

85
2ej



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTONOMA DE MEXICO

FACULTAD DE CIENCIAS

DIFERENCIAS EN EL CUIDADO PATERNO Y EN LA
INVERSION HACIA CADA CRIA EN EL BOBO DE
PATAS AZULES *Sula nebouxii* EN ISLA ISABEL,
NAYARIT, MEXICO.

T E S I S

QUE PARA OBTENER EL TITULO DE

B I O L O G O

PRESENTA:

MARIA GUERRA GOMEZ

1993

TESIS CON
FALLA DE ORIGEN



Universidad Nacional
Autónoma de México



UNAM – Dirección General de Bibliotecas Tesis Digitales Restricciones de uso

DERECHOS RESERVADOS © PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

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

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

I N D I C E

RESUMEN

1	ANTECEDENTES.....	1
1.1	Cuidado Paterno. Generalidades.....	1
1.2	Cuidado Paterno en Bobo de Patas Azules.....	9
2	METODOLOGIA.....	15
2.1	Objetivos.....	15
2.2	Area de Estudio.....	16
I	Frecuencia y Masa del Alimento Entregado por los Machos y las Hembras a las 1a y 2a Crias en 1985.....	19
2.3	Sujetos.....	19
2.4	Diseño Experimental.....	20
2.5	Protocolo.....	21
2.6	Definición de Conductas.....	22
2.7	Confiabilidad Interobservador.....	23
2.8	Análisis de Datos.....	24
II	Frecuencia de Alimentación de los Machos y las Hembras a las 1a y 2a crias en 1982.....	33
3	RESULTADOS.....	35
3.1	Efecto de la Manipulación en las Crias de la Muestra.....	35
3.2	Comparación de la Inversión de los Machos y las Hembras en cada Cría.....	39
a)	Frecuencia de alimentación.....	39
b)	Masa del alimento transferido.....	42
c)	Tiempo de empollamiento y cuidado de las crias ...	44
3.3	Comparación de Cada una de las Crias.....	45
a)	Solicitud de alimento.....	45
b)	Frecuencia de alimentación.....	49
c)	Masa del alimento recibido durante el día.....	50
d)	Masa del alimento recibido durante la noche.....	51
e)	Masa total del alimento entregado por los padres a sus crias.....	53
4	DISCUSION Y CONCLUSIONES.....	57
	APENDICES.....	65
	LITERATURA CITADA.....	82

RESUMEN

El bobo de patas azules es una especie que practica el infanticidio facultativo, eliminando algunas veces a una de sus dos crías. Se ha reportado que el padre y la madre alimentan a los crios en forma diferente, por lo que se decidió comparar el cuidado paterno de machos y hembras en Isla Isabel, Nayarit para determinar si existen diferencias en la forma de alimentar a las crías (frecuencia y masa del alimento), así como el tiempo de empollamiento y permanencia en el nido por cada uno. También se buscaron las posibles diferencias en el alimento recibido por las primera y segunda crías, cuantificando frecuencia y masa con que fueron alimentadas.

El trabajo se llevó a cabo en la Isla Isabel, de marzo a junio de 1985. Se emplearon dos tipos de diseños de desarrollo para el análisis de la alimentación. Se usó un diseño longitudinal para crías chicas (menores de 12 días) con una muestra de nueve nidos que empezaron con una cría y un huevo; y uno transversal para crías grandes (12-35 días) registrándose 21 nidos con 2 crías cada uno. Las observaciones conductuales se hicieron de 6:00 a 18:00 h. Se pesaron los pollos al principio y al final de las observaciones, cada hora y 10 minutos después de cada tren de alimentación. Se calcularon tasas promedio de pérdida de peso por hora (g/h) para cada día para crías 1 y para crías 2 para estimar el peso de los pollos al inicio de cada

tren de alimentación y calcular la masa entregada a cada una de las crías.

En 1982 se registró la frecuencia con que machos y hembras alimentaron a sus crías desde la eclosión de la primera cría hasta que ésta contaba con 60 días de edad. Estos datos se emplearon en las comparaciones.

La frecuencia de alimentación de ambos padres fue similar y aumentó durante los primeros 10 días de vida de la primera cría. Después el macho disminuyó la frecuencia con que alimentó a sus crías llegando a ser casi nula a los 30 días. En cambio, la hembra siguió incrementando su frecuencia de alimentación hasta aproximadamente el 20o día y después empezó a disminuir de forma más o menos constante.

Durante la primera semana de vida de los pollos, ambos padres les proporcionaron masas de alimento similares. Posteriormente la hembra aumentó progresivamente la masa de comida que proporcionó a sus crías, mientras que el macho empezó a disminuir poco a poco su aporte de alimento, llegando la hembra a contribuir con el 78.1 % del alimento que recibieron las crías a los 35 días de edad de la cría mayor.

Se encontró una interacción significativa entre la edad de los pollos y el tiempo que machos y hembras pasaron empollando. Durante los primeros 4 días de la primera cría ambos padres permanecieron tiempos parecidos en el nido, pero del 5o al 10o

día fue la hembra la que más tiempo empolló. Los padres permanecieron juntos en el nido 33.9% del día, de los 12 a 35 días de edad de la primera cría.

La frecuencia de solicitud de alimento siempre fue parecida en ambas crías, pero la frecuencia con que fueron alimentadas, mostró una gran diferencia en los primeros 7 días de vida de los pollos, siendo 17.2% mayor para el hermano dominante (el más grande), pero no se encontró una diferencia significativa en la frecuencia con que fueron alimentadas las primera y segunda crías en pollos mayores de 10 días.

La cría mayor recibió en promedio 20.22% más masa de alimento que su hermano durante las horas de luz de sus primeros 7 días de vida y recibió 39.7% más en sus primeros 35 días.

La estimación del alimento recibido por las crías durante la noche mostró que ambos hermanos recibieron masas similares en la primera semana de vida representando el 38.86% de la cantidad total de comida recibida por la primera cría en un día completo (24 h) y 43.98% del alimento recibido por la segunda cría. Para pollos entre 12 y 35 días la diferencia en la masa del alimento que recibieron durante la noche tampoco fue significativa. La masa del alimento que recibió la primera cría en la noche representó el 61.36% del alimento que recibió en un día completo y el alimento que recibió la segunda cría representó el 79.67%.

Se sumaron las masas totales del alimento recibido por cada uno de los pollos en ambos periodos, obteniendo que la masa del alimento que recibió la primera cría desde su día de eclosión hasta los 35 días fue 4265.3 g. La segunda cría recibió, desde su día de eclosión hasta los 31 días, un total de 3677.79 g de comida.

1 ANTECEDENTES

1.1 Cuidado Paterno. Generalidades

El término inversión paterna lo definió Trivers (1972) como cualquier acto del padre hacia alguna cría, que incremente las posibilidades de ésta de sobrevivir, a costa de la capacidad del padre de invertir en alguna otra cría.

El cuidado paterno desde un punto de vista evolutivo es un proceso interactivo entre padres y crías por el cual se alcanza el éxito reproductivo óptimo para los primeros (Montevecchi, 1980).

Los factores que afectan la cantidad de inversión paterna por uno de los progenitores incluyen: 1) el costo diferencial de la inversión paterna en cada cría; 2) la habilidad de cada padre de proveer inversión paterna adicional; 3) la magnitud del descenso del valor reproductivo residual de un padre para una cantidad dada de inversión paterna; 4) la probabilidad de que un padre deserte a su pareja y crías y encuentre y se aparee con otro individuo; y 5) la certidumbre de que las crías sean propias (Maynard Smith, 1977).

En los casos donde el cuidado paterno corresponde a la mayor porción de la inversión paterna, los mismos argumentos son válidos para ambos padres. Una alta cantidad de inversión paterna será favorecida si 1) el monto de inversión paterna y la

capacidad del padre de invertir una cantidad de cuidado adicional son grandes y 2) si la magnitud del descenso en su valor reproductivo (definido como la suma del rendimiento actual mas el residual; Begon et al, 1986) y las posibilidades de aparearse de nuevo en la misma temporada son bajas (Breitwisch et al., 1986).

Los recursos que los padres pueden convertir en inversión paterna son tiempo y energia. La selección natural favorecerá la inversión paterna total que lleve a un éxito reproductivo óptimo para cada sexo, por lo que la selección natural actuará en favor de los padres que, "sopesando" el riesgo y los beneficios, gasten su tiempo y energia eficientemente en orden de maximizar su adecuación (Fisher, 1958; Trivers, 1972).

Las ventajas conferidas a cada uno de los padres por proporcionar mucho cuidado paterno, han favorecido la monogamia en la mayoría de las aves altricias (Breitwisch et al., 1986). La predominancia de la monogamia en aves donde el macho podría ser poliginio facultativo es atribuida a una considerable demanda por las crias de cuidado de ambos padres (Emlen y Oring, 1977; Mock, 1984; Knapton, 1984). Cuando la ayuda del macho es esencial para el crecimiento exitoso de la crias sería más benefico para él, en términos adaptativos, mantener un alto grado de cuidado paterno que comprometerse en una estrategia mixta bajando su inversión paterna y aumentando su esfuerzo reproductivo (Maynard Smith, 1977; Emlen y Oring, 1977; Mock, 1984). En algunas especies, los pollos que reciben menos cuidado paterno por parte del macho

empluman a menor peso o permanecen en el nido por mayor tiempo, lo que resulta en menos crías que logran la independencia (Breitwisch et al, 1986).

En la mayoría de los organismos con reproducción sexual tanto padres como crías pertenecen a los dos sexos. Cuando ambos padres aprovisionan a las crías se encuentran 4 posibles combinaciones al alimentarlas: padre-hija, padre-hijo, madre-hija y madre-hijo y cada una de estas combinaciones puede involucrar diferente cantidad de recursos (Trivers y Hare, 1976; Maynard Smith, 1980).

Fisher (1958) opinó que generalmente es provechoso para los padres de especies monógamas, donde la proporción de sexos en la población es de 1:1, producir igual cantidad de crías de cada sexo. Predijo que la selección natural favorecerá igual gasto parental en cada sexo hasta el final del cuidado paterno. Si criar a un macho cuesta tanto como criar a una hembra, se seleccionará una proporción de sexos de 1:1 en la población al final del cuidado paterno.

Los padres y las madres podrían invertir de manera diferente en cada una de sus crías dependiendo del sexo de éstas, por ejemplo, si cuesta más criar a un sexo que al otro, uno de los padres podría ser seleccionado para proveer el cuidado extra necesario. Stamps et al. (1987) encontraron que los periquitos australianos (Melopsittacus undulatus) machos y hembras,

alimentaban con mayor frecuencia a las crías hembras que a las crías machos y opinaron que esto se pudo deber a que las hembras debían dejar el nido a temprana edad por que las que emplumaban a mayor edad tenían dificultades en atraer a los machos. También encontraron que tanto padres como madres compensaban la tasa de alimentación de su pareja.

Trivers y Willard (1973) opinaron que bajo condiciones bien definidas la selección natural favorecerá desviaciones sistemáticas en la proporción inicial de sexos, aunque estas desviaciones tiendan a cancelarse en la población reproductiva en especies monógamas. Los presupuestos de esta afirmación son: 1) que el estado físico de la hembra varíe de buena a mala dentro de la población, 2) que la hembra en mejor estado esté más capacitada para alimentar a sus críos y por lo tanto, al final del periodo de inversión paterna estos críos sean los más fuertes y pesados y que esta condición se mantenga hasta la edad adulta y 3) que la diferente condición de los adultos sea seleccionada más fuertemente para un sexo que para el otro.

Parece razonable suponer que en las especies con dimorfismo sexual en el tamaño, un sexo cueste más que el otro. Si además estas especies tienen periodos largos de cuidado paterno, podríamos esperar desviaciones en la inversión de los padres hacia crías de uno de los sexos (Perrins, 1965) y por lo tanto, la tasa de sexos en la población debería favorecer al sexo menos costoso desde la concepción hasta la independencia (Howe, 1977).

Muchas presiones de selección pueden intervenir en la determinación de la proporción estable de sexos en una población: gasto de energía en la producción del gameto y en el cuidado requerido, control fisiológico del sexo, capacidad para cambiar de sexo y procesos demográficos como razón de sexos al nacer, diferencias en el tiempo de maduración y mortandad diferencial (Wilson, 1975).

Los padres son capaces de controlar algunos de estos factores y manipular la razón de sexos, ya sea en forma temprana o tardía. Si los padres son capaces de predecir desde el principio de la temporada reproductiva cual será su condición y la del medio, entonces la tasa primaria de sexos deberá reflejar la habilidad de los padres para invertir en cada uno de los sexos durante el periodo del desarrollo de mayor requerimiento por las crías. Si no pueden hacerlo, la proporción de sexos puede ser ajustada después de la concepción por reabsorción selectiva de embriones o por muerte diferencial de los jóvenes. Este último método se podría esperar en aves en las que la reducción de la nidada permite a los padres superar condiciones estacionales que se deterioran durante la época reproductiva (Howe, 1977).

Lack (1954) propuso que el tamaño de la nidada puede, en algunas especies de aves, ser ajustado después de la eclosión a las condiciones prevalecientes de alimento en la temporada de anidación, eliminando a algunas crías para asegurar la sobrevivencia de sus hermanos. Por lo tanto, seguramente es

erróneo suponer que repartir igual proporción de cuidado paterno a todas las crías es siempre el óptimo para los padres.

Von Haartman (en Henderson, 1978) postuló que la frecuencia de alimentación para la nidada era un compromiso entre las demandas de los pollos y el esfuerzo requerido por los padres para coleccionar alimento. La capacidad de los padres de alimentar a los pollos normalmente no es superada cuando la nidada es joven (Skutch, 1949; Kluyver, 1961; 1975; Bryant, 1975; Fujioka, 1985). Las diferencias iniciales en el peso de las crías se deberían ir estrechando poco después de la eclosión, o al menos las crías deberían mostrar tasas de crecimiento similares, pero hay evidencia de que en algunas aves altricias las diferencias iniciales en el peso se mantienen constantes o se incrementan durante los primeros días después de la eclosión (O'Connor, 1978; Drummond et al., 1986). Por lo tanto, podemos pensar que la falta de alimento en esta etapa está en gran medida bajo el control de los padres, los cuales quienes deberán seleccionar quién recibe alimento (Howe, 1977). La diferencia en el tamaño dada por el intervalo de eclosión permite a los padres reconocer a los pollos y distribuir el alimento en la forma más ventajosa para ellos (Ricklefs, 1965).

Lack (1954) propuso que en las especies de aves con eclosión asincrónica, el tamaño de la nidada se puede ajustar a fluctuaciones en la disponibilidad de alimento. Los padres generalmente alimentan a su cría más activa; cuando ésta queda

satisfecha disminuye su actividad y es entonces cuando los padres alimentan a sus otras crías. Si el alimento es abundante, los padres son capaces de alimentar a toda su nidada pero si es escaso, solo alimentan al pollo más grande. La diferencia inicial de peso dada por el intervalo de eclosión, se debe mantener mientras las crías dependan de los padres si se quiere conservar la opción de una muerte selectiva (Ricklefs, 1965; Lack, 1966; O'Connor, 1978; Bengtsson y Ryden, 1981; Drummond, en prensa).

También se ha propuesto que los padres se benefician de esta asimetría dentro de la nidada pues ayuda a reducir los costos potenciales de la rivalidad entre los críos (Hamilton, 1964), así como el esfuerzo parental máximo al desplazar los picos de demanda de los críos (Hussell, 1972; Mock et al., 1987).

Debido a que los padres favorecen a los pollos de mayor talla (Lack, 1966; Ricklefs, 1965; Hussell, 1972; Ryden y Bengtsson, 1980), las oportunidades de sobrevivir de cada individuo de la nidada son mayores si es de mayor tamaño que sus hermanos. Cuando la competencia por el alimento es aguda, el comportamiento de los pollos mayores debe poder controlar la forma en que los padres alimentan a la nidada, de manera que el hermano pequeño no alcance la comida. Por lo tanto, la tasa con que la nidada es alimentada no está gobernada solo por el alimento disponible, ni por la capacidad de los padres, más bien es una forma de interacción padre-hijo que resulta en ajustar la inversión paterna en un crío particular a los cambios en la

cantidad de comida en el medio (von Haartman, en Henderson, 1978; Kluyver, 1961; Bryant, 1978; Werschkul, 1979; Bengtsson y Ryden, 1981).

Dado que la sobrevivencia temprana es un componente importante del valor reproductivo, los padres devalúan efectivamente al pollo víctima y pueden maximizar su adecuación inclusiva, invirtiendo en proporción directa a los valores reproductivos modificados de cada cría (Mock, 1986; Drummond, en prensa).

Trivers (1974) vio el conflicto padre-hijo como el resultado de que la selección natural puede operar en direcciones opuestas en las dos generaciones. Una cría que trata de maximizar su éxito reproductivo querrá más inversión en ella de la que su padre está seleccionado a darle. El padre está seleccionado para invertir en cada cría, la cantidad de energía que maximice la diferencia entre el costo para él y el beneficio para su hijo. La cría está seleccionada a inducir una inversión que maximice la diferencia entre su propio beneficio y el costo para el padre, pero devaluado por el grado de parentesco con sus hermanos presentes o futuros. Llega un momento en la inversión paterna en que el costo para el padre excede el beneficio para el hijo y el éxito reproductivo neto del padre baja si continúa invirtiendo en la cría. Si el costo para el padre es demasiado grande, esta conducta será seleccionada en contra aún cuando confiera cierto beneficio a la cría.

1.2 Cuidado Paterno en el Bobo de Patas Azules

El bobo de patas azules (Sula neboxii) es un ave marina con dimorfismo sexual en el tamaño, siendo la hembra más pesada que el macho (peso del macho $x = 1283$ g; peso de la hembra $x = 1801$ g). Pone entre uno y tres huevos (excepcionalmente 4 o 5), siendo 2 el tamaño de nidada más común. Los huevos son de forma casi elíptica y de color azul-verdoso (Nelson, 1978).

En Isla Isabel, las medidas promedio de los huevos son: peso, 57.15 g; largo, 60.9 mm; volumen, 12.08 cm. Los huevos son puestos con un intervalo promedio de 5.02 días entre ellos y la incubación empieza desde el momento de la puesta del primer huevo. Tardan aproximadamente 40 días en eclosionar y el intervalo de eclosión promedio es de 4.0 días, produciendo una diferencia inicial en el tamaño de los dos pollos (Castillo y Chavez Peón, 1983). Esta diferencia de tamaño facilita una dominación agresiva de la cría menor por el hermano mayor, quien permite que el subordinado coexista tolerando su acceso al alimento. Los padres nunca intervienen ante la agresión entre las crías, aun cuando la primera pueda llegar a dañar seriamente a su hermano menor (Drummond et al., 1986).

Drummond et al. (1986) propusieron que los padres, promueven y mantienen la diferencia de tamaño que facilita esta dominación que a su vez podría facilitar la reducción de la nidada en caso de una severa disminución del alimento, a través de los regímenes

de puesta de huevos y de incubación y de una distribución desigual de alimento entre las crías. Los pollos dominantes recibieron alimento más frecuentemente durante las primeras 8 semanas de vida que las subordinadas ($x = 7.3$ alimentaciones al día vs $x = 5.5$).

Se sabe que la primera cría de cada nido en Isla Isabel crece más rápido que sus hermanos. Las segundas crías pesan 11% menos que sus hermanos dominantes a la misma edad (20 días) y durante las primeras 8 semanas de vida las subordinadas se mantienen, en promedio, por debajo del peso de su hermano dominante (fig 1). Además se sabe que más frecuentemente cada año la cría menor muere primero que su hermano mayor. Estas muertes están asociadas con un bajo crecimiento del hermano más grande y no con el de la víctima: la segunda cría desaparecía cuando el hijo mayor estaba entre 20 y 25% por debajo del peso promedio para primeras crías en un año de buen crecimiento. La edad promedio de desaparición de las segundas crías fue 18 días (Drummond et al., 1986).

Nelson (1978) reportó que los machos y las hembras del bobo de patas azules participan en la incubación y el cuidado de las crías. Durante las primeras cuatro semanas de vida de los pollos el macho empolla 44% del tiempo al día y la hembra el 69%, es decir, en algún momento del día empollan simultáneamente. De la 4a a la 8a semanas el tiempo de empollamiento tanto para machos como para hembras es similar, aunque el porcentaje de tiempo que pasan al día en el nido disminuye al crecer las crías.

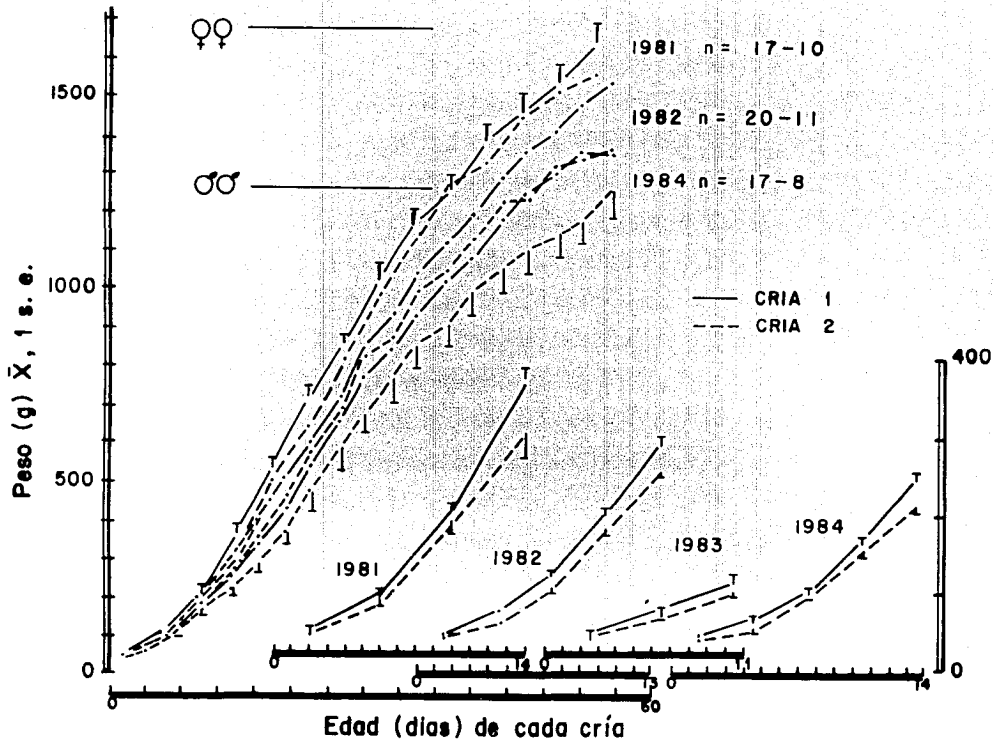


Fig. 1 Crecimiento de la y 2a Crías en 4 Temporadas Reproductivas. Los pesos promedio de los adultos se presentan para comparación. El tamaño de la muestra disminuye con la muerte de las crías.

Castillo y Chavez Peón (1983) registraron en Isla Isabel la presencia de los adultos en el nido, para calcular el tiempo que cada sexo dedicaba a la incubación y al cuidado de las crías. Estos registros se hicieron cada hora en 9 fechas separadas entre sí por 10 días. No encontraron una diferencia significativa entre sexos, ni en la comparación del mismo sexo a diferentes edades de los pollos.

Nelson (1978) propuso que durante la temporada reproductiva los machos y las hembras del bobo de patas azules alimentan a sus crías en diferente forma debido quizá, a que ellos mismos se alimentan en zonas diferentes. Sugirió que el macho alimenta a los pollos pequeños en mayor proporción que la hembra pues al alimentarse cerca de la costa puede hacer viajes más rápidos. Posteriormente sería la hembra, que pesca en zonas más alejadas y por lo tanto sus viajes son más largos, quien traería comida más voluminosa aunque menos frecuentemente a pollos más grandes. Reportó que durante las primeras 4 a 6 semanas, los padres regurgitan alimento parcialmente digerido, en los picos de sus crías, con un promedio de 1.8 trenes (grupos) de alimentación al día durante las horas de luz. La hembra alimentó a las crías aproximadamente 62% del total de veces que recibieron alimento, mientras que el macho contribuyó únicamente con 38% (menciona que las frecuencias parecen ser muy bajas).

Castillo y Chavez Peón (1983) no encontraron una diferencia significativa en la frecuencia de alimentación de padres machos y hembras. La diferencia entre la frecuencia con que machos y hembras alimentaron a sus crías fue de poca magnitud excepto para la segunda cría en donde la alimentación por la hembra fue casi del doble que la del macho (la diferencia no fue significativa) quien alimentó a la primera cría con una frecuencia del doble que a la segunda. En 1982 en la Isla Isabel, las crías entre 30 y 60 días de edad fueron alimentadas con un promedio de 2.79 grupos durante las horas de luz al día (Castillo y Chavez Peón 1983).

García (1988) reportó que durante su experimento sobre los efectos de la escasez artificial de alimento en esta especie, tanto machos como hembras mantuvieron una repartición desigual del alimento hacia sus crías, siendo significativamente mayor para el hermano dominante en pollos menores de 43 días, pero que después de esta edad ni el macho ni la hembra favorecieron a ninguno de sus hijos.

Bajo escasez artificial de alimento, la frecuencia de solicitud de alimento tanto de las crías menores de 43 días como mayores de dicha edad, aumentó significativamente para ambos hermanos pero para crías menores de 43 días hubo una diferencia significativa entre primera y segunda crías en la frecuencia de solicitud de alimento. García (1988) también reportó que en crías menores de 43 días hubo un incremento en la frecuencia de alimentación para ambos hermanos después de producir la escasez

artificial de alimento, pero que este aumento solo fue significativo para la primera cría (113.63% para la cría 1 y 47.1% para la cría 2) y que el sesgo hacia la primera cría aumentó mostrandose un detrimento del 20% en la frecuencia de alimentación de la cría menor. Para pollos mayores de esta edad, también hubo un aumento en la frecuencia con que fueron alimentadas al producirse la escasez de alimento, pero éste solo fue significativo para la primera cría y la diferencia entre los dos hermanos no aumentó (García, 1988).

2 METODOLOGIA

2.1 Objetivos

El primero de los objetivos de este trabajo fue comparar el cuidado paterno entre machos y hembras del bobo de patas azules. Con este fin se cuantificó:

- a) La frecuencia absoluta de alimentación al día de machos y hembras.
- b) La masa de alimento entregada al día a las crías por machos y hembras.
- c) El tiempo de empollamiento y permanencia en el nido al día por machos y hembras.

El segundo de los objetivos fue comparar a las primera y segunda crías para saber si alguna de las dos recibe alimento en forma preferencial. Con este fin se cuantificó para cada cría:

- a) La frecuencia diaria de solicitud de alimento.
- b) La frecuencia diaria de alimentación.
- c) La masa de alimento recibido al día.

Deseábamos comparar el alimento recibido por crías machos y hembras para saber si existe alimentación preferencial por alguno de los padres hacia alguno de los dos sexos pero no fue posible identificar el sexo de los pollos.

Para lograr estos objetivos se definieron dos etapas que dividieron el desarrollo de los pollos. La primera abarcó los 10

días iniciales de vida de las crías con el propósito de estudiar el comportamiento de los padres y el de los pollos en forma detallada. La segunda cubría de los 11 a los 35 días de edad de los pollos y se abarcó en forma amplia.

Cuando existe la posibilidad de conflicto padre-hijo, como en el bobo de patas azules, la cantidad de alimento recibido por cada uno de los pollos podría no quedar fielmente representada por los datos de la frecuencia de alimentación. Es esta la razón por la cual se decidió hacer una comparación de la masa del alimento que aportan los padres y de la proporción que recibe cada una de las crías.

El bobo de patas azules resulta un magnífico organismo para trabajar con él pues se adapta fácilmente a la presencia del humano y se le puede manipular fácilmente sin ocasionarle alteraciones importantes en su conducta social.

2.2 Area de Estudio

El estudio se realizó en la Isla Isabel, México, a 28 Km de la costa de Nayarit, a los $21^{\circ} 52'$ N y $105^{\circ} 54'$ O, a 61.5Km al NE de las Islas Marias. Esta isla es de origen volcánico reciente, probablemente cuaternario (Mertens, 1934, en Ruiz, 1979), de forma irregular y con una orientación general noroeste-sureste. Su longitud máxima es de 1.7Km, su ancho promedio es de 1.3Km

y su elevación máxima es de 80 m con un área de 98.3Ha (Ruiz, 1977).

En la Isla Isabel no se presentan corrientes superficiales de agua excepto un pequeño escurrimiento en los acantilados del Cerro del Faro. En la época de lluvia hay zonas de escurrimiento hacia el interior y hacia el mar. Existen tres zonas de acumulación de agua que son la Laguna Fragatas, un charco con agua salina y alcalina y un pozo cavado por los pescadores en la Planicie del Norte, de agua salobre.

El clima según la clasificación de Koeppen modificada por García (1973) es cálido con lluvias en verano de mayo a septiembre (AW; Ruiz 1977), parecido al de la costa de Nayarit. De marzo a julio la Corriente de California fluye hacia el sur entre las latitudes 48° y 23° N a lo largo de la costa de Norteamérica y finalmente se aleja al oeste, generando un movimiento lento de aguas subárticas hacia latitudes menores causando surgencias caracterizadas como zonas de gran productividad. Al fin del verano los patrones de las corrientes cambian y para enero se desarrolla una contracorriente que fluye hacia el norte hasta la latitud 48° N (Hutchinson, 1950 en Nelson 1978).

La Isla se encuentra cubierta principalmente por vegetación de dos tipos: bosque tropical deciduo, extenso y continuo que ocupa el 70% de la superficie con una especie arbórea, Crataeva

tapia, una arbustiva Eurphobia schlechtendalli y manchones de pastizal donde las especies más abundantes pertenecen a las familias Graminae y Cyperaceae. Además hay pequeñas zonas perturbadas o cultivadas (cana de azúcar, limón, plátano, papaya y pina) (Gavino y Uribe, 1978).

Esta Isla es un sitio importante de anidación de diez especies de aves marinas: rabijunco (Phaeton aethereus), pelicano café (Pelecanus occidentalis), bobo de patas azules (Sula neboxii), bobo café (S leucogaster), bobo de patas rojas (S sula), fragata (Fregata magnificens), gaviota parda (Larus hermanni), pericota (Sterna fuscata), golondrina marina boba (Anous stolidus) y una garcita (Nycticorax nycticorax). También se encuentran cinco especies de reptiles: iguana café (Ctenosaura pectinata), iguana verde (Iguana iguana), lagartija escamosa (Scaloporus clarki), lagartija rayada (Cnemidophorus costatus) y la culebra falsa coralillo (Lampropeltis triangulum nelsoni) y dos especies de mamíferos introducidos: gato común (Felis catus) y rata casera (Rattus rattus) (Gavino y Uribe 1978).

La Isla es base de operación de pescadores que la utilizan como campamento tiburonero para procesar su captura y como fondeadero de barcos camaroneros, no existiendo una población permanente en ella (Gavino y Uribe 1978).

I FRECUENCIA Y MASA DEL ALIMENTO ENTREGADO POR MACHOS Y HEMBRAS A LA 1a. Y 2a. CRIAS EN 1985

2.3 Sujetos

Se registraron 30 nidos con 2 crias cada uno, localizados frente a la playa de las monas y en Costa Fragatas. La muestra consistió en 9 nidos de crias "chicas" (pollos de 0 a 12 días) y 21 nidos de crias "grandes" (pollos entre 12 y 35 días). Se hicieron recorridos diarios de la colonia para elegir los nidos a registrar. Al encontrar a un pollo recién eclosionado se le estimaba una edad de 0.5 días por ser la mitad del tiempo transcurrido entre la última revisión y el encuentro del pollo.

En la muestra de crias grandes, al pollo más pesado, de mayor tamaño y con el emplumado más avanzado en cada nido, se le consideraba como cria 1. Debido a que no conocíamos el día exacto de eclosión de estos pollos, estimamos su edad comparando peso, largo de pico y ulna y estado de emplumado de la cria 1 de cada nido con curvas patrón obtenidas para las 30 primeras crias de la colonia en el mismo año. Las edades obtenidas en cada una de las curvas se promediaron. Las edades estimadas estuvieron entre 12 y 35 días.

La edad de las crias 2 se estimó restando el intervalo promedio de eclosión (\bar{x} = 4.0 días; Drummond et. al., 1986) a la edad obtenida para cada cria 1.

2.4 Diseño del Trabajo

Se emplearon dos diseños de análisis de desarrollo:

- 1) Longitudinal para cría chicas (pollos menores de 12 días).

Los nueve nidos que tuvieron una cría mas un huevo fueron observados entre el 23/III/85 y el 2/v/85. los nidos se repartieron en tres grupos de tres nidos cada uno para su observación. Los nidos se registraron diaria mente durante 10 o 15 dias desde el día 0.5 de edad de la primera cría. al nacer los pollos 2, se les incorporaba el registro conductal.

- 2) Transversal para crías grandes (pollos entre 12 y 35 días). Del 10/V/85 al 9/VI/85 se registraron 21 nidos con dos crías cada uno; la cría mayor pesaba entre 250 y 1200g.

Cada nido se registró en grupos de uno a tres nidos durante solo un día. Cada nido representaba un punto en el periodo de 12 a 35 días, abarcando en esta forma, edades repartidas a lo largo del periodo total.

2.5 Protocolo

El trabajo se llevó a cabo de marzo a junio de 1985. Durante recorridos diarios se marcaba cada nido con una estaca numerada

para poder identificarlo. Los adultos machos y hembras son fácilmente distinguibles por sus diferencias morfológicas y de voz. Para reconocer a las primera y segunda crías, se marcaba a los pollos en la cabeza con pintura vinílica y en una de las patas con un cordón de color (1a cría=azul y 2a cría=rojo) al inicio del primer día de observación.

Los registros conductuales se efectuaron de 06:00 a 18:00 horas con alternancia de dos observadores sentados a más de 3 metros de los nidos, quienes se relevaban cada dos horas. En hojas de registro se anotó para cada cría:

- Ocurrencia de solicitud de alimento por cada una de las crías en cada intervalo de 2 minutos ("one-zero" sensu Altmann, 1974).
- Frecuencia de alimentación en cada intervalo de 2 minutos e identidad del padre que la efectuó (Frecuencia absoluta).
- Tiempo de empollamiento y permanencia en el nido por parte de macho y hembra en cada intervalo de 2 minutos. Para la muestra de crías chicas se registró al adulto que se encontraba sobre el nido en contacto con los pollos. Para la muestra de crías grandes este criterio ya no fue adecuado porque los padres no podían estar sobre los pollos por su tamaño, además de que éstos ya no permanecían en el nido original por lo que se registraba

al padre(s) más próximo a las crías.

Se registró el peso de cada cría a las 6:00 y 18:00 h, cada hora y después de 10 minutos de terminado cada tren de alimentación. Se sacaba siempre a los dos pollos de su nido y se les pesaba con una balanza electrónica digital Lume-O-Gram Ohaus con capacidad de 1000 \pm 2g. Cuando el peso de los pollos sobrepasaba la capacidad de esta balanza, se utilizó un dinamómetro Pesola con capacidad de 2000 \pm 25g.

2.6 Definición de Conductas

Las conductas registradas fueron definidas por Castillo y Chavez Peón (1983) con base a las definiciones hechas por Nelson (1978).

- Solicitud de alimento. Movimientos verticales, rítmicos y oscilatorios de la cabeza con el cuello encogido o alargado, acompañado de un sonido regular que se produce abriendo o sin abrir el pico. Algunas veces va acompañado de un movimiento de la cabeza y el pico estirando y encogiendo el cuello, dirigido hacia el pico del padre, o de movimientos de alas. El sonido solo o el movimiento solo, son suficientes para que se registre.
- Alimentación. Interacción entre el padre y la cría en donde el padre acomoda su pico sobre el pico de la cría y

ésta introduce su cabeza en el pico del padre. En crías de 3 o más semanas, no se introduce la cabeza completamente, los picos embonan formando un tubo por donde pasa el alimento.

- Tren de Alimentación. Incluye todas las alimentaciones separadas entre sí por un tiempo < 10 minutos. Este tiempo se definió en base a un histograma de frecuencias de los intervalos entre conductas, donde el punto de inflexión de la curva resultante determina la duración de un tren (Lehner, 1979; Drummond et al., 1986).

- Tiempo de Empollamiento y Permanencia en el Nido. Tiempo que pasan cada uno o ambos padres cubriendo a las crías para brindarles calor y protección.

2.7 Confiabilidad Interobservador

Para asegurar la consistencia en la aplicación de los criterios empleados en el registro de conducta, se hicieron pruebas de confiabilidad interobservador antes de empezar el trabajo y cada vez que se incorporaba un nuevo observador, o que los observadores cambiaban de pareja. Estas pruebas tenían una duración de una hora; dos observadores registraban en los mismos nidos al mismo tiempo todas las conductas ya definidas que se presentaban, sin comunicarse entre sí.

Para cada una de las conductas a registrar se calculó

el porcentaje de conductas registradas por cada observador, a partir del total de conductas registradas por ambos observadores.

Para solicitud de alimento la más alta frecuencia de registro exedió a la menor en 24.85% (n= 50 solicitudes), siendo las discrepancias casi siempre omisiones. Solo 5 veces fue en la identidad de la cría en lo que no coincidieron los registros.

Para la conducta de alimentación la frecuencia más alta de registro exedió a la menor en 14.29% (n=15 alimentaciones). La mayoría de las discrepancias fueron omisiones, siendo unicamente 2 veces cuestión de identidad del padre o de la cría.

Para la identidad del padre sobre el nido la mayor frecuencia de registro exedió a la menor en 10.17% (n=26 cambio de adulto en el nido), las discrepancias se ocasionaron al equivocar el intervalo en que se hacía el cambio de adulto en el nido.

2.8 Análisis de Datos

Para calcular la masa de alimento transferido por los padres a cada una de sus crías durante cada tren de alimentación, se restó el peso de cada pollo al inicio del tren de alimentación de su peso obtenido 10 minutos después de dicho tren. Pocas veces se midió el peso justo antes del inicio de la alimentación, por lo que fue necesario estimarlo en base de la última medición del peso y de la tasa promedio de pérdida de peso.

El primer paso para la estimación del peso al inicio de cada tren, consistió en elaborar curvas de pérdida de peso, una para las primeras crías y otra para las segundas crías, relacionando la pérdida promedio de peso a la edad de la cría. Para este cálculo se utilizaron los datos de todos los intervalos cuando las crías fueron pesadas dos o más veces seguidas sin una alimentación entre ellas (cuadro 1). Se calculó la pérdida de peso para cada cría en cada uno de los intervalos, se obtuvo una tasa diaria (g/h) para cada pollo promediando las tasas en todos sus intervalos y luego se promediaron todas las tasas obtenidas para cada edad de primeras y segundas crías. Para relacionar la tasa de pérdida de peso con la edad de las crías se ajustaron "a ojo" curvas a estos promedios para crías chicas (los datos mostraron un patrón muy claro) y para crías grandes las curvas se ajustaron por mínimos cuadrados (fig 2).

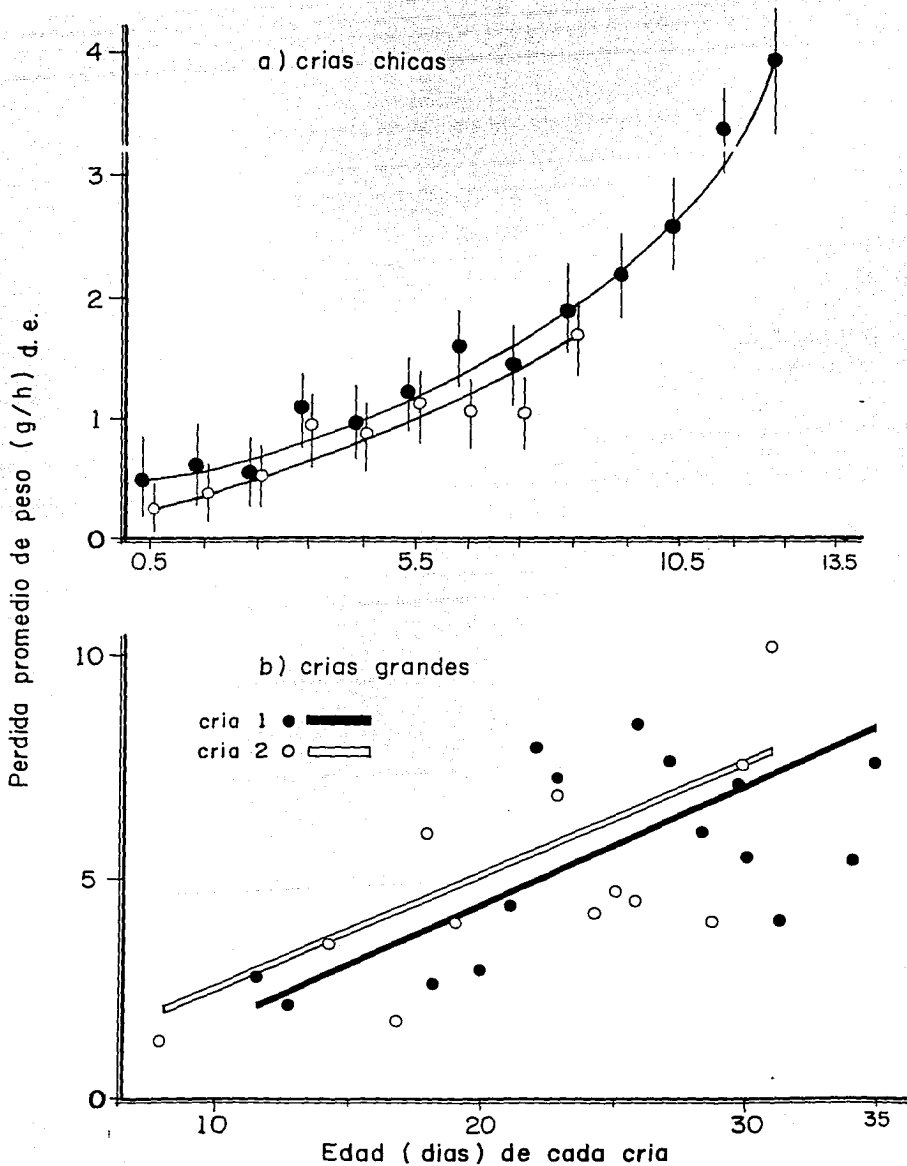


Fig. 2 PERDIDA PROMEDIO DE PESO AL DIA DE 1a. Y 2a. CRIAS.

a) Las curvas se ajustaron a "ojo".

b) Las curvas se ajustaron por minimos cuadrados.

CUADRO 1

NUMERO DE CRIAS Y DE HORAS SIN ALIMENTACION EMPLEADAS EN LA ELABORACION DE LAS TASAS DE PERDIDA DE PESO*.

Cria 1			Cria 2	
Edad (días)	No. de crias sin alimentación	Periodo (h:min)	No. de crias sin alimentación	Periodo (h:min)
0.5	2	19:02	4	41:06
1.5	5	39:54	9	89:18
2.5	5	41:04	9	76:50
3.5	7	55:30	7	65:09
4.5	7	59:16	7	68:24
5.5	9	73:30	6	55:34
6.5	9	74:38	6	58:08
7.5	9	74:10	4	38:26
8.5	9	81:12	2	15:22
9.5	9	70:48		
10.5	6	48:20		
11.5	3	21:30		
12.5	3	20:36		

* a partir del día 13.5 para las primeras crias y del día 9.5 para las segundas crias se tienen los datos de una cria/día.

Para las crias chicas todo el análisis estadístico se hizo comparando a los pollos del mismo nido a la misma edad, es decir se comparó cada día de edad de la cria 1 con el mismo día de edad de la cria 2. Por esta razón se emplearon únicamente los datos de los primeros 7 días de edad del hermano mayor y los datos de todos los días de vida (7 días) del menor de cada nido.

A las crias grandes se les comparó sin eliminar la diferencia entre hermanos debida al intervalo de eclosión de 4.0 días ya que solo se tenían datos de un día de registro para cada nido. Por lo tanto, en la interpretación de los resultados se

deberá tomar en cuenta que se están comparando hermanos en la misma fecha pero a distinta edad.

Para comparar las frecuencias de solicitud de alimento entre las crias 1 y 2, se promediaron los datos de la cria uno de cada nido para todo el periodo de crias chicas y los datos de la crias 2 de cada nido para ese mismo periodo. Estos promedios se compararon con una prueba de Wilcoxon de dos colas (Siegel, 1956). El mismo tipo de análisis se empleó para crias grandes.

Para comparar la frecuencia de alimentación por machos y hembras a ambas crias y a cada una de ellas, se transformaron las frecuencias de alimentación para cada nido, por raíces cuadradas (Sokal & Rolf, 1981) y se promedió el número total de veces que cada uno de los padres alimentó a cada una de sus crias a través de todos los días de registro. Los resultados se analizaron con análisis de varianza factorial para bloques aleatorizados (Kirk, 1968; tabla 2) tanto para crias chicas como para crias grandes.

TABLA 2

DISEÑO DEL ANÁLISIS DE VARIANZA FACTORIAL PARA BLOQUES
ALEATORIOS RBF-PQ EMPLEADO PARA DIVERSOS ANÁLISIS EN EL
PRESENTE TRABAJO

	a1 cria 1		a2 cria 2	
	b1 macho	b2 hembra	b1 macho	b2 hembra
S nido 1	-	-	-	-
S nido 2	-	-	-	-
S nido 3	-	-	-	-
S nido n	-	-	-	-

p= niveles del factor a

q= niveles del factor b

n= niveles del factor s

Para comparar la cantidad de alimento que aportaron machos y hembras a la nidada y la cantidad de alimento que recibió cada uno de los pollos integrantes de la misma, se promedió el peso total del alimento que cada padre aportó a cada una de sus crias a través de todos los días de registro. Los resultados se sometieron a un análisis de varianza para bloques aleatorizados (Kirk, 1968).

Para estimar la cantidad de alimento que recibieron tanto las crias chicas como las grandes durante la noche, se calculó con la tasa promedio de pérdida de peso al día para cada edad, el peso que cada cría debería haber perdido durante la noche si no hubiera sido alimentada. Esta cantidad se restó de la diferencia

obtenida al restar el peso de cada pollo al final de cada día de observación, de su peso al inicio del siguiente día (18:00 a 6:00h).

Aunque estoy conciente de que el gasto energético para los pollos podría no ser el mismo durante el día que durante la noche y que por lo tanto las tasas de pérdida de peso de las crías serían diferentes en cada caso, dado que no se pesó a las crías durante la noche, las tasas de pérdida promedio de peso durante el día nos proporcionan la mejor aproximación al peso perdido durante la noche.

Se promedió la masa del alimento obtenida durante las noches del periodo de crías chicas por las primeras crías de cada nido. Lo mismo se hizo para las segundas crías. Estos promedios se compararon con pruebas de Wilcoxon de dos colas (Siegel, 1956) tanto para crías chicas como para crías grandes.

Posteriormente se sumó la masa total del alimento calculada para cada una de las primeras crías durante el día con la estimación del alimento recibido durante la noche por la misma. Se promediaron las sumatorias obtenidas durante todos los días de registro por nido. Lo mismo se hizo para las segundas crías. Estos promedios se compararon con pruebas de Wilcoxon de dos colas (Siegel, 1956) tanto para crías chicas como para crías grandes.

Para calcular el tiempo que machos y hembras emplean en empollar, para cada pareja se sumó por un lado el tiempo que cada

dia el macho pasó en el nido y por el otro el tiempo que la hembra lo hizo. Con análisis de varianza para bloques aleatorizados RBF-pq (mismo diseño que para el análisis de alimentación pero con los siguientes factores: a=sexo del padre, b=edad de la primera cría, s=nido) se comparó el tiempo que los padres pasaron empollando en el periodo de crías chicas y con una prueba de T para muestras relacionadas de dos colas, el tiempo que cada padre permaneció en el nido con crías grandes.

Se deseaba calcular la masa total del alimento entregado por el macho a la nidada durante sus primeras 5 semanas de vida y la masa total del alimento entregado por la hembra a la nidada en esas mismas 5 primeras semanas. También se deseaba calcular la masa total del alimento que la primera cría recibió de sus padres para poder alcanzar los 35 días de edad y la masa total del alimento que la segunda cría recibió para alcanzar esa misma edad.

Para el periodo de crías chicas (pollos menores de 12 días) se sumaron por un lado, los promedios de la masa del alimento obtenido en cada día de edad por la primera cría, y por otro los promedios de la masa del alimento obtenido en cada día de edad por la segunda cría. Lo mismo se hizo con los promedios de la masa del alimento recibido por cada pollo durante la noche.

La masa del alimento entregado por machos y hembras a cada una de las crías durante la noche, se estimó a partir del porcentaje del alimento entregado por el macho y por la hembra, del total recibido por cada una de las crías durante el día. Se

hizo la suposición de que la misma proporción que se observó en el día se mantiene durante la noche y se sumaron los promedios diarios de día y noche obteniéndose totales para el periodo de crías chicas.

Este análisis se hizo empleando todos los días de registro de cada nido sin importar que el pollo más pequeño no alcanzara la misma edad que su hermano.

Al no contar con datos para cada día de edad entre 12 y 35 días, se obtuvo una regresión lineal por mínimos cuadrados (la recta se acerca a la forma de la curva de aumento de peso de los pollos en esta etapa del desarrollo) para el alimento recibido por primera y segunda crías durante el día y otra para la noche.

Al igual que para crías chicas, se estimó la masa del alimento entregado por machos y hembras durante la noche calculando el porcentaje que representaba el alimento entregado a las crías por el macho y el porcentaje entregado por la hembra, de la masa total del alimento recibido por cada uno de los pollos durante el día.

Se sumaron los promedios diarios de día mas noche obteniéndose totales para el periodo de crías grandes.

Finalmente se sumaron los totales de ambos periodos obteniéndose la masa total del alimento entregado por machos y hembras a las primera y segunda crías durante los primeros 35 días de su desarrollo.

II FRECUENCIA DE ALIMENTACION DE LOS MACHOS Y LAS HEMBRAS A LAS 1a. Y 2a. CRIAS EN 1982.

Drummond, Castillo y Chavez Peón (1983) observaron 7 nidos con 2 pollos cada uno, localizados frente a la playa de las Monas, cada tercer día y continuamente durante las horas de luz, desde poco después del nacimiento de la segunda cría hasta que ésta cumplió 60 días. Se registró la frecuencia absoluta de alimentación de cada padre a cada cría.

Las observaciones conductuales las hicieron dos observadores que se alternaban cada 2 horas de 06:00 a 18:00 h. Periódicamente se hicieron pruebas de confiabilidad interobservador para asegurar la consistencia de los criterios utilizados. Se pintó la cabeza de los pollos para facilitar su identificación.

Los datos obtenidos se emplearon, en el presente estudio, para comparar la alimentación de machos y hembras. Se dividió el desarrollo de las crías en intervalos de 10 días empezando desde la fecha estimada de eclosión. Se calculó la frecuencia promedio diaria para cada cría. Se compararon con pruebas de Wilcoxon de dos colas (Siegel, 1956) por un lado, la frecuencia con que machos y hembras alimentaron a sus crías durante los primeros 10 días de vida de la nidada y por otro, la frecuencia de alimentación de machos y hembras de los 11 a 60 días de edad de los pollos con pruebas de Wilcoxon de dos colas (Siegel, 1956).

En esta forma, con la adición de los datos obtenidos en 1982 logramos abarcar un periodo más largo del desarrollo de los pollos, llegando a cubrir la mayor parte del periodo del cuidado paterno.

3 RESULTADOS

3.1 Efectos de la Manipulación en las Crias de la Muestra

Los bobos de patas azules cuando tienen crías, aún al ser perturbados por un intruso, difícilmente abandonan el nido. Pienso que durante el presente estudio las aves se habituaron fácilmente a nuestra presencia y el observador no causó un efecto aparente en su conducta social excepto en el momento de sacar y volver a colocar a los pollos en su nido, o cuando tenía que hacer a un lado a los padres quienes regresaban inmediatamente a su posición original.

Para investigar si el manejo había perturbado en forma significativa a los pollos de la muestra, comparé visualmente sus curvas de crecimiento con curvas de crecimiento patrón obtenidas de 30 nidos no manipulados del mismo año. Encontramos que las crías de nuestra muestra crecían con tasas por debajo de las patrón y que las diferencias entre las crías 1 y 2 eran mayores (fig 3). Sin embargo, el patrón de diferencias entre primera y segunda crías no se vió afectado cualitativamente.

Este resultado demostró que el manejo había interferido con la alimentación normal de las crías. A fin de conocer el grado de perturbación, dividimos los 30 nidos no manipulados en aquellos con crecimiento rápido, medio y lento. Se eliminó el grupo de crecimiento medio para hacer más evidentes las diferencias y

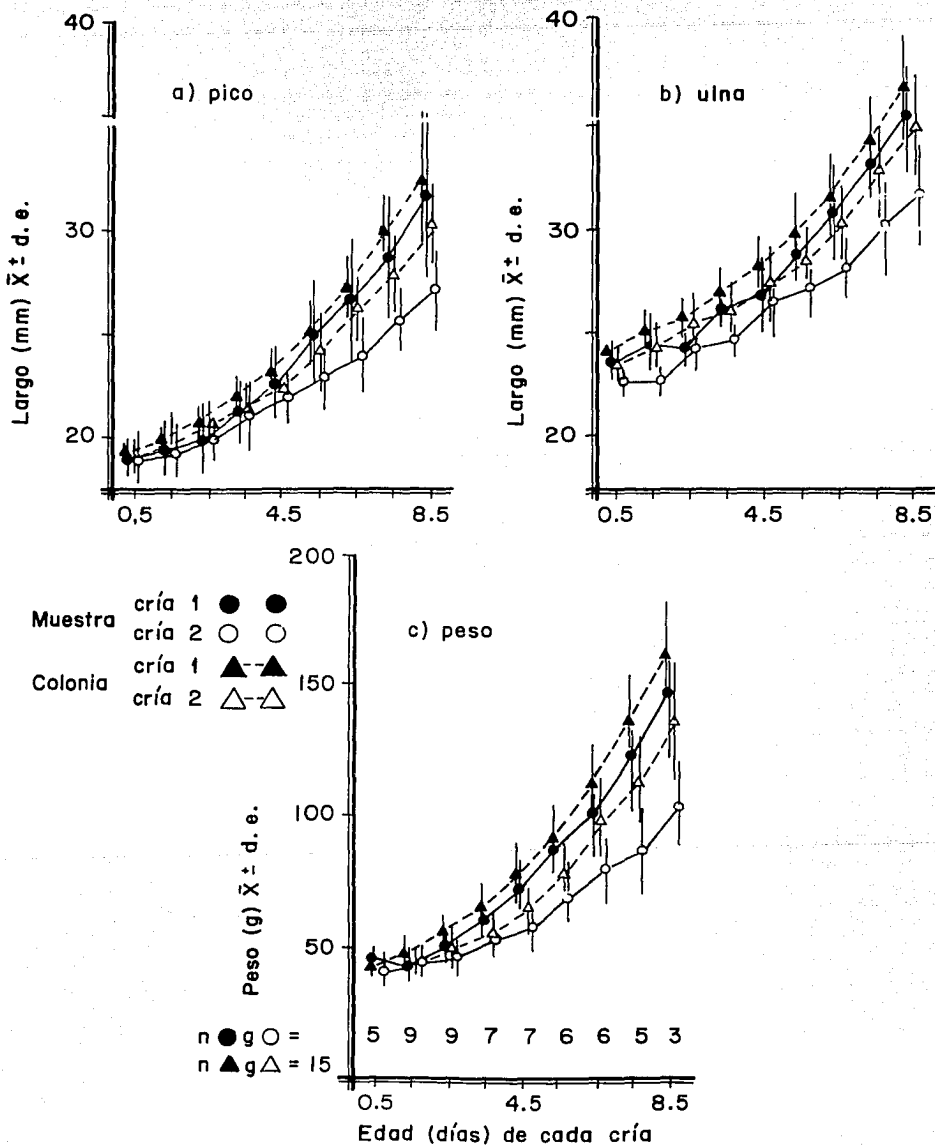


Fig. 3 Comparación de 3 medidas de crecimiento de las crías de la muestra con crías no manipuladas.

contrastamos la curva de crecimiento de la muestra con las otras dos. Así pudimos observar que los pollos de la muestra tenían tasas de crecimiento parecidas a los pollos de los nidos de crecimiento lento, aunque ligeramente más altas (fig 4).

Me preocupaba el hecho de que la diferencia en el peso entre las crías 1 y 2 de la muestra parecía ser más amplia que la misma diferencia en los nidos que no habían sido sometidos a manipulación. Se compararon con pruebas de T para muestras no relacionadas de dos colas (Hays, 1973), las diferencias absoluta y porcentual en el peso de las crías 1 y 2 de los nidos con crecimiento rápido durante su primera semana de vida contra aquellos de crecimiento lento en el mismo periodo, no encontrándose diferencia significativa en ninguno de los dos casos (absoluta: $n=10$, $t=-0.504$, $p=0.62$; $n=10$, $t=-0.338$, porcentual: $p=0.739$ respectivamente). Posteriormente se compararon las diferencias absoluta y porcentual en el peso de las crías 1 y 2 de nuestra muestra en el día 3 de edad con la diferencia de peso de las crías 1 y 2 del grupo de crecimiento lento en su 3er día (absoluta: $n=19$, $t=0.771$, $p=0.451$; porcentual: $n=19$, $t=0.662$, $p=0.517$). Lo mismo se hizo para el día 7 y en ninguno de los 2 casos se encontraron diferencias significativas (absoluta: $n=16$, $t=1.916$, $p=0.076$; porcentual: $n=16$, $t=1.893$, $p=0.079$).

Esto significa que aunque el tratamiento afectó el crecimiento de las crías de la muestra no lo hizo en forma

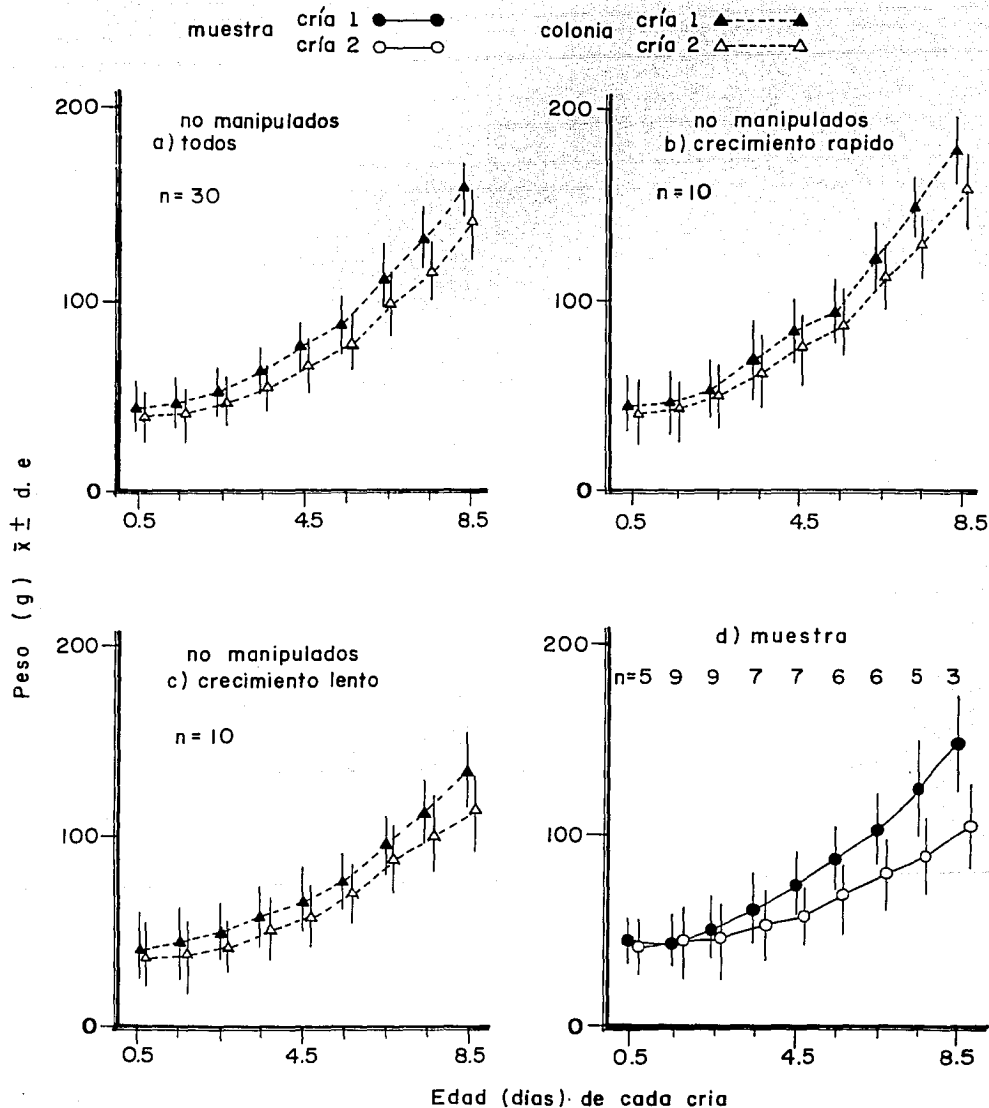


Fig. 4. Comparación del crecimiento de los pollos de la muestra con pollos de nidos que no fueron manipulados. Los nidos de la colonia se dividieron en crecimiento rapido y lento, eliminando a los de crecimiento intermedio para hacer más evidentes las posibles diferencias.

significativa pues crecieron en forma parecida a otras crías de la colonia que no habían sido manipuladas.

3.2 Comparación de la Inversión de los Machos y las Hembras en Cada Cría

a) Frecuencia de alimentación

El análisis de varianza de la frecuencia de alimentación de crías chicas reveló un efecto significativo en la dirección esperada para el factor identidad de la cría, pero no mostró diferencias significativas en los factores sexo del padre ni en la interacción identidad de la cría-sexo del padre (cría-sexo, $F=2.48$, $p>0.05$, $gl=1,24$). El análisis de varianza de la frecuencia de alimentación para crías grandes mostró efectos significativos para los factores principales, sexo del padre (la madre alimentó más frecuentemente) e identidad de las crías (la mayor recibió alimento más frecuentemente) y no hubo una interacción significativa entre estos dos factores (cría-sexo, $F=0.83$, $p>0.25$, $gl=1,42$).

Durante los primeros 7 días de edad de la nidada no se encontró una diferencia significativa en el promedio de las frecuencias de alimentación de machos y hembras a ambos pollos (sexo, $F=1.16$, $p>0.1$, $gl=1,24$; fig 5). En cambio, la hembra dió de comer significativamente más veces que el macho a crías grandes (sexo, $F=15.08$, $p<0.001$, $gl=1,42$; fig 6).

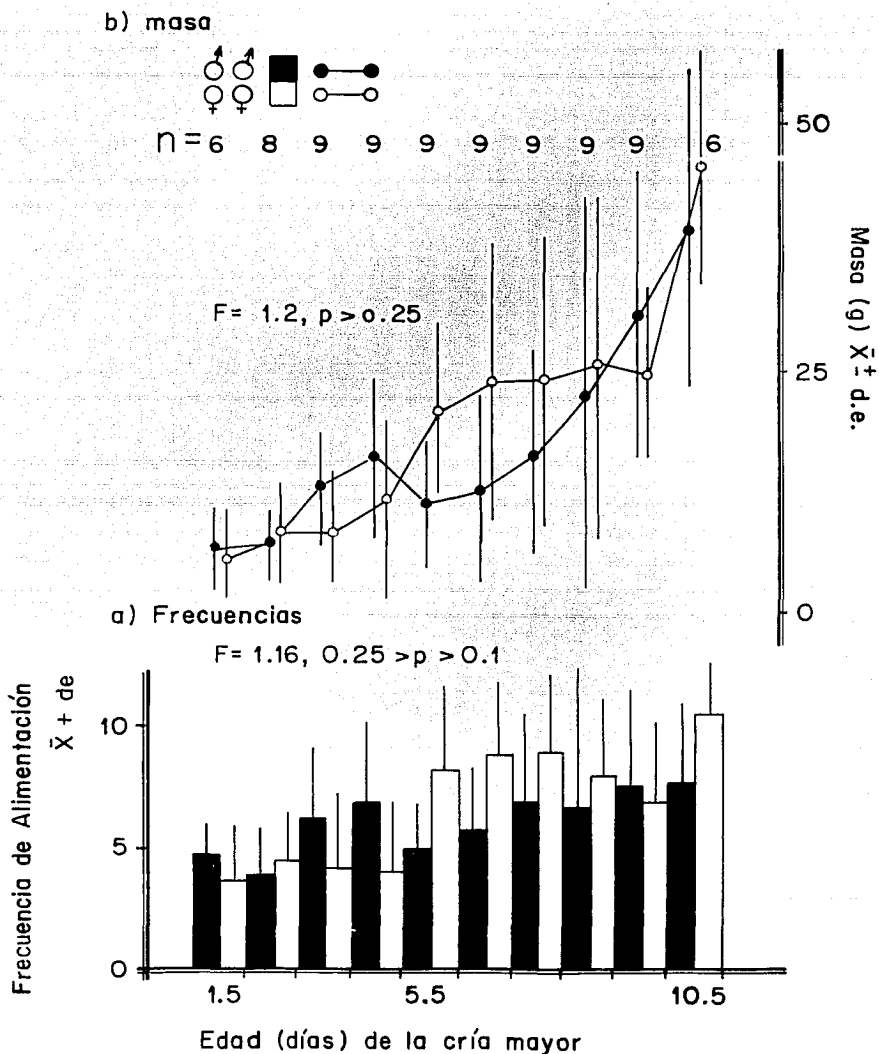
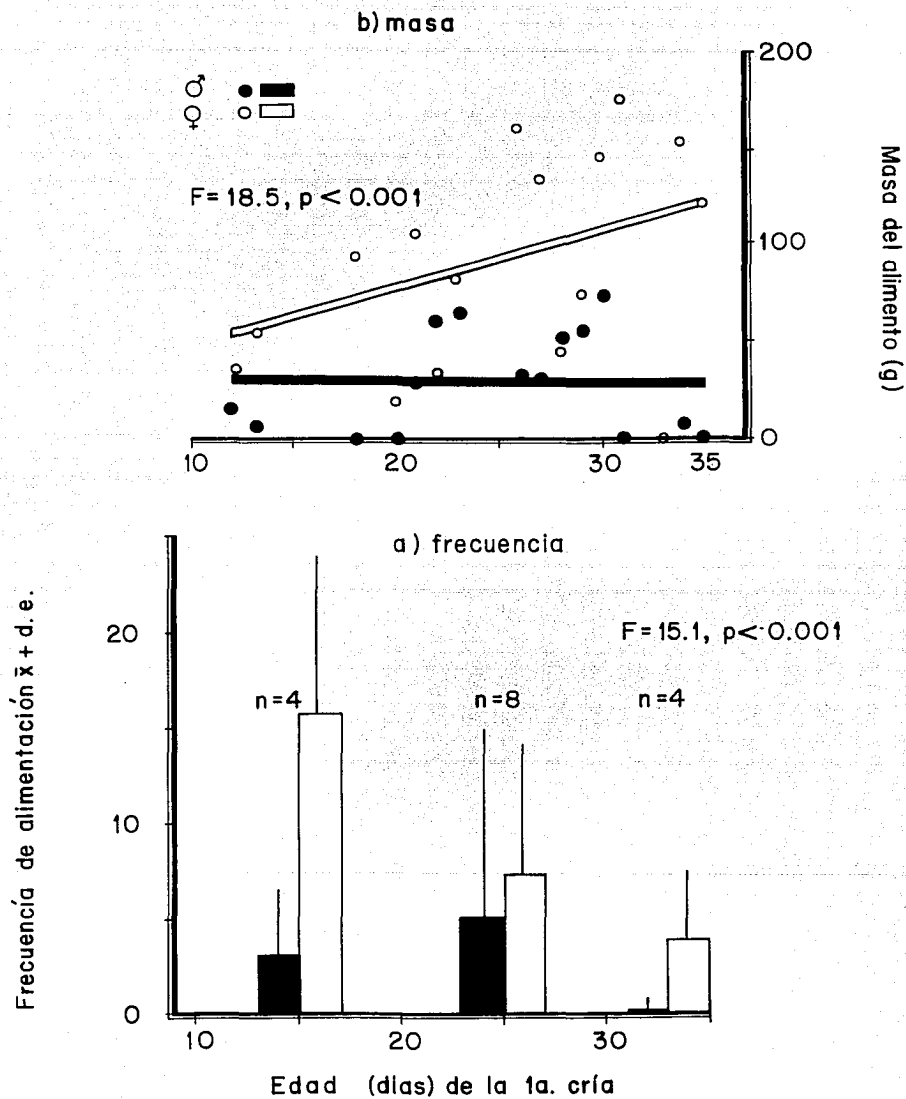


Fig. 5 Frecuencia y Masa de Alimento entregado diariamente por machos y hembras a sus crías. Se añadieron las alimentaciones a las crías 2 conforme nacían éstas.



La frecuencia con que machos y hembras alimentaron a sus crías aumentó en forma gradual durante los primeros 10 días de vida de la primera cría, posteriormente la frecuencia con que lo hizo el macho disminuyó, llegando a ser aproximadamente a los 30 días casi nula. La frecuencia de alimentación por la hembra siguió aumentando aproximadamente hasta el día 20 y después empezó a disminuir (figs 5 y 6).

Los datos de 1982 indican que también en ese año, ambos padres alimentaron a sus hijos con frecuencias parecidas durante los primeros 10 días de edad de la primera cría (fig 7). La prueba de Wilcoxon no mostró una diferencia significativa ($n=6$, $t=-6$, $p>0.05$). Posteriormente, entre el 10o y el 60o día la hembra alimentó a las crías más frecuentemente que el macho ($n=6$, $t=0$, $p=0.05$) aportando el 70.5% de la alimentación de las crías en este periodo. La frecuencia de alimentación del macho empezó a disminuir progresivamente, alrededor del 20o día, al igual que la de la (fig 7).

b) Masa del alimento transferido durante el día

El análisis de varianza para la masa de alimento para las crías chicas indicó que los efectos no fueron significativos para ninguno de los factores principales ni para la interacción entre ellos (cria-sexo, $F=0.40$, $p>0.5$, $gl=1,24$). El ANOVA para crías grandes mostró diferencias significativas para los dos factores principales, pero la interacción entre ellas no fue significativa (cria-sexo, $F=3.47$, $p>0.05$, $gl=1,42$).

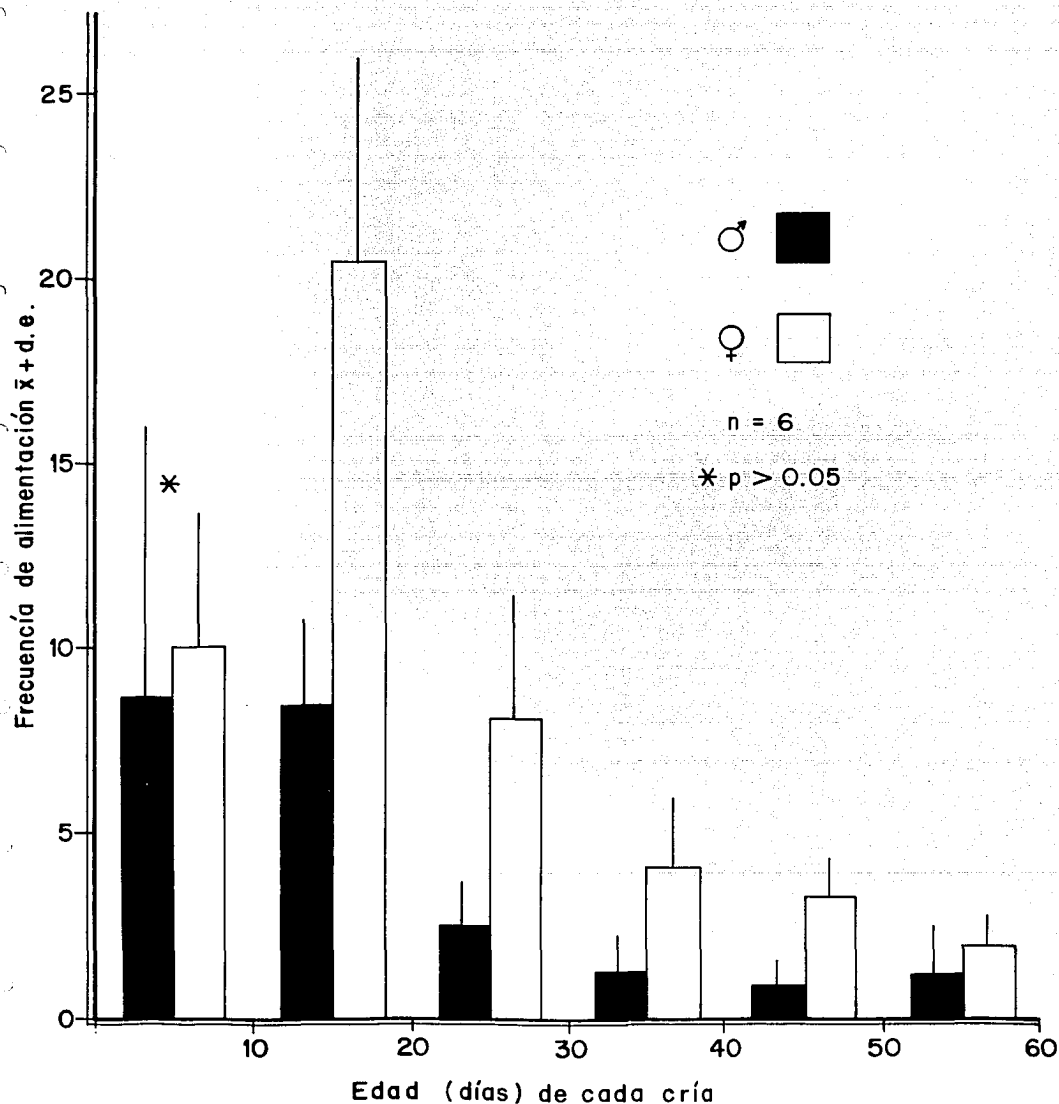


Fig. 7 Cambio en la frecuencia de Alimentación de Machos y Hembras con el tiempo. La edad de los pollos se dividió en intervalos de 10 días empezando el supuesto día de eclosión.

Durante los primeros 7 días de vida de los pollos, ambos padres aportaron masas de alimento similares a sus crías (sexo, $F=1.2$, $p>0.25$, $gl=1,24$; fig 5) y esta cantidad fue aumentando en forma progresiva y de manera parecida por ambos padres.

La diferencia en la masa del alimento que cada padre aportó a las crías grandes fue amplia y significativa (sexo, $F=18.47$, $p<0.001$, $gl=1,42$; fig 6). La proporción del alimento que el padre transmitió a la nidada se mantuvo mas o menos constante, mientras que la madre siguió incrementando su aporte de comida representando a los 35 días según una regresión lineal, el 81% de la alimentación de los pollos.

c) Tiempo de empollamiento y cuidado de las crías

En la etapa de crías chicas el análisis de varianza mostró una diferencia significativa en el tiempo que machos y hembras pasaron empollando al día (sexo, $F=23.17$, $p<0.001$, $gl=1,105$; fig 8) y además mostró una interacción significativa entre la edad de las crías-sexo del progenitor ($F=38.09$, $p<0.001$, $gl=7,105$). En la fig 8 aparece una diferencia consistente a partir del día 4, por lo que se realizaron pruebas de T independientes para antes y después de este día. Durante los primeros 4 días después de la eclosión del primer huevo, el tiempo de empollamiento de ambos sexos fue similar ($n=9$, $t=0.62$, $p>0.05$) pero a pesar de que del 5o al 11o día, la hembra empolló 1.3 veces más tiempo que el macho (Hembra, $\bar{x}=409.10$ h al día y macho, $\bar{x}=311.29$ h al día) la diferencia no fue significativa ($n=9$, $t=1.0$, $p>0.05$; fig 8).

Para las crías grandes, el tiempo que machos y hembras estuvieron en el nido fue similar ($n=15$, $t=1.78$, $0.1 > p > 0.05$) y se mantuvo mas o menos constante para cada uno de los padres entre los días 11 y 35 de la primera cría (fig 8). El tiempo que ambos adultos permanecieron juntos en el nido representó el 33.87% del día.

3.3 Comparación entre la Primera y la Segunda Crías

Es importante volver a señalar que el análisis para el periodo de crías chicas se hizo comparando la misma edad de las crías 1 y 2, pero que para el periodo de crías grandes se compararon a los pollos a distinta edad, es decir que no se eliminó el efecto del intervalo de eclosión.

a) Solicitud de alimento

Se comparó la frecuencia de solicitud de alimento entre la cría 1 y la cría 2 y la diferencia encontrada fue pequeña y no significativa tanto para crías chicas ($n=7$, $t=0.37$, $p>0.5$; fig 9) como para crías grandes ($n=15$, $t=0.15$, $p>0.5$; fig 10), manteniéndose una tasa de solicitud casi constante durante los primeros días de vida de ambas crías y posteriormente, a partir del 10o día, disminuyendo paulatinamente.

b) Frecuencia de alimentación

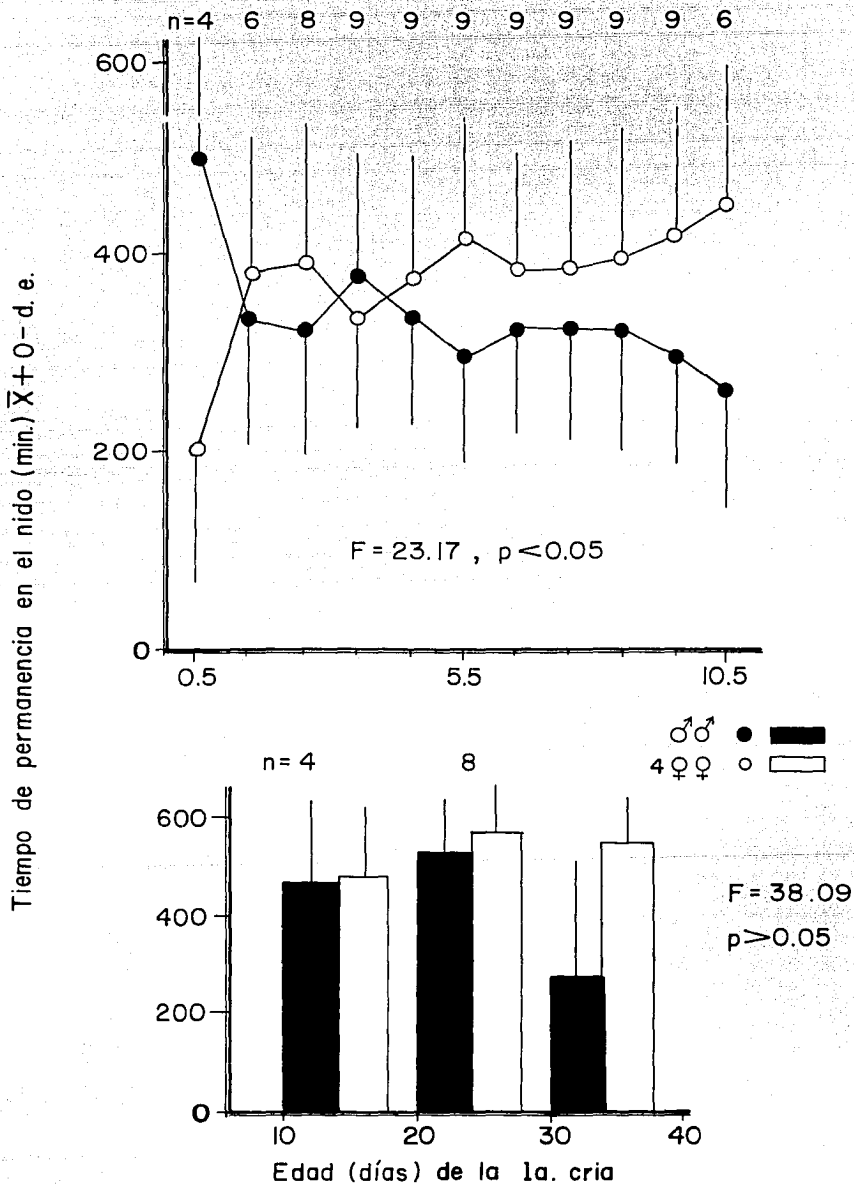


Fig.8 Cambio en el tiempo de empollamiento por machos y hembras.

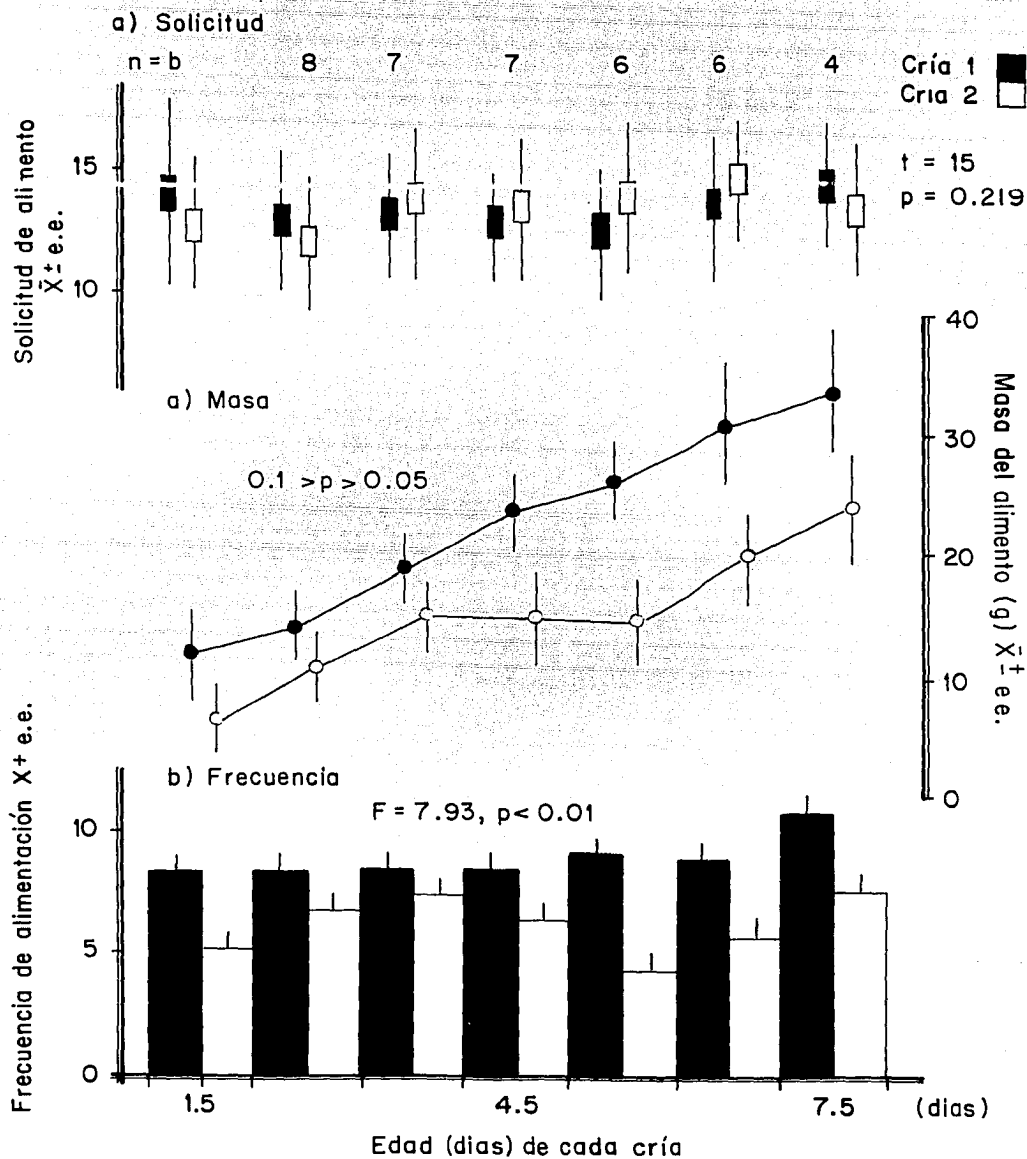


Fig. 9 Solicitud de Alimento, Frecuencia de Alimentación y Masa del Alimento Recibido diariamente por cada Cría. Se comparó a los pollos a la misma edad para eliminar el efecto del intervalo de eclosión.

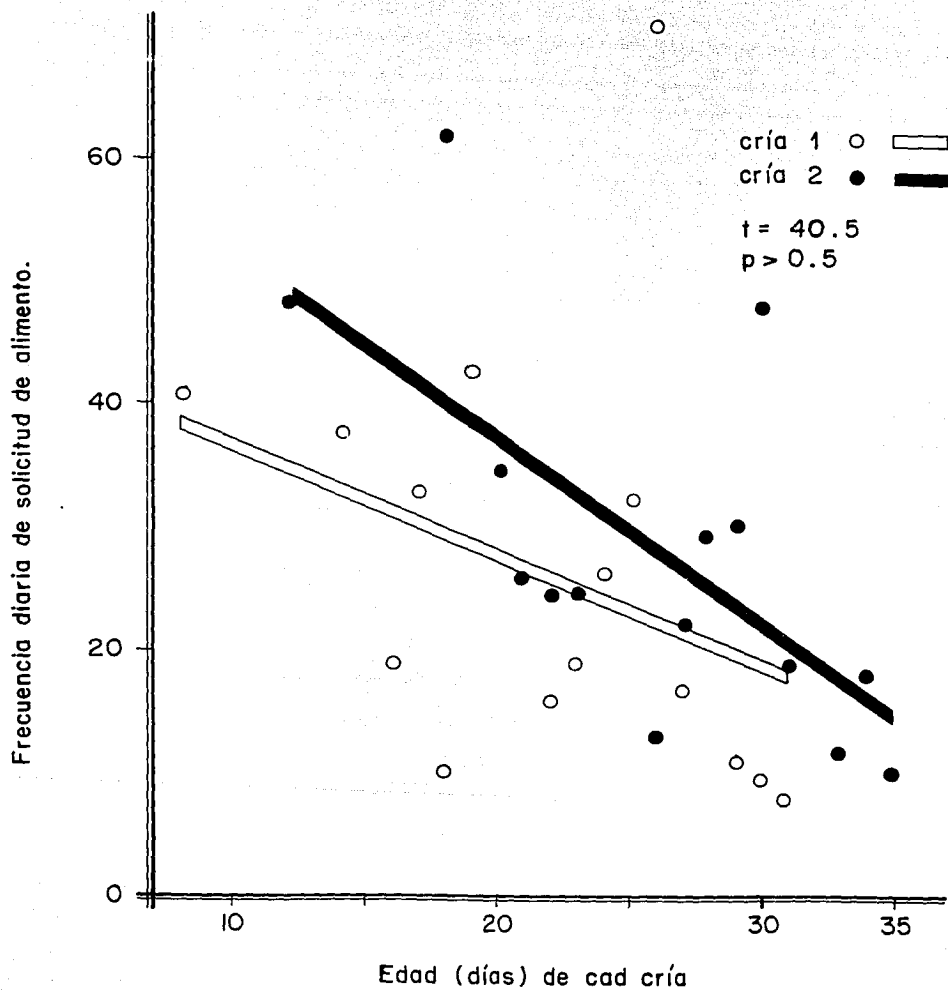


Fig. 10 Solicitud de alimento de cada cría. Las rectas son regresiones lineales por mínimos cuadrados $r_1^2 = 0.3$, $r_2^2 = 0.11$

b) masa

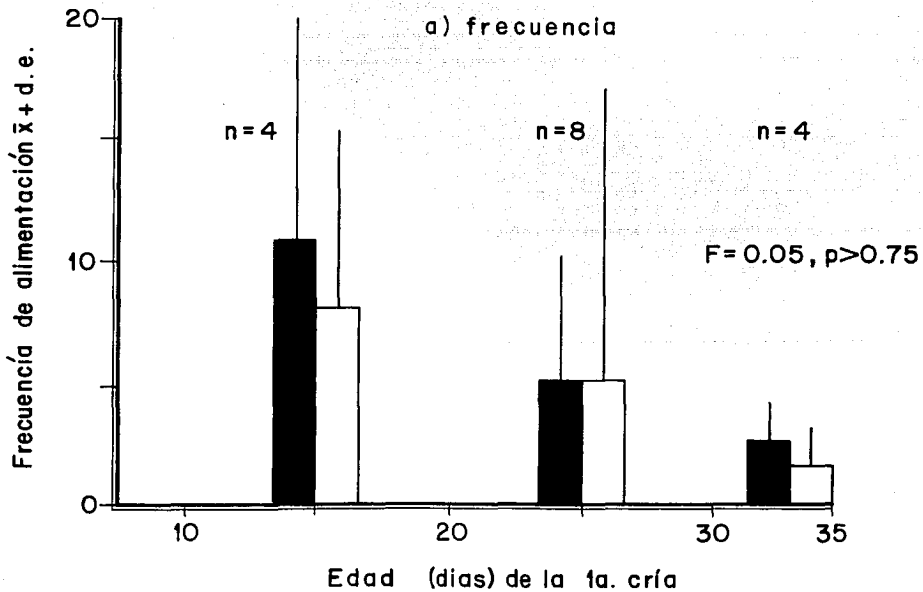
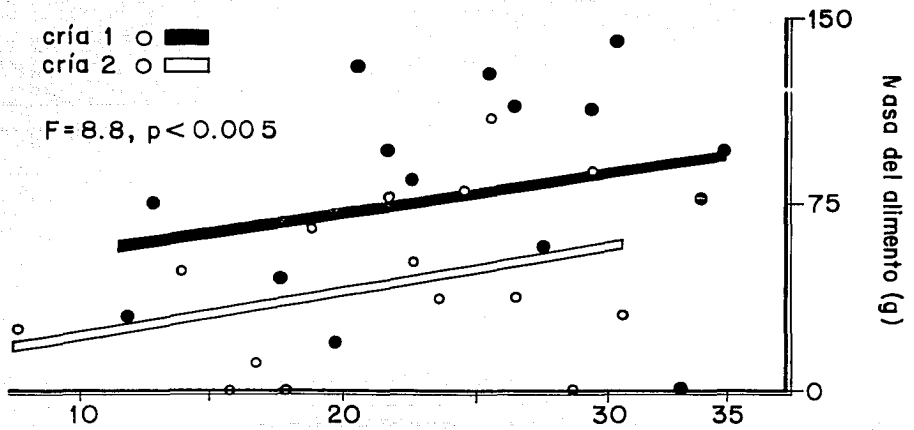


Fig. 11 Frecuencia y masa del alimento recibido por cada cría. Alimento recibido por la cría 1 los días 12 a 35 y por la cría 2 los días 8 a 31. $r_1^2 = 0.039$, $r_2^2 = 0.139$.

Como ya lo habíamos mencionado, el análisis de varianza de la frecuencia no reveló una diferencia significativa en el factor sexo del padre, pero mostró una diferencia grande y significativa en la frecuencia con que las primera y segunda crías recibieron alimento en sus primeros 7 días de vida (cria, $F=7.93$, $p<0.01$, $gl=1,24$). En ellos la frecuencia de alimentación para el hermano mayor fue en promedio, 26.11% mayor que la de su hermano menor (fig 9).

En cambio, para crías grandes la diferencia entre sexos si fue significativa, mientras que las primera y segunda crías recibieron alimento con una frecuencia parecida (cria, $F=0.048$, $p>0.75$, $gl=1,42$; fig 11).

c) Masa del alimento recibido durante el día

En el análisis de varianza de la masa de alimento no se encontraron diferencias significativas ni en el factor sexo del padre ni en la cantidad de alimento recibida por cada una de las crías en sus primeros 7 días de vida (cria, $F=3.41$, $0.1>p>0.05$, $gl=1,24$; fig 9), aunque la primera recibió en promedio 20.22% más alimento que la segunda. Sin embargo, la probabilidad de obtener todos los siete promedios de la primera cría superiores a los de la segunda cría (fig 9) es menos de 0.01 (prueba de los signos, $n=7$, $t=7$), bajo la hipótesis nula de que primera y segunda crías no difieren.

De los 10 a los 35 días de edad de la primera cría, hubo una diferencia significativa en la masa del alimento que cada sexo

proporcionó y fue la primera cría quien recibió mayor masa de alimento (crias, $F=8.82$, $p<0.005$, $g1=1.42$; fig 11). Entre el 10o y 35o día, el pollo mayor recibió en promedio 39.7% más comida que su hermano durante el día.

d) Masa del alimento recibido durante la noche

Al comparar la cantidad de alimento que cada cría obtuvo durante la noche, no se encontró una diferencia significativa para crías chicas ($n=8$, $t=11$, $p>0.05$; fig 12). El alimento que recibió la primera cría durante la noche representó, en promedio, el 38.86% del alimento total que recibió durante el día completo (24 horas), mientras que el alimento que recibió la segunda cría durante la noche, representó en promedio, el 43.98%.

Ya que en el periodo de crías grandes no se observaron los mismos nidos a través de varios días seguidos, en este análisis nuestra muestra se vió muy reducida ya que únicamente empleamos los datos de aquellos pollos a los que se les había pesado dos días seguidos. La prueba de Wilcoxon mostró que también en este periodo ambos pollos recibieron cantidades de alimento similares en la noche ($n=7$, $t=10$, $p>0.05$; fig 12). Para el pollo 1 el alimento recibido durante la noche significó el 61.36% del que obtuvo durante el día completo (24 horas), mientras que para la cría 2 la comida que recibió durante la noche representó el 79.67%.

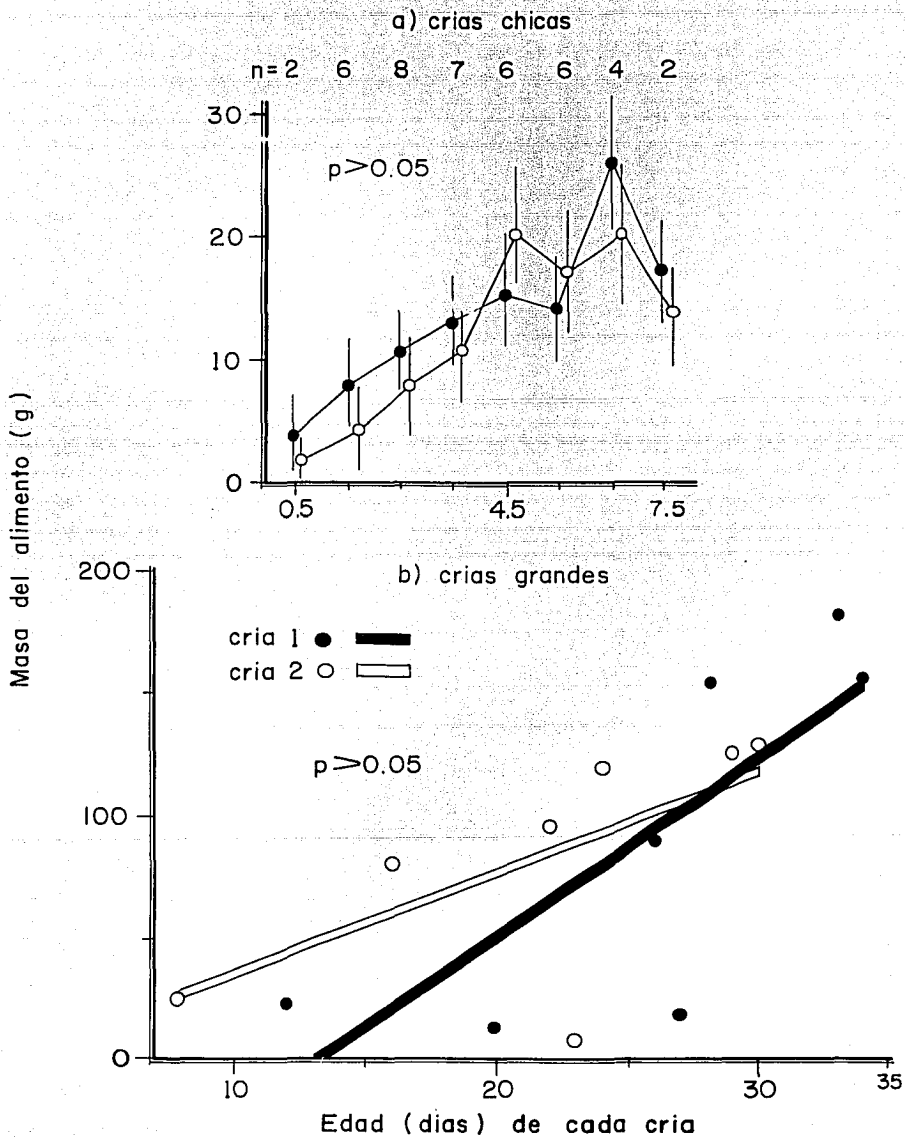


Fig. 12 Estimación de la masa del alimento recibida por las crias 1 y 2 durante la noche. La estimación se hizo a partir de la diferencia entre el ultimo peso del día y el primero del siguiente día y de la tasa promedio de pérdida de peso para esa edad. $r_1^2 = 0.61$, $r_2^2 = 0.446$

La suma de la masa de alimento recibida por cada una de las crías en el día con la estimación hecha de la masa recibida durante la noche mostró que para crías chicas el hermano mayor recibió el primer día de vida y durante toda la primera semana más alimento que su hermano siendo la diferencia significativa ($n=9$, $t=-5$, $p<0.05$). Para crías grandes la cantidad recibida fue parecida ($n=7$, $t=-3$, $p>0.05$; fig 12).

e) Masa total de alimento entregado por los padres a sus crías

Finalmente tenemos que para que el hermano mayor llegara a la edad de 12 días, el macho le proporcionó en promedio 332.26 g de alimento, mientras que la hembra le dió de comer en promedio 372.2 g, es decir que una primera cría de 13 días de edad ha recibido en promedio 704.5 g de alimento en su vida. Mientras que para que una segunda cría llegue a los 8 día de edad el macho debe proporcionar en promedio 105.09 g de alimento y la hembra 169.03 g, es decir que se necesitan 274.12 g para que alcance los 9 días de edad. En total para este periodo (0 a 12 días) el macho aportó un promedio de 437.35 g de comida a la nidada y la hembra 541.3 g (tabla 3).

Durante el periodo de crías grandes (12 a 35 días), el macho alimentó al pollo mayor con un promedio de 643.24 g de comida y la hembra lo hizo con 2917.6 g. Al hermano menor el macho le dió en promedio 977.76 g de alimento y la hembra 2425.91 g. Es decir

que una primera cría de 35 días ha recibido, en promedio 3560.84g y una segunda cría de la misma edad ha recibido en promedio, 3403.67 g. En total el macho aportó 1621.0 g de comida a la nidada mientras que la hembra proporcionó un promedio de 5343.51g (tabla 3).

En general, si sumamos el periodo de crias chicas con el de crias grandes, tenemos que el macho le dió un promedio de 975.5 g de alimento a la primera cría para que llegara a la edad de 35 días, mientras que la hembra le dió en promedio 3289.83g. Esto es que para que una cría alcance los 35 días de edad debe recibir un promedio de 4265.3 g de alimento. A la segunda cría el macho le dió de comer en promedio 1082.85 g para que alcanzara los 31 días de edad y la hembra 2594.94 g, esto es que consumió 3677.79 g de alimento. Sumando lo que cada padre aportó a sus dos crias tenemos que, el macho dió a la nidada durante sus primeros 35 días de vida un promedio de 1850.4 g de alimento y la hembra 5409.2 g (cuadro 3 y figura 13).

CUADRO 3

MASA TOTAL DEL ALIMENTO ENTREGADO POR MACHOS Y HEMBRAS A LAS
PRIMERA Y SEGUNDA CRIAS.

		cria 1	cria 2	total
crias chicas	♂♂	332.26	105.09	437.35
	♀♀	372.23	169.03	341.3
crias grandes	♂♂	643.24	977.76	1621.0
	♀♀	2917.6	2425.91	5343.57
total		4265.33	3677.79	

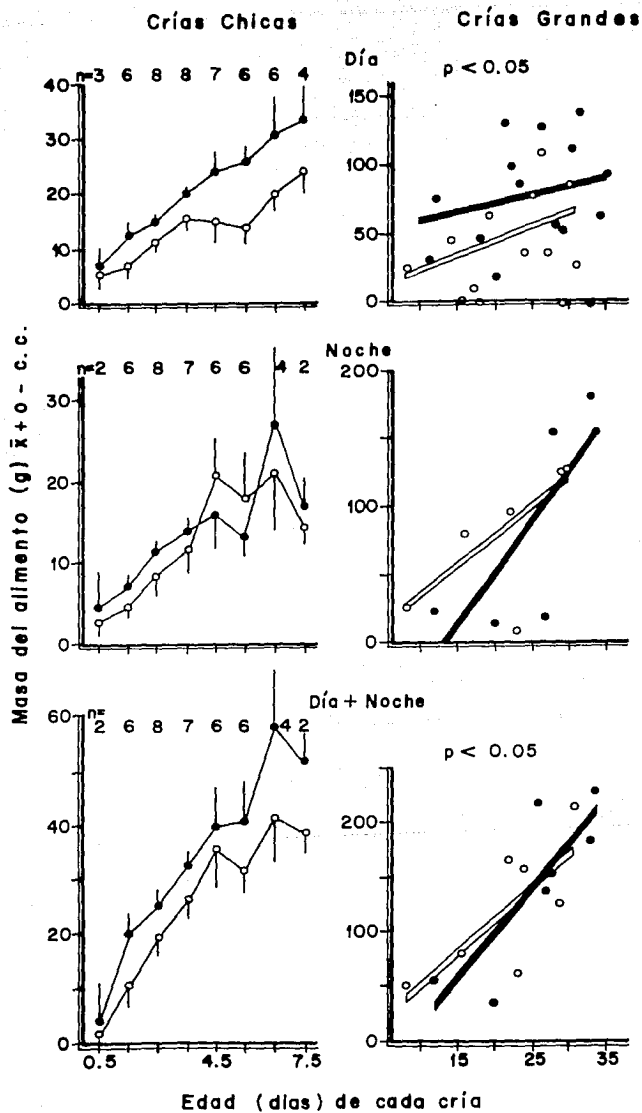


Fig. 13 Comparación de la masa del alimento recibido por cada cría durante sus primeras 5 semanas de vida.

4 DISCUSION Y CONCLUSIONES

Nelson (1978) propuso que durante la temporada reproductiva machos y hembras del bobo de patas azules se alimentan en diferentes zonas (pero no aportó datos) y alimentan a sus crías en forma diferente. Sugirió que el macho alimenta en mayor proporción que la hembra a las crías pequeñas, pues al alimentarse cerca de la costa puede hacer viajes más rápidos. Posteriormente sería la hembra, que pesca en zonas más alejadas y por lo tanto, con viajes más largos, la que traería comida más voluminosa aunque menos frecuentemente, quien daría mayor cantidad de alimento a la nidada.

En el presente estudio no se encontraron diferencias significativas ni en la frecuencia ni en la masa del alimento entregada a los pollos por cada padre en los primeros 10 días de vida de los crías. Durante este periodo la cantidad de comida que tanto machos y hembras proporcionaron a la nidada se incrementó con la edad de los pollos. Al alcanzar las crías los 12 días, el macho dejó de incrementar su aportación de alimento llegando a ser en promedio, 34.21% mayor la masa de alimento entregada por la hembra a la nidada durante sus primeros 35 días de vida que la que proporcionó el macho. A partir de los 12 días de edad de la la cría, la hembra aportó el 81% del alimento de las crías.

La explicación dada por Nelson podría ser correcta. Parece probable que el que sea la hembra la que alimenta a sus crías con

mayor frecuencia y que les proporcione mayor cantidad de alimento que el macho, esté asociado a diferencias en sus hábitos de pesca, si tomamos en cuenta el hecho de que se han encontrado diferencias en las especies y tamaño de los peces que componen la dieta de machos y hembras (Camacho J.C., en prep.), pero se necesita más información sobre los sitios en que cada uno suele pescar para poder afirmarlo.

Tomando en cuenta únicamente la frecuencia de alimentación y la cantidad de comida entregada a las crías, podemos decir que la inversión del macho del bobo de patas azules en la alimentación de las crías es menor que la de la hembra, quien durante los primeros 35 días de edad de la nidada aportó en promedio, 2.92 veces más masa de alimento que el macho.

Nelson (1978) basó su suposición de los diferentes hábitos de pesca de machos y hembras del bobo de patas azules en el tiempo que cada sexo está ausente del nido. En este trabajo se encontró que la hembra pasó significativamente más tiempo al día que el macho empollando en el período de crías chicas, pero el tiempo que machos y hembras pasaron cuidando a sus crías en el período de crías grandes fue similar. Al contrario de lo reportado por Nelson, el tiempo que tanto machos como hembras pasaron en el nido parece aumentar con la edad de los pollos.

Considero que los padres deben aumentar el tiempo que pasan en el nido, ya que los pollos al crecer comienzan a desplazarse en actividades de juego y exploración aumentando las

posibilidades de encuentros con otros individuos adultos por los que pueden ser agredidos. Posiblemente sea esta la razón de que en la etapa de crias grandes ambos padres pasaron la mayor parte del día en el nido (considerando a las crias como centro del nido; González y Osorno, 1987) y en muchas ocasiones el macho estuvo con un pollo mientras la hembra se quedó con el otro.

La gran cantidad de tiempo que los padres pasaron en el nido se puede atribuir a que aparentemente, 1985 resultó una buena temporada (elevado éxito reproductivo) por la gran cantidad de alimento que al parecer se encontraba cercano a la zona de anidación (según los pescadores de los alrededores de la isla). Si consideramos que el alimento era abundante cerca de la colonia, podemos pensar que los padres necesitaban menos tiempo para buscar alimento y por lo tanto, podían pasar más tiempo al cuidado de sus crias.

No podemos decir que la inversión paterna sea mayor por machos o hembras sin tomar en cuenta todos los aspectos relacionados. En este trabajo se encontró que la hembra contribuyó con más alimento a las crias y que empleó una mayor proporción de su tiempo en el cuidado de la nidada del que invirtió el macho. Por otra parte, González y Osorno (1987) encontraron que el macho defiende más activamente (mayor frecuencia y a mayor distancia) que la hembra el territorio. Dado esto, podemos concluir que existen diferencias en el papel que desempeñan en la defensa del territorio, en la intensidad de la agresión, y en el cuidado paterno por machos y hembras del

bobo de patas azules, aunque no podemos asegurar que la inversión paterna de alguno de los sexos sea mayor porque aun hace falta cuantificar otros aspectos de dicha inversión.

La solicitud de alimento de las crías es un estímulo importante en las primeras etapas del crecimiento para inducir la regurgitación en los padres, además de propiciar la coordinación padre-hijo durante la transferencia de alimento (Montevecchi, 1980). Podríamos esperar una fuerte correlación entre la intensidad de la solicitud de alimento y la frecuencia y masa de comida recibida por las crías: a mayor solicitud, más alimento recibido.

Se encontró que ambas crías solicitaron alimento con frecuencia parecida y no recibieron cantidades similares de comida, fue la primera la que más recibió. Es posible que la diferencia en la cantidad de alimento recibida por cada una de las crías se deba a que por ser de mayor tamaño y solicitar alimento en forma más conspicua, el hermano mayor provea un estímulo más fuerte (Drummond et al., 1986) y a que él mismo interfiriera en la alimentación de su hermano. Algunas veces se observó a las crías dominantes interceptar algún intento de los padres por alimentar a la cría subordinada en sus primeros días de vida cuando la habilidad motora de la más pequeña era muy poca.

Trivers y Willard (1973) sugirieron que se podría esperar una desviación en la inversión de los padres a crías de diferente sexo, cuando es más costoso criar a alguno de los dos, como es el caso del bobo de patas azules dado el mayor tamaño de la hembra. En este caso, a pesar de que no pudimos determinar el sexo de los pollos de la muestra, no podemos suponer que ésta sea la explicación a la diferencia en la asignación del alimento entre primera y segunda crías, pues se ha visto que no son siempre los pollos de un mismo sexo los que eclosionan en primer lugar (Drummond et al., en prensa).

La comparación del crecimiento de las crías de la muestra arrojó una diferencia mayor entre primera y segunda crías, que la encontrada en el crecimiento de pollos no manipulados. Este resultado nos hace pensar que la diferencia observada entre la cantidad de alimento que recibió la primera cría desde la eclosión durante el día (20.22%), en comparación con la que recibió su hermano menor, pudo haber sido una exageración provocada por la manipulación a la que se sometió a los pollos.

Nelson (1978) supuso que las crías del bobo de patas azules son alimentadas durante la noche. El presente trabajo no solo confirma esta suposición, sino que la cantidad estimada de alimento que los pollos recibieron durante la noche resultó ser una proporción importante del alimento recibido durante un día completo. Es probable que la gran cantidad de alimento que recibieron las crías grandes durante la noche se debiera a que no se les molestaba durante estas horas.

El análisis de la estimación de alimento recibido por las crías durante la noche mostró una tendencia diferente a la mostrada en el análisis del alimento recibido por las crías durante el día. Tanto en el periodo de crías chicas como en el periodo de crías grandes, las diferencias en el alimento recibido por las crías durante la noche no fueron significativas, aunque parece notarse una tendencia a que la cría 2 reciba más alimento que su hermano mayor. Además, pienso que si tomamos en cuenta que se comparó a las crías grandes a diferentes edades, las posibles diferencias en la cantidad de alimento recibido por cada uno de los pollos pudieron quedar enmascaradas ya que en esta forma se exagera la cantidad de alimento recibido por la primera cría en comparación con la recibida por su hermano de menor edad. Por otro lado, la cantidad de alimento que recibe la cría 2 durante la noche representa un mayor porcentaje del alimento recibido en un día completo que el que representa para la cría 1.

El pollo mayor es alimentado en mayor proporción que su hermano, en frecuencia y masa del alimento entregado, durante las horas de luz tanto en la etapa de crías chicas (20.22% más) como en la de crías grandes (39.7% más), mientras que por la noche la diferencia en la cantidad de alimento que recibe cada una no es tan grande en crías chicas y la relación parece invertirse en crías grandes. Los bobos de patas azules son poco activos y silenciosos durante la noche, lo que me hace suponer que responden a la ausencia de luz para disminuir su actividad a menos que un estímulo muy fuerte, como sería el hambre, lo impidiera. Si los padres satisfacen los requerimientos del pollo

mayor durante el día, éste no tendrá necesidad de solicitar más alimento durante la noche y que permitirá que su hermano se alimente durante la noche, ahorrando energía en vez de gastarla en conductas agonísticas.

El análisis de la cantidad total de alimento que recibieron cada uno de los pollos al sumar día mas noche es un apoyo a la teoría propuesta por Lack (1954). Si el alimento es escaso, la diferencia en el tamaño de los pollos dada por el intervalo de eclosión, es mantenida mediante una alimentación preferente a la primera cría durante los primeros días de la nidada, cuando se da la muerte selectiva de la cría más pequeña.

No puedo determinar quién es, finalmente, quien controla la distribución del alimento. Los datos me hacen pensar que aparentemente los padres pueden controlar la repartición de la comida entre las dos crías, seleccionando quién será alimentado, puesto que la transmisión de comida es de pico a pico. En el contexto del fratricidio facultativo, los padres mantienen la diferencia inicial de peso (dada por el intervalo de eclosión) para facilitar el fratricidio en caso de una reducción en la cantidad de alimento disponible en el medio. Pero también se podría suponer que es la cría mayor, la que quizá controle la forma en que los adultos alimentan a los pollos por medio de un estímulo más conspicuo o que de cierta forma obligue a los padres a alimentarlo preferencialmente para evitar el fratricidio que finalmente si no le es posible controlar la forma en que los adultos reparten el alimento, si es capaz de controlar el

comportamiento de su hermano manteniéndolo sumiso mediante conductas hostiles (gritos y picotazos) o interceptando el alimento que le correspondería .

APENDICE A

PERDIDA DE PESO POR HORA (g/h) AL DIA PARA LAS CRIAS 1 y 2 DE
CADA NIDO DURANTE EL PERIODO DE CRIAS CHICAS.

Cria 1									
Edad (días)	Nido								
	158	150	155	205	206	209	240	238	239
0.5					0.271			0.793	
1.5				0.329	0.452		0.837	1.133	0.386
2.5				0.316	0.925		0.881	0.142	0.559
3.5	0.918			0.268	0.763	0.769	2.010	1.577	1.243
4.5	0.973			1.108	1.058	0.594	0.492	1.533	1.057
5.5	0.562	1.857	1.621	0.995	1.120	1.091	0.717	2.197	0.652
6.5	1.309	1.567	1.876	0.938	2.777	0.918	1.225	2.625	1.187
7.5	1.807	1.297	1.635	0.792	1.652	0.973	1.969	1.255	1.550
8.5	3.431	1.610	1.252	1.165	1.657	1.562	2.109	2.657	1.524
9.5	2.861	3.494	2.431	0.538	3.303	1.309	1.729	2.444	1.324
10.5	2.358	2.638	3.063		3.361	1.807	2.145		
11.5		4.228	2.400			3.431			
12.5		4.710	4.057			2.861			
13.5						2.358			

continuación

CRIA 2

Edad días)	Nido									
	158	150	155	205	206	209	240	238	239	
0.5		0.194	0.416	0.273			0.198		0.398	
1.5	0.25	0.7	0.451	0.589	0.555	0.25	0.319	0.442	0.09	
2.5	0.828	0.366	0.482	0.495	0.585	0.55	0.949	0.472	0.193	
3.5	0.717	1.013	1.279		1.063	1.203	0.609	0.744		
4.5	0.764	0.762	1.043		0.863	0.778	0.558	1.184		
5.5	0.833	1.875			0.662	1.75	1.084	0.883		
6.5	0.547	1.207			1.252	0.778	1.356	1.307		
7.5		0.823			0.875	1.398		0.961		
8.5		1.65				1.746				

APENDICE B

PERDIDA DE PESO POR HORA (GH) AL DIA PARA LAS CRIAS 1 Y 2 DE CADA NIDO PARA EL PERIODO DE CRIAS GRANDES

Cria 1		Cria 2	
Edad (días)	Pérdida (g/h)	Edad (días)	Pérdida (g/h)
12	3	8	1
12	2.861	8	1.746
13	2.358	14	3.736
18	2.712	16	2.166
20	3.09	17	1.769
21	4.534	18	6.166
22	7.8	19	4.265
23	7.364	22	2.333
26	8.547	23	16.761
27	10.246	23	7.777
27	5.339	24	4.727
28	6.22	24	8.166
28	7	24	7.5
28	5.666	25	1.136
29	6.727	25	7.196
29	7.608	26	4.918
30	5.818	27	4.778
31	4.336	29	4.166
33	15	30	5
34	5.868	30	10.555
34	5.494	31	10.52
35	7.709		

APENDICE C

FRECUENCIA DE SOLICITUD DE ALIMENTO (No/DIA) AL DIA DE LAS CRIAS
1 Y 2 DE CADA NIDO DURANTE EL PERIODO DE CRIAS CHICAS.

Cria 1									
Edad (días)	Nido								
	158	150	155	205	206	209	240	238	239
0.5	42				62			42	
1.5	49			76	86		26	52	0
2.5	65	39	22	46	26		21	29	72
3.5	25	66	40	24	38	41	32	34	68
4.5	40	38	27	28	52	33	25	52	47
5.5	65	40	35	44	31	20	21	38	62
6.5	40	39	37	50	49	51	39	33	52
7.5	29	47	43	48	57	20	27	54	31
8.5	43	53	44	7	86	35	53	51	71
9.5	71	46	46	9	39	34	39	47	55
10.5	31	58	42	19	67	35	71		94
11.5		56	43			63			
12.5		43	37			40			
13.5						45			

continuación

CRIA 2

Edad (días)		158	150	155	Nido 205	206	209	240	238	239
0.5		39	22	56			22		8	
1.5	42	66	40	63	30	50	38	25	40	
2.5	49	38	27	37	29	22	51	36	8	
3.5	65	40	35		30	67	18	55		
4.5	25	39	37		45	61	58	31		
5.5	40	47			38	53	33	52		
6.5	65	53			17	68	42	50		
7.5		44			21	43		43		
8.5						58				

APENDICE D

FRECUENCIA DE SOLICITUD DE ALIMENTO (#/DIA) AL DIA DE CRIAS 1 Y 2
DE CADA NIDO DURANTE EL PERIODO DE CRIAS GRANDES.

Cria 1		Cria 2	
Edad (días)	Frecuencia de Solicitud(#/día)	Edad (días)	Frecuencia de Solicitud(#/día)
12	48	8	41
18	62	14	38
20	35	16	19
21	26	17	33
22	25	18	10
23	25	19	43
26	13	22	16
27	22	23	19
28	29	24	26
29	30	25	32
30	48	26	71
31	19	27	17
33	12	29	11
34	18	30	10
35	10	31	8

APENDICE E

FRECUENCIA DIARIA CON QUE CRIAS 1 Y 2 DE CADA NIDO FUERON ALIMENTADAS POR MACHOS Y HEMBRAS DURANTE EL PERIODO DE CRIAS CHICAS. M= MACHO, H= HEMBRA, A= MACHO+HEMBRA.

Cria 1																			
Edad (días)	Nido																		
	158	155	150	205	206	209	240	238	239										
	M	H	A	M	H	A	M	H	A	M	H	A	M	H	A				
0.5	3					3	1												
1.5	1	5			5	10	10		6	2	4	3	7	4					
2.5	4	13	6	11	8	2	2	2	6		6	4	8	5	4				
3.5	8		5	13	3	20	6	3	7	5	7	1	7	4	6	15			
4.5	8	2	10		9	5	9	6	6	8	7	9	3	7	1				
5.5	6	4	9	3	3	6	4	8	11	6	1	5	1	4	4	3	8	1	14
6.5	3	5	1	12	5	7	14	5	5	1	12	3	4	2	4	10	2	14	
7.5	11	7	4	1	1	15	13	5	10	10	4	1	8	9	6	7	12		
8.5	14	11		11	6	12	12	34	12	3	3	8	1	8	15	7			
9.5	13	13	4	16	7	12	3	13	5	12	1	12	2	1	6	4	9		
10.5	9	7	5	10	9	18		18	11	3	10	7	7	7	9				
11.5			5	16	10	1				22									
12.5			4	8	10	10				6	11								
13.5										1	23								

continuación

CRIA 2

Edad (días)	Nido																													
	158			155			150			205			206			209			240			238			239					
	M	H	A	M	H	A	M	H	A	M	H	A	M	H	A	M	H	A	M	H	A	M	H	A	M	H	A	M	H	A
0.5							13	1								1	2													
1.5				1			7	6	2	6						2	3		4	1		2	1							
2.5	2			3	9		7	7		11			11			4	5		2	6		2	3		1					
3.5	1	2		4	1		7	20					2	2		5	2		1	4		2	6							
4.5	3	6		5	3		1	4					8			8			1			1	8							
5.5							3						7			1			6			6	4							
6.5	6						3	4					3	2		5			5			6								
7.5							7	9					3			7						6	6							
8.5							2	13								14														
9.5							6																							

APENDICE F

APENDICE F

FRECUENCIA DIARIA CON QUE CRIAS 1 Y 2 DE CADA NIDO FUERON ALIMENTADAS POR MACHOS Y HEMBRAS DURANTE EL PERIODO DE CRIAS GRANDES. M= MACHO, H= HEMBRA, A= MACHO+HEMBRA.

Cria 1				Cria 2			
Edad (dias)	Frecuencia (No/día)			Edad (dias)	Frecuencia (No/día)		
	M	H	A		M	H	A
12	4	5		8	1	13	
13	1	23		9	6		
18		6		14		12	
20		4		16			
21	3	7		17		1	
22	2	3		18			
23	1	2		19	2	5	
26		7		22			
27		2		23		1	
27		4		23	1	1	1
28	3	1	2	24		2	2
28				24			
28			1	24			
29				25		4	
29		3		25	2		
30	12	5		26	2	3	29
31		2		27		1	
33				29			
34		5		30		2	
34		3		30		2	2
35		4		31		1	

ENDICE 6

SA DEL ALIMENTO PROPORCIONADO DIARIAMENTE POR MACHOS Y HEMBRAS
A LAS CRÍAS. M= MACRO, H= HEMBRA, A= MACRO+HEMBRA.

		Cria 1																												
		Wido						Edad																						
(dias)		150	150	155	205	206	209	240	238	239																				
		M	H	A	M	H	A	M	H	A	M	H	A	M	H	A	M	H	A	M	H	A	M	H	A					
0.5	3.5										2	1							8	5										
1.5	3	1.5						2.5			8.5	9							9	3.5	12.5	14	4.5	4.5						
2.5	3	8	7	10.5	5.5	11.5				1.5	6.5	6.5	11							17	5.5	7.5	12.5	1.5						
3.5	19.5			4.5	14	4.5	6.5	11	3	4.5	10	8				12			6.5	14	16.5	8	15.5							
4.5	22	1			20.5	17.5				12.5	7	18.5	8				14			7	11	5	5	34.5	13.5	4.5				
5.5	12	10		13	18.5	13.5	13				7	12.5	8.5	9	5			15	7	17.5	10.5		29.5	1	16					
6.5	8	24		18.5	15.5	19.5	14.5				9	15.5	1.5	34	5						1	16.5	23.5	30.5	5	23				
7.5	33.5	21		13	29.5	3.5	5	6.5				19	5.5	18	10.5	24	14				2	34.5	1.5	15.5	17	12				
8.5	28	3.5		23	19		43				33	43	12	33	11						13.5	29		31	26.5	15.5				
9.5	28	26		34	3	13		21	43				1.5	25.5	25						28.5	6	33.5	18	6	14	34	20	5	10.5
10.5	30	19.5		47	26.5	39.5	46.5							49	46						18.5	42.5	1.5	24.5						
11.5				54	18		3.5	48														55								
12.5				54.5	31		43	32.5														32.5	31.5							
13.5																						8	68							

continuação

Cria 2

(dia)	158	150	155	205	206	209	240	238	239													
Idad	Nido																					
	N	H	A	N	H	A	N	H	A	N	H	A	N	H	A	N	H	A	N	H	A	
0.5							7.5	3.5					1.5	2								1.5
1.5			8.5	3.5		0.5	10	4		8.5				2	2.5		8	3.5				0.5
2.5		2.5	5	9.5	5		9	7		16		4.5	7	4.5		0.5	11	5.5	10			2.5
3.5	0.5	5.5		7.5	13		13	3.5			1.5	7.5	10	5.5		4.5	16	7	11.5			
4.5	6.5	11.5			2.5		19.5	8.5				10.5		11		5.5		4.5	14.5			
5.5			12.5	9.5						8		2.5	16.5	17.5			11	8.5				
6.5	14		23.5	3						5	11		10.5		23.5			30.5				
7.5			9.5	11						14.5			28					14.5	19			
8.5			20	27.5									51.5									

APENDICE H

MASA DEL ALIMENTO PROPORCIONADO DIARIAMENTE POR MACHOS Y HEMBRAS A LAS CRIAS 1 Y 2 DE CADA NIDO DURANTE EL PERIODO DE CRIAS CHICAS Y GRANDES. M= MACHO, H= HEMBRA, A= MACHO+HEMBRA.

Cria 1				Cria 2			
Edad (dias)	Masa (g/dia)			Edad (dias)	Masa (g/dia)		
	M	H	A		M	H	A
12				8			
12	32.5	31.5		8		51.5	
13	8	68		14		48.5	
18		47.5		16			
20		20.5		17		12	
21	31.5	100		18			
22	62.5	35.5		19	25.5	39	
23	42	44		22			69.5
26		128.5		23			
27		77		23	38	14	52
27		155.5		24		74.5	36.5
28	83.5	9	79	24			
28				24			
28				25		91.5	
29			93	25	67		
29		14.5		26	3	18	88.5
30	28	86.5		27		37.5	
31		140		29			
33				30		95.5	
34		126.5		30		50.5	28
34		23.5		31		29	
35		95					

APENDICE I

CAMBIO EN EL PESO DE LAS CRIAS 1 Y 2 DE CADA NIDO DURANTE LA NOCHE EN EL PERIODO DE CRIAS CHICAS. T= 18:00 HRS. DIA X, D= 06:00 HRS. DIA X+1.

Cria 1									
Edad días)	158	150	155	205	206	209	240	238	239
	T-D	T-D	T-D	T-D	T-D	T-D	T-D	T-D	T-D
0.5	47- 49				40- 39			51- 45	
1.5	47- 52			36- 36	47- 53		46- 49	60- 57	37- 35
2.5	59- 63	48- 43	54- 56	40- 50	60- 63		56- 59	66- 68	42- 49
3.5	72- 78	52- 56	68- 70	53- 53	70- 76	60- 66	61- 64	78- 78	52- 55
4.5	86- 98	66- 66	76- 90	55- 59	90-100	72- 78	78- 72	92- 98	61- 68
5.5	104-109	80- 80	110-110	66- 68	108-110	86- 92	90- 96	104-103	76- 74
6.5	124-132	96- 92	124-140	80- 78	128-136	90-118	98-110	130-140	88- 92
7.5	162-160	118-114	133-152	86- 94	160-158	138-140	124-134	142-160	102-104
8.5	182-180	134-134	180-182	112- 98	190-190	156-160	152-161	188-186	126-120
9.5	214-222	148-146	212-194	92- 88	218-230	188-184	194-188		
10.5		194-178	246-242	84- 80		214-204			
11.5		216-216	284-284			222-248			
12.5						282-278			

Continuación

CRIA 2

Edad (días)	Nido								
	158	150	155	205	206	209	240	238	239
	T-D	T-D	T-D	T-D	T-D	T-D	T-D	T-D	T-D
0.5	51- 48	36- 34	45- 50	43- 43		45- 45	36- 37	48- 48	41- 43
1.5	45- 44	38- 36	45- 46	49- 50	49- 52	42- 51	37- 40	54- 47	41- 42
2.5	42- 45	45- 40	56- 66	60- 62	57- 62	56- 58	43- 45	57- 51	43- 41
3.5	44- 48	49- 51	68- 66		59- 70	61- 68	*58- 56	61- 58	
4.5	58- 63	44- 66			70- 78	70- 78	55- 70	74- 78	
5.5	53- 63	72- 62			76-100	80- 88	78- 80	86- 88	
6.5		75- 70			102-116	88-108		104-108	
7.5		82- 84						120-120	

CAMBIO DE PESO DE LAS CRIAS 1 Y 2 DE CADA NIDO DURANTE LA NOCHE EN EL PERIODO DE CRIAS GRANDES. T= 18:00 HRS. DIA X, D= 06:00 HRS. DIA.

X+1

Cria 1		Cria 2	
Edad (dias)	Peso (g)	Edad (dias)	Peso (g)
	T-N		T-N
20	630-590	16	214-244
22	694-724	18	398-448
26	772-674	22	788-702
27	866-808	23	728-666
28	794-858	24	816-858
28	814-898	24	810-796
33	975-1060	29	1025-1060
34	1025-1080	30	945-980

APENDICE K

TIEMPO DIARIO DE EMPOLLAMIENTO (MIN/DIA) DE MACHOS Y HEMBRAS DE
CADA NIDO DURANTE EL PERIODO DE CRIAS CHICAS. M= MACHO, H=
HEMBRA.

Edad (días)	Nido																	
	158	150	155	205	206	209	240	238	239									
	M	H	M	H	M	H	M	H	M	H	M	H	M	H	M	H		
0.5	584	106					348	372					562	158				
1.5	174	546			532	188	216	504			234	486	418	302	480	240		
2.5	172	548	458	232	324	366	282	438	282	438			204	516	370	350	488	232
3.5	318	402	172	548	252	468	414	306	418	302	514	206	356	364	458	262	476	244
4.5	310	410	384	336	346	374	278	442	322	398	554	166	256	464	310	410	298	422
5.5	188	532	356	364	310	410	264	456	254	466	346	374	288	432	398	322	238	482
6.5	274	446	252	468	506	214	312	408	220	500	360	360	386	334	444	276	228	492
7.5	420	300	376	344	252	468	246	474	190	530	338	382	206	514	576	144	380	340
8.5	376	344	418	302	130	590	190	530	410	310	286	434	516	204	302	418	376	344
9.5	160	560	300	420	102	618	380	340	420	300	328	392	320	400	384	336	328	392
10.5	106	614	226	494	186	534	144	576	404	316	272	448	510	210				
11.5			266	454	250	470	394	326			394	326						
12.5			242	478	214	506					352	368						
13.5											240	480						

* Edad de la primera cría

APENDICE L

TIEMPO DIARIO DE PERMANENCIA EN EL NIDO (MIN/DIA) POR MACHOS Y HEMBRAS DE CADA NIDO DURANTE EL PERIODO DE CRIAS GRANDES. M= MACHO, H= HEMBRA, A= MACHO+HEMBRA.

Edad *	M	H	A
12	156	456	108
12	352	368	
13	240	480	
18	194	286	240
20	264	52	396
21	102	150	468
22	296	226	198
23	226	278	216
26	200	348	172
27	296	240	184
27	60	360	300
28	276	56	388
28	64	366	290
28		720	
29	264	362	94
29	194	16	492
30	156	144	420
31		488	
33	132	184	344
34	192	140	388
34	192	152	376
35	190	480	50

*

Edad de la primera cria

LITERATURA CITADA

Altmann, J. 1974. Observational study of behaviour sampling methods. Behaviour 49: 227-267.

Begon, M., Harper, J.L. y Townsend, C.R. 1986. Ecology. Individuals, Populations and Communities.

Bengtson, H. y Rydén, O. 1981. Development of parent-young interaction in asynchronously hatched broods of altricial birds. Z Tierpsychol 56: 255-272.

Breitwisch, R., Merritt, P.G. y Whitesides, G.H. 1986. Parental investment by northern mockingbird: male and female roles in feeding nestlings. Auk 103: 152-159.

Bryant, D.M. 1975. Breeding biology of house martins Delichon urbica. Ibis 120:271-282.

Bryant, D. M. 1978. Establishment of weight hierarchies in the broods of house martins Delichon urbica. Ibis 120: 16-26.

Burger, J. 1981. Sexual differences in parental activities of breeding black skimmers. Amer Nat 117: 975-984.

Castillo, A. y Chavez Peón, C. 1983. Ecología reproductiva e influencia del comportamiento en el control del número de crías en el bobo de patas azules Sula nebouxii en la Isla Isabel, Nayarit. Tesis de licenciatura, Facultad de Ciencias, UNAM.

Drummond, H. (en prensa) Parent-offspring conflict and siblicidal brood reduction in boobies. Proc XIX Int Ornithol Congress. Ottawa, Canada.

Drummond, H., González, E. y Osorno, J. L. 1986. Parent-offspring cooperation in the blue footed booby (Sula neboxii): social roles in infanticidal brood reduction. Behav Ecol Sociobiol 19: 365-372.

Emlen, S.T. y Oring, L. W. 1977. Ecology, sexual selection and the evolution of mating systems. Science 197: 215-223.

Fisher, R. A. 1930. The Genetical Theory of Natural Selection. Claredon, Oxford.

Fujioka, M. 1985. Food delivery and sibling competition in experimentally even-aged broods of the cattle egret. Behav Ecol Sociobiol 17: 67-74.

Fujioka, M. 1985. Sibling competition and siblicide in asynchronously-hatching broods of the cattle egret Bubulcus ibis. Anim Behav 33: 1228- 1242.

García, E. 1964. Modificaciones al Sistema de Clasificación Climática de Koeppen (para adaptarlo a las condiciones de la República Mexicana). México.

García, C. 1988. Análisis experimental del control de la agresión en un ave infanticida, el bobo de patas azules Sula neboxii, en la Isla Isabel, Nayarit, México. Tesis de licenciatura, Facultad de Ciencias, UNAM.

Gavino, G. y Uribe, A. 1978. Algunas observaciones ecológicas en la Isla Isabel, Nayarit con sugerencias para el establecimiento de un parque nacional. Instituto de Biología, UNAM.

González, E. y Osorno, J.L. 1987. Dinámica de la territorialidad en una colonia de bobo de patas azules Sula nebouxii en Isla Isabel, Nayarit, México. Tesis de licenciatura, Facultad de Ciencias, UNAM.

Hamilton, W.D. 1964. The genetical theory of social behaviour I y II. *J Theor Biol* 7: 1-52.

Hays, W. L. 1973. *Statistics*. 2a ed. Holt, Reinhart & Winston. U.S.A.

Henderson, B. A. 1978. Role of the chick's begging behaviour in the regulation of parental feeding behavior of Larus glaucescens. *Condor* 77: 488-492.

Howe, H.F. 1977. Sex ratio adjustment in the common grackle. *Science* 198: 744-746.

Howe, H. F. 1979. Evolutionary aspects of parental care in the common grackle, Quiscalus quiscula L. *Evolution* 33: 41-51.

Hussel, D. J. T. 1972. Factors affecting clutch size in arctic passerines. *Ecol Monogr* 42:317-364.

Kluyver, H.N. 1961. Food consumption in relation to habitat in breeding chickadees. *Auk* 78:532-550.

Knapton, R. W. 1984. Parental feeding of nestling Nashville warblers: the effects of food types, brood size, nestling age and time of day. *Wilson Bull* 96 (4): 594-602.

Lack, O. 1954. *The Natural Regulation of Animal Numbers*. Oxford: Claredon Press.

Lack, O. 1966. *Population Studies of Birds*. O.U.P.: Londres

Lehner, P.N. 1979. Handbook of Ethological Methods. New York:Garland STPM Press.

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

Maynard Smith, J. 1980. A new theory of sexual selection. Behav Ecol Sociobiol 7: 247-251.

Metcalf, R.A. & Stamps, J.A. 1979. Parent-offspring conflict that is not limited by degree of kinship. J Theor Biol 76: 99-107

Miller, D. E. & Conover, M.R. 1978. Differential effects of chick's vocalizations and bill-pecking on parental behaviour in the ring-billed gull.

Mock, D. W. 1986. Siblicide, parent-offspring conflict and unequal parental investment.

Mock, D. W. y Ploger, B. J. 1987. Parental manipulation of optimal hatch asynchrony in cattle egrets: an experimental study. Anim Behav 35, 150-160.

Montevocchi, W. A. 1980. Parental investment by seabirds at the breeding area with emphasis on northern gannets, Morus bassanus. En Behavior of Marine Animals. Vol 4. Marine Birds, cap 9. Burger, J., Olla, B.L. & Winn, H.E. eds. Plenum New York. pp 323-365.

Nelson, J. B. 1970. The relationship between behaviour and ecology in the Sulidae with reference to other sea birds. Oceanogr Mar Biol Ann Rev 81: 501-574.

Nelson, J. B. 1978. The Sulidae: Ganets and Boobies. Oxford University Press, London. pp 507-574.

Nelson, J.B. 1983. Contrasts in breeding strategies between some tropical and temperate marine pelecyaniformes. *Studies in Avian Biology* 8: 95-114.

Newton, I. & Marquiss, M. 1979. Sex ratio among nestlings of the European sparrowhawk. *Amer Nat* 113 (2): 309-315.

O'Connor, R. J. 1978. Brood reduction in birds: selection for fratricide, infanticide and suicide? *Anim Behav* 26: 79-96.

Ricklefs, R. 1965. Brood reduction in the curve-billed Tanager. *Condor* 67: 505-510.

Ruiz, A. 1977. Algunos aspectos ecológicos de la Isla Isabel, Nayarit. Tesis de licenciatura, Facultad de Ciencias, UNAM.

Skutch, A.F. 1949. Do tropical birds rear as many young as they can nourish? *Ibis* 91: 430-455.

Stamps, J. A. y Metcalf, R.A. 1980. Parent-offspring conflict. *Sociobiology: Beyond Nature/ Nurture?* AAS Symposium Boulder, Colo: Westview Press. Inc.

Stamps, J. A., Clark, A. Kus, B. y Arrowood, P. 1987. The effects of parent and offspring gender on food allocation in Budgerigars.

Sokal, R. y Rolf, F. J. 1981. *Biometry*. New York, Freeman & Co.

Trivers, R. L. 1972. Parental investment and Sexual Selection. En *Sexual Selection and the Descent of Man, 1871-1971*. B. Campbell, ed. Aldine- Atherton, Chicago. pp 136-179.

Trivers, R. L. y Willard, D.E. 1973. Natural selection of parental ability to vary sex ratio of offspring. *Science* 179: 90-92.

Werschkul, D.F. 1979. Nestling mortality and the adaptive significance of early locomotion in the little blue heron. *Auk* 96:116-130.

Wilson, E.O. 1975. *Sociobiology*. The Belknap Press of Harvard Univ. Press. Cambridge Mass. Cap. 15 y 16.