machos y hembras y el desarrollo de huevos y juveniles pueden ser fenómenos coadaptados que siguen a la evolución inicial del cuidado parental (Clutton-Brock, 1991).

## 7-LITERATURA CITADA.

-Ashmole, N. P. 1971. Sea bird ecology and the marine environment. In: Farner D.S. and R.King (eds.), Avian Biology 1, 223-286 p.p. Academic Press, New York.

-Bart, J. and A. Tornes. 1989. Importance of monogamous male birds in determining reproductive success. Behav. Ecol. Sociobiol. 24:109-116.

-Beissinger, R.S. 1987. Mate desertion and reproductive effort in the snail kite. Anim. Behav. 35:1504-1519.

-Boucher, H.D. 1976. On wasting parental investment. Am. Nat 110:768-788.

-Breitwisch, R. 1983. Mortality patterns, sex ratio and parental investment in monogamous birds. In: Power, D.M. (ed.) Current Ornithology 6.

-Buitron, D. 1988. Female and male specialization in parental care and its consequences in black-billed magpies. Condor 90:29-39.

-Calixto, A.I. En prep. Descripción de la dieta de la fragata Fregata magnificens en la Isla Isabel, Nayarit, México.

-Canela, J. 1991. Bases para el manejo de Isla Isabel, Nayarit, México como un área protegida. Tesis de Licenciatura. Facultad de Ciencias, UNAM.

-Castillo, A.A. y M.C. Chávez Peón. 1983. Ecología reproductiva e influencia del comportamiento del número de crías en el Bobo de patas azules, Sula nebouxii, en Isla Isabel, Nayarit. Tesis de Licenciatura. Facultad de Ciencias, UNAM.

-Clutton-Brock. iniciales 1991. The evolution of parental care. Princenton University Press, USA.



-Coello, F.; C. Hernández, M.L. Ortega y T. de Vries. 1977. Reproducción y frecuencia alimenticia de Fregata minor en Genovesa y Fregata magnificens en Seymour, Galápagos. Revista de la Universidad Católica del Ecuador 5:71-109.

-Coleman, R.M. and M.R. Gross. 1991. Parental investment theory: the role of past investment. TREE 12:404-406.

-Davies, N.B. 1991. Mating Systems. In: Krebs, J.R. and N.B. Davies (eds.) Behavioural Ecology: an evolutionary approach. 3ª ed. Blackwell Scientific Publications.

-Diamond, A.W. 1972. Sexual dimorphism in breeding cycles and unequal sex ratio in magnificens frigate-birds. IBIS 114:395-398.

-Diamond, A.W. 1973. Notes on the breeding biology and behaviour of the magnificent frigatebird. Condor 75: 200-209.

-Dawkins, R. and T.R. Carlisle. 1976. Parental investment, mate desertion and a fallacy. Nature 262: 131-132.

-Drodge, D.L. and P.A. Gowaty. 1991. Sex-biased provisioning: a test for differences in field metabolic rates of nestlings eastern bluebirds. Condor 93:793-798.

-Dunn, P.O. and S.J. Hannon. 1989. Evidence for obligate male parental care in Black-Billed Magpies. Auk 106:635-644.

-Emlen S.T. and L.W. Oring. 1977. Ecology, sexual selection and the evolution of mating system. Science 197: 215-233.

-Fujioka, M. 1989. Mate and nestling desertion in colonial little egrets. Auk 106:292-302.

-Gaviño, G. y Uribe, Z. 1978. Algunas observaciones ecológicas en la Isla Isabel, Nayarit, con sugerencias para el establecimiento de un parque nacional. IBUNAM.

-Gochfeld, M. and J. Burguer. 1981. Age related differences in piracy of frigatebird from Laughing gulls. *Condor* 83:79-82.

-Gowaty, A.P. 1983. Male parental care and apparent monogamy among eastern bluebirds (*Sialia sialis*). *Am. Nat.* 121:149-157.

-Gowaty, A.P. 1985. Multiple parentage and apparent monogamy in birds. In: Gowaty, A.P. and D.W. Mock (eds.) *Avian Monogamy*. The American Ornithologist Union. Washington D.C.

-Lazarus, J. 1990. The logic of mate desertion. *Anim. Behav.* 39:672-684.

-Leffelaar, D. and R.J. Robertson. 1986. Equality of feeding roles and the maintenance of monogamy in tree swallows. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 18:199-206.

-Lincoln, R.J.; G.A. Boxshall and P.F. Clark. 1982. A dictionary of ecology, evolution and systematics. Cambridge University Press.

-Lyon, E.B., R.D. Motgomery and L.D. Hamilton. 1987. Male parental care and monogamy in snow buntings. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 20:377-382.

-Malacalaza, E.V. and M.A. Hall. 1988. Sexing Adult Cormorants (*Phalacrocorax albiventer*) by discriminant analysis. *Colonial Waterbirds* 11:32-37.

-Martin, K.; F.G. Cooch; R.F. Rockwell and F. Cooke. 1985. Reproductive performance in lesser snow geese: are two parents essential?. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 17:257-263.

-Maynard-Smith, J. 1977. Parental investment: a prospective analysis. *Anim. Behav.* 25: 1-9.

-Mock, D.W. 1985. An introduction to the neglected mating system. In: Gowaty A.P. and D.W. Mock (eds.) *Avian Monogamy*. The American Ornithologist Union. Washington D.C.

-Moller, P.A. 1988. Paternity and paternal care in the swallow, *Hirundo rustica*. *Anim. Behav.* 36:996-1005.

- Moreno, M.L.A. y P.L.R. Carmona. 1988. Ecología reproductiva de Fregata magnificens en Isla Santa Margarita, B.C.S. Tesis de Licenciatura. UABCS.
- Muldal, A.M.; J.D. Moffatt and R.J. Robertson. 1986. Parental care of nestlings by male red-winged blackbirds. Behav. Ecol. Sociobiol. 19:105-114.
- Nelson, J.B. 1967. Etho-Ecological adaptations in the great frigatebird. Nature 214:318.
- Nelson, J.B. 1976. The breeding biology of frigatebirds - a comparative review. In: Nelson J.B. and Powell D. (eds.) The Living Bird 14.
- Orians, G.H. 1969. On the evolution of mating systems in birds and mammals. Amer. Nat. 103:589-603.
- Oring, W.L. 1982. Avian Mating Systems. In: Farner, D.S. and J.R. King (eds.) Avian Biology 6. Academic Press.
- Osorno, J.L.; R. Torres and C. Macías García. 1992. Kleptoparasitic behaviour of the Magnificent Frigatebird: sex bias and success. Condor 94:692-689.
- Schreiber, R.W. and R.B. Clapp. 1987. Pelecaniform feeding ecology. In: Croxall, J.P. (ed.) Seabirds feeding ecology and role in marine ecosystems. Cambridge University Press. 173-188 pp.
- Smith, M.N.J.; Y. Yom-tov and R. Moses. 1982. Polygyny, male parental care, and sex ratio in song sparrows: an experimental study. Auk 99:555-564.
- Stamps, J.A. 1990. When should avian parents differentially provision sons and daughters? Am. Nat. 135:671-685.
- Teather, K.L. 1987. Intersexual differences in food consumption by hand-reared great-tailed grackel (Quiscalus mexicanus) nestlings. AUK 104:635-639.

- Teather, K.L. and P.J. Weatherhead. 1988. Sex specific energy requirements of great-tailed grackle (Quiscalus mexicanus). J. Anim. Ecol. 57:659-668.
- Trivelpiece, W.Z. and J.D. Ferraris. 1987. Notes on the behavioural ecology of the magnificent frigatebird Fregata magnificens. IBIS 129:168-174.
- Trivers, R.L. 1972. Parental investment and sexual selection. In: Campbell, B. (ed.) Sexual selection and the descent of man. Aldine Chicago, Illinois.
- Whittingham, A.L. 1989. An experimental study of paternal behaviour in red-winged blackbirds. Behav. Ecol. Sociobiol. 25:73-80.
- Wittemberger, J.F. 1976. The ecological factors selecting for polygyny in altricial birds. Amer. Nat. 110:779-799.
- Wittemberger, J.F. 1980. The evolution of monogamy: Hypotheses and evidence. Ann Rev. Ecol. Syst. 11:197-232.
- Wolf, L.; E.D. Ketterson and J.R. Val Nolan. 1988. Parental influence on growth and survival of dark-eyed junco young: do parental males benefit? Anim. Behav. 36:1601-1618.
- Wright, J. and I. Cuthill. 1989. Manipulation of sex differences in parental care. Behav. Ecol. Sociobiol 25:171-181.
- Wright, J. and I. Cuthill. 1990. Manipulation of sex differences in parental care: the effect of brood size. Anim. Behav. 40:462-471.

**APENDICE 1.**  
**Fecha de deserción del macho por nido**

<b>Nido</b>	<b>Fecha</b>	<b>Edad de la cría (días)</b>	<b>Sexo de la cría</b>
9	Mayo 26	39	Hembra
10	Mayo 20	33	Hembra
12	Junio 03	32	Macho
13	Mayo 26	39	Hembra
15	Mayo 26	36.5	Hembra
48	Mayo 13	40	Hembra
50	Mayo 13	20	Macho
55	Mayo 02	71	Macho
57	Junio 18	125	Hembra
2	Mayo 18	82	Macho
17	Abril 22	51	-
19	Mayo 30	45	Hembra
25	Julio 08	80.5	Hembra
29	Mayo 23	34.5	Hembra
31	Mayo 17	45.5	Hembra
33	Mayo 30	56	Hembra
70	Julio 04	96	-
72	Julio 04	46	-

## 9-AGRADECIMIENTOS

M. en C. José Luis Osorno, mi asesor, tuvo una gran confianza por mi trabajo, dedicación y tremenda paciencia en el trabajo de campo y en las correcciones de este manuscrito. Le agradezco sobre todo las numerosas sesiones de discusión sin límite de tiempo. El Dr. Constantino Macías fué casi casi mi asesor adoptivo, con una tolerancia casi infinita discutió conmigo desde la bondad de una prueba estadística hasta el significado de la palabra asumir, resolvió muchos de mis problemas en el análisis de los datos y computación. Al Dr. Macías muchas gracias, con usted aprendí muchas de las mañas y mucho del rigor de la investigación científica, y también muchas cosas sobre mi.

Itzia Calixto trabajó conmigo en la Isla toda la temporada, resultó ser una gran compañera de trabajo y mejor amiga, fué indispensable en los detalles de la impresión y nunca se canso de dictarme datos. Roxana Torres, César González y Marcela Osorio me ayudaron también en el trabajo de campo. Cristina Rodríguez, Amaya Bernardéz, Enrique Lira, Antonio Cantú y Pablo Cervantes se expusieron al espanto de los corucos mientras marcaban fragatas.

A los sinodales, Biol. Carlos Cordero, Dr. Miriam Benabib y M. en C. Fedro Guillén, les agradezco todos sus comentarios y críticas en las cuidadosas revisiones que realizaron. A Fedro le debo además un interés y apoyo sin

medida, y por si fuera poco también una cena. Al Dr. Hugh Drummond por sus comentarios a las primeras versiones de esta tesis, por su apoyo durante el trabajo de campo, las facilidades para trabajar en el laboratorio y su comprensión a mis prisas por recibirme.

A la Secretaría de Marina que aportó todo el apoyo logístico necesario para poder permanecer en la Isla. A la Secretaría de Desarrollo Social por extender los permisos para la realización de este estudio.

Emilio, Poli, Beto, Rigo, Juan, Metro, Vargas, y los demás pescadores de la Isla, fueron una gran compañía, muy buenos cocineros y estuvieron siempre atentos y dispuestos a ayudar en los meses que pase por allá.

Y por último al personal del Laboratorio de Conducta Animal por su interés, ayuda y por la risa: Roxana, Marcela, Georgina, Javier, Sergio, Joe, Tino, Cris, Itzia y Amaya.