

203

UNIVERSIDAD NACIONAL AUTONOMA DE MEXICO



FACULTAD DE CIENCIAS

VARIACION GEOGRAFICA EN LOS PATRONES DE CUIDADO PARENTAL EN *Fregata magnificens*.

T E S I S

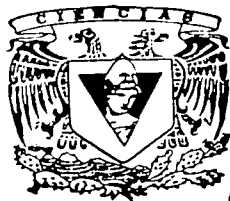
QUE PARA OBTENER EL TITULO DE:

B I O L O G O

P R E S E N T A :

VERONICA ELENA SOLARES ROJAS

DIRECTOR DE TESIS: DR. JOSE LUIS OSORNO CEPEDA



TESIS CON FALLA DE ORIGEN

2002

DIVISION DE ESTUDIOS PROFESIONALES



FACULTAD DE CIENCIAS SECCION ESCOLAR



Universidad Nacional
Autónoma de México

Dirección General de Bibliotecas de la UNAM

Biblioteca Central



UNAM – Dirección General de Bibliotecas
Tesis Digitales
Restricciones de uso

DERECHOS RESERVADOS ©
PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

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

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



UNIVERSIDAD NACIONAL
AUTÓNOMA DE
MÉXICO

M. EN C. ELENA DE OTEYZA DE OTEYZA
Jefa de la División de Estudios Profesionales de la
Facultad de Ciencias
Presente

Comunicamos a usted que hemos revisado el trabajo escrito:

Variación geográfica en los patrones de cuidado parental
en Fregata magnificens .
realizado por Verónica Elena Solares Rojas
con número de cuenta 9131763-8 , quién cubrió los créditos de la carrera de Biología
Dicho trabajo cuenta con nuestro voto aprobatorio.

Atentamente

Director de Tesis

Propietario Dr. José Luis Javier Osorno Cepeda

Propietario Dr. Constantino de Jesús Macías García

Propietario Dr. Adolfo Gerardo Navarro Sigüenza

Suplente Dra. Laura Roxana Torres Aviles

Suplente Dra. Marcela Osorio Berinstain

J. L. J. O. C.

L. Roxana Torres Aviles
M. Marcela Osorio Berinstain

Consejo Departamental de Biología

pa. Patricia Ramos Morales

Dra. Patricia Ramos Morales

FACULTAD DE CIENCIAS
U.N.A.M.



DEPARTAMENTO
DE BIOLOGIA

A mis padres

INDICE

	Página
RESUMEN	2
INTRODUCCIÓN	3
Cuidado parental	3
Variación en el cuidado parental y sus consecuencias en el crecimiento y sobrevivencia de las crías	4
Evidencias de variación anual y geográfica	5
Historia de vida de <i>Fregata magnificens</i>	7
OBJETIVO	9
MÉTODOS	10
Área de estudio	10
Trabajo de campo	11
ANÁLISIS	13
Estimación de la edad de las crías	13
Alimentación a las crías	13
Edad de las crías a la deserción	13
Crecimiento de las crías	13
Edad al primer vuelo	14
Mortalidad de las crías	15
RESULTADOS	16
Alimentación a las crías	16
Edad de las crías a la deserción	16
Crecimiento de las crías	16
Edad al primer vuelo	17
Mortalidad de las crías	17
DISCUSIÓN Y CONCLUSIONES	18
BIBLIOGRAFÍA	25
CUADROS Y FIGURAS	28
APÉNDICE	35

RESUMEN

En aves es común que ambos padres participen en la crianza (ocurre en más del 90 % de las especies de aves), ya que el cuidado supone elevados costos y en ocasiones sin la intervención de ambos padres las crías no sobreviven. Sin embargo, la contribución de cada padre puede variar temporal y/o geográficamente ya que las condiciones ambientales afectan los costos y beneficios del cuidado parental. Se espera que los efectos de la variación en el cuidado parental se reflejen en el crecimiento y sobrevivencia de las crías. La fragata común (*Fregata magnificens*), es una ave marina que habita localidades con condiciones ecológicas contrastantes. Ambos padres cuidan a su única cría cuando aún es pequeña y el macho deserta antes de que la cría alcance la independencia. En este estudio se compararon los patrones de cuidado parental (alimentación y deserción), así como el crecimiento y la sobrevivencia de crías de fragata entre 1994 y 1998 en Isla Isabel (Pacífico Mexicano) y entre Isla Isabel e Isla Contoy (Atlántico-Caribe) en 1998. En cada año y localidad se midió en las crías: a) la tasa de alimentación, b) la edad al momento de la deserción del macho, c) el crecimiento (estimado a través del peso y la longitud de pico y uña), d) la edad al primer vuelo y e) la mortalidad. Para el análisis se usaron los valores residuales de las variables (excepto en deserción y mortalidad) para controlar por fecha de puesta del huevo y por edad de la cría. Globalmente, hubo diferencias en el cuidado parental entre años e islas y estas variaciones se asociaron con el crecimiento de las crías. Las diferencias más contrastantes se encontraron entre años en Isla Isabel. Las hembras y los machos alimentaron a sus crías más frecuentemente y los machos cuidaron por más tiempo en Isabel en 1998. Como consecuencia, las crías crecieron y volaron más rápido. La comparación entre islas mostró que en Isla Contoy en 1998 las hembras alimentaron con mayor frecuencia que las de Isabel en 1994 pero la frecuencia de alimentación de los machos de Contoy a las crías no difirió significativamente de la de Isabel en ambos años. Los machos de Contoy desertaron a sus crías antes que los de Isabel en 1998. A pesar de esto, las crías de Contoy en 1998 crecieron a una tasa similar, finalizaron su crecimiento y realizaron su primer vuelo a edades semejantes de las de Isabel en el mismo año. De acuerdo con reportes del Instituto Nacional de la Pesca (periodo 1994-1998), 1994 en la región de Isla Isabel fue un año de baja disponibilidad del alimento al que recurren las fragatas. En contraste, 1998 en Isla Contoy fue un año de alta disponibilidad. Las diferencias entre años e islas en el cuidado parental y crecimiento de las crías en general fueron consistentes con la aparente variación local en los recursos alimenticios. Es decir, las crías menos alimentadas, abandonadas antes por el macho y con un lento crecimiento (Isabel 1994) fueron las que posiblemente enfrentaron una escasez de alimento. Esto sugiere que la abundancia y disponibilidad de alimento son factores determinantes de los patrones de cuidado parental y desarrollo de las crías de *F. magnificens* y que, en especies que dependen de recursos impredecibles, estos patrones pudieran simplemente mejorar cuando hay más recursos disponibles.

INTRODUCCIÓN

Cuidado parental.

El cuidado parental se define como la aportación inmediata de recursos de los padres que incrementa la posibilidad de sobrevivencia de sus crías (Davies 1991). En algunas especies, a lo largo del desarrollo de las crías, los padres muestran múltiples patrones de cuidado parental que van desde cuidado biparental, cuidado uniparental por el macho o por la hembra hasta el no proporcionar cuidado alguno (Clutton-Brock 1991). En aves el cuidado uniparental por parte del macho se observa sólo en unas pocas especies. Se ha sugerido que debido a los costos que representan la producción e incubación de los huevos, las hembras de estas especies podrían estar energéticamente exhaustas al final de la incubación (Clutton-Brock 1991). En algunos casos las hembras abandonan a las crías, ya que de continuar con el cuidado de éstas después de la eclosión, las hembras podrían poner en riesgo su sobrevivencia futura. Ejemplo de esto son los kiwis, en los que un alto costo en la producción de los huevos limita la capacidad de las hembras para incubar o para cuidar a las crías (Clutton-Brock 1991). Por otro lado, el cuidado uniparental por parte de la hembra es encontrado en al menos 85 especies de aves pertenecientes a 11 familias, incluyendo colingas, colibríes, mosqueros, faisanes, grullas, pavos, aves lira, y aves del paraíso (Clutton-Brock 1991). Varios de estos grupos son polígamos y tienen crías precoces (Clutton-Brock 1991). No obstante, este tipo de cuidado también se presenta en algunas especies monógamas con crías precoces y en unas pocas especies monógamas con crías altricias (Clutton-Brock 1991). El cuidado uniparental está asociado con dietas que son altamente nutritivas o relativamente fáciles de conseguir, con nidadas pequeñas, con un lento desarrollo de las crías (Clutton-Brock 1991) y con temporadas reproductivas cortas lo cual puede reducir los costos del cuidado para uno de los sexos, en este caso para las hembras (Clutton-Brock & Godfray 1991).

En el cuidado biparental ambos padres participan en el cuidado y en algunos casos en la alimentación de las crías (Clutton-Brock & Godfray 1991). En aves con crías altricias y cuidado biparental en el que las crías dependen de ambos padres para su alimentación y protección es común la monogamia. En estas especies las crías están accesibles a los depredadores, no pueden termorregular cuando son muy pequeñas y la distribución del alimento es impredecible por lo que son vulnerables. Los dos padres cuidando pueden alimentar a sus crías más frecuentemente que uno solo, por lo que las crías bajo cuidado biparental crecen más rápido y muestran una mayor tasa de sobrevivencia que las que están bajo cuidado uniparental (Bart & Tornes 1989, Clutton-Brock 1991). Sin embargo, el cuidado no siempre es compartido igualmente por los dos sexos. Las hembras y los machos pueden diferir en su contribución a la alimentación o protección de las crías. Por ejemplo, en varias

especies monógamas los machos están más fuertemente involucrados en la defensa del territorio, mientras que las hembras dedican más tiempo al cuidado de la cría (Clutton-Brock 1991, Moller & Thornhill 1998).

Existe evidencia de que una misma pareja de aves puede mostrar cambios de cuidado biparental a uniparental durante la misma temporada reproductiva y con las mismas crías (revisión en Székely & Williams 1994, Webb et al. 1999), e incluso uno o ambos padres pueden abandonarlas. La desertión se define como la finalización del cuidado de las crías por parte de uno (desertión uniparental) o ambos padres (desertión biparental) antes de la independencia típica de las crías (Székely et al. 1996). En aves es común que los machos deserten dejando a la hembra sola a cargo de la alimentación del pollo (Ezaki 1988). Son varios los factores que afectan las decisiones de los padres sobre el cuidado de sus crías, por ejemplo: a) la capacidad de la pareja para cuidar, b) las oportunidades de encontrar otra pareja y obtener una segunda nidada y c) la certeza de paternidad (Maynard-Smith 1977, Oring 1986). La decisión de desertar o continuar con la crianza puede ser entonces la consecuencia de establecer un balance entre los costos y beneficios de la reproducción actual y aquellos relacionados con las futuras reproducciones y con la propia sobrevivencia del sexo que deserta (Trivers 1972, Dawkins & Carlisle 1976, Maynard-Smith 1977). Se ha sugerido que los factores ambientales y la calidad de estos modifican el balance de los costos y beneficios. Como consecuencia, el valor del cuidado parental aportado por los padres puede variar entre años o localidades (Bart & Tornes 1989, Dunn & Robertson 1992, Dunn & Hannon 1992, Whittingham et al. 1994), lo que a su vez afecta la decisión de desertar o permanecer cuidando. Toda esta evidencia indica que el cuidado de los padres a las crías puede ser muy flexible, y que las formas en las que se expresa dependen de las condiciones que enfrenten, tanto los padres como las crías.

Variación en el cuidado parental y sus consecuencias en el crecimiento y sobrevivencia de las crías.

La inversión de los padres en el cuidado de las crías (alimentación, vigilancia, etc.) se espera sea reflejada en el patrón de crecimiento y la sobrevivencia de éstas. Ricklefs (1967, 1969) encontró que la tasa de crecimiento de las crías está relacionada con la duración del cuidado parental, con el tipo de desarrollo (altrícicos, precoces e intermedios), con la condición del adulto (peso) y con la disponibilidad de alimento (especialmente en aves marinas con nidadas de una cría y posiblemente en aves tropicales). Las crías que crecen rápidamente y alcanzan la madurez con un mayor tamaño o mejor condición física obtienen importantes beneficios cuando se trata de conseguir recursos (como alimento, parejas, territorio, etc.). Una vez independientes, las crías con una buena condición física, pueden ser menos vulnerables a condiciones climáticas adversas, competencia, depredación y en general condiciones ambientales no favorables (Towsend & Calow 1981). Es de esperarse que en años con condiciones no favorables los padres incrementen su esfuerzo, y por lo tanto su inversión en el cuidado con el fin de elevar la

probabilidad de sobrevivencia de su cría. De acuerdo con Ricklefs (1969) la tasa óptima de crecimiento de las crías altricias es aquella a la que los padres pueden llevarlas de acuerdo con su capacidad para alimentarlas pero sin comprometer su futuro éxito reproductivo ni la sobrevivencia de las crías. En algunas especies la disminución momentánea de la tasa de crecimiento de las crías es el único medio de ajustarse a una escasez temporal de alimento. Ejemplos de esto pueden encontrarse en fragatas (*Fregata* spp.) y gaviotas (*Larus* spp.; O'Connor 1984).

Al parecer un lento crecimiento no conlleva necesariamente la muerte del individuo. Ricklefs et al. (1984) no encontraron ninguna relación entre tasa de crecimiento y tasa de mortalidad de las crías de bobos de patas azules. Esto permite suponer que, en algunos casos, una baja tasa de crecimiento tiene efectos subletales en las crías que pueden observarse en la condición física, en el éxito de apareamiento y éxito reproductivo futuros, lo cual finalmente conduce a una baja adecuación.

Evidencias de variación anual y geográfica

Varios autores han planteado que existen diferencias interanuales y geográficas en los patrones conductuales de varias especies de aves. Por ejemplo, Webb et al. (1999) sugirieron que variaciones en las condiciones ambientales como cambios en la presencia de depredadores, temperatura, humedad, disponibilidad de alimento, parejas potenciales, etc., pueden conducir a una variación anual o geográfica de los patrones de cuidado parental y tamaño de la nidada. De hecho un gran número de estudios ha analizado la variación latitudinal. Se ha encontrado que a mayor latitud, mayor es el tamaño de la nidada (Ricklefs 1983; Winkler & Walters 1983; Beissinger 1986; Sanz 1998; Dunn et al. 2000). Algunos estudios consideran al alimento como el factor último que determina dicha variación. Por ejemplo, Lack (1968) sugirió que la variación interespecifica en el tamaño de la nidada se debe a que las aves a altas latitudes tienen más tiempo para forrajear (más horas luz) durante el verano y por lo tanto los padres son capaces de alimentar a más crías. Por otro lado Ricklefs (1983) retomó la idea de Ashmole (1963 en Ricklefs 1983) de que a altas latitudes existe una mayor cantidad de alimento por individuo. No obstante, también pueden influir otros factores. Por ejemplo, Skutch (1985) sugirió que un incremento en la depredación y no una limitación en la abundancia de alimento es el responsable de una disminución en el tamaño de la nidada conforme nos aproximamos al ecuador. Como consecuencia de la variación latitudinal en el tamaño de la nidada, es de esperarse una variación en el número de juveniles voladores. Consistente con ello, Sanz (1998) encontró que en los carbonerillos (*Parus major*) el número de juveniles voladores aumenta con la latitud.

Las variaciones ambientales (geográficas o anuales) en la abundancia de alimento al afectar los patrones de cuidado parental, también tienen efecto en el desarrollo y éxito de las crías. Zink y Remsen (1986) hicieron una revisión de las

evaluaciones existentes sobre las variaciones geográficas y temporales en distintos rasgos de las crías como longitud del ala, cola, pico (*Calidris alpina*, playero dorsirrojo), tarso, color de plumaje (*Vireo olivaceus*, vireo ojirrojo; *Progne subis*, martin azul), características del esqueleto (*Eremophila alpestris*, alondra cornuda; *Grus canadensis*, grulla canadiense), o número de juveniles voladores. Bart y Tornes (1989) sugirieron que en los saltaparedes (*Troglodytes aedon*) la importancia del cuidado parental del macho es inversa a la abundancia de alimento. Es decir, que durante años no favorables el cuidado del macho puede beneficiar a sus crías al incrementar la sobrevivencia de éstas, mientras que cuando las condiciones son buenas el efecto del cuidado del macho es mínimo. Dunn y Hannon (1992) sugirieron que, cuando los dos padres cuidan, el cuidado del macho en las etapas tempranas de la crianza es más importante en un área con una baja abundancia de alimento que en un lugar con una alta abundancia de alimento. La evidencia que ellos presentan se basa en la remoción experimental de golondrinas macho durante las etapas de puesta, incubación y crianza en dos zonas con condiciones contrastantes de alimento. Los autores encontraron que una zona con mayor abundancia de alimento presenta nidadas mayores y como consecuencia el éxito de emplumado es mayor.

En general los estudios sobre variación geográfica o interanual se enfocan en la variación en tamaño de la nidada y fecha de puesta (García & Saavedra 1997), pero algunos estudios también han evaluado el gasto energético parental (Sanz et al. 2000), el número de juveniles voladores que se producen y el crecimiento de las crías (Sanz 1998; Dunn & Hannon 1992; Morbey & Ydenberg 1999). La mayoría de estas revisiones enfatiza, directa o indirectamente, al alimento, la temperatura y la latitud (directamente relacionada con el fotoperiodo) como factores determinantes de la variación geográfica o temporal en el cuidado parental y desarrollo de las crías. A pesar de la existencia de estos estudios, hace falta analizar en conjunto y no aisladamente el cuidado parental y sus efectos en el desarrollo de las crías (crecimiento, primer vuelo, sobrevivencia, etc.), relacionando a ambos con evaluaciones de las condiciones ambientales. Para ello, debe controlarse la mayor cantidad de variables posibles. Por ejemplo, para analizar variaciones en los patrones de cuidado y crecimiento de las crías, puede compararse una misma población en diferentes años o bien pueden compararse poblaciones que habiten en latitudes similares, lo cual provee condiciones de temperatura y fotoperiodo semejantes. Además, para eliminar la posibilidad de que los depredadores influyan, se deben buscar poblaciones que no estén sujetas a esta presión o por lo menos con bajos y similares niveles de depredación. En este estudio se analizó la variación interanual y geográfica en los patrones de cuidado parental y crecimiento de la fragata común (*Fregata magnificens*). Esta ave habita localidades con condiciones ambientales contrastantes y algunas de sus poblaciones se encuentran a latitudes similares, por lo que es un buen sujeto de estudio para evaluar variaciones geográficas y temporales.

Historia de vida de Fregata magnificens

La fragata común (*F. magnificens*, también conocida como tijeleta o rabihorcado) es un ave marina que presenta un largo ciclo reproductivo (más de un año), asociado a un lento crecimiento y desarrollo de una única cría (6 meses hasta el primer vuelo) y un cuidado parental muy extenso de hasta 14 meses después del emplumado (Diamond 1972, 1973, Nelson 1975, Trivelpiece y Ferraris 1987, Osorno 1996). La hembra es aproximadamente 15% más grande que el macho (Nelson 1975) y ésta diferencia es notoria incluso en las crías de 100 días de edad (Diamond 1972, Durand 1992). Las fragatas dependen de fuentes de alimentación erráticas o muy variables en su distribución (peces voladores, jureles, fauna de acompañamiento del camarón). Estas aves emplean diferentes métodos de alimentación, como la pesca directa sobre la superficie del mar o el robo de alimento a otras aves marinas (principalmente bobos *Sula* spp.), fenómeno conocido como cleptoparasitismo (Diamond 1973, Nelson 1975, Osorno et al. 1992). La importancia del método de alimentación varía de colonia a colonia (Diamond 1973). Por ejemplo, en la colonia de Isla Isabel en el Pacífico mexicano, se sabe que las fragatas basan su alimentación principalmente en la fauna de acompañamiento del camarón, mientras que el robo de alimento se estima que contribuye marginalmente a su dieta (Osorno et al. 1992, Calixto-Albarrán & Osorno 2000).

En México existen varias colonias de fragatas, sin embargo, pocas colonias han sido estudiadas. Carmona et al. (1996) estudiaron el crecimiento y mortalidad de las crías de esta ave en Isla Santa Margarita, Baja California. Por otro lado, Osorno y colaboradores han estudiado ampliamente la colonia que habita en Isla Isabel, Nayarit. Osorno (1996) encontró que en esta colonia el ciclo reproductivo completo para una pareja exitosa toma más de un año: 2 a 4 semanas para el cortejo y la formación de la pareja, 8 semanas para la incubación, alrededor de 20 a 24 semanas para el crecimiento de la cría en el nido y 4 o más meses de alimentación a juveniles voladores. Como todos los pelecaniformes, las crías de las fragatas son altricias y nacen casi desnudas. En las primeras semanas, los padres se relevan para cuidar a las crías que requieren ser empolladas ininterrumpidamente, ya que éstas no pueden regular su temperatura. Trivelpiece y Ferraris (1987) indicaron que cuando las crías tienen unas tres semanas de edad, los padres las dejan solas por cortos periodos y que a partir de las seis semanas hacen visitas cortas al nido sólo para alimentarlas. Los machos abandonan a las crías cuando éstas aún son pequeñas y las hembras continúan con el cuidado y alimentación de la cría por un periodo de 9 a 12 meses después de la deserción de su pareja (Diamond 1972, 1973, Nelson 1975, Trivelpiece y Ferraris 1987, Osorno 1996). Como consecuencia, las hembras exitosas están restringidas a una reproducción bianual en tanto que los machos pueden intentar una reproducción anual debido a que desertan (Diamond 1972, 1973).

Existen diferencias en los patrones reportados de cuidado parental de *F. magnificens*. Por ejemplo, Diamond (1973) indicó que en la población de *F. magnificens* en Barbuda (Antillas), los machos abandonan la colonia durante abril y mayo cuando las crías tienen alrededor de 100 días de edad. Las hembras se quedan cuidando solas a la cría hasta por lo menos 4 meses después de que la cría ha volado y los machos no son vistos sino hasta el siguiente ciclo reproductivo. Cuando el macho deserta, la cría ha alcanzado el 90 % de su peso final, por lo que requiere menos alimento cuando la hembra se queda sola alimentándola (Diamond 1972). Los machos permanecen alrededor de seis meses fuera de la colonia y Diamond (1973) propuso que mudan el plumaje para después regresar y reproducirse en la siguiente temporada. En contraste, Osorno (1996, 1999) reportó que en la población de Isla Isabel los machos desertan a sus crías cuando éstas tienen entre 18 y 161 días de edad, presentándose la mayor frecuencia a los 60 días, cuando la mortalidad de la cría ya es relativamente baja. Osorno (1996, 1999) también reportó que la mayor frecuencia de deserciones (74%) ocurre en los meses de marzo y abril. La frecuencia de alimentación a la cría por machos y hembras no difiere significativamente hasta los 40 días de edad de la cría, después, entre los 41 y 100 días (cuando el macho ha desertado) la frecuencia de alimentación por parte de las hembras es significativamente mayor que la de los machos (Durand 1992; Osorno & Szekely en prep.). La adquisición de la independencia es un proceso largo en las crías de fragatas. Diamond (1973) reportó que la edad promedio para volar por primera vez es de 166 días. Él reportó que en los machos la edad promedio al primer vuelo es de 168 días, mientras que en las hembras es de 163 días. En contraste, en Isla Isabel la edad promedio a la que los machos vuelan es de 175.6 días, mientras que para las hembras es de 185 días Osorno (1996). No obstante, no se sabe si estas diferencias en el cuidado parental y desarrollo de las crías son genuinas o si se deben a que en ambos estudios los periodos y el régimen de observación de las fragatas fueron diferentes. Esto lleva a sobrestimaciones o subestimaciones de las tasas de alimentación y las edades a la deserción y primer vuelo. Debido a esto resulta necesario analizar los patrones conductuales y de desarrollo de las fragatas en diferentes colonias pero con regimenes de observación comparables.

La información existente de la colonia de fragatas de Isla Isabel incluye datos sobre dieta, duración del cuidado del macho y de la hembra y deserción del macho. Sin embargo, existen pocos datos sobre las colonias de esta especie en el resto de la costa mexicana. Por lo tanto, resulta necesario recabar información, de diferentes años y localidades, sobre los patrones de cuidado parental y de cómo la variación de estos patrones puede afectar el desarrollo y crecimiento de las crías. Además, a través de la información conductual se pueden hacer inferencias sobre las condiciones ecológicas a las que se enfrentan los individuos. En este trabajo se compararon dos años de observación de la población de fragatas de Isla Isabel (1994 y 1998) y dos localidades en el mismo año (Isla Isabel en el Pacífico e Isla Contoy en el Atlántico-Caribe en 1998).

OBJETIVO

Describir, comparar y relacionar, con reportes de alimento disponible, los patrones de cuidado parental (alimentación y deserción), crecimiento (masa corporal y longitud de pico y ulna), edad al primer vuelo y sobrevivencia de crías de *F.*

Magnificens, entre 1994 y 1998 en la población de Isla Isabel y entre las poblaciones de Isla Isabel e Isla Contoy sólo en 1998.

MÉTODOS

Áreas de estudio

Este estudio se llevó a cabo en dos poblaciones de fragatas que habitan dos islas a una latitud similar y que se encuentran separadas por el continente. La Isla Isabel se ubica en el Pacífico Mexicano (21° 52' N y 105° 54' W). En esta localidad, los registros se realizaron en 1994 (Osorno 1996) y 1998. Isla Contoy se localiza en el Atlántico (21°27' N y 86°46' W) y los registros se realizaron sólo en 1998 (Figura 1a). Isla Isabel se encuentra situada a 28 km de la costa del estado de Nayarit en México. 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. La isla está cubierta en un 70% por un bosque tropical caducifolio (Gaviño & Uribe, 1978). Las fragatas anidan principalmente sobre el ruache (*Crataeva tapia*). En la actualidad esta población no presenta depredadores naturales, aunque en 1994 habían gatos ferales que se alimentaban, entre otras especies, de crías de fragatas pero fueron eliminados en su mayoría en 1995 (Rodríguez 1998). No obstante, el ataque y robo de material del nido por otras fragatas es una de las causas principales de mortalidad de crías y huevos. La principal fuente de alimentación de esta población es la fauna de acompañamiento del camarón (66.9% de la dieta; Calixto-Albarrán & Osorno 2000). Esta población de fragatas se compone por aproximadamente 7000 individuos reproductivos más un número indeterminado de juveniles y adultos que no se reproducen (Osorno com. per.) (Figura 1b).

El otro sitio de estudio es Isla Contoy (21°27' N y 86°46' W) que se ubica en el Caribe mexicano en el estado de Quintana Roo. La isla se encuentra a 30 km al norte de Isla Mujeres y a 12.8 km de la costa noreste de la Península de Yucatán. Esta isla también llamada Isla Pájaros, tiene una superficie de 238.18 ha, de las cuales 230.18 corresponden a tierra firme y pequeños islotes y 8 ha se componen de lagunas interiores. Su longitud es de 8.75 km y el ancho varía de 20 m a 700 m. La mayor parte de la isla es plana, siendo la parte más elevada de 12 m. La flora de Isla Contoy está compuesta por mangle negro (*Avicennia germinans*), mangle rojo (*Rhizophora mangle*), uva de mar (*Coccoloba uvifera*) y siricote de mar (*Cordia sebestena*; INE 1997). Las fragatas anidan principalmente sobre el mangle aunque algunas parejas prefieren los arbustos. En Isla Contoy aparentemente no existen depredadores pero existen serpientes de los géneros *Boa* y *Conopsis* que potencialmente podrían alimentarse de crías de fragatas pero no se ha reportado ningún caso de depredación. En esta isla se observa el mismo patrón de ataque y robo de material por conoespecíficos que en la Isla Isabel. En Isla Contoy las fragatas basan su alimentación principalmente en peces voladores (Familia Exocoetidae; Cano com. per.). Se estima que la población de fragatas es de aproximadamente 5000 individuos reproductivos (INE 1997, Figura 1c).

Trabajo de campo

En cada uno de los años se observó un lote de nidos, en el cual dos observadores vigilaron a las crías en relevos de 2:30 hrs (Isabel 1994: 3, Isabel 1998: 6 y Contoy 1998: 4 días consecutivos a la semana; Cuadro 1). Las diferencias en los horarios de registro en las dos islas fueron consecuencia de diferencias en la actividad de las fragatas y de limitaciones logísticas (en Isla Contoy se requería de una embarcación para llegar al sitio de observación). Además, existe un desfaseamiento en la época reproductiva entre ambas colonias. La colonia de Isla Contoy inicia su temporada reproductiva entre 2 y 3 meses más tarde que la de Isla Isabel. Debido a esto el inicio de los registros en las dos localidades está desfasado, en Contoy ocurrió un mes posterior a Isabel en 1994 y dos meses y medio posterior a 1998.

Con el fin de verificar que en el estudio se incluyeran crías nacidas en periodos del año comparables (la fecha de puesta afecta los patrones de crecimiento y sobrevivencia; Osorno 1996), se calculó la fecha de puesta de los nidos restando 56 días (periodo promedio de incubación; Osorno 1996) a la fecha en que las crías tenían un día de edad. Dichas fechas se compararon entre años en Isla Isabel y entre islas. Las fechas de puesta no difirieron entre años en Isabel pero sí entre islas (Kruskal-Wallis $H_2=51.2$, $P<0.0001$; Comparación Post hoc por el método de Dunn $P<0.05$; Figura 2). El rango de distribución de las fechas de puesta de Isla Isabel en 1998 se sobrelapó completamente con el de 1994, lo que hace comparables ambas muestras, ya que si no se hubieran sobrelapado la muestra podría estar sesgada al haber crías tempranas en un caso y tardías en otro (Osorno 1999). El pico poblacional de fechas de puesta no pudo ser determinado en Isabel y Contoy en 1998, ya que no se realizaron censos. Sin embargo, se cuenta con censos de machos en cortejo (saco gular inflado) para la población de Isla Isabel de noviembre de 1993 a junio de 1994 (Isabel 1994; Osorno 1996) y sólo en noviembre de 1997 (Isabel 1998; Osorno com per.). No se contó con datos similares para Contoy en 1998. Para la muestra de 1994 el pico de cortejo ocurrió en diciembre de 1993 (Promedio de machos cortejando=80; Osorno 1996). En el caso de la muestra de Isabel 1998 el único promedio disponible de machos cortejando corresponde a noviembre y fue de 68 machos, mientras que en ese mismo mes en 1994 fue de 70. Debido a que la frecuencia de machos en cortejo en noviembre de 1994 y 1998 es muy similar podría suponerse, aunque cautelosamente, que el pico de cortejo en 1998 ocurriese en el mismo periodo que en 1994 (diciembre). Por lo tanto, los picos de fechas de puesta debieran ser similares y al no haber diferencias en las fechas de puesta entre años en Isabel podría esperarse que se tratara de muestras comparables.

El monitoreo de los nidos en ambos años e islas fue de dos tipos: de conducta parental (alimentación a las crías y deserción del macho) y de desarrollo y éxito de las crías (crecimiento, edad al primer vuelo y sobrevivencia).

Observaciones de conducta parental

Se registró la frecuencia de alimentaciones otorgadas por machos y hembras a las crías, se consideró alimentación siempre que la cría introdujo su pico en el del adulto. En Isla Isabel 1994 debido a limitaciones logísticas no se registró la conducta parental en todos los nidos. No obstante, en Isabel 1998 y Contoy 1998 si se registró la conducta en la muestra completa. A partir de las observaciones conductuales se pudo determinar el momento de la deserción del macho, ya que se registraba su presencia en el nido. En ambos años e Islas los tamaños de muestra variaron en los diferentes análisis de conducta parental, desarrollo y éxito de las crías. Los tamaños de muestra y su justificación se encuentran en el Cuadro 2.

Desarrollo y éxito de las crías

Se realizaron visitas nocturnas semanales a los nidos, en las cuales se pesó y midió (longitud de pico y uña) a las crías. Con el fin de estandarizar la forma de medición se realizaron pruebas de confiabilidad, en las cuales los observadores midieron a los mismos individuos en repetidas ocasiones hasta que el criterio de medición no varió. Sólo se analizaron los datos de las crías que sobrevivieron, ya que sólo en esos casos se tiene el registro completo del crecimiento, a diferencia de las crías que murieron en las que se interrumpe el registro.

Se registró la edad de las crías cuando realizaron su primer vuelo. En el caso de Isla Contoy, debido a complicaciones logísticas, se obtuvo un tamaño pequeño de muestra, ya que sólo en 8 nidos se registró el primer vuelo usando un criterio estandarizado. Finalmente, para la comparación de la mortalidad/sobrevivencia se incluyeron todos los nidos, por lo que se restablecen los tamaños de muestra originales (ver Cuadro 2).

ANÁLISIS

Estimación de la edad de las crías

La edad inicial de las crías se estimó interpolando la primera medición de longitud de pico en la curva de crecimiento de pico (ecuación polinomial) obtenida por Durand (1992). Se escogió el pico para la determinación de la edad ya que esta estructura presenta una menor variación por errores en la medición. Además, es la medida con la que se diferencian más tempranamente machos y hembras (Diamond 1972, Durand 1992). La edad promedio de las crías al inicio de los registros en Isla Isabel en 1994 fue de 37.96 (± 2.28 días, e.e.; n=50.), en 1998 fue de 29.37 (± 1.95 días, e.e.; n=30) y en Isla Contoy 1998 fue de 34.64 (± 2.61 días, e.e.; n=28).

Alimentación a las crías

Se calculó la tasa diaria de alimentaciones otorgadas a cada cría por cada uno de los padres. Para ello, se establecieron intervalos de edad de las crías (Intervalo promedio de edad para Isabel '94: 6.98 ± 0.03 días, e.e., n=38; Isabel 1998: 6.9 ± 0.02 , e.e., n=30; Contoy 1998: 6.99 ± 0.03 , e.e., n=28). Se usaron estos intervalos, ya que los datos de Isla Isabel en 1994 sólo estuvieron disponibles en esa forma. Posteriormente se contabilizó la frecuencia de alimentaciones otorgadas a la cría, en cada intervalo de edad, por cada uno de los padres. Por último, el total de alimentaciones recibidas por la cría en cada intervalo de edad se dividió entre el número de días que fue observado el nido durante dicho intervalo. De esta manera se obtuvo la tasa diaria de alimentación.

Edad de las crías a la deserción

Las crías fueron observadas hasta su primer vuelo. Esto permitió determinar, en cada nido, el momento de deserción del macho, el cual siempre ocurre antes de que la cría vuele. La deserción fue establecida como la edad que tenía la cría el último día que se vio al macho en el nido (aunque no la alimentara).

Crecimiento de las crías

La tasa de crecimiento de las crías fue calculada a partir de ajustar los datos de cada cría a la ecuación polinomial (obtenida por Durand 1992) de la forma:

$$y=A+Bx+Cx^2+Dx^3+Ex^4$$

donde *A*, *B*, *C*, *D* y *E* son constantes que definen la forma de la curva, y representa la edad de la cría y *x* representa la variable (pico en milímetros, ulna en milímetros o masa corporal en gramos). A partir de la primera derivada de dicha ecuación se calculó la tasa máxima de crecimiento, la edad a la cual esta tasa fue alcanzada y la edad a la tasa mínima de crecimiento (cercana a la asíntota de la curva). Se ha encontrado que esta función polinomial proporciona mejores estimaciones de los patrones individuales de crecimiento que las funciones von Bertalanfy y Gompertz (ANOVA $F_{2,48}=11.54$, $P<0.0001$, r^2 promedio: polinomial= 0.989 ± 0.004 , von Bertalanfy= 0.982 ± 0.01 , Gompertz= 0.984 ± 0.009 ; Ricklefs 1967, Tobón com. per.). La bondad del ajuste (r^2) para los tres parámetros estimados fue alta en ambos años y en ambas islas (Cuadro 3).

Edad al primer vuelo

La edad de la cría cuando realizó su primer vuelo fue establecida como la primera vez que se le vio elevarse o que se le observó fuera del nido en una ubicación a la que sólo podía acceder volando.

La fecha de puesta y la edad de la cría tienen un fuerte efecto en los patrones de cuidado parental y desarrollo de las crías. La frecuencia de alimentaciones que recibe la cría podría variar dependiendo de su edad (Osorno 1996, 1999) o de la fecha de puesta (Osorno & Szekey en prep.). Por lo tanto, para controlar los efectos de esas variables en las comparaciones de las tasas diarias de alimentación otorgada a las crías por hembras y machos, entre años en Isla Isabel y entre islas en 1998, se calcularon los residuales de las tasas basados en la edad de la cría. En el caso de las tasas de crecimiento de pico, ulna y masa corporal; las edades de las crías a dichas tasas de crecimiento y las edades de las crías al primer vuelo también se calcularon los residuales, pero basados en la fecha de puesta. Esto se realizó de la siguiente manera. En cada variable a comparar (por ejemplo en la tasa máxima de crecimiento de pico) se ajustaron todos los datos estimados (todas las tasas máximas de crecimiento de pico), sin separar por años o islas, a una ecuación polinomial de tercer grado que fue la que proporcionó el mejor ajuste. No se evaluó la homogeneidad de los residuales, sólo se supuso que las muestras son comparables en lo que se refiere a la fecha de puesta, cómo se mencionó arriba, por lo que se consideró adecuado incluir todos los datos en un solo ajuste. A partir de este modelo único para cada variable, se calcularon los residuales. Este procedimiento permite controlar por edad de la cría, fecha de puesta y otras variables que influyan sistemáticamente en los datos. Los residuales obtenidos se separaron por año y por isla y se compararon usando ANOVAS de una vía y la prueba no paramétrica Kruskal-Wallis cuando los datos no tuvieron una distribución normal. Sin embargo, un artículo reciente (Darlington & Smulders 2001) critica el uso del análisis de

residuales pero no es concluyente, ya que también plantean que en ocasiones no hay diferencias con los análisis alternativos (ANCOVA, GLIM). Los autores sugirieron que la confiabilidad en este análisis aumenta si X (isla) no está correlacionada con la variable que confunde o covariable (edad de la cría o fecha de puesta). En este estudio se mantuvo este tipo de análisis, ya que de acuerdo con lo planteado por Darlington y Smulders (2001) si hubiera correlación deberían esperarse grandes diferencias entre islas pero las diferencias más contrastantes se encontraron entre años en Isla Isabel. Esto apoya nuestra idea de que los análisis con residuales son adecuados para este estudio, ya que la confiabilidad aumenta.

Los resultados obtenidos a partir de los residuales se encuentran en la sección de resultados, pero en el apéndice se muestran los promedios de las frecuencias de alimentación, crecimiento y edad de las crías al primer vuelo.

Mortalidad de las crías

Se calculó también la frecuencia de muerte de crías en los diferentes años y en cada una de las islas. Se usó una prueba de X^2 para comparar la frecuencia de crías muertas entre años e islas.

RESULTADOS

Alimentación a las crías

En Isla Isabel la tasa de alimentación (residuales) otorgada por las hembras fue más alta en 1998 que en 1994. En el caso de Isla Contoy 1998 las hembras alimentaron más frecuentemente que las de Isabel 1994 pero igual que las del '98 (Kruskal Wallis $H_2=26.0$, $P<0.0001$, comparaciones Post hoc por el Método de Dunn $P<0.05$; Figura 3a).

En la alimentación otorgada por los machos hubo diferencias entre años en Isla Isabel pero no entre islas (Kruskal Wallis $H_2=9.6$, $P<0.0082$, comparaciones Post hoc por el Método de Dunn $P<0.05$). Los machos de Isla Isabel en 1998 alimentaron a una tasa más alta que los de 1994. En contraste, las alimentaciones otorgadas por los machos de Contoy no difirieron en frecuencia de las otorgadas por los de Isla Isabel en ninguno de los dos años (Figura 3b). Estos resultados muestran que las crías menos alimentadas, tanto por hembras como por machos, fueron las de Isabel en 1994.

Edad de las crías a la deserción

Los machos de Isabel en 1994 y Contoy en 1998 desertaron a sus crías a edades similares. En Isabel 1998 los machos desertaron considerablemente más tarde a sus crías que en Isabel en 1994 y Contoy en 1998 (Kruskal Wallis $H_2=39.26$, $P<0.001$, comparaciones Post hoc por el Método de Dunn $P<0.05$; Figura 4).

Crecimiento de las crías

Los residuales de las tasas máximas (TMXC, punto de inflexión), edad a la tasa máxima (EDTMXC) y edad a la tasa mínima (EDTMNC, o edad asintótica) de crecimiento de pico, ulna y peso fueron comparados entre años e islas. Las crías de Isabel en 1998 y Contoy en 1998 crecieron más rápido que las de Isabel en 1994 en pico y considerablemente más en peso. Sin embargo, las crías de Isabel en 1994 alcanzaron una mayor TMXC de ulna que las de 1998 en Isabel y Contoy. No hubo diferencias en la TMXC de pico, ulna y peso entre Isabel en 1998 y Contoy en 1998 (Comparaciones de las TMXC de pico: Kruskal Wallis $H_2=24.7$, $P<0.0001$, de ulna Kruskal Wallis $H_2=59.5$, $P<0.0001$ y de peso Kruskal Wallis $H_2=27.4$, $P<0.0001$, comparaciones Post hoc por el Método de Dunn $P<0.05$).

Las EDMXC de ulna y peso en Isabel fueron menores en 1998 comparadas con 1994 (ulna: ANOVA $F_{2,89}=21.2$, $P<0.0001$, comparaciones Post hoc por el Método Student-Newman-Keuls $P<0.05$; peso: Kruskal-Wallis $H_2=19.8$, $P<0.0001$, comparaciones Post hoc por el Método de Dunn $P<0.05$). En contraste, la EDMXC de pico fue mayor en 1998 que en 1994

(pico: Kruskal-Wallis $H_2=57.3$, $P<0.0001$, comparaciones Post hoc por el Método de Dunn $P<0.05$). En la comparación entre islas se evidenció que, en las crías de Contoy 1998, la EDMXC de pico fue mayor que en Isabel 1994 pero menor que en Isabel 1998. Para ulna, las crías de Contoy 1998 (al igual que las de Isabel 1998) alcanzaron la TMXC a una menor edad que las de Isabel 1994. En el caso del peso la EDMXC fue igual que las de Isabel 1994 pero menor que las de Isabel 1998. Respecto a la EDMNC, en Isla Isabel 1998 las crías terminaron considerablemente antes su crecimiento que las de 1994 en pico, ulna y peso. Además, no hubo diferencias en EDMNC entre Isabel 1998 y Contoy 1998. Por último, sólo en el caso de la ulna, las crías de Contoy finalizaron antes su crecimiento que las de Isabel 1994. El resto de las comparaciones resultaron no significativas (Pico: Kruskal-Wallis $H_2=8.52$, $P=0.0141$; Ulna: ANOVA $F_{2,99}=15.5$, $P<0.0001$; Peso: Kruskal-Wallis $H_2=14.2$, $P=0.0008$; pico y peso: comparaciones Post hoc por el Método de Dunn $P<0.05$; ulna: comparaciones Post hoc con el Método Student-Newman-Keuls $P<0.05$; Cuadro 4, Figura 5).

Edad al primer vuelo

Las crías de Isabel en 1994 comenzaron a volar a una mayor edad que las de Isabel en 1998 pero no se encontraron diferencias significativas con las de Contoy en 1998 ni entre islas en 1998 (ANOVA $F_{2,99}=11.7$, $P<0.0001$; comparaciones Post hoc con el Método Student-Newman-Keuls $P<0.05$; Figura 6). Las diferencias de los periodos de observación generaron un rango de error en la estimación de edad al primer vuelo de 4, 1 y 3 días en Isla Isabel 1994, 1998 e Isla Contoy 1998 respectivamente. Sin embargo, si estos rangos de error son sumados a la edad al primer vuelo obtenida, las diferencias encontradas se mantienen.

Mortalidad de las crías

La frecuencia de crías muertas no difirió entre años ni entre islas (Prueba de $X^2_2 = 3.0$, $P = 0.22$, Poder de la prueba=0.31). Sin embargo, la tendencia sugiere que Isla Contoy '98 presentó la tasa de mortalidad más baja (7.4%), mientras que la mortalidad en Isabel '98 (16.6%) fue similar a la de Isabel '94 (20%).

DISCUSIÓN Y CONCLUSIONES

Las crías obtienen beneficios del cuidado biparental como un mayor consumo de alimento, mejor crecimiento y por ello una mayor probabilidad de sobrevivencia y éxito reproductivo futuro (Bart & Tornes 1989, Clutton-Brock 1991). El cuidado biparental, cuando ocurre, es muy importante mientras la cría alcanza la independencia termorreguladora o cuando el ambiente es hostil (Liker 1995). La alimentación de los padres a las crías depende de los recursos disponibles en el área (Ricklefs et al. 1984). Además, es de esperarse que el esfuerzo de ambos padres en la alimentación a las crías esté directamente relacionado con el crecimiento y maduración de éstas (Ricklefs 1967, 1969, 1984; Zink & Remsen 1986; Dunn & Hannon 1992; Morbey e Ydenberg 1997). Por ejemplo, las crías menos alimentadas crecen más lentamente, lo que las hace más vulnerables (Towsend & Calow 1981) y como resultado sobreviven menos. Los resultados obtenidos en este estudio son consistentes con esta interpretación. La comparación interanual en Isla Isabel (1994 y 1998) mostró que cuando ambos padres invierten menos (alimentan menos frecuentemente y desertan antes), las crías crecen más lentamente, finalizan su crecimiento y vuelan a una mayor edad (en Isabel 1994). Con el fin de apoyar esta interpretación de los resultados y determinar si efectivamente una cría mejor alimentada crece más rápido y vuela antes, se realizó un análisis de correlación. Para este análisis se consideró sólo una variable de crecimiento, la TMXC de pico, y se correlacionó por separado con alimentación a las crías por la hembra, alimentación a las crías por el macho y edad de las crías al primer vuelo. Se encontró que la alimentación de las hembras a las crías está correlacionada positivamente con la TMXC de pico ($r=0.26$, $p=0.02$, $n=79$), mientras que existe una correlación negativa entre dicha tasa de crecimiento y la edad de la cría al primer vuelo ($r=-0.59$, $p<0.0001$, $n=60$). No existe correlación entre la TMXC de pico y la alimentación de los machos a las crías ($r=0.07$, $p=0.53$, $n=79$). Esto apoya la interpretación de los resultados de que las crías mejor alimentadas, crecen más rápido y vuelan antes. El hecho de que no exista correlación entre el crecimiento y la alimentación de los machos, puede deberse a que el aporte del macho en la alimentación no es tan importante como el de la hembra.

Las diferencias interanuales observadas en los patrones de cuidado parental y crecimiento de las crías sugieren que los individuos probablemente enfrentaron condiciones ambientales contrastantes entre esos años. La presencia de depredadores y la abundancia y disponibilidad de alimento pueden ser factores que expliquen estas diferencias (ambos factores pueden covariar con la latitud; Skutch 1949 en Sanz 1998, Skutch 1985, Ricklefs 1983, Winkler & Jeffrey 1983, Beissinger 1986, Bart y Tornes 1989, Dunn y Hannon 1992, Sanz 1998, Székely & Cuthill 1999, Dunn et al. 2000). Las crías de Isla Isabel 1994 enfrentaron la presencia de gatos ferales en la isla, los cuales se sabe que consumían crías de varias especies incluyendo a las fragatas (Rodríguez 1998). Si este factor hubiese sido relevante se esperaría un incremento en la mortalidad de las crías de Isla

Isabel en 1994. No obstante, la mortalidad no difirió significativamente entre años (Isabel '94=20%; Isabel '98=16.6%) pero el poder de la prueba fue muy bajo (0.31). Esto indica que posiblemente la presencia de los depredadores no tuvo efectos severos en la sobrevivencia de las crías y que la reducción en la inversión parental parece haber tenido un efecto subletal sobre las crías. Es decir, los efectos se observaron en el crecimiento y maduración y no en una mortalidad diferencial. Por ello, la hipótesis que postula una influencia de la variación en la disponibilidad de alimento entre años es la que mejor explica las diferencias interanuales en el crecimiento de las crías.

El Pacífico Mexicano (Isla Isabel) fue afectado en 1998 por el fenómeno meteorológico "El Niño". Como resultado, la productividad primaria del Pacífico disminuyó, la riqueza alimentaria y varias poblaciones de peces fueron afectadas en esta zona (Luch-Cota et al. 1999). Era de esperarse que la disponibilidad de alimento en Isabel en ese año fuera menor que en 1994 si las poblaciones de presas a las que recurren las fragatas se comportaran como lo hicieron la mayoría de las poblaciones de otras especies de peces en el Pacífico. Ante condiciones de escasez de alimento los padres tendrían que incrementar su esfuerzo para conseguir suficiente alimento para sus crías (viajes más largos con menor frecuencia de visitas). Si este hubiese sido el caso, la tasa de alimentación a las crías y su crecimiento en Isabel en 1998 podrían haber sido menores y los machos podrían haber retrasado su deserción para contribuir más en el cuidado. Sin embargo, contrario a lo esperado, las tasas de alimentación fueron mayores y el crecimiento fue más rápido en 1998. El Instituto Nacional de la Pesca publica datos en internet (www.semarnat.gob.mx/pesca Anuarios de pesca 1994-1998), a partir de los cuales pudimos establecer que cuando la producción de fauna de acompañamiento (dieta de las fragatas en Isla Isabel, Calixto-Albarrán & Osorno 2000) aumenta, también aumenta la producción del camarón ($r=0.49$, $P=0.0022$, $n=36$). Se tienen reportes de un incremento en la producción de camarón en 1998 del orden de 15-16% en el Pacífico (Luch-Cota et al. 1999). Por ello podría esperarse que la fauna de acompañamiento del camarón aumentara, como resultado directo del incremento del camarón o bien por un mayor esfuerzo de los barcos camaroneros. Con esta información se infirió que contrario a las expectativas basadas en los efectos esperados de El Niño, 1998 en Isla Isabel fue un año de alta disponibilidad de alimento del tipo que las fragatas consumen, mientras que 1994 fue un año de baja disponibilidad, lo cual es consistente con los resultados. Un caso parecido fue reportado por Valle (1985) quien encontró que durante El Niño de 1982-83 la población de *F. magnificens* en Galápagos prácticamente no fue afectada a diferencia de las poblaciones de bobos y cormoranes.

Para analizar con más detalle la hipótesis de la disponibilidad de alimento se recurrió a una comparación con otra población que enfrentó condiciones ambientales diferentes. El incluir una segunda localidad permite usar esa comparación como un control y al mismo tiempo verificar que las variaciones conductuales y de desarrollo tengan una dirección consistente. Para la

comparación se usó la población de Isla Contoy que se ubica en el Atlántico, donde los efectos de El Niño fueron mínimos en 1998 (Lluch-Cota et al. 1999; datos del sensor SeaWiFS en el Satélite Orb-View-2). Isla Contoy se ubica a una latitud similar que Isla Isabel, lo que permitió controlar variables que cambian con la latitud como el fotoperiodo, así como la marcha anual de temperatura. Además, las crías de Contoy en 1998 (al igual que las de Isabel 1998) se vieron prácticamente libres de la presión de depredadores. No obstante, en Isla Contoy las fragatas inician más tarde en el año su reproducción. La comparación geográfica mostró que las hembras de Isla Contoy alimentaron más a sus crías que las de Isabel en ambos años. A su vez los machos de Contoy 1998 aunque alimentaron a sus crías a una tasa equivalente que los machos de Isabel en ambos años, permanecieron por menos tiempo absoluto con sus crías (desertaron tempranamente al igual que los de Isabel en 1994) que los de Isabel en 1998. A pesar de la menor contribución de los machos, las crías de Contoy en 1998 parecen haber crecido más rápido que las de Isabel en 1994, aunque volaron a la misma edad. El régimen de observación fue diferente entre las muestra (ver Cuadro 1), por lo que quizás no en todos los casos se pudo establecer con precisión la fecha de primer vuelo. Sin embargo, el máximo error es de cuatro días, es decir la fecha en que se consideró que voló por primera vez una cría está subestimada por un máximo de cuatro días (4 días en Isabel en 1994, 1 día en Isabel en 1998 y 3 días en Contoy en 1998). Si el error mencionado se considera en la edad promedio a la que volaron las crías (edad promedio en el Apéndice), las diferencias en la edad de las crías al primer vuelo se mantienen. La mortalidad de las crías no difirió significativamente entre islas. Bajo el supuesto de que Contoy no fue afectada por El Niño se esperaba que existieran diferencias en la disponibilidad de alimento en 1998 entre Contoy e Isabel.

En este estudio no se cuantificó la disponibilidad del alimento, pero al ser necesario estimaría se usaron los registros disponibles de producción pesquera del Instituto Nacional de la Pesca. Estos registros a menudo no siguen un método sistematizado ni estandarizado, por lo que no son apropiados para hacer estimaciones cuantitativas. No obstante, sí permiten hacer una estimación cualitativa de los recursos, por lo que se hizo el siguiente ejercicio. De acuerdo con Osorno (datos no publicados), quien registró a dos parejas de esta ave por medio de telemetría de satélite, los padres de la fragata se desplazan entre 100 y 200 km alrededor de la Isla Isabel cuando cuidan a la cría. Las hembras viajaron hasta 500 km en 10 días a una edad en la que las crías ya son capaces de volar (160 días) y los machos ya han desertado. Con base en este patrón de movimiento, el cual podría relacionarse con los viajes de forrajeo, se obtuvieron datos de producción pesquera en estados cercanos a cada isla en un área de aproximadamente 500 km a la redonda. En el caso de Isla Isabel se incluyeron los estados de Nayarit, Sonora y Sinaloa. En el caso de Isla Contoy se incluyeron Quintana Roo, Campeche y Yucatán. En Isla Isabel la principal fuente de alimentación de las fragatas es la fauna de acompañamiento de la pesca del camarón (Calixto-Albarrán &

Osorno 2000), mientras que en Isla Contoy estas aves aparentemente basan su alimentación en jureles y peces voladores (Cano com. pers.). No existen datos suficientes para evaluar la producción de fauna de acompañamiento todos los años en la zona de la Isla Isabel (Nayarit, Sonora y Sinaloa). No obstante, la correlación positiva encontrada entre fauna de acompañamiento y captura de camarón nos permitió usar sus volúmenes de captura como un indicador de los recursos alimenticios para las fragatas en Isla Isabel. En el caso de la disponibilidad de alimento para las fragatas de Isla Contoy (Quintana Roo, Campeche y Yucatán) no hay datos de la producción de peces voladores puesto que no son de importancia comercial. Por ello, se usaron reportes de capturas de jureles (incluidos en la dieta de la fragata) y sardinas, suponiendo que esta abundancia permite estimar de forma indirecta la abundancia de peces voladores además de la de jureles, debido a que tienen una posición similar en la columna de agua y comparten el mismo hábitat. Por lo tanto, para evaluar la disponibilidad de alimento en ambas islas, se estimó la producción de camarón en Isla Isabel y la producción de jureles y sardinas en Isla Contoy (datos publicados en la página electrónica del Instituto Nacional de la Pesca). Otra consideración relevante es que la población de fragatas de Isla Contoy es más pequeña (aprox. 5000 individuos reproductivos, INE 1997) que la de Isla Isabel (aprox. 7000 individuos reproductivos, más un número no determinado de juveniles y adultos no reproductivos; Osorno com. pers.) y por lo tanto la carga que representan ambas poblaciones en cada localidad es diferente. Debido a esto y a que la producción pesquera en Isla Isabel y en Isla Contoy, en términos absolutos, son muy diferentes, resulta complicado establecer una comparación directa entre islas. Como consecuencia, se realizó un análisis independiente en cada isla para detectar fluctuaciones anuales relativas en la disponibilidad de alimento. En ambas islas la producción pesquera varió a lo largo de cinco años (Isla Isabel: $X^2_4=3629.18$, $P<0.000001$; Isla Contoy: $X^2_4=8818.08$, $P<0.000001$; Figura 7). A partir de estos datos se infirió que, en cada isla, la disponibilidad de alimento para las fragatas no fue constante a lo largo de ese periodo. Este análisis reveló que la productividad de Isabel en 1998 fue mayor que la de Isabel en 1994 y que en 1998 en el Caribe la abundancia de alimento para las fragatas fue relativamente mayor a la de años anteriores.

Varios autores han propuesto que la calidad del ambiente afecta el valor del cuidado parental, siendo más valioso cuando las condiciones son menos favorables (Bart & Tornes 1989, Dunn & Robertson 1992, Dunn & Hannon 1992, Whittingham & Robertson 1994, Székely & Cuthill 1999). De acuerdo con la burda estimación que se hizo del alimento disponible para las fragatas y los datos de los patrones de cuidado parental y crecimiento de las crías, una posible interpretación de las variaciones encontradas es que una disminución en la disponibilidad de alimento en 1994 en Isla Isabel obligó a que los viajes de forrajeo fueran más prolongados o bien que los padres invirtieran más tiempo en encontrar alimento en la zona. Esto a su vez provocaría que las crías pasaran periodos más largos de inanición y vulnerabilidad ante depredadores (Székely & Cuthill 1999) y que la tasa

de alimentación disminuyera provocando un lento desarrollo de las crías. En el caso contrario (alta disponibilidad de alimento), se esperaría que los padres alimentaran más a sus crías (con el mismo costo) en aquellos años o localidades en los que pueden conseguir más fácilmente el alimento. En el caso de las hembras, por ser más grandes, tal vez les cueste menos invertir en las crías o tengan una mayor capacidad de invertir. Osorno & Székely (en prep.) sugieren alternativamente que las hembras pueden invertir más después de la deserción del macho pero posiblemente a un mayor costo en su futura reproducción y sobrevivencia. En esta especie donde la contribución del macho es variable (Osorno 1999) podría esperarse que los machos se quedaran más tiempo contribuyendo en el cuidado (desertaran después) ante condiciones de escasez de alimento y que desertaran más temprano en épocas de abundancia. Contrario a esta expectativa, los machos de Isabel '94 y los de Contoy '98 abandonaron antes a sus crías que los de Isabel '98. En este caso, ante una escasez de alimento, los machos de Isabel '94 podrían haber tenido un bajo peso corporal lo cual puede incrementar los costos del cuidado parental. Esta puede ser la razón de que los machos desertaran antes, ya que si se quedaran cuidando por más tiempo podrían poner en riesgo su propia sobrevivencia.

De acuerdo con la estimación de la disponibilidad de alimento, que se hizo en este estudio, en Isla Contoy el '98 fue un año notoriamente bueno respecto a los otros años en la misma zona. Esto pudo emancipar tempranamente a los machos al facilitar considerablemente las condiciones de forrajeo para las hembras y por lo tanto disminuir el valor del cuidado paterno. De esta manera se explicaría el hecho de que en Contoy los machos contribuyeran por menos tiempo pero que aún así sus crías crecieran y sobrevivieran de forma similar a las de Isabel '98, donde las condiciones fueron moderadamente buenas. Webb et al. (en prensa) y Székely et al. (1996) sugieren que los individuos pueden desertar tempranamente bajo dos tipos de situaciones. La primera, donde hay escasez de alimento y por lo tanto la condición física del macho se deteriora al punto de poner en riesgo su sobrevivencia si continúa con el cuidado. La segunda, se da en condiciones de elevada abundancia de alimento donde la condición del macho puede ser tan buena que incremente sus posibilidades de reaparearse exitosamente y que la hembra desertada consiga fácilmente alimento para su cría. En este estudio no se midió la condición de los adultos a la deserción pero uno podría especular que en Isabel '94 y Contoy '98 se dieron estos dos tipos de situaciones respectivamente.

Este estudio tuvo varias limitantes. En primer lugar se encuentra el hecho de que por limitaciones logísticas, se registró sólo la frecuencia de alimentación a las crías en lugar de la cantidad de alimento. El hecho de que las crías sean alimentadas con una elevada frecuencia, no significa forzosamente que reciban una gran cantidad de alimento e incluso el patrón puede ser contrario. Sin embargo, esta relación queda por ser demostrada. Tobón (com. pers.) evalúa la relación entre cantidad de alimento recibida y crecimiento de la cría en la población de Isla Isabel en 1999 y 2000. El autor ha encontrado que generalmente cuando las crías de fragata aún son pequeñas, los padres las alimentan frecuentemente con pequeños trozos de

pescado o con el alimento ya más digerido (en forma de aceite). En cambio, cuando las crías son más grandes son alimentadas con menor frecuencia pero con mayores cantidades de alimento por evento (Tobón com. pers.).

Los análisis mediante el uso de residuales fueron conservadores, por lo tanto la interpretación de los resultados lo es también. Con los resultados obtenidos podemos inferir que crías fueron mejor alimentadas, crecieron mejor y emplumaron antes, pero no podemos referirnos a las cantidades reales con que fueron mejor alimentadas o crecieron y se desarrollaron mejor. El uso de residuales precisamente lo que pretende es controlar cualquier diferencia que pueda surgir al hacer relativos los datos y de esa manera éstos se vuelven comparables. Para llegar a una interpretación más fina se requeriría a su vez un análisis en el que se llevara todos los nidos a una fecha promedio de puesta y posteriormente hacer un ajuste a cada muestra para obtener los residuales de cada individuo. De esta manera se obtiene nuevamente la tasa de la variable que se está analizando.

En las fragatas existe dimorfismo sexual, el cual se expresa en el crecimiento y se detecta desde que las crías tienen aproximadamente 100 días de edad (Diamond 1972, Durand 1992). Debido a que los costos para producir crías hembras o machos pueden ser diferentes, podría pensarse que el sexo de las crías y la proporción de sexos en las muestras analizadas tuviesen efecto en los resultados obtenidos. Para resolver este problema es necesario sexar independientemente a cada cría por medio de técnicas moleculares. Una de estas técnicas es el Sexado por Amplificación del CHD-W y CHD-2 Griffiths et al. (1998), pero en este estudio no se contó con tal técnica. No obstante, se intentó sexar a las crías a través de las medidas de pico y uña interpolando dichos datos a una ecuación discriminante que obtuvo Durand (1992) a partir de 16 crías de sexo conocido (determinado por disección). Sin embargo, en las muestras de nidos de Isabel '98 y Contoy '98, se encontró un fuerte sesgo hacia machos en la proporción de sexos (Proporción de machos (%): Isabel '94=54.7; Isabel '98=93.1; Contoy '98=89.3). Esto puede deberse a que las fragatas produjeron más machos o la mortalidad de las crías hembras fue mayor en el '98 en ambas islas. Esta explicación resulta improbable, ya que podría esperarse que en Isabel '94 (escasez de alimento) se produjeran más machos suponiendo que la producción de crías más grandes (hembras) representa más costos. Una explicación alternativa y que parece más probable, es que si las aves crecen diferente entre años la ecuación discriminante no puede ser aplicada confiablemente en otras temporadas reproductivas. Osorno (1996) no encontró diferencias en la tasa de alimentación a las crías de fragata hembras o machos. Aunque sólo en los nidos tempranos las crías machos son desertadas antes que las crías hembras. A pesar de que las hembras alcanzan un mayor tamaño que los machos, Osorno (1996) encontró que ambos crecen a la misma velocidad, terminan su crecimiento y vuelan al mismo tiempo. Por lo tanto, si las proporciones de sexos encontradas en este estudio fueran correctas, no se esperarían diferencias en los resultados de alimentación, crecimiento y edad al primer vuelo de las crías. En el caso de la desertación tampoco se esperarían diferencias, ya que los nidos empleados en la comparación entre

años en Isabel incluyen crías de diversas fechas de puesta. Sin embargo, si hubiera que esperar alguna diferencia sería que las crías de Isabel y Contoy '98 (machos en su mayoría) fueran desertadas antes que las de Isabel '94 y esto no coincide con lo obtenido en este estudio. En general aunque la proporción de sexos hubiese estado sesgada no se espera que ello hubiese influido de manera determinante en los resultados.

Debe tomarse en cuenta que las diferencias en los patrones conductuales y de desarrollo de las crías entre islas podrían deberse a un mayor esfuerzo de los padres (quizás con un costo extra) y no a diferencias en la disponibilidad de alimento. Bajo esta idea, cuando se comparan poblaciones que habitan a latitudes similares, los padres de la población que inicia más tarde su temporada reproductiva (Contoy), podrían verse obligados a incrementar su esfuerzo para reducir la permanencia de la cría en el nido y anticipar la llegada de las lluvias. Si la cría empluma antes de que las condiciones de pesca se deterioren, quizás tenga más probabilidades de sobrevivencia. Por lo tanto, para identificar más claramente los elementos que generan diferencias en los patrones de conducta parental y de desarrollo de las crías, sería adecuado contar con estimaciones precisas de la disponibilidad de alimento. Además, se requieren estudios a largo plazo por lo que sería conveniente usar un mayor número de localidades y más años en la comparación.

El estudio apoya la idea de que donde hay más alimento las crías crecen mejor aún con un menor esfuerzo de los padres o bien con una desertación temprana del macho. Una mayor disponibilidad de alimento podría facilitar el forrajeo de los padres ya que potencialmente serían capaces de brindar una mayor tasa de alimentación a sus crías, lo que provoca el rápido crecimiento y maduración de éstas. No obstante, los resultados también sugieren que ante condiciones difíciles, como al parecer ocurrió en el '94, los individuos podrían recurrir a estrategias alternativas que les permitan afrontar las malas condiciones al ajustar su esfuerzo a la disponibilidad de alimento. Una forma de amortiguar los efectos de una escasez de alimento es reduciendo las tasas de crecimiento de las crías con la ventaja de reducir el riesgo de muerte de los adultos. En este caso la gran plasticidad tanto conductual como fisiológica de los padres y las crías puede ser una valiosa adaptación a condiciones contrastantes.

BIBLIOGRAFÍA

- Ashmole, N. P. 1963. The regulation of numbers of tropical oceanic birds. En Ricklefs, R. E. 1983. Comparative Avian Demography. En Johnston, R. F. (ed.). Current Ornithology. Vol. 1. Plenum Press, New York, pp. 1-29.
- Barst, J. & Tornes, A. 1989. Importance of monogamous male birds in determining reproductive success. Behavioral Ecology and Sociobiology, 24:109-116.
- Beissinger, S. R. 1986. Demography, environmental uncertainty, and the evolution of mate desertion in the snail kite. Ecology, 67(6):1445-1459.
- Calixto-Albarrán, I. & Osorno, J. L. 2000. The diet of the magnificent frigatebird during chick rearing. Condor, 102:569-576.
- Carmona R., Guzmán J. & Elorduy, J. E. 1995. Hatching, growth, and mortality of magnificent frigatebird chicks in southern Baja California. Wilson Bulletin, 107(2):328-337.
- Clutton-Brock, T. H. 1991. The Evolution of Parental Care. Princeton, New Jersey. Princeton University Press.
- Clutton-Brock, T. H. & Godfray, Ch. 1991. Parental investment. En Krebs, J. R. & Davies, N. B. (eds.). Behavioural Ecology: an evolutionary approach. 3° ed. Blackwell Scientific Publications.
- Darlington, R. B. & Smulders, T. V. 2001. Problems with residual analysis. Animal Behaviour, 62:599-602.
- Davies, N. B. 1991. Mating Systems. En: Krebs, J. R. & N. B. Davies (eds.) Behavioural Ecology: an evolutionary approach. 3° ed. Blackwell Scientific Publications.
- Dawkins, R. & Carlisle, T. R. 1976. Parental investment, mate desertion and a fallacy. Nature, 262:131-133.
- Diamond, A. W. 1972. Sexual dimorphism in breeding cycles and unequal sex ratio in magnificent frigate-birds. Ibis, 114:395-398.
- Diamond, A. W. 1973. Notes on the breeding biology and behavior of the magnificent frigatebird. Condor, 75:200-209.
- Dunn, P. O. & Hannon, R. J. 1992. Effects of food abundance and male parental care on reproductive success and monogamy in tree swallows. Auk, 109(3): 488-499.
- Dunn, P. O. & Robertson, R. J. 1992. Geographic variation in the importance of male parental care and mating systems in tree swallows. Behavioral Ecology, 3:291-299.
- Dunn, P., Thusius, K. J., Kimber, K. & Winkler, D. W. 2000. Geographic and ecological variation in clutch size of tree swallows. Auk, 117:215-221.
- Durand, L. 1992. Dimorfismo sexual en la conducta parental y la deserción del macho en *Fregata magnificens* en Isla Isabel, Nayarit. Tesis de Licenciatura. Facultad de Ciencias. UNAM.
- Ezaki, Y. 1988. Mate desertion by male Great Reed Warblers *Acrocephalus arundinaceus* at the end of the breeding season. Ibis, 130:427-437.
- Griffiths, R., Double, M. C., Orr, K. & Dawson R. J. G. 1998. A DNA test to sex most birds. Molecular Ecology, 7:1071-1075.
- García-Cerecedo, M. A. & Saavedra-Sordo, M. T. 1997. Variación interanual en el esfuerzo y éxito reproductivo de bobo de patas azules (*Sula nebouxi*) y sus implicaciones en la reducción facultativa de la nidada. Tesis de licenciatura. Facultad de Ciencias, UNAM.
- Gaviño, G. & Uribe, Z. 1978 Algunas observaciones ecológicas en la Isla Isabel, Nayarit con sugerencias para el

- establecimiento de un parque. IBUNAM
- INE. 1997. Programa de Manejo del Parque Nacional Isla Contoy. SEMARNAP
- Lack, D. 1968. *Ecological adaptations for breeding in birds*. Methuen, London.
- Liker, A. 1995. Monogamy in precocial birds: a review. *Ornis Hungarica*, 5:1-14.
- Lluch-Cota, D., Lluch-Belda, D., Lluch-Cota, S., López Martínez, J., Nevárez-Martínez, M., Ponce-Díaz, G., Salinas-Zavala, G., Vega-Velazquez, A., Lara, J. R., Hammann, G. & Morales, J. 1999. Las Pesquerías y El Niño en Magaña, V. O. (Ed.). *Los Impactos de El Niño en México*. SEP, CONACYT, IAI, SEGOB, UNAM, 5:137-177.
- Maynard-Smith, J. 1977. Parental investment: a prospective analysis. *Animal Behaviour*, 26:1-9
- Moller, A. P. & Thornhill, R. 1998. Male parental care, differential parental investment by females and sexual selection. *Animal Behaviour*, 55:1507-1515.
- Morbey, Y. E. & Ydenberg, R. C. 1997. Intraspecific variability in nestling growth and fledging behavior of cassin's auklets at Triangle Island, British Columbia. *Condor*, 99: 361-371.
- Nelson, J. B. 1975. The breeding biology of frigatebirds: a comparative review. *Living Bird* 14: 113-155.
- O'Connor, R. J. 1984. *The growth and development of birds*. John Wiley & Sons. Great Britain. pp. 71-94
- Oring, L. W. 1986. Avian Polyandry. En Johnston, R. F. (ed.). *Current Ornithology*. Vol. 3. Plenum Press, New York, pp. 309-351.
- Osorno, J. L., Torres, R. & Macías-García, C. 1992. Kleptoparasitic behavior of the magnificent frigatebird: sex bias and success. *Condor*, 94:692-698.
- Osorno, J. L. 1996. Evolution of breeding behavior in the magnificent frigatebird: copulatory pattern and parental investment. *Disertación Doctoral*. Universidad de Florida. E. U. A.
- Osorno, J. L. 1999. Offspring desertion in the magnificent frigatebird: are males facing a trade-off between current and future reproduction? *Journal of Avian Biology*, 30:335-341.
- Ricklefs, R. E. 1967. A graphical method of fitting equations to growth curves. *Ecology*, 48(6):978-983.
- Ricklefs, R. E. 1969. Preliminary models for growth rates in altricial birds. *Ecology*, 50(6):1031-1039.
- Ricklefs, R. E. 1983. *Comparative Avian Demography*. En Johnston, R. F. (ed.), *Current Ornithology*. Vol. 1. Plenum Press, New York, pp. 1-29.
- Ricklefs, R. E., Duffy, D. & Coulter, M. 1984. Weight gain of blue-footed booby chicks: and indicator of marine resources. *Ornis Scandinavica*, 15:162-166.
- Rodríguez, J. C. 1998. Erradicación y manejo de gatos y ratas en una isla tropical del Pacífico mexicano. *Tesis de Maestría*. Facultad de Ciencias, UNAM.
- Sanz, J. J. 1998. Effects of geographic location and habitat on breeding parameters of great tits. *Auk*, 115:1034-1051.
- Sanz, J. J., Tinbergen, J. M., Moreno, J., Orell, M. & Verhulst, S. 2000. Latitudinal variation in parental energy expenditure during brood rearing in the great tit. *Oecologia*, 122:149-154.
- Skutch, A. F. 1949. Do tropical birds raise as many young as they can nourish? *Ibis* 100:1-30. En Sanz, J. J. 1998. Effects of geographic location and habitat on breeding parameters of great tits. *Auk*, 115:1034-1051.

- Skutch, A. F. 1985. Clutch size, nesting success, and predation on nests of Neotropical birds, reviewed. *Ornithological Monographs*, 36:575-594
- Székely, T. & Cuthill, I. C. 1999. Brood desertion in kentish plover: the value of parental care. *Behavioral Ecology*, 10 (2):191-197.
- Székely, T., Webb, J. N., Houston A. I. & McNamara J. M. 1996. An evolutionary approach to offspring desertion in birds. En Johnston, R. F. (ed.). *Current Ornithology*. Vol. 13. Plenum Press, New York, pp. 271-330.
- Székely, T., & Williams T. D. 1994. Factors affecting timing of brood desertion by female kentish plovers *Charadrius alexandrinus*. *Behaviour*, 130:17-28.
- Townsend, C. R. & Calow, P. 1981. *Physiological Ecology: an evolutionary approach to resource use*. Blackwell Scientific Publications. Great Britain.
- Trivers, R. L. 1972. Parental investment and sexual selection. En Campbell, B. (ed.). *Sexual selection and the descent of man*. Aldine-Atherton, Chicago, pp. 136-179.
- Trivelpiece, W. Z. & Ferraris, J. D. 1987. Notes in the behavioural ecology of the Magnificent Frigatebird *Fregata magnificens*. *Ibis*, 129:168-174.
- Valle, C. A. 1985. Alteración de las poblaciones del cormorán no volador, el pingüino y otras aves marinas en Galápagos por efecto de El Niño 1982-83 y su subsecuente recuperación. En Duffy, C. D. 1990. Seabirds and the 1982-84. EL Niño-Southern Oscillation. *Global Ecological Consequences of the 1982-83 El Niño-Southern*. pp. 395-415. Oscillation. ELSEVIER Oceanography Series.
- Webb, J. N., Houston A. I., McNamara J. M. & Székely, T. 1999. Multiple patterns of parental care. *Animal Behaviour*, 58:983-993.
- Webb, J. N., Houston A. I., McNamara J. M. & Székely, T. In press. A theoretical analysis of the energetic cost and consequences of parental care decisions. *Philosophical Transactions of the Royal Society, B*.
- Whittingham, L. A., Taylor P. D. & Robertson, R. J. 1994. Food availability, parental care and male mating success in red-winged blackbirds (*Agelaius phoeniceus*). *Ecology*, 63:139-150.
- Winkler, D. W. & Walters, J. R. 1983. The determination of clutch size in precocial birds. En Johnston, R. F. (ed.). *Current Ornithology*. Vol 1. Plenum Press, New York, pp. 33-61.
- Zink, R. M. & Remsen, J. V., Jr. 1986. Evolutionary processes and patterns of geographic variation in birds. En Johnston, R. F. (ed.). *Current Ornithology*. Vol. 4. Plenum Press, New York, pp. 1-59.

CUADROS Y FIGURAS

Cuadro 1. Periodos y horarios de monitoreo de los nidos de Isla Isabel e Isla Contoy.

Isla / año de observación	Días consecutivos de observación	Horario de observación	Periodo de observación
Isabel 1994 ¹	3	08:00-18:00	13 de marzo-14 de junio
Isabel 1998	6	06:30-18:00	28 de enero-10 de julio
Contoy 1998	4	08:00-18:00	18 de abril-27 de julio

¹Datos tomados por Osorno (1996)

Cuadro 2. Tamaños de muestra usados en las diferentes comparaciones entre años e islas

Análisis	Isabel '94 (Osorno 1996)	Isabel '98	Contoy '98
Fecha de puesta	50	30	28
Alimentación	38 ¹	30	28
Deserción	42 ¹	24 ²	25 ²
Crecimiento ³	40	25	25
Primer vuelo ⁴	30	22	8
Mortalidad	50 (40 vivos-10 muertos)	30 (25 vivos-5 muertos)	27 (25 vivos-2 muertos) ⁵

¹Se registró la conducta sólo en 42 nidos pero para alimentación no estuvieron disponibles los datos de 4 nidos por lo que sólo se incluyen 38

²Los tamaños de muestra disminuyen, ya que las crías murieron antes de la deserción. Además en un nido en Isabel '98 no se pudo determinar el momento de la deserción por lo cual no se incluyó.

³En las tres muestras se incluyen sólo los datos de las crías que sobrevivieron.

⁴No se pudo registrar el primer vuelo de todas las crías, ya que salimos de las islas antes de que todas las crías volaran.

⁵Una cría murió debido a la manipulación en las revisiones nocturnas y no de manera natural, por lo que no se incluyó en el análisis de mortalidad

Cuadro 3. Valores de bondad de ajuste (rangos de r^2) de los datos de crecimiento Ajustados a un modelo polinomial de la forma $y=A+Bx+Cx^2+Dx^3+Ex^4$ para Isla Isabel e Isla Contoy.

Variable	Isabel '94	Isabel '98	Contoy '98
Pico	0.97-0.99	0.97-0.99	0.76-0.99
Ulna	0.97-1.00	0.98-0.99	0.86-0.99
Peso	0.82-0.98	0.73-0.99	0.85-0.99

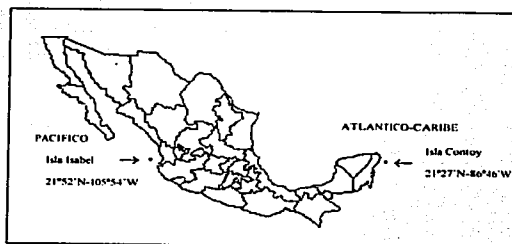
Cuadro 4. Residuales (media \pm e.e.), basados en fecha de puesta, de los parámetros de crecimiento de las crías. TMXC (Tasa máxima de crecimiento), EDTMXC (Edad a la tasa máxima de crecimiento), EDTMNC (Edad a la tasa mínima de crecimiento o edad asintótica).

	ISABEL '94			ISABEL '98			CONTOY '98		
	PICO	ULNA	PESO	PICO	ULNA	PESO	PICO	ULNA	PESO
TMXC	-0.28 \pm 0.05	2.78 \pm 0.06	-4.58 \pm 1.28	0.23 \pm 0.09	0.34 \pm 0.15	-4.32 \pm 1.56	0.21 \pm 0.10	0.30 \pm 0.21	3.00 \pm 1.80
EDTMXC	-4.71 \pm 0.81	10.38 \pm 2.21	4.00 \pm 2.59	6.15 \pm 0.73	-11.47 \pm 3.01	-5.64 \pm 8.14	1.39 \pm 0.34	-5.14 \pm 2.56	-0.76 \pm 1.79
EDTMNC	3.79 \pm 3.08	9.45 \pm 2.31	6.69 \pm 2.42	-6.60 \pm 2.39	-10.49 \pm 3.54	-7.19 \pm 4.79	0.54 \pm 1.10	-4.63 \pm 2.38	-3.51 \pm 2.44

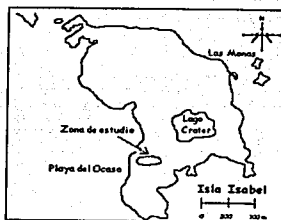
ESTA TESIS NO SALE
DE LA

Figura 1. Localidades de estudio. a) Ubicación de Isla Isabel e Isla Contoy en México. b) Isla Isabel. c) Isla Contoy

a)



b)



c)

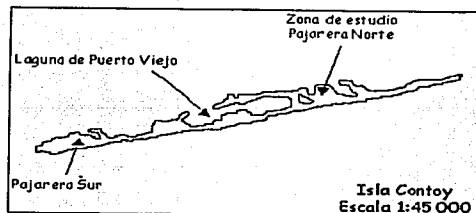


Figura 2. Fecha promedio de puesta de las crías en Isla Isabel '94, Isla Isabel '98 e Isla Contoy '98. Las líneas entre dos barras indican diferencias significativas (*) y no significativas (NS).

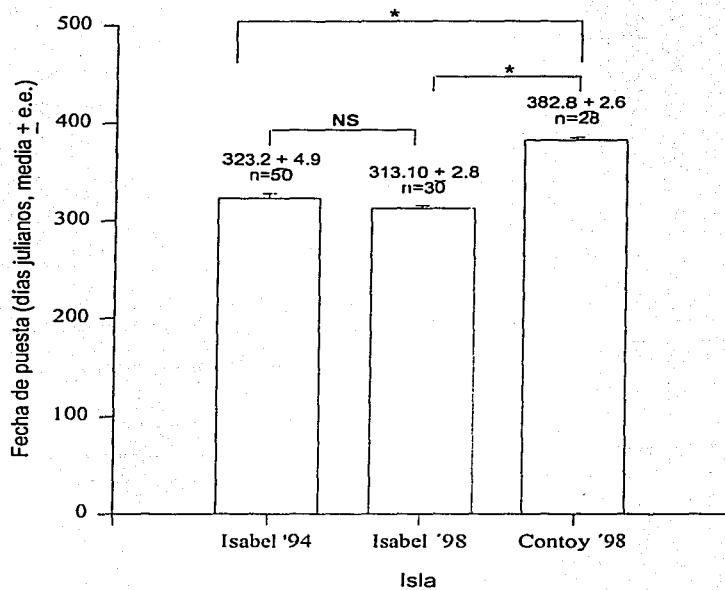


Figura 3. Tasa diaria de alimentación (residuales basados en edad de la cría) otorgada por (a) hembras y (b) machos a las crías. Las líneas entre dos barras indican diferencias significativas (*) y no significativas (NS).

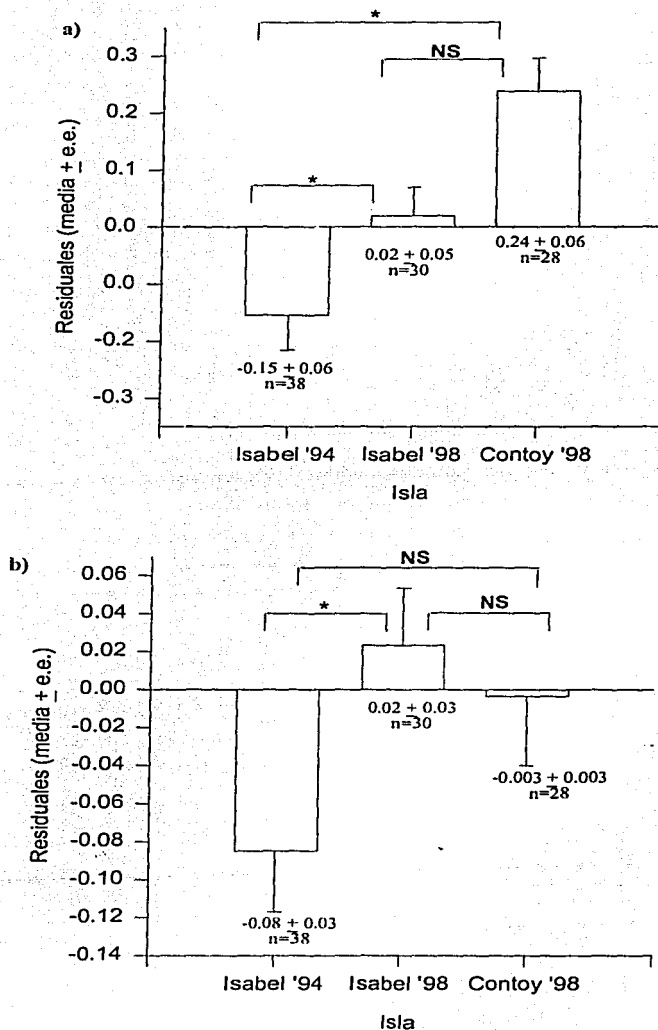


Figura 5. Parámetros estimados de crecimiento (residuales basados en fecha de puesta) para pico (a), ulna (b) y peso (c). Las líneas entre dos barras indican diferencias significativas (*) y no significativas (NS).

□ Isla Isabel '94 n=40, ▨ Isla Isabel '98 n=25, ▩ Isla Contoy '98 n=25

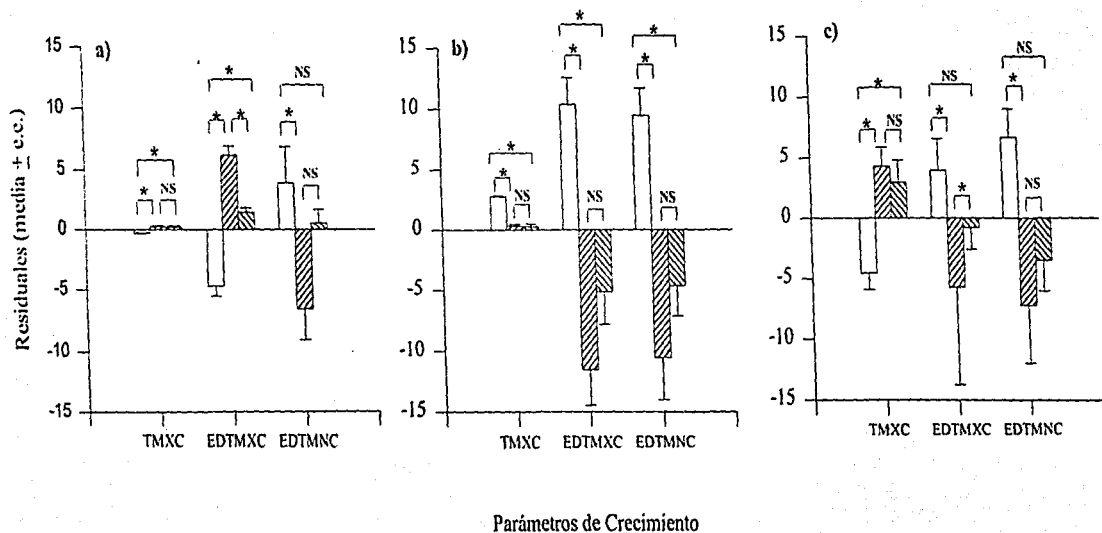


Figura 6. Edad de las crías al primer vuelo (residuales basados en fecha de puesta). Las líneas entre dos barras indican diferencias significativas (*) y no significativas (NS).

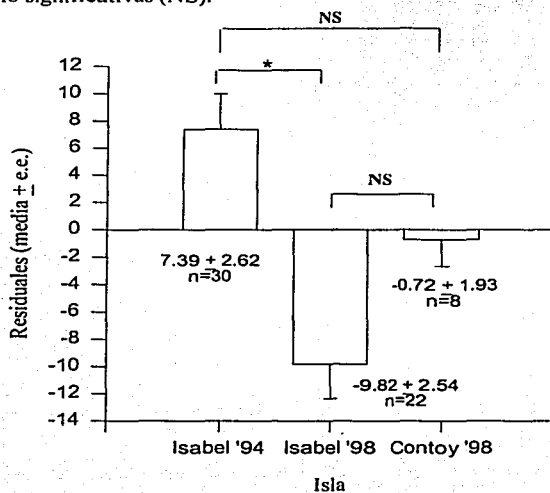
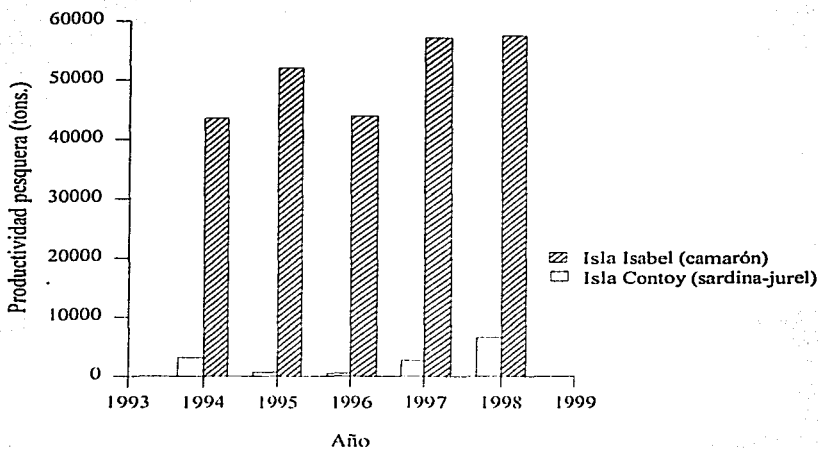


Figura 7. Producción pesquera anual absoluta en Isla Isabel 1998 y 1994 e Isla Contoy 1998.



APENDICE

Prácticamente todos los datos obtenidos en este estudio se analizaron a partir de sus residuales, por lo que a lo largo del escrito no se hace referencia a los promedios de los datos. Con el fin de mostrar las edades y tasas reales, en este apéndice se incluyen los promedios (media \pm e.e.) de las tasas diarias de alimentación, edad de las crías a la deserción, tasas máximas de crecimiento, edades a las tasas de crecimiento, tamaño máximo y edad al primer vuelo). No obstante, para la comparación estadística se controlaron los factores que variaron (fecha de puesta y edad de la cría) mediante el cálculo de los residuales.

Tasa diaria de alimentación (media \pm e.e.) otorgada por los adultos a las crías de Isabel '94 (n=38), Isabel '98 (n=30) y Contoy '98 (n=28).

	Isabel '94	Isabel '98	Contoy '98
Hembras	0.4319 \pm 0.0235	0.6968 \pm 0.0239	0.932 \pm 0.039
Machos	0.1761 \pm 0.0281	0.2652 \pm 0.0170	0.2521 \pm 0.0265

Tasa máxima de crecimiento (media \pm e.e.) de las crías de Isla Isabel '94 (n=40), Isla Isabel '98 (n=25) e Isla Contoy '98 (n=25). Incremento de pico y de ulna (milímetros por semana), incremento de peso (gramos por semana).

	Isabel '94	Isabel '98	Contoy '98
PICO	1.46 \pm 0.06	1.89 \pm 0.09	2.39 \pm 0.09
ULNA	2.78 \pm 0.06	3.39 \pm 0.12	4.24 \pm 0.23
PESO	18.03 \pm 0.65	25.18 \pm 1.44	33.01 \pm 2.13

Edad (días, media \pm e.e.) a la que fue alcanzada la tasa máxima de crecimiento por las crías Isla Isabel '94 (n=40), Isla Isabel '98 (n=25) e Isla Contoy '98 (n=25).

	Isabel '94	Isabel '98	Contoy '98
PICO	8.09 \pm 0.80	19.17 \pm 0.77	16.74 \pm 0.57
ULNA	52.79 \pm 2.48	34.76 \pm 2.96	29.27 \pm 2.61
PESO	40.49 \pm 2.92	33.93 \pm 8.04	22.62 \pm 1.78

Edad (días, media \pm e.e.) a la que fue alcanzada la asíntota de crecimiento (tasa mínima) por las crías de Isla Isabel '94 (n=40), Isla Isabel '98 (n=25) e Isla Contoy '98 (n=25).

	Isabel '94	Isabel '98	Contoy '98
PICO	166.21 \pm 4.19	154.11 \pm 2.46	124.14 \pm 2.84
ULNA	143.28 \pm 2.65	124.22 \pm 3.03	102.02 \pm 1.95
PESO	125.83 \pm 3.01	115.01 \pm 4.32	86.38 \pm 2.29

Tamaño máximo alcanzado por las crías de Isla Isabel '94 (n=40), Isla Isabel '98 (n=25), e Isla Contoy '98 (n=25).

	Isabel '94	Isabel '98	Contoy '98
PICO	129.45 \pm 1.31	125.92 \pm 1.43	130.8 \pm 1.59
ULNA	265.84 \pm 1.23	254.26 \pm 1.67	249.48 \pm 1.86
PESO	1546.25 \pm 27.81	1463.0 \pm 32.18	1403.0 \pm 28.59

Edad de las crías al primer vuelo que realizaron.

Isla	Edad (media \pm e.e.)	n
Isabel '94	177.9 \pm 3.1	30
Isabel '98	157.4 \pm 2.5	22
Contoy '98	135.5 \pm 1.9	8

Agradecimientos

Gracias Omar por apoyarme, por creer en mí, por ayudarme a creer en mí, por discutir conmigo aquellas dudas que tenía en el proceso de la tesis y por hacerme ver más claro el camino. Este trabajo se logró en gran parte gracias a ti.

Gracias a mi familia, Alex y Armando, mis hermanos que siempre me apoyaron en los momentos difíciles y compartieron conmigo los momentos felices.

Mis padres son parte de este esfuerzo y gracias a ellos he terminado esta etapa de mi vida.

Marina, Susana, María Elena (suegrita), gracias.

A todos mis amigos de la facultad por esos momentos de estudiantes que nunca se olvidan, por todas las locuras que hicimos durante la carrera. En especial gracias a Pili, Héctor, Dany y Roca.

Por supuesto, a toda la bola de revoltosos del Laboratorio de Conducta Animal, en primer lugar porque todos me echaron porras y siempre me dieron ánimos y claro por los buenos momentos que pasamos juntos, por las risas de la sobremesa...

Espero no olvidar nombres: Cinthia, Larix, Jime, Cesar, Miguel, Isa, la Claudias, Edgar, Emilio, Chelén, Alex...

Quienes no pueden quedar fuera por ningún motivo son los pescadores de San Blas, gracias por las idas a levantar, por las comidas deliciosas, por permitirme entrar un poquito en su vida y aprender de ustedes. Amigos como ustedes no es fácil encontrar...

Emitio, Poli, Goliat, Pilar, El Abuelo, Guille, Marte, Chalo, El Bolillo, Juanirri, El Vampirín, Tonro, Calamar, Chanfle, Ios de Camichin ...

Gracias a todos mis ayudantes en campo por aguantar tanto tiempo en las islas, por aguantar las desveladas y desmañadas en Isabel, por aguantar durante las revisiones nocturnas los mosquitos de Contoy. Esta tesis requirió del esfuerzo de todos y siempre estuvieron ahí...

Por supuesto, gracias Joe. Tu sabes bien cuantas charlas interminables tuvimos dándole vueltas a los análisis, pero por fin ahí está la tesis. Gracias por darme tu tiempo, tu confianza y tu amistad...

Tino, no creas que te me ibas a escapar, gracias por entrar siempre intempestivamente en las discusiones de mi tesis con Joe y con tus sugerencias sacarnos del atoladero. Gracias por decirme todos los días "y tu tesis", aquí la tienes.

Rox tu también me diste de tu tiempo explicándome como me convenia analizar mis datos, gracias .

A todos mis sinodales que me dieron parte de su tiempo al revisar mi tesis. Dr. Adolfo Navarro, Dra. Marcela Osorio, Dr. Constantino Macías, Dra. Roxana Torres, Dr. José Luis Osorno, gracias por sus valiosas sugerencias.

Quiero agradecer al personal de Isla Contoy que nos dio todas las facilidades para realizar el trabajo de campo y nos apoyó en las cuestiones logísticas.