

237737



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTONOMA DE MEXICO

FACULTAD DE CIENCIAS



BIBLIOTECA  
INSTITUTO DE ECOLOGIA  
UNAM

RECONOCIMIENTO PADRE-CRIA EN EL  
BOBO DE PATAS AZULES  
*Sula nebouxii*

T E S I S

QUE PARA OBTENER EL TITULO DE  
B I O L O G O  
P R E S E N T A  
ANA BEATRIZ CONTRERAS RUIZ ESPARZA

DIRECTOR DE TESIS:

DR. HUGH SUMMOND DUREY



FACULTAD DE CIENCIAS  
SECCION ESCOLAR



MEXICO, D. F.

1996



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 esta protegido por la Ley Federal del Derecho de Autor (LFDA) de los Estados Unidos Mexicanos (México).

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



UNIVERSIDAD NACIONAL  
AUTÓNOMA DE  
MÉXICO

M. en C. Virginia Abrín Batule  
Jefe de la División de Estudios Profesionales de la  
Facultad de Ciencias  
Presente

Comunicamos a usted que hemos revisado el trabajo de Tesis:

Reconocimiento padre-cría en el Bobo de patas azules Sula nebouxii

realizado por Ana Beatriz Contreras Ruíz Esparza

con número de cuenta 9058885-7, pasante de la carrera de Biología

Dicho trabajo cuenta con nuestro voto aprobatorio.

Atentamente

Director de Tesis

Propietario DR. HUGH DRUMMOND DUREY

Propietario BIOL. CARLOS RAFAEL CORDERO MACEDO

Propietario DR. JAVIER NIETO GUTIERREZ

Suplente BIOL. LAURA ROXANA TORRES AVILES

Suplente DR. CONSTANTINO DE JESUS MACIAS GARCIA

Consejo Departamental de Biología

COORDINACION GENERAL  
DE BIOLOGIA

*No pedimos ser eternos; tan sólo pedimos no ver que los actos y las cosas que nos importan pierden de repente el sentido. El vacío que nos envuelve se hace entonces patente...*

*Antoine de Saint-Exupery*

*A Rosa Lilia con mucho cariño*

*A Moisés por todo su apoyo*

*A Chana, Chimp, Monka, Pitu y  
Nina por seguir siendo familia*

## RESUMEN

Si un gen predispone al organismo que lo porta a canalizar ayuda hacia un pariente, en lugar de invertir recursos en organismos no emparentados, aumentará en frecuencia dentro de la población en la siguiente generación. El reconocimiento padre-cría permite canalizar los recursos a la propia descendencia. En aves los mecanismos teóricos más reportados en el caso de reconocimiento padre-cría son dos: distribución espacial y familiaridad. El primero es una forma de reconocimiento indirecto; el organismo trata al otro como pariente por su ubicación espacial (i.e. si está en su nido o madriguera). En el mecanismo de reconocimiento por familiaridad hay un reconocimiento directo; el individuo aprende las características de sus parientes en el contexto adecuado (i.e. cuando está en el nido) y luego puede reconocerlos cuando la evidencia contextual está ausente. En una misma especie se pueden presentar ambos mecanismos. Antes de que las crías sean móviles los adultos alimentan a las crías presentes en el nido y después reconocen a sus crías por características aprendidas previamente. Cuando los padres aún no reconocen a sus crías directamente se espera que detecten a los intrusos por diferencias de tamaño o por su conducta extraña.

En este trabajo se puso a prueba la ocurrencia de reconocimiento padre-cría en el bobo de patas azules (*Sula nebouxii*) en las situaciones de detección y de decisión simple. Detección: el adulto al llegar al nido busca detectar algún intruso. Decisión simple: el adulto tiene evidencia de que hay un intruso en el nido pero no sabe cuál es, puede optar por aceptar a todas las crías. En una situación de detección, se buscó determinar si ocurre reconocimiento de parentesco y si el reconocimiento directo se desarrolla poco antes de que las crías sean móviles. En otro caso de detección se evaluó si los adultos antes de que haya reconocimiento directo son capaces de detectar intrusos por diferencias de tamaño. También en una situación de decisión simple, se probó si el adulto era capaz de discriminar a una cría extraña teniendo a su propia cría junto a él. Por último, se investigó si existen diferencias individuales dentro de la población en cuanto a la regla de decisión utilizada para la discriminación.

Se encontró que antes de que haya reconocimiento directo por familiaridad, los adultos aceptan a las crías que están en el contexto adecuado, sin embargo pueden detectar intrusos cuando son más grandes que la cría propia. Antes de que se desarrolle el reconocimiento directo, la presencia de la cría propia no permitió a los adultos discriminar mejor a una cría ajena. Es probable que el reconocimiento directo empiece a desarrollarse después de los 46 días de edad de la cría, aunque se encontró mucha variación en la edad en la cual los adultos reconocen a su cría. Parece haber un gradiente en la regla de decisión dentro de la población: algunos adultos rechazan a cualquier cría que se les presente, otros aceptan o rechazan en diferentes ocasiones y hay adultos que aceptan siempre a la cría. También se encontró que los adultos tienden a ser conservadores, aceptan a la cría aunque después pueden rechazarla. Las crías ajenas de más de

46 días parecieron reconocer al adulto o nido por que vocalizaron más que las crías propias. Lo que podría indicar que en esta especie son parte activa del reconocimiento tanto el padre como la cría.

## INDICE

INTRODUCCIÓN	1
<i>Reconocimiento</i>	2
<i>Mecanismos de reconocimiento de patentesco</i>	4
<i>Reconocimiento en aves</i>	6
<i>Situaciones en las que opera el reconocimiento</i>	7
<i>Historia natural de la especie</i>	9
MÉTODOS GENERALES	
<i>Protocolo general, sujetos y tratamiento</i>	10
<i>Registro de conducta</i>	12
<i>Efecto del sexo de los adultos</i>	13
EXPERIMENTO 1	
<i>Métodos</i>	13
<i>Resultados</i>	14
<i>Conclusiones</i>	17
EXPERIMENTO 2	
<i>Métodos</i>	17
<i>Resultados</i>	18
<i>Conclusiones</i>	19
EXPERIMENTO 3	
<i>Métodos</i>	19
<i>Resultados</i>	20
<i>Conclusiones</i>	24
EXPERIMENTO 4	
<i>Métodos</i>	25
<i>Resultados</i>	26
<i>Conclusiones</i>	26
DISCUSIÓN	
<i>Reconocimiento</i>	27
<i>Mecanismos de reconocimiento</i>	28
<i>Situaciones en las que se evaluó el reconocimiento</i>	28
<i>Edad de reconocimiento</i>	29
<i>Efecto del sexo de los adultos</i>	29
<i>El anillo de guano</i>	30
<i>Posibles investigaciones futuras</i>	30



## INTRODUCCIÓN

La evolución adaptativa es el resultado de la sobrevivencia diferencial de los genes mediante la selección de fenotipos. Los genes que codifiquen fenotipos mejor capacitados para sobrevivir y dejar descendientes, portadores de réplicas de esos genes, serán preservados (Dawkins, 1985). Los fenotipos seleccionados a favor tendrán una mayor adecuación (dejarán mayor número de descendientes) que el resto de la población, produciéndose un cambio en las frecuencias génicas a nivel poblacional (Dobzhansky et al, 1980).

Si un gen es capaz de ayudar a réplicas de sí mismo presentes en otros cuerpos de manera que incremente la probabilidad de que tales cuerpos se reproduzcan, su frecuencia aumentará en la siguiente generación (Dawkins, 1985). Debido a que la probabilidad de compartir genes es mayor en individuos con un ancestro común, un gen que predisponga a un individuo para que canalice ayuda hacia un pariente (nepotismo) tendrá ventajas sobre un gen que predisponga a un individuo a proveer ayuda sin evaluar el parentesco (altruismo no selectivo; Beecher, 1982). Esta ayuda fenotípicamente puede parecer altruista ; el organismo invierte recursos en otro organismo en vez de invertirlos en sí mismo, aunque genéticamente es egoísta (Fletcher, 1987).

Hamilton en 1964, introdujo el concepto de adecuación inclusiva que explica la evolución de conductas sociales. Este concepto también permite explicar la evolución de conductas que parecen altruistas. La adecuación inclusiva incluye los efectos de las acciones del individuo sobre sus parientes en su propia adecuación (Hamilton, 1963 y 1964b; Waldman, 1988b). La adecuación inclusiva es la producción de descendencia adulta de un individuo, considerando la descendencia directa que potencialmente podría tener el individuo si no estuviera expuesto a los daños y beneficios del medio ambiente, más cierta fracción que corresponde al daño o beneficio que ocasiona en la adecuación de sus vecinos tomando en cuenta el coeficiente de parentesco (Hamilton, 1964a; Grafen 1982).

El coeficiente de parentesco es la probabilidad que tienen dos individuos con un ancestro común de compartir una réplica del mismo gen (Hamilton, 1964a). El coeficiente de parentesco de un organismo consigo mismo es de 1, la probabilidad de compartir con su hermano una copia de cierto gen es aproximadamente de 0.5 y de 0.25 en el caso de un medio hermano, un abuelo o un nieto (Hamilton, 1964a).

Una conducta nepotista tiene un costo asociado debido a que el organismo invierte tiempo y recursos en otro individuo, lo que disminuye su adecuación directa. Cuando el organismo sacrifica su vida o nunca se reproduce por beneficiar a otro, hay un costo mayor que si sólo invierte parte de su tiempo o recursos en otro individuo (Fletcher, 1987). Para que una conducta altruista no desaparezca, el beneficio para un hermano debe ser por los menos el doble del costo para el individuo; el beneficio para un medio hermano debe ser

cuatro veces el costo; para un primo debe ser ocho, etc. (Hamilton, 1964a). Es decir, una conducta altruista prevalecerá si el beneficio para el receptor del acto altruista, devaluado por el coeficiente de parentesco, es mayor que el costo para el individuo nepotista (Hamilton, 1987).

Es más factible que el nepotismo evolucione por selección natural en especies sociales donde los animales tienen más probabilidades de interactuar con sus parientes (Hamilton, 1987; Waldman, 1988a). Una conducta nepotista evolucionará siempre y cuando los beneficios sean mayores que los costos y los beneficiados sean parientes cercanos (Hamilton, 1987). Si la inversión de un individuo en tiempo y recursos a favor del éxito reproductivo de sus parientes incrementa la frecuencia de sus genes en la siguiente generación y este incremento es mayor que el aumento debido a la inversión de recursos en su propia descendencia, el nepotismo se extenderá (Fletcher, 1987). Aparentemente, lo que un organismo maximiza es su adecuación inclusiva, aunque en realidad lo que está maximizando es la sobrevivencia del gen que promueve el nepotismo (Dawkins, 1982).

### ***Reconocimiento***

**El reconocimiento de parentesco** se define como el tratamiento diferencial de individuos con base en su relación genética (Holmes y Sherman, 1982), donde los individuos evalúan su relación genética con otros individuos, basándose en características físicas, químicas, conductuales, etc. (Waldman, 1988b). Debido al costo asociado a una conducta nepotista, el reconocimiento de parentesco se presentará en aquellos casos donde exista una ganancia potencial en adecuación inclusiva y donde, junto con esto, haya un alto costo cuando los actos altruistas estén mal asignados (Waldman, 1988b; Hamilton, 1987).

El reconocimiento es definido en términos de discriminación. Se dice que un animal reconoce a un individuo o a una clase de individuos, si él discrimina a ese individuo, o esa clase, de otros. Cuando el reconocimiento es exitoso, esta definición es aplicable. Una falta de reconocimiento, sin embargo, puede implicar que la discriminación no sea posible (una verdadera falta de reconocimiento), o no sea adaptativa en esa circunstancia. En este último caso el animal puede distinguir entre 2 clases de individuos, pero tratarlos similarmente (Beecher, 1991). La falta de discriminación puede deberse a varias razones: la información es inadecuada, existe una incapacidad para percibir la información, la decisión de no discriminar en esa situación (que puede ser la mejor decisión), o no existe una conducta discriminatoria adecuada (Beecher, 1991).

La capacidad de reconocer parientes minimiza la probabilidad de invertir erróneamente el cuidado parental o ayudar a organismos no emparentados (Fletcher, 1987). Por esto se espera que los individuos se comporten diferente entre sí, dependiendo de la relación genética que compartan (Blaustein y O'Hara, 1981; Holmes y Sherman, 1982). La selección de parentesco puede ser definida como el cambio de las frecuencias

génicas a través de actos que favorezcan o desfavorezcan la sobrevivencia y la reproducción de los parientes (Wilson, 1987).

Reconocer correctamente a un pariente probablemente beneficia siempre al nepotista, pero sólo en algunas ocasiones beneficia al individuo reconocido (Beecher, 1988); si un adulto invierte recursos en una cría obtendrá beneficios sólo si la cría esta emparentada, pero la cría será beneficiada no importando su parentesco con el adulto. (Beecher, 1981c, 1982, Holmes y Sherman, 1982). En circunstancias donde el individuo discriminado se beneficia al identificarse, la selección actuará sobre los caracteres fenotípicos para aumentar sus propiedades distintivas. En aquellas circunstancias donde el individuo no se beneficia al identificarse, la selección actuará para minimizar las propiedades distintivas de las características (Beecher, 1988).

Si reconocer a un individuo emparentado (reconocimiento de parentesco) es adaptativo, la selección natural puede actuar (1) incrementando la variación de las características distintivas entre individuos o disminuyendo la variación de estas características en el individuo (por ejemplo, en el caso de vocalizaciones); (2) incrementando la correlación característica/genotipo; (3) incrementando la sensibilidad perceptual a las características distintivas; (4) modificando la regla de decisión del individuo discriminante, y (5) promoviendo conductas tanto del individuo discriminante como del discriminado, que faciliten la identificación (Beecher, 1988).

El reconocimiento padre-cría es un caso particular del reconocimiento de parentesco. A las crías no siempre les beneficia dar información que permita evaluar su parentesco con el adulto que la alimenta. Puede darse el caso de que la cría se encuentre en un nido extraño, en cuyo caso el costo de informar que no está emparentada es mayor que el beneficio de revelar su parentesco en su propio nido. La adaptación adecuada puede ser aquella que mantenga el valor informativo de las características individuales (características que el adulto aprenderá), pero con el mínimo de información sobre su parentesco (Beecher, 1988; 1991). De esta forma, una cría abandonada tiene mayores posibilidades de ser adoptada si se introduce en otro nido y actúa como si perteneciera ahí (Beecher, 1988).

Un acto de **reconocimiento directo** se da al percibir información proveniente del individuo a evaluar (características morfológicas, conductuales, químicas, auditivas o visuales) y compararla con un esquema interno. Después de la comparación, el individuo toma una decisión concerniente a su relación con el coespecífico y realiza una conducta cooperativa o no cooperativa, dependiendo de qué tanta concordancia hubo entre el individuo y el esquema (Waldman *et al*, 1988a; Fletcher, 1987; Beecher, 1991). También hay mecanismos de **reconocimiento indirecto** donde no es necesario identificar al individuo. Se puede tratar a un

individuo como pariente si está en cierto contexto, por ejemplo, en el nido o madriguera propios (Waldman et al., 1988a; Fletcher, 1987).

### *Mecanismos de reconocimiento de parentesco*

Se han propuesto a nivel teórico cinco tipos de mecanismos mediante los cuales los animales pueden discriminar a un individuo emparentado de otros (reconocimiento de parentesco; Tabla 1):

1. Distribución espacial. Este mecanismo indirecto se presenta cuando hay una alta probabilidad de que en un sitio en particular sólo se encuentren parientes. El organismo sólo necesita reconocer las características específicas que definen el lugar. No es necesario que haya reconocimiento directo. Los parientes son reconocidos más por el contexto circunstancial que por sí mismos. La regla de decisión será “aceptar a la cría si está en mi nido o madriguera”, por que la probabilidad de que esa cría sea suya es muy alta (Beecher, 1982; Holmes y Sherman, 1982; Fletcher, 1987; Waldman, 1988a). Incluso en especies donde haya poca necesidad de reconocimiento en el nido, por que son muy raros los casos de un intruso, las condiciones primarias (presencia en el nido) favorecerán la aceptación, e incluso podrían opacar fuertes evidencias acerca de la identidad del intruso (Beecher, 1991)

2. Familiaridad. Los animales aprenden las características distintivas de los individuos que los rodean en circunstancias donde es más probable que sólo haya parientes, y las usan posteriormente para identificar al individuo en otras situaciones donde no exista esa evidencia contextual. Los animales son identificados individualmente (reconocimiento directo) y categorizados como parientes o no parientes con base al contexto en que ocurrió la interacción. Tal vez es un proceso similar al mecanismo de impronta (Lorenz, 1972), donde los animales aprenden las características de sus parientes durante un corto periodo sensitivo (Beecher, 1982; Holmes y Sherman, 1982; Fletcher, 1987; Waldman, 1988a, 1988b). Otra posibilidad es que se trate de un proceso de aprendizaje latente, que se desarrolla lentamente durante la etapa en que las crías no son móviles. Los adultos aprenden las características de sus crías en el nido, pero nunca se expresa la discriminación en esta etapa. Después de emplumar, el reconocimiento es expresado en un nuevo contexto, fuera del nido (Burt, 1977).

3. Comparación de fenotipos. Este mecanismo de reconocimiento directo sólo es eficaz si hay una alta correlación entre la similitud fenotípica y la similitud genotípica. El animal compara las características fenotípicas de un individuo con el que interactúa por primera vez, con un modelo. Este modelo es aprendido en circunstancias sociales específicas o por medio de la propia inspección (aprende sus propias características y las utiliza como modelo; Holmes y Sherman, 1982; Lacy y Sherman, 1983; Beecher, 1982; Fletcher, 1987). La rareza de los alelos polimórficos que codifiquen para las características fenotípicas es esencial para una

efectiva discriminación de parientes; de otra forma si el alelo es muy común, existe una alta probabilidad de que lo porten individuos no emparentados (Grafen, 1990).

4. Alelos de reconocimiento. Este reconocimiento directo se da sin la intervención del aprendizaje. En este mecanismo los alelos codifican para un marcador fenotípico, además de codificar la capacidad de reconocerlo en otros individuos sin necesidad de una interacción previa (Holmes y Sherman, 1982; Lacy y Sherman, 1983; Beecher, 1982; Fletcher, 1987). Experimentalmente, la distinción entre este mecanismo y el de comparación de fenotipos a través de la propia inspección, es virtualmente imposible (Blaustein *et al.*, 1987).

5. El efecto de “la barba verde”. Se propone para este mecanismo directo que los alelos no solamente codifiquen características fenotípicas distintivas y la capacidad para reconocerlas, sino que además induzcan una conducta nepotista hacia los individuos que comparten estos alelos. Sin embargo, Hamilton considera que es poco probable que un mecanismo tan complejo exista (Hamilton, 1964b; Dawkins, 1982; Fletcher, 1987).

Hay numerosos estudios que aportan evidencia de que la mayoría de estos mecanismos operan en la naturaleza. En ocasiones una especie utiliza más de un mecanismo para el reconocimiento de parentesco. Para comprender por qué se presenta o no cierto mecanismo en una especie, se debe considerar el contexto ecológico y evolutivo de ésta (Beecher, 1981a).

Hay casos reportados de reconocimiento de parentesco entre individuos que no habían interactuado previamente (i.e. no podían operar los mecanismos 1 y 2). En algunos de estos casos es difícil conocer qué mecanismo actúa: la comparación de fenotipos por aprendizaje de las características propias o el reconocimiento de alelos. Blaustein y O'Hara (1981) encontraron que los renacuajos de la especie *Rana cascadae*, se asocian preferencialmente con hermanos, incluso si han sido criados aisladamente desde las primeras fases embrionarias y nunca han tenido interacciones previas con otro individuo. Walls y Roudebush (1991) encontraron en salamandras caníbales (*Ambystoma opacum*), que había menor agresión entre hermanos que entre individuos no emparentados, incluso cuando interactuaban con hermanos desconocidos, aunque en este caso las salamandras no fueron criadas aisladamente.

Un caso en el que no hubo interacción previa entre los individuos, pero donde el mecanismo que actúa es el de comparación de fenotipos, es el de las avispas *Polystes fuscatus*. En esta especie hay discriminación entre hermanos desconocidos por medio de feromonas; la avispa aprende el olor de su colmena y la utiliza para discriminación de parentesco (Gamboa *et al.*, 1986). Un caso que parece ser reconocimiento de alelos es el de tunicados coloniales del género *Botryllus*. Las colonias son heterocigóticas para el locus que determina la fusión de oozoides y que parece ser un complejo mayor de histocompatibilidad ancestral. Si comparten uno de los alelos, se da la fusión entre oozoides disolviéndose la túnica que los cubre

y fusionándose los vasos sanguíneos (Scofield *et al.*, 1982). En laboratorio, Bateson (1982) encontró que las codornices japonesas (*Coturnix coturnix*) se asocian preferencialmente con primos hermanos del sexo opuesto. Aprenden las características distintivas de sus padres y luego se asocian con aquellos que difieren un poco de sus parientes inmediatos (comparación de fenotipos).

### **Reconocimiento en aves**

En aves, en el caso de reconocimiento padre-cría, los mecanismos que más se han reportado son los de distribución espacial y de reconocimiento por familiaridad, incluso en una misma especie se pueden presentar ambos. Antes de que la cría sea móvil, los adultos alimentan a las crías presentes en el nido y después reconocen a sus crías por características distintivas aprendidas previamente (Davis y Carrick, 1962; Beecher, 1981c, 1988). Este es el caso de las pericotas (*Sterna bergii*), de los abejarrucos (*Merops apiaster*) y de varias especies de golondrinas (*Riparia riparia*, *Hirundo pyrrhonota*, *Hirundo rústica* e *Iridoprocne bicolor*), donde el adulto no discrimina a crías de edades similares a las propias que están dentro de su nido hasta poco antes de que éstas sean móviles. Al principio opera el mecanismo de reconocimiento por distribución espacial y después de reconocimiento por familiaridad. Se hicieron manipulaciones experimentales con estas especies y los adultos aceptaron a las crías similares a las suyas. Unos días antes de que sus crías fueran móviles, los adultos aprendieron las características de las crías presentes en su nido. Posteriormente reconocían a estas crías por familiaridad y rechazaban a las crías extrañas, que incluso podían ser las propias. En las pericotas (*Sterna bergii*), los abejarrucos (*Merops apiaster*), y golondrinas (*Riparia riparia* e *Hirundo pyrrhonota*) este momento coincidió con un cambio en las vocalizaciones de las crías: se volvieron más características del individuo, e incluso fueron diferenciables a oídos humanos (Burt, 1977; Davis y Carrick; 1962, Beecher *et al.*, 1981a y b; Stoddard y Beecher, 1983; Lessells *et al.*, 1991).

Cuando los padres aún no reconocen a sus crías por mecanismos directos, se espera que los intrusos sean identificados a través de evidencia directa proporcionada por la cría intrusa, ya sea por medio de las características individuales, a través de la apariencia general del pollo o de su comportamiento (Beecher, 1991). El adulto podría evaluar si la cría es de la edad adecuada por medio de diferencias evidentes de tamaño (una cría para introducirse a otro nido debe ser móvil y por lo tanto más grande que las residentes), o por que actúa extraña o nerviosamente (Beecher, 1988; 1991).

El reconocimiento padre-cría no es una consecuencia inevitable de las relaciones padre-cría. Hay especies en las que el reconocimiento no se presenta, y esta carencia de reconocimiento se puede entender si se circunscribe a la historia natural de la especie y a su ecología. En otra golondrina (*Stelgidopteryx serripennis*), que es una especie no colonial, las crías cuando son móviles, no forman agrupaciones con crías de otros nidos, por lo que no es necesario el reconocimiento individual (Beecher, 1988). En una especie de urraca (*Aphelocoma coerulescens coerulescens*), sí se presenta discriminación entre crías por parte de adultos.

En manipulaciones experimentales los adultos respondieron más vigorosamente (volando alrededor de las bocinas) a vocalizaciones de crías ajenas que a las de las crías propias. Esta es una especie territorial donde los parientes que no se están reproduciendo en esa temporada ayudan a la crianza. Las crías dependen de los adultos aún después de emplumar, hasta los 85 días de edad. Las crías vuelan a territorios vecinos y piden comida a cualquier adulto que se encuentren, los padres atacan a individuos no emparentados que invaden su territorio. Debido al riesgo de parasitismo la selección natural puede haber actuado sobre los adultos para que reconozcan a los intrusos (Barg y Mumme, 1994).

Debido a que hay cierta probabilidad de cometer un error y rechazar a la propia descendencia, lo que tiene un costo muy alto, el reconocimiento padre-cría no se presenta sino hasta poco antes de que las crías empiecen a ser móviles (Davis y Carrick, 1962; Beecher, 1981a, 1982, 1988, 1991). Antes de que el reconocimiento sea requerido, las crías desarrollan características con información suficiente para ser identificadas individualmente. Generalmente son vocalizaciones que tienen mayor variación interindividual que intraindividual. Por ejemplo, en la golondrina ribereña (*Riparia riparia*) las crías empiezan a volar a los 18 días. Entre los 16-17 días los adultos empiezan a ser discriminantes, lo que coincide con un cambio en las vocalizaciones de las crías: las vocalizaciones no diferenciadas son sustituidas por vocalizaciones que son características de cada individuo (Beecher, 1981b).

En realidad, en estos casos no hay una evaluación del parentesco; más bien es un reconocimiento directo por familiaridad, en donde el grado de parentesco se establece sólo una vez en cada relación, y el contexto social y espacial generalmente provee de buena información. Esto hace que el reconocimiento directo por similitudes genéticas no sea requerido (Grafen, 1990); lo que puede ocasionar que un individuo sea tratado como pariente si se encuentra en un contexto adecuado (Beecher, 1991). El reconocimiento directo por familiaridad puede no resultar muy ventajoso en las especies donde existe el riesgo de paternidad múltiple o de parasitismo de nidos. En ambos casos el individuo aprendería las características de la cría que está en su nido (que no es suya) y la trataría como pariente.

### ***Situaciones en las que opera el reconocimiento***

En aves hay cuatro situaciones generales en las que opera el reconocimiento padre-cría (Beecher, 1988; 1991):

1. Detección. El padre, al llegar al nido, busca detectar el evento relativamente raro de un intruso en su nido. En este caso el adulto no tiene ningún tipo de evidencia de que este intruso existe. El padre evalúa a cada cría y debe decidir si es suya. Aceptarla o rechazarla son decisiones que irreversiblemente aumentan (si es correcta) o disminuyen (si es incorrecta) su adecuación. Cuando la probabilidad de que haya un intruso es muy baja y la evidencia contextual favorece fuertemente la hipótesis de que las crías en el nido son propias, la

selección natural favorece la regla de decisión simple de “aceptar a la cría si está en mi nido”. Incluso, el que la cría esté en el contexto adecuado puede tener más peso en la decisión del adulto que cualquier evidencia de la identidad de la cría (Beecher, 1981; 1991).

Aceptar a un pollo extraño usualmente es menos costoso que rechazar a uno propio. Esto es cierto cuando el pollo consume la misma cantidad de recursos que las demás crías; en cambio, cuando la cría extraña consume recursos suficientes para varias crías (como es el caso de los cuclillos), la detección de extraños se verá favorecida por selección natural (Beecher, 1988; 1991).

2. Decisión simple. El padre, al llegar al nido, detecta que no todas las crías son suyas (por ejemplo, que pueda contar y lo haga), sin embargo no sabe cuál de ellas es la cría extraña. Como en la situación anterior el adulto evalúa a cada cría. El padre no tiene que decidir entre crías y puede optar por aceptar a todas. El adulto para rechazar requiere que las evidencias en contra de la identidad de la cría sean tales que la probabilidad de estar rechazando a la cría propia sea mínima (Beecher, 1988; 1991).

3. Decisión forzada. El padre, al regresar al nido, tiene la información de que hay una o varias crías extrañas, y tiene que tomar una decisión. Las decisiones que tome el padre con respecto a las dos crías o grupos de crías son mutuamente exclusivas (no puede optar por ambas crías o grupos de crías). Por ejemplo, las golondrinas ribereñas (*Riparia riparia*), son coloniales y anidan en madrigueras. En ocasiones puede ocurrir que la pared que separa dos madrigueras se derrumbe y ambas nidadas queden juntas. Difícilmente el adulto puede criar a ambas nidadas, por lo que tiene que decidir entre ellas. Un padre que no discrimina en un caso de detección puede tener una discriminación muy fina en el caso de decisión forzada: el padre puede evaluar diferencias muy pequeñas en características morfológicas o conductuales entre las crías. Esto es debido a que en una decisión forzada el adulto tiene que decidir entre crías y en el caso de detección puede optar por aceptar a todas (Beecher, 1981a; 1988; 1991).

4. Búsqueda. Cuando las crías no están en el nido se requiere de una regla de decisión diferente que permita discriminar entre muchas crías. Por ejemplo, si el adulto tiene que localizar a su cría de entre un grupo de crías, cada vez que regresa a alimentarla. En este caso, para que los beneficios sean mayores que los costos, lo que se requiere es que la frecuencia total de alimentaciones correctas sea mayor que las incorrectas. En el caso de una agrupación de juveniles, se favorece el rechazo por lo menos hasta que la cría provea información suficiente sobre su identidad. Por esta razón, la existencia de agrupaciones de juveniles en las especies es una evidencia confiable de que las crías expresan características que proveen información veraz sobre su identidad (Beecher, 1988; 1991).

### *Historia natural de la especie*

Dado que es muy probable que en especies que anidan en colonias exista reconocimiento de parentesco, se hicieron manipulaciones experimentales en el bobo de patas azules (*Sula nebouxii*), un ave marina colonial, para detectar si existe reconocimiento de parentesco.

El bobo de patas azules generalmente tiene 2 crías, aunque puede tener de 1 a 3 crías (Nelson, 1978). Al inicio de la temporada reproductiva, el macho escoge el sitio de anidación, el cual defiende junto con la hembra de cualquier intruso que invada su territorio, sea éste adulto o cría (Nelson, 1978). En la colonia de bobos de patas azules de Isla Isabela, la densidad poblacional llega a ser de 0.06 nidos/m<sup>2</sup> durante la época reproductiva; la distancia al nido más cercano es en promedio 2.1 m, y el área circular que defienden los adultos como territorio tiene en promedio 7.6 m<sup>2</sup>. Sin embargo, el área territorial defendida varía con la densidad y el desarrollo de la nidada. En zonas de baja densidad los adultos defienden un territorio mayor que en zonas de alta densidad (González y Osorno, 1987). Los adultos defienden una zona menor cuando están incubando pero a medida que las crías van adquiriendo mayor movilidad, el territorio abarca un área mayor y las crías también participan en su defensa (González y Osorno, 1987).

La movilidad de la cría va aumentando conforme la edad, siguiendo un patrón sigmoide: las crías tienen muy poca movilidad los primeros días, pero aproximadamente a los 35 días la movilidad empieza a incrementar y a los 60 días las crías pueden desplazarse a unos 60 cm/s (Drummond y García, 1989). Sin embargo, la probabilidad de que crías de diferentes nidos se mezclen es baja, porque si invaden un territorio vecino son agredidas inmediatamente por los adultos e incluso por la cría (González y Osorno, 1987). Las crías pueden ser agredidas a tal grado, que mueren picoteadas por los adultos (Nelson, 1978). En esta especie existe fratricidio facultativo. Si hay escasez de alimento, la cría 1 (generalmente la cría dominante) aumenta la agresión hacia la cría 2, que muere por inanición o abandona el nido y, comúnmente, muere a causa de los ataques de los adultos vecinos (Drummond y García 1989). Es posible que la selección natural haya favorecido el reconocimiento de parentesco: los padres deberían de rechazar a las crías de sus vecinos que se acercan al nido. Aunque en ocasiones ocurren adopciones naturales, en las que una cría expulsada es cuidada y alimentada (Drummond, com. pers. y obs. pers.). Sin embargo el mecanismo mediante el cual las crías consiguen introducirse a otro nido y ser aceptadas, aún no se conoce en esta especie.

El macho y la hembra cuidan y proveen de alimento a la nidada. Ambos adultos invierten el mismo tiempo en el cuidado de las crías (Castillo y Chávez-Peón, 1983), aunque las hembras aportan más alimento a las crías (Guerra y Drummond, 1995). Antes de los 50 días las crías siempre están acompañadas por lo menos por uno de los padres, que mantiene a la vista a la cría, aunque ésta se aleje un poco. Aunque después de los 50 días es posible encontrar a una cría sola, esto es un evento raro (obs. pers.). El ciclo completo de crianza, desde la eclosión hasta que las crías son independientes, dura aproximadamente 18 semanas. Los machos

completan el emplumado (cambio de plumón a plumas) antes que las hembras: a los 85.8 d si son cría 1 y a los 86.3 si son cría 2, mientras que las hembras empluman a los 89.0 d si son cría 1 y a los 92.0 si son cría 2 (Drummond et al., 1991). Al final del emplumado, pero antes de ser independientes, las crías empiezan a alejarse del nido y forman agrupaciones de juveniles (Nelson, 1978).

### ***Objetivos***

Para evaluar si existe reconocimiento de parentesco en esta especie, se hicieron 4 experimentos. Los experimentos 1, 2 y 4 ponen a prueba la ocurrencia de reconocimiento en la situación de detección: al adulto se le retiró la cría y tenía que decidir si la cría que se introdujo a la periferia del territorio era la propia. En el experimento 3 se investigó una decisión simple: el adulto tenía consigo a su cría y se introducía otra cría al territorio. Esto ocasionaba que hubiera 2 crías en vez de una, pero el adulto no tenía que discriminar forzosamente a la cría ajena, podía optar por aceptarla.

En el primer experimento se puso a prueba la predicción de Davies y Carrick (1962), de que en especies coloniales ocurre el reconocimiento de parentesco y que se presenta poco antes de que las crías sean móviles o independientes. Los experimentos 2 y 3 se realizaron con crías de un rango de edad en la el cual se espera que aún no se desarrolle el reconocimiento directo. Estos experimentos se hicieron con el fin de conocer si los adultos son capaces de detectar intrusos aún sin reconocer directamente a su cría. En el experimento 2, se evaluó si los adultos son capaces de discriminar a su cría de una cría extraña por diferencias de tamaño, antes de que sean capaces de reconocerla directamente, ya que se espera que los adultos sean capaces de detectar intrusos por este medio (Beecher, 1988, 1991). En el experimento 3, se probó si el tener a la cría propia junto permitía discriminar a una cría extraña, antes de que exista reconocimiento directo. Por último, en el experimento 4 se investigó si la clasificación de los adultos, realizada en el experimento 3, refleja diferencias individuales estables: algunos adultos tienden a aceptar a cualquier cría que se les presente mientras otros suelen rechazarla consistentemente.

## **MÉTODOS GENERALES**

### ***Protocolo general, sujetos y tratamiento***

El estudio se realizó de marzo a mayo de 1994, en la Isla Isabel, Nayarit (21°52'N, 105°54'E). Las pruebas se realizaron en nidos focales con una sola cría (originalmente de una cría o de dos crías que hubieran perdido una). Los nidos utilizados siempre estuvieron en zonas de baja densidad de la colonia. En la colonia de Isla Isabel se han establecido cuadrantes que abarcan las zonas de mayor densidad de anidación (Osorio y Drummond, 1993). Los nidos focales utilizados estuvieron fuera de los cuadrantes o en los cuadrantes que en años anteriores han sido los de menor densidad (Drummond, com. pers. y obs. pers.). La **cría focal** que fue presentada al adulto residente del nido focal, podía ser la **cría propia** o una **cría ajena** extraída

temporalmente de su propio nido (de cría única [exp. 1 y 2] o de dos crías [exp. 3 y 4]). Las crías focales utilizadas en los 4 experimentos fueron de 18 a 57 días de edad. Las pruebas se realizaron cuando un sólo adulto se encontraba en el nido focal, durante las 0700-1200 h y las 1500-1800 h (las horas de mayor actividad).

Las crías utilizadas, ajenas y/o propias, se extrajeron de su nido antes de iniciar la prueba; a cada cría se le midió culmen y ulna ( $\pm 1$  mm) con una cinta métrica y se pesó con un dinamómetro Pesola ( $300 \pm 0.5$  g o  $2000 \pm 25$  g). La edad de las crías se estimó utilizando 4 curvas de crecimiento de culmen de crías 1 (macho y hembra) y crías 2 (macho y hembra), obtenidas a partir de 27 nidadas en las que emplumaron 2 crías en 1987. Las crías únicas y crías 1 crecen similarmente (Drummond, datos no publicados), por lo que la edad de las crías únicas se calculó utilizando las curvas de crecimiento para crías 1. Se desconocía el sexo de las crías, por lo que se calculó la edad correspondiente a cada sexo y se utilizó el promedio. Se marcó con acuarela a los adultos con crías de más de 40 d que no estaban anillados antes de extraer a la cría. Esto se hizo para estar seguros de que se aplicaba la prueba al adulto correcto. Generalmente con crías de esta edad los adultos abandonaban el nido en el momento de extraer a la cría, pero regresaban en pocos minutos. Los nidos dentro de los cuadrantes tenían una estaca con un número y las crías un anillo numerado. En el caso de los nidos fuera de los cuadrantes los nidos se marcaron con cintas con un número.

En todos los experimentos transcurrieron aproximadamente 15 minutos entre la extracción de su nido de la que sería la cría focal hasta el inicio de la prueba; los adultos focales pasaron un periodo de tiempo similar sin su cría. Las crías focales de 16 a 39 d de edad permanecieron en una cubeta recién lavada con agua de mar y forrada con pasto seco durante los 15 minutos, mientras que las crías focales de 40 a 57 d se encerraron los 15 minutos en una jaula metálica que medía 70 cm por lado. La cubeta o la jaula se colocó en la sombra a 100 m como mínimo del nido focal, para evitar que el adulto escuchara las vocalizaciones. En las pruebas en que la cría focal fue una cría ajena, las crías propias permanecieron en la cubeta o la jaula durante toda la prueba. Al finalizar la prueba se regresó cada cría a su nido, colocando las de 16 a 39 d en el centro del nido y las de 40 a 57 d junto al adulto, debido a que los adultos con crías mayores de 40 d frecuentemente se encuentran a varios metros de su nido. Se confirmó siempre que la cría no fuera agredida por el adulto.

Al inicio de cada prueba se colocó a la cría focal en el suelo con la cabeza dirigida hacia el adulto focal, en un sitio donde el terreno tuviera menos declive y estuviera libre de obstáculos como zacate o piedras, procurando que el adulto más cercano a la cría fuera el focal. En el experimento 1 (con crías de 18 a 36 d) y en el experimento 2 (crías de 18 a 43 d), la cría focal se colocó a una distancia inicial de 1.5 metros del adulto focal. En el experimento 1 (con crías de 40 a 57 d), experimento 3 (crías de 16 a 46 d) y experimento 4 (crías de 22 a 53 d) se redujo la distancia inicial a 75 cm, para reducir la probabilidad de que la cría focal se alejara del adulto. En el experimento 1 hubo un grave error de metodología: la variación en la

distancia inicial, que durante la toma de los datos pasó inadvertido. Esta inconsistencia metodológica entre ambas partes del experimento confunde el efecto de la edad de la cría en el desarrollo del reconocimiento y el efecto de la distancia inicial.

En todos los experimentos el observador se acercó lentamente y agachado para colocar a la cría, retirándose inmediatamente. Después se situó aproximadamente a 5 m del adulto, permaneciendo quieto, silencioso y listo para intervenir en caso de agresión. Aunque la presencia del observador pudo haber influido en la conducta de los individuos focales, los bobos de patas azules durante la época de anidación son extraordinariamente tolerantes a los humanos (Guerra y Drummond, 1995). Incluso llegó a haber crías ajenas y propias que durante las pruebas se quedaron dormidas y también algunos adultos llegaron a dormir por cortos periodos de tiempo.

En todos los experimentos si la cría se alejaba del nido focal, se recolocaba orientada hacia el adulto en el sitio inicial. En los experimentos 1 (con crías de 18 a 36 d) y 2, si después de 10 minutos la cría aún estaba a más de 75 cm del adulto, se recolocaba a esa distancia orientada hacia el adulto. Si en cualquier momento el adulto agredía a la cría, esta se retiraba inmediatamente, dando la prueba por terminada. El observador podía llegar a rescatar a la cría en 2 ó 3 s y las 60 crías que fueron atacadas en ningún caso presentaron lesiones.

En los experimentos 3 y 4 se utilizaron crías dominantes y subordinadas. Antes de usar a una cría perteneciente a una nidada de dos crías, se observó hasta que ocurrió una interacción con gritos y/o picotazos que provocaron una postura sumisa (bajar el pico y desviar la cabeza, Nelson 1978) que definió el estatus (dominante o subordinada) de cada una.

### ***Registro de conducta***

Se anotaron las frecuencias de "regresos" del adulto y vocalizaciones de la cría durante cada minuto de la prueba. En el regreso el adulto se desplazaba hacia la cría, volteaba y después se desplazaba hacia su nido; parecía ser una táctica del adulto para atraer a la cría al nido. Una vocalización era cualquier sonido emitido por la cría. Por ejemplo, una cría pía cuando es separada de sus padres y emite piales sumisos o gritos agresivos durante interacciones agonísticas con el hermano. No se registraron por separado los piales y los gritos debido a que era difícil distinguirlos confiablemente.

Se registraron varias latencias a partir del inicio de la prueba (colocación de la cría focal en el suelo) con un cronómetro: en adultos, se registró la latencia para iniciar el desplazamiento hacia la cría por primera vez o para agredirla (darle un picotazo); en crías, se registró la latencia para iniciar el primer desplazamiento hacia el adulto; y la latencia en llegar a estar juntos (50 cm) adulto y cría por primera vez. Aunque el criterio

para considerar juntos al adulto y la cría fueron 50 cm, generalmente estuvieron a una distancia menor. En las pruebas donde participaron dos crías, se registró si hubo interacción agonística entre ellas, como gritos o picotazos, así como la identidad del agresor.

Se aplicaron pruebas de dos colas en el análisis de datos, excepto en el experimento 1 que ponía a prueba la hipótesis de que el adulto discriminaría a su cría de las demás a partir de cierta edad. Se reporta la mediana de las latencias como medida de la tendencia central debido a que la mediana es menos sensible a valores extremos aislados que la media. Para el análisis de la frecuencia de vocalizaciones, se realizaron transformaciones con raíz cuadrada a fin de homogeneizar las varianzas.

### ***Efecto del sexo de los adultos***

En todos los experimentos se compararon los adultos machos versus hembras tanto en el tratamiento control como en el tratamiento experimental, para saber si los sexos diferían en su conducta. Se compararon las proporciones de adultos machos y hembras que se desplazaron, llegaron a estar junto a la cría y que la agredieron (Tabla 2 y 3). En el experimento 1 no se encontraron diferencias en dichas proporciones (Tabla 2). En el experimento 2 sólo fue posible comparar machos y hembras experimentales y tampoco se encontraron diferencias (Tabla 2). En los experimentos 1 y 2 las latencias para iniciar esas conductas se analizaron agrupando, en cada experimento, las latencias de los adultos del mismo sexo de ambos tratamientos (Tabla 4). En el experimento 3 se analizaron las latencias de machos y hembras de cada tratamiento; no se pudieron agrupar por que al mismo adulto se le aplicaron los dos tratamientos (Tabla 5). En ninguno de los experimentos se encontraron efectos del sexo del adulto en la agresión o desplazamiento hacia la cría o en llegar a estar junto a ella (Tablas 2, 3, 4 y 5), por lo que se agruparon machos y hembras para los análisis.

## **EXPERIMENTO 1**

Se puso a prueba la predicción de Davis y Carrick (1962) de que los adultos son capaces de discriminar a su propia cría de una cría extraña de tamaño similar, sólo a partir de cierta edad. Se pretendió determinar la edad a la cual las crías son discriminadas.

### ***Métodos***

Se le presentó a un adulto una cría única de tamaño similar a la propia, en ausencia de ésta. Como control se le presentó a un adulto a su propia cría. A través de las conductas de agresión, desplazamiento, regresos y llegar a estar juntos adulto y cría, se pretendió inferir si los adultos son capaces de discriminar entre crías. Se consideró como aceptación que el adulto permitiera que la cría llegara a estar a menos de 50 cm.

Se utilizaron dos muestras: crías de 18 a 36 d y de 40 a 57 d de edad. Inicialmente se escogió sólo el rango de 18 a 36 d de edad. Se escogió como edad mínima 18 d, porque se requería que la cría focal se acercara al adulto caminando y a esta edad ya son capaces de hacerlo. Al no encontrarse evidencia de reconocimiento en adultos con crías de 18 a 36 d de edad, se incorporó una muestra adicional de adultos con crías de 40 a 57 d. Los tratamientos se asignaron alternadamente y se procuró que a cada cría control le correspondiera una cría experimental de edad similar.

Las pruebas duraron 20 minutos, independientemente de que antes de los 20 minutos el adulto y la cría focal llegaran a estar juntos.

#### *Crías de 18 a 36 días*

Se utilizaron 8 nidos controles y 8 nidos experimentales. La proporción de adultos machos y hembras fue similar en ambos grupos: control, 3 hembras y 5 machos; experimental, 4 hembras y 4 machos.

En el tratamiento experimental las crías propias y ajenas eran similares en tamaño: en promedio hubo una diferencia del 14% en peso y de 2.5 d de edad (Tabla 6); en 2 casos la cría ajena fue mayor que la propia, en 2 fue menor y en 4 casos ambas crías tenían la misma edad.

En 6 pruebas fue necesario recolocar a las crías: 4 crías propias (3 a los 10 minutos y 1 al empezar la prueba) y 2 crías ajenas (a los 10 minutos).

#### *Crías de 40 a 57 días*

Las pruebas se realizaron en 8 nidos controles (4 adultos hembras y 4 machos) y 9 nidos experimentales (4 adultos hembras y 5 machos). En el tratamiento experimental hubo en promedio una diferencia del 6% en peso y 2.0 d de edad, entre crías ajenas y propias (Tabla 6); en 5 casos la cría propia fue mayor que la cría ajena y en 4 casos menor. En una sola prueba tuvo que ser recolocada una cría propia a los 10 minutos.

### **Resultados**

#### *Crías de 18-36 días*

Todas las crías, propias y ajenas, se desplazaron hacia el adulto, sin diferir en la latencia para iniciar el desplazamiento (propias:  $n=8$ , mediana=27.0 s, 1-478 s; ajenas:  $n=8$ , mediana=14.0 s, 2-78 s; Prueba de U de Mann-Whitney,  $U=28.5$ ,  $p=0.36$ ).

Ningún adulto agredió a las crías propias o ajenas. La proporción de adultos que se desplazaron hacia las crías fue parecida en los dos grupos: 7 de 8 experimentales y 6 de 8 controles (Prueba de Fisher,  $p=0.5$ ). Un adulto experimental y 2 adultos controles, permanecieron en el nido, pero permitieron que la cría se acercara. Los adultos controles y los experimentales que se desplazaron hacia la cría, no difirieron en la

latencia para iniciar el desplazamiento hacia ella (control:  $n=6$ , mediana=9.0 s, 1-138 s; experimental:  $n=7$ , mediana=8.0 s, 2-39 s;  $U=18.5$ ,  $p=0.36$ ).

Cinco de 8 adultos con cría ajena y 2 de los 8 adultos con cría propia hicieron regresos (Prueba de Fisher,  $p=0.15$ ). Los demás adultos que se acercaron permanecieron junto a la cría y la acompañaron hasta llegar al nido.

Los 8 adultos controles y los 8 experimentales terminaron la prueba junto a la cría. En el tratamiento control, adulto y cría propia tardaron de 2 a 615 s (mediana=12.0 s) en estar juntos y en el tratamiento experimental adulto y cría ajena tardaron de 3 a 40 s (mediana=10.5 s;  $U=31$ ,  $p=0.47$ ).

Se analizaron las vocalizaciones de las 8 crías controles y las 8 crías experimentales con una ANDEVA de dos factores (tratamiento y tiempo) con medidas repetidas. No se encontró un efecto de la interacción tratamiento/tiempo ( $F_{19,266}=0.52$ ,  $p=0.95$ ). Las frecuencias de vocalizaciones de las crías en el tratamiento control y en el tratamiento experimental fueron similares ( $F_{1,14}=2.13$ ,  $p=0.16$ ; Figura 1a y 2). Durante el primer minuto se juntaron adultos y crías controles y experimentales y ocurrió la frecuencia máxima de vocalizaciones en ambos tratamientos (Figuras 1a y 2). Posteriormente la frecuencia de vocalizaciones decreció significativamente con respecto al tiempo ( $F_{19,266}=8.42$ ,  $p=0.0001$ ; Figura 1a y 2). Se excluyó del análisis a una cría control que hasta el minuto 11 estuvo junto al adulto y en ese momento volvió a aumentar su frecuencia de vocalizaciones, que ya había disminuido (Figura 1b). Se excluyó por que a pesar de seguir un patrón similar, la frecuencia de vocalizaciones de la cría tuvo un aumento al llegar a estar junto al adulto al minuto 11.

#### *Crías de 40-57 días*

Todas las 8 crías propias y 8 de las 9 crías ajenas se acercaron prontamente a los adultos (Prueba de Fisher,  $p=0.52$ ). En la latencia para iniciar el desplazamiento no hubo diferencia entre los tratamientos (propias:  $n=8$ , mediana=3.0 s, 1-19 s; ajenas:  $n=8$ , mediana=2.0 s, 1-5 s;  $U=28$ ,  $p=0.16$ ).

En la agresión hacia la cría focal hubo una diferencia significativa entre adultos controles y adultos experimentales: ninguno de los 8 adultos controles agredió a la cría propia, en cambio 5 de 9 adultos experimentales agredieron a la cría ajena (Prueba de Fisher,  $p=0.02$ ). Los 5 adultos experimentales agresores permanecieron en su sitio y tardaron de 3 a 16 s (mediana=5.0 s) en atacar a la cría ajena desde el inicio de la prueba. Cuatro adultos experimentales picaron a la cría en cuanto ésta se acercó a ellos, el otro adulto permitió que la cría se le acercara y a los 12 s de estar juntos la picó. En consecuencia sólo 4 de 9 adultos terminaron la prueba junto a la cría ajena.

Tres de 9 adultos experimentales y 4 de 8 adultos controles, se desplazaron hacia la cría (Prueba de Prueba de Fisher,  $p=0.42$ ). Las latencias de los adultos para iniciar el desplazamiento hacia la cría, fueron parecidas en los dos tratamientos (control:  $n=4$ , mediana=3.5 s, 1-4 s; experimental:  $n=3$ , mediana=3.0 s, 1-433 s;  $U=6$ ,  $p=0.57$ ). Un adulto experimental tardó 433 s en iniciar el desplazamiento hacia la cría y al llegar el adulto, la cría adoptó una actitud sumisa, pero el adulto no la atacó e incluso la acicalo. Ninguno de los 8 adultos control y de los 9 adultos experimentales hicieron regresos.

Significativamente menos adultos experimentales llegaron a estar junto a la cría: 5 de 9 adultos experimentales contra 8 de 8 adultos control (Prueba de Fisher,  $p=0.02$ ). En la latencia para estar juntos no hubo una diferencia significativa entre ambos tratamientos: en el control los 8 adultos y crías tardaron de 3 a 25 s (mediana=4.5 s) y en el experimental los 5 adultos y crías tardaron de 2 a 433 s (mediana=4.0 s;  $U=20$ ,  $p=0.52$ ).

Las edades de las crías propias de los adultos experimentales que rechazaron a la cría ajena y de los que no la rechazaron no difirieron significativamente (rechazaron:  $n=5$ ,  $X=51.6 \pm 3.9$  d,  $X \pm d$ . e.; no rechazaron:  $n=4$ ,  $X=47.5 \pm 2.4$  d;  $t=1.8$ , g.l.=7,  $p=0.11$ ). La diferencia de edad entre las crías propias y las crías ajenas rechazadas fue similar a la diferencia que hubo entre las crías propias y las crías ajenas que no fueron rechazadas (rechazadas:  $n=5$ ,  $X=2.0 \pm 1.0$  d; no rechazadas:  $n=4$ ,  $X=3.0 \pm 1.8$  d;  $t=0.5$ , g.l.=7,  $p=0.32$ ).

En la ANDEVA de la frecuencia de vocalizaciones se analizaron las 8 crías control y las 4 crías experimentales que fueron aceptadas. Debido a que 5 pruebas experimentales fueron suspendidas en el primer minuto al ser rechazadas las crías, no se incluyeron en el análisis por que generarían un diseño de ANDEVA desbalanceado. No se encontró un efecto significativo de la interacción tratamiento/tiempo ( $F_{19,171}=4.11$ ,  $p=0.17$ ; Figuras 3 y 4). Se encontró un efecto significativo del tratamiento en la frecuencia de vocalizaciones ( $F_{1,9}=5.25$ ,  $p=0.047$ ; Figuras 3 y 4). En el tratamiento control (datos sin transformar), la media fue de 8.82 vocalizaciones durante los 20 minutos de prueba. En cambio la media del tratamiento experimental fue de 17.10 vocalizaciones que es 1.9 veces más grande. El efecto del tiempo sobre la frecuencia de vocalizaciones es significativo ( $F_{19,171}=2.68$ ,  $p=0.00001$ ; Figuras 3 y 4). Durante el primer minuto adultos y crías controles y experimentales se juntaron, lo que coincidió con la frecuencia máxima de vocalizaciones en el tratamiento control (Figura 3). En el tratamiento control, una vez juntos adulto y cría, hubo un claro decremento exponencial de las vocalizaciones con respecto al tiempo (Figura 3). En el tratamiento experimental hubo una mayor variación en los datos, aunque desde el primer minuto se puede observar cierto decremento; después en el minuto 9 la frecuencia vuelve a aumentar y finalmente, apartir del minuto 14 disminuye (Figura 4).

### ***Conclusiones***

Antes de los 33 d de edad de las crías propias, no se encontraron evidencias conductuales que indiquen que existe discriminación entre crías: los adultos se comportaron de forma similar con crías ajenas que con las propias. Tampoco se encontraron evidencias de que las crías menores de 33 d sean discriminantes. Las crías propias y ajenas respondieron de manera similar en las pruebas.

Después de los 46 d de edad de la cría propia, el 55% de los adultos discriminó correctamente entre crías: atacaron a las crías ajenas mayores de 46 d de edad. La discriminación ocurrió en los primeros 3-16 s de prueba. Sin embargo, un adulto rechazó a la cría 12 s después de aceptarla.

Antes de los 33 d las frecuencia de vocalizaciones de las crías propias y ajenas fueron similares, después de los 46 d las frecuencias difirieron. Las crías ajenas vocalizaron en total 65% más que las crías propias. Tal vez, crías ajenas mayores de 46 d perciben que están en un entorno diferente o que el adulto no es su progenitor y esto se refleja en la frecuencia de vocalizaciones, que indican un estado de excitación.

Con crías mayores de 46 d, no hubo diferencia entre las edades de las crías propias de los adultos que aceptaron y de los que rechazaron a la cría ajena, lo cual sugiere que hay variación individual en la edad a la cual la cría es reconocida. La variación puede ocurrir en el adulto (en la edad de su cría en la cual aprende las características distintivas) o en la cría (en edad en la cual desarrolla estas características).

Sin embargo, debido a la variación en la distancia inicial, no es posible afirmar que los adultos desarrollan el reconocimiento directo por familiaridad después de que su cría cumple 46 d de edad. Tal vez dependiendo de la distancia, la capacidad discriminatoria de los adultos varíe.

## **EXPERIMENTO 2**

Para saber si los adultos detectan crías ajenas que son más grandes o más pequeñas que las suyas, antes de que se desarrolle el reconocimiento directo, se le presentó al adulto una cría única en promedio 45 % menos pesada o 43 % más pesada que su propia cría, luego de remover a esta última.

### ***Métodos***

Las pruebas se realizaron en 14 nidos con cría única de 18 a 43 d de edad, en ausencia de la cría propia. La prueba duró 20 minutos a partir de haber colocado a la cría focal en el suelo, independientemente del minuto en que adulto y cría focal llegaron a estar juntos. No fue necesario recolocar a ninguna cría.

A 7 adultos (4 hembras y 3 machos) con cría única de 28 a 43 d de edad, se les presentó una cría única en promedio 45% menos pesada y  $14.5 \pm 5.6$  d más chica que la propia (Tabla 5). A 7 adultos (6 hembras y 1 macho) con cría única de 18 a 31 d de edad, se les presentó una cría única en promedio 43% más pesada y  $11.3 \pm 2.6$  d más grande (Tabla 6).

## **Resultados**

### *Cría focal más chica*

Cuatro de las 7 crías más chicas que la propia se dirigieron hacia el adulto y tardaron de 3 a 118 s (mediana=44.5 s) en iniciar el desplazamiento. En los 3 casos donde la cría no se acercó al adulto éste se dirigió hacia ellas. Los 7 adultos a los que se les presentó una cría más chica que la propia la aceptaron, 4 adultos se dirigieron hacia la cría y tardaron de 1 a 17 s (mediana=8.0 s) en iniciar el desplazamiento. Los 7 adultos tardaron de 2 a 171 s (mediana=18.0 s) en estar junto a la cría y 3 de ellos hicieron regresos. Los 7 adultos y las crías focales permanecieron juntos durante 1029 a 1198 s (mediana=1092 s) sin evidencia de discriminación.

Durante los primeros dos minutos los adultos y las 7 crías más chicas que la propia se juntaron y se registró la frecuencia máxima de vocalizaciones (Figura 5). Después, hubo una clara disminución en la frecuencia de las vocalizaciones de las crías con respecto al tiempo (ANDEVA de una vía con medidas repetidas,  $F_{19,114}=2.95$ ,  $p=0.00002$ ; Figura 5).

### *Cría focal más grande*

Todas las 7 crías más grandes que la propia se dirigieron hacia el adulto y tardaron de 2 a 62 s (mediana=8.0 s) en iniciar el desplazamiento.

Cuatro de los 7 adultos rechazaron a la cría más grande que la propia: dos atacaron a la cría cuando ésta se aproximó, a los 21 y 26 s respectivamente, los otros 2 adultos rechazadores gritaron e hicieron "yes head shaking" (movimientos rápidos de la cabeza de arriba a abajo) cuando la cría intentó acercarse, por lo que ésta permaneció alejada y en silencio.

Los 4 adultos que rechazaron a la cría más grande que la propia tenían crías de 18 a 23 d y rechazaron a crías ajenas de 28 a 37 d. Los 3 adultos que aceptaron, tenían crías de 20 a 31 d de edad y aceptaron a crías ajenas de 28 a 44 d. No hubo una diferencia significativa entre las edades de las crías propias con padres que rechazaron a la cría ajena y de los que llegaron a estar junto a ella (rechazaron:  $X=20.7 \pm 1.9$  d; no rechazaron:  $X=24.33 \pm 4.7$  d;  $t=1.14$ , g.l.=5,  $p=0.3$ ). La diferencia de edad entre crías propias y crías ajenas fue similar en el caso de los adultos que rechazaron y los que no rechazaron (rechazaron:  $X=12.5 \pm 1.6$  d; no rechazaron:  $9.66 \pm 2.8$  d;  $t=1.38$ , g.l.=5,  $p=0.22$ ).

Los tres adultos que no rechazaron a la cría se desplazaron hacia ella, tardando de 5 a 30 s (mediana= 8.0 s) en iniciar el desplazamiento, 2 de ellos hicieron regresos. Estos 3 adultos y las crías tardaron de 11 a 120 s (mediana=37.0 s) en llegar a estar juntos y permanecieron juntos de 1080 a 1189 s (mediana=1163 s) sin evidencia de discriminación. En los primeros dos minutos de prueba se registró la frecuencia máxima de vocalizaciones de las 3 crías (Figura 6). Después, hubo una disminución gradual en la frecuencia de vocalizaciones con respecto al tiempo ( $F_{19,38}=2.4, p=0.001$ ).

Se comparó la proporción de crías aceptadas más chicas que la propia contra la proporción de crías aceptadas más grandes que la propia y no hubo una diferencia significativa. Las 7 crías más chicas que la propia fueron aceptadas y sólo 3 de las 7 crías más grandes que la propia (Prueba de Fisher,  $p=0.07$ )

### **Conclusiones**

Se encontraron evidencias conductuales de que los adultos son capaces de evaluar diferencias de tamaño, por lo menos en una dirección: cuando la cría ajena es más grande que la propia. El 57% de los adultos agredió a la cría ajena más grande que la propia, y ningún adulto agredió a la cría ajena más chica. Sin embargo, ambos tratamientos no difirieron significativamente. Además, una explicación alternativa es que los adultos discriminen a crías mayores de 28 días y acepten a las crías menores de 22 días y la edad relativa entre crías ajenas y propias no influye en la capacidad discriminatoria del adulto.

El efecto del tiempo en la frecuencia de vocalizaciones fue significativo en ambos tratamientos. La frecuencia de vocalizaciones disminuyó con respecto al tiempo, sin embargo la media de la frecuencia de vocalizaciones al inicio de la prueba con crías más chicas que la propia es 2.1 veces mayor que con crías más grandes.

### **EXPERIMENTO 3**

Para saber si la presencia de su cría permite a los adultos discriminar a una cría ajena, se le presentó a un adulto con cría única una cría de tamaño similar, estando su cría presente en el nido. Como control se le presentó al mismo adulto otra cría ajena de tamaño similar, estando su cría ausente del nido.

### **Métodos**

Se utilizaron 31 adultos (15 hembras y 16 machos) con cría única de 15 a 45 días. Al mismo adulto se le aplicó el tratamiento control y el tratamiento experimental, con un intervalo de 1 a 4 días (mediana= 2 días) entre tratamientos. A 19 adultos se les aplicó primero el tratamiento experimental y a 12 adultos primero el tratamiento control.

En total se utilizaron 62 crías ajenas: 31 crías focales controles y 31 crías focales experimentales. Las crías pertenecían a nidadas de 2 crías y tenían de 18 a 53 días de edad. En cada tratamiento se utilizaron 14 crías 1 y 17 crías 2.

A cada adulto se le presentaron en ausencia de su cría (tratamiento control) y en presencia de su cría (tratamiento experimental) diferentes crías focales del mismo estatus social (dominante: cría 1 o subordinada: cría 2, en la nidada natal) y con la misma dirección y magnitud en cuanto a la diferencia de largo del culmen con respecto a la cría propia. En el tratamiento control hubo en promedio una diferencia del 14.1% en peso y de 2.9 días entre cría propia y cría ajena (Tabla 6); en el tratamiento experimental entre ambas crías hubo en promedio una diferencia del 11.4% de peso y de 2.9 días (Tabla 6). En ambos tratamientos la cría propia fue mayor que la ajena en 16 casos y menor en 15 casos.

La prueba terminó 5 minutos después de estar juntos adulto y cría focal o inmediatamente en caso de agresión. Nueve pruebas controles y 12 pruebas experimentales se prolongaron más porque aún estando la cría a menos de 50 cm del adulto, no era muy claro que éste la había aceptado; i.e. la cría no se seguía acercando, no había ninguna interacción entre adulto y cría o el adulto continuamente volteaba hacia la cría y en ocasiones hacía “yes head shaking”. En cambio en los experimentos 1 y 2, los adultos cuando estaban a menos de 50 cm de la cría ajena se veían calmados e incluso en varias ocasiones los adultos acicalaron a la cría ajena.

En ausencia de la cría residente, 7 de 31 crías focales tuvieron que ser recolocadas; 4 de ellas habían permanecido inmóviles y 3 se habían alejado del adulto. En presencia de la cría residente se recolocaron 13 de 31 crías focales; 7 habían permanecido inmóviles y 6 se habían alejado del adulto. No hubo diferencia en las proporciones de crías que tuvieron que ser recolocadas en ausencia o presencia de la cría propia (Prueba de Fisher,  $p=0.17$ ).

### **Resultados**

El 74% de las crías ajenas se desplazaron hacia el adulto en ausencia de la cría propia y el 87% en su presencia. La cría ajena fue agredida por el adulto en 35% de los casos en ausencia de la cría propia y en 45% de los casos en presencia de ésta. El 74% de adultos y crías ajenas llegaron a estar juntos en ausencia de la cría propia y en presencia de ésta el 71%.

En los dos tratamientos algunas crías focales mostraron una conducta peculiar. Permanecieron en el mismo sitio casi inmóviles y después se acercaron lentamente al adulto; avanzaban, se detenían, se

acicalaban, se dormían o se quedaban inmóviles, después avanzaban un poco más y se volvían a detener. Generalmente todas estas conductas las hacían sin emitir sonido alguno.

No se encontró que los adultos discriminaran mejor a la cría ajena en presencia de su cría. Se detectó una conducta peculiar en los adultos: el 45% de los adultos aceptaron a la cría ajena en los dos tratamientos, el 25% la rechazaron en ambos tratamientos y el 29% en un tratamiento la aceptaron y en otro la rechazaron. Sin embargo en este último caso no se pudo relacionar el rechazo o la aceptación con la ausencia o presencia de la cría propia.

### *Crías*

No se encontraron diferencias en cuanto a la proporción de crías 1 y crías 2 rechazadas por los adultos en ninguno de los dos tratamientos. En ausencia de la cría propia, 6 de las 14 crías 1 fueron rechazadas así como 5 de las 17 crías 2 (Prueba de Fisher,  $p=0.47$ ). En presencia de la cría propia, 8 de las 14 crías 1 fueron rechazadas así como 6 de las 17 crías 2 (Prueba de Fisher,  $p=0.28$ ).

Se agruparon las crías de ambos tratamientos y entre crías ajenas rechazadas y no rechazadas, no hubo diferencias significativas en la edad (rechazadas:  $n=25$ ,  $X=29.5\pm 8.5$  d, 18-53 d; no rechazadas:  $n=37$ ,  $X=31.7\pm 7.8$  d, 19-47 d;  $t=1.06$ , g.l.=60,  $p=0.29$ ), ni en la diferencia de edad entre ellas y la cría propia (rechazadas:  $n=25$ ,  $X=-0.6\pm 4.5$  d, rango=1-9 d; no rechazadas:  $n=37$ ,  $X=0.72\pm 3.7$  d, rango=1-16d;  $t=1.26$ , g.l.=60,  $p=0.21$ ). Pero contrariamente a lo que se esperaba, los adultos rechazaron en mayor proporción a crías menos pesadas que la propia que a crías más pesadas. Rechazaron a 18 de 32 crías menos pesadas que la propia y sólo a 7 de 30 crías más pesadas (Prueba de Fisher,  $p=0.01$ ). Las 25 crías rechazadas fueron en promedio  $51.9\pm 105.6$  gr menos pesadas que las crías propias y las 37 crías no rechazadas fueron en promedio  $47.4\pm 144.33$  gr más pesadas que la propia y esta diferencia fue significativa ( $U=676$ ,  $p=0.002$ ).

Las crías 1 y las crías 2 tuvieron latencias similares para aproximarse al adulto. En ausencia de la cría propia, las crías 1 tardaron de 2 a 1190 s (mediana=37.0 s,  $n=11$ ) en desplazarse hacia el adulto y las crías 2 tardaron de 1 a 367 s (mediana=16.0 s,  $n=12$ ;  $U=44$ ,  $p=0.18$ ). En presencia de la cría propia, las crías 1 tardaron de 1 a 3605 s (mediana=123.0,  $n=13$ ) en desplazarse hacia el adulto y las crías 2 de 1 a 2100 s (mediana=40.0,  $n=14$ ;  $U=81.5$ ,  $p=0.66$ ). Al no encontrarse diferencias entre crías 1 y crías 2 los demás análisis se hicieron sin separarlas.

En ausencia de la cría propia, 16 crías iniciaron el desplazamiento durante el primer minuto de prueba y fueron aceptadas 11; mientras que 7 crías tardaron de 3 a 20 minutos en iniciar el desplazamiento y fueron aceptadas 4. En presencia de la cría propia, 12 crías iniciaron el desplazamiento durante el primer minuto y fueron aceptadas 10; mientras que 15 crías tardaron de 2 a 60 minutos en iniciar el desplazamiento y

fueron aceptadas 7. Se agruparon las crías de ambos tratamientos. De las 28 crías que iniciaron el desplazamiento durante el primer minuto fueron aceptadas 21 y de las 22 que iniciaron el desplazamiento después del primer minuto fueron aceptadas 11. La proporción de crías aceptadas que iniciaron el desplazamiento antes del primer minuto no difirió significativamente de la proporción de crías que lo iniciaron después del primer minuto (Prueba de Fisher,  $p=0.08$ ).

No se encontró un efecto de la ausencia o presencia de la cría propia, en cuanto a la proporción de crías ajenas que se desplazaron hacia el adulto. En ausencia de la cría propia 23 de 31 crías ajenas se desplazaron hacia el adulto y en presencia de ésta 27 de 31 crías ajenas (Prueba de Fisher,  $p=0.33$ ). Tampoco se encontró un efecto significativo de la ausencia o presencia de la cría propia, en la latencia de la cría focal para iniciar el desplazamiento. Sin la cría propia en el nido, las crías tardaron de 1 a 1190 s (mediana=23.0 s) en iniciar el avance y en presencia de la cría propia de 1 a 3605 s (mediana=122.0 s;  $U=274.5$ ,  $p=0.49$ ,  $n=23$  y  $n=27$  respectivamente).

Una cría propia tenía la voz más grave que el resto de las crías, sin embargo la hembra adulta aceptó a las crías ajenas en ausencia y presencia de su cría, aunque la voz de la cría propia y las de las crías ajenas eran diferentes al oído del observador.

De 22 crías experimentales que llegaron a estar junto al adulto, 12 tuvieron interacciones agonísticas con la cría propia; una picó a la cría residente y 11 fueron picadas por ésta. Dos crías propias fueron picadas por su padre cuando estaban agrediendo a la cría ajena y las pruebas se suspendieron inmediatamente.

El patrón general de vocalizaciones de crías ajenas fue parecido en los dos tratamientos (Figuras 7 y 8). Debido a que las pruebas terminaron 5 minutos después de llegar a estar juntos adulto y cría, sólo se compararon las frecuencias de vocalizaciones de los primeros nueve minutos de prueba. Porque sólo hasta el minuto 9 se consiguió un diseño balanceado con un tamaño de muestra adecuada (Figura 7 y 8). No se encontró un efecto significativo de la interacción entre tratamiento y tiempo ( $F_{8,176}=1.74$ ,  $p=0.09$ ). Las frecuencias de vocalizaciones en ausencia y en presencia de la cría propia fueron similares ( $F_{1,22}=1.16$ ,  $p=0.29$ ). A pesar de que hubo mucha variación en la latencia para llegar a estar juntos adultos y crías en ambos tratamientos (ausencia: mediana=1.0 minuto (1-31 minutos); presencia: mediana=2.0 minutos (1-60 minutos), hubo un decremento en la frecuencia de vocalizaciones desde el primer minuto (Figura 7 y 8). En los dos tratamientos, el efecto del tiempo sobre la frecuencia de vocalizaciones fue significativo ( $F_{8,176}=8.41$ ,  $p=0.0001$ ).

Para saber si había un patrón en las frecuencias de vocalizaciones de las crías antes y después de llegar a estar junto al adulto o de ser rechazadas, se reacomodaron todos los datos tomando como minuto 0 el

minuto en que sucedió la interacción conductual (estar junto al adulto o ser rechazado; Figuras 9 y 10). Se analizaron las frecuencias de vocalizaciones de 13 crías de cada tratamiento en los primeros 7 minutos. Sólo se analizaron 13 crías por que, de otra forma se obtenía un diseño desbalanceado. No se encontró un efecto de la interacción tratamiento/tiempo ( $F_{6,144}=1.56$ ,  $p=0.16$ ), ni del tratamiento ( $F_{1,24}=0.70$ ,  $p=0.41$ ). En ambos tratamientos la frecuencia de vocalizaciones decreció significativamente con respecto al tiempo ( $F_{6,144}=6.54$ ,  $p=0.0004$ ). En ausencia de la cría propia en el minuto 0 hubo un incremento en las frecuencias de vocalizaciones y en los siguientes minutos hubo un decremento (Figura 9). En presencia de la cría propia, 5 minutos antes del minuto 0 se inició un aumento en la frecuencia de vocalizaciones, alcanzó el pico en el minuto 0 y en los siguientes minutos hubo un decremento de la frecuencia de vocalizaciones (Figura 10).

### *Adultos*

No hubo efecto de la presencia o ausencia de la cría propia en la proporción de adultos que atacaron a la cría ajena o se desplazaron hacia ella, ni en la proporción de adultos y crías ajenas que estuvieron juntos (Tabla 7). Los adultos que atacaron a la cría ajena, se desplazaron o llegaron a estar junto a ella, no difirieron significativamente en la latencia para iniciar estas conductas en ausencia o presencia de la cría propia (Tabla 8).

En 9 pruebas, 3 en tratamiento control y 6 en el tratamiento experimental, los adultos agredieron a la cría ajena después de que ambos llegaron a estar juntos. En el tratamiento control, 3 adultos agredieron a la cría ajena de 23 a 1825 s (mediana=54.0 s) después de estar junto a ella y en el tratamiento experimental, 6 adultos tardaron en agredir de 17 a 2338 s (mediana=406.5 s) después de estar junto a la cría ajena. Dos adultos agredieron a la cría “tardíamente” tanto en ausencia como en presencia de su cría (4 pruebas); las otras 5 agresiones tardías fueron adultos diferentes. Dos adultos experimentales atacaron a su propia cría cuando ésta estaba agrediendo a la cría ajena.

Se analizó si los adultos mostraron consistencia individual en su conducta a través de los dos tratamientos. Se analizaron tres conductas de los adultos que permiten inferir directamente el rechazo o aceptación de la cría: agresión, desplazamiento hacia la cría ajena y estar junto a ella. Los adultos se dividieron en tres categorías: a) no realizaron la conducta en ausencia ni en presencia de su cría, b) realizaron la conducta en ambas pruebas o c) en una prueba la realizaron y en la otra no (Tabla 9). En la última categoría, aunque varios adultos se comportaron diferente en ambos tratamientos, no hubo relación entre la ausencia o presencia de la cría y el cambio de conducta (por ejemplo, muchos adultos aceptando en ausencia de su cría y rechazando su presencia y pocos adultos mostrando el patrón inverso), excepto en la conducta de desplazamiento. Fue significativamente mayor la proporción de adultos que en ausencia de su cría se desplazaron hacia la cría ajena y en su presencia no, que la proporción de adultos que en ausencia de su cría

no se desplazaron hacia la cría ajena y cuando estuvo presente sí (Tabla 9). Es decir, los adultos en presencia de su cría tendieron a permanecer junto a ella y en ausencia de ésta a desplazarse hacia la cría ajena.

Se observó que según su conducta los adultos podían ser clasificados en tres categorías: como "aceptadores" los 14 adultos que no agredieron a la cría ajena y permitieron que ésta se acercara en ausencia y presencia de su cría; como "rechazadores" los 8 adultos que la agredieron en ambos tratamientos; y como "discriminadores" los 9 adultos que agredieron a la cría ajena en una prueba y en la otra no.

En los experimentos anteriores, a diferencia de este, no se encontró que los adultos atacaran a crías ajenas menores de 33 d. Se comparó la proporción de ataques a una cría ajena similar a la propia en el experimento 1, contra la proporción de ataques a crías ajenas menores de 33 d en el experimento 3 y la diferencia entre ambos experimentos se acercó a la significancia (Tabla 10). Posiblemente la fecha en la que se aplicó la prueba influyó en los resultados. El experimento 1 se realizó al inicio de la temporada reproductiva y el experimento 3 más tarde (Tabla 10). Otro factor que podría influir es la densidad; tal vez los adultos en zonas más densas estén más propensos a atacar a un intruso. Pero aunque no se midió la densidad, siempre se utilizaron nidos en zonas de baja densidad para poder realizar las pruebas. Existe una diferencia entre ambos experimentos que tal vez influyó en la discriminación: la distancia inicial a la que se colocó la cría focal. En el experimento 1, con crías de 18 a 36 d de edad, la distancia inicial fue de 1.5 m y en el experimento 3 fue de 0.75 m.

### ***Conclusiones***

En 22 crías se detectó una conducta que no se había presentado en los experimentos anteriores: las crías se iban acercando muy lentamente al adulto. Parecía habituar al adulto a su presencia, para conseguir su aceptación. Además, al aproximarse emitían muy pocas vocalizaciones, posiblemente proporcionando de esta forma menos información al adulto sobre su identidad. Parece ser que las crías percibían que se encontraban en un ambiente extraño y esto modificaba su conducta.

No hubo diferencias en la frecuencia de vocalizaciones de ambos tratamientos, sin embargo las crías vocalizaron menos que en experimentos anteriores, donde la frecuencia al inicio de la prueba podía ser entre 30 a 40 vocalizaciones por minuto y en este experimento fueron de 15 a 22 vocalizaciones por minuto.

La presencia de la cría propia no afectó la probabilidad de que el adulto atacara a la cría ajena, que se desplazara o que llegara a estar junto a ella. La presencia de la cría propia tampoco afectó la latencia para las mismas conductas: atacar, desplazarse o estar junto a la cría ajena. Los adultos se comportaban de la misma forma con la cría ajena, independientemente de si su cría estaba presente o no. Es decir, aparentemente el aceptar o rechazar a la cría ajena, es una conducta característica de cada adulto que no es influida por la

presencia de su cría. Algunos adultos atacaron a la cría ajena sólo en presencia de su cría, y otros la atacaron sólo en ausencia de ésta, pero ambas proporciones de adultos no difieren significativamente.

Se encontró un efecto en la proporción de adultos que en presencia de su cría permanecieron junto a ella y no se desplazaron hacia la cría ajena. Tal vez esto se deba a que, cuando hay un sólo adulto, éste permanece junto a la cría la mayor parte del tiempo. En nidadas no manipuladas de dos crías, si una cría se aleja, el adulto permanece junto a la cría más cercana, vocalizando y en ocasiones hace regresos: da unos pasos en dirección a la otra y regresa a su punto de partida (obs. pers.).

Un resultado sorprendente fue que los adultos rechazaron crías menos pesadas que la propia. En el experimento 2 los adultos aceptaron a crías en promedio 45% menos pesadas que las propias y en el experimento 3 rechazaron a crías en promedio 12% menos pesadas. Sin embargo, aunque hubo una diferencia significativa en el peso de las crías rechazadas y aceptadas en el experimento 3, no hubo una diferencia significativa en las edades de las crías rechazadas y aceptadas.

#### EXPERIMENTO 4

En el experimento 3 se clasificaron los adultos como aceptadores y rechazadores en base a si agredieron o no a las crías ajenas. Para saber si esta clasificación refleja categorías reales (es decir, diferencias estables entre individuos) se le presentaron a cada adulto clasificado como "aceptador" o "rechazador", en ausencia de la cría propia, 5 crías diferentes (una de ellas era la cría propia) y se registró si fueron agredidas o no.

#### *Métodos*

Se utilizaron 8 adultos (6 hembras y 2 machos) clasificados como aceptadores en el experimento 3 y 7 adultos clasificados como rechazadores (4 hembras y 3 machos), sin su cría.

Para cada adulto, las cinco crías focales fueron: a) cría 1ª más grande que la residente, b) cría 1ª más chica, c) cría 2ª más grande que la residente, d) cría 2ª más chica y e) cría propia. Las cinco crías, que fueron diferentes para cada adulto y tenían de 24 a 57 días de edad, se presentaron en orden aleatorio. En promedio hubo una diferencia de 14.7% de peso y de 4.3 días de edad entre la cría propia y las crías ajenas presentadas a los adultos aceptadores y de 15.8% de peso y 4.9 días de edad en el caso de los adultos rechazadores (Tabla 11).

Durante las pruebas con adultos clasificados como aceptadores tuvieron que ser recolocadas 13 crías focales y 16 con adultos clasificados como rechazadores.

Entre cada prueba hubo un intervalo de 1 a 73 h (mediana= 22.5 h). La prueba terminó inmediatamente después de la agresión, o a los 5 minutos de estar juntos la cría y el adulto, lo cual se consideró como una aceptación. Algunas pruebas se prolongaron hasta que quedó bien definido el rechazo o la aceptación: en ocasiones aún cuando adulto y cría estaban a 50 cm de distancia, no era claro si el adulto discriminaba a la cría o no.

### **Resultados**

Los 7 adultos rechazadores aceptaron menos crías que los 8 adultos aceptadores (rechazadores, mediana=1 cría, aceptadores, mediana=5 crías; U de Mann Whitney,  $U=53$ ,  $p=0.002$ ; Figura 11). Sólo hubo 2 adultos rechazadores que aceptaron 4 de las 5 crías. Un adulto aceptador rechazó a 3 de las crías después de 725, 194 y 56 s de haberlas aceptado. Todos los 8 adultos aceptadores aceptaron a su cría y 4 de 7 adultos rechazadores.

Para analizar si existía un efecto del orden en que se aplicaron las pruebas en cuanto a la aceptación o el rechazo, se calificó arbitrariamente como 0 el rechazo y como 1 la aceptación. Para cada adulto, se restó el puntaje de las dos primeras pruebas del de las dos últimas. Los resultados se compararon con una prueba de signos. Para este análisis se descartaron de la muestra los adultos cuyo puntaje final fue 0. Se encontró un efecto del orden de aplicación de las pruebas en la muestra de adultos rechazadores; aceptaron en mayor proporción a las últimas crías presentadas que a las primeras. ( $n=5$ ,  $p=0.047$ ; Figura 12). En los adultos aceptadores, no se encontró ninguna asociación entre la proporción de aceptación y el orden de presentación de las crías ( $n=2$ ,  $p=0.75$ ; Figura 12).

No hubo diferencias significativas en la aceptación de crías de diferentes estatus por adultos rechazadores ( $G=4.56$ ,  $gl=4$ ,  $p=0.33$ ; Figura 13) o aceptadores ( $G=0.93$ ,  $gl=4$ ,  $p=0.92$ ; Figura 13).

### **Conclusiones**

La mayoría de los adultos fueron consistentes con su clasificación. Sin embargo, también se encontró que un mismo individuo puede ser rechazador o aceptador en diferentes casos. Por tanto, parece ser que no hay una dicotomía aceptador-rechazador, sino más bien es un continuo dentro de la población. Hay individuos que atacan a cualquier cría que se acerque, individuos que en ocasiones aceptan y en ocasiones atacan a la cría, e individuos que aceptan a cualquier cría.

La aceptación o el rechazo es independiente del estatus de la cría. No se encontró que crías de cierto estatus tuvieran mayores probabilidades de ser aceptadas que otras. Incluso, antes de que se desarrolle el reconocimiento, la cría propia tiene una probabilidad similar de ser aceptada que una cría ajena.



## DISCUSIÓN

### *Reconocimiento*

Es posible que en el bobo de patas azules en el reconocimiento padre-cría tomen parte activa tanto el adulto como la cría. En el experimento 1, se encontró que los adultos con crías propias mayores de 46 d de edad discriminaron a crías ajenas y adultos con crías propias menores de 33 d no fueron discriminantes. Estos resultados deben tomarse con reservas, ya que tal vez la distancia inicial influyó en ellos. Aunque en el experimento 3 hubo adultos cuya cría era menor de 33 d que rechazaron a la cría ajena (lo que podría sugerir que estaban discriminando), también hubo adultos cuya cría propia era mayor de 33 d que la aceptaron. Es posible que los adultos con crías menores de 33 d que rechazaron a la ajena no reconocieran directamente a su cría. En el experimento 4, estos mismos adultos rechazaron en la misma proporción a su propia cría que a crías 2 más grandes que la propia. Tal vez lo que se detectó en los experimentos 3 y 4 no fueron adultos capaces de discriminar entre crías de edades tempranas (antes de 33 d) sino un gradiente en la regla de decisión: antes de que se desarrolle el reconocimiento directo los adultos pueden optar por aceptar a cualquier cría que se acerque o rechazarla y un mismo adulto puede optar por una u otra opción en diferentes ocasiones.

Una explicación alternativa es un efecto de la distancia inicial. En los experimentos 3 y 4 la distancia inicial fue de 0.75 m igual que en el experimento 1 con crías de 40 a 57 días, que fue donde se detectaron rechazos por parte de los adultos. Es probable que en los resultados, estén confundidos los efectos de un gradiente en la regla de decisión antes de que se desarrolle el reconocimiento directo y la verdadera discriminación por reconocimiento directo, además de un posible efecto de la distancia inicial.

Un caso interesante fueron los adultos que agredieron tardíamente a la cría. Tal vez cuando la identidad de la cría está en duda, los adultos siguen una estrategia conservadora: permiten que la cría se acerque, pero siguen evaluando la información proporcionada por ésta. El rechazar a la cría propia puede tener un costo mayor que aceptar a una ajena (Beecher 1991), por lo que el adulto puede optar por aceptar a una cría de identidad dudosa y después rechazarla si existe la suficiente información en su contra. Este resultado es consistente con la hipótesis de Burt (1977), de que el aprendizaje se desarrolla gradualmente durante la etapa en que las crías no son móviles. Tal vez en esta etapa, el modelo que tiene el adulto de su cría no está aún bien definido. Sin embargo es capaz de discriminar crías que son muy diferentes de la suya.

Algunas crías mostraron una conducta peculiar, la aproximación lenta. Tal vez las crías detectaban algo raro en el entorno que les impedía aproximarse rápidamente al adulto. A su vez, los adultos pueden percibir que la cría se comporta extrañamente lo cual puede influir en su discriminación. Por otra parte, las crías ajenas mayores de 46 días vocalizaron más que las propias, lo que podría indicar que a esta edad las crías son capaces de percibir que el adulto no es su progenitor o cambios en el entorno.

A los adultos les “conviene” reconocer a sus propias crías, de otro modo el cuidado parental sería desperdiciado en extraños. Sin embargo a las crías podría no convenirles identificarse (Beecher, 1981, 1982, 1988; Holmes y Sherman, 1982). Pero, de acuerdo a la historia natural de la especie, a las crías les convendría retardar la aparición de características distintivas. Si una cría es expulsada por su hermano y aún no desarrolla características distintivas, podría conseguir ser aceptada en otro nido, tal vez utilizando la “técnica de aproximación lenta”. Por otra parte, debido a la agresividad de los adultos, sería conveniente para las crías reconocer a sus padres para evitar aproximarse a un adulto extraño y ser atacadas. También el reconocer a sus padres evitaría que los juveniles invirtieran mucho tiempo en pedir alimento a un adulto extraño. Lo que implicaría un gasto de energía innecesario si el adulto es capaz de discriminar y sólo alimenta a su cría.

### ***Mecanismos de reconocimiento***

Es probable que antes de que la cría cumpla los 33 d, los adultos esten utilizando el mecanismo de reconocimiento indirecto por distribución espacial. De otra forma, si operara algún mecanismo de reconocimiento directo, se esperaría que todos los adultos con crías menores de 33 d hubieran rechazado a las crías ajenas. En adultos con crías mayores de 46 d se encontraron evidencias de discriminación. El 55% de los adultos rechazó a la cría ajena en el experimento 1. Tal vez el mecanismo de discriminación fue el de reconocimiento directo por familiaridad. El mecanismo de reconocimiento directo de comparación de fenotipos opera desde etapas muy tempranas (Beecher, 1982; Fletcher, 1987; Holmes y Sherman, 1982; Waldman, 1988a; ver tabla 1) y el de reconocimiento de alelos siempre actúa (Beecher, 1982; Fletcher, 1987; Holmes y Sherman, 1982; Waldman, 1988a; ver tabla 1), por lo es poco probable que estos mecanismos se presenten en el bobo de patas azules.

### ***Situaciones en las que se evaluó el reconocimiento***

En este estudio se evaluó a los adultos en dos situaciones diferentes: detección (experimentos 1, 2 y 4) y decisión simple (experimento 3). En el caso de detección los adultos tenían que detectar si la cría focal era la propia. En el experimento 1, con crías menores de 33 días los adultos aceptaron de igual forma a su propia cría que a crías ajenas de edad similar. Esto confirma la predicción de Beecher (1982, 1988, 1991) de que la presencia en el nido o en este caso en el territorio o muy cerca de sus límites es un factor que favorece fuertemente la aceptación.

En cuanto a la detección de intrusos de tamaño diferente al de la cría propia (experimento 2), los adultos con crías menores de 43 d aceptaron a cualquier cría menor que la propia, en cambio adultos con crías menores de 44 d rechazaron a crías mayores que la propia. Esto parece indicar que antes de que se desarrolle el reconocimiento directo, los adultos son capaces de detectar a intrusos más grandes que su cría. Beecher (1988, 1991) propone que lo que el adulto debería de intentar detectar, en el caso de un intruso, es una cría

mayor que la propia. Es más probable que una cría mayor tenga la movilidad suficiente para alejarse de su nido e invadir otro. Sin embargo, una explicación alternativa es que los adultos son capaces de discriminar a crías mayores de 28 días. Pero las crías de 28 días aún no son muy móviles (Drummond y García Chavelas, 1989), siendo poco probable que una cría de esta edad pueda desplazarse lo suficiente para invadir otro nido y tal vez no haya presión de selección para discriminar a edad tan temprana.

En el caso de decisión simple, los adultos tenían que evaluar a la cría presentada en presencia de su propia cría. Los adultos no discriminaron mejor a la cría focal en presencia de su cría que en su ausencia. Tal vez el adulto al enfrentarse a un caso de decisión simple, evalúa a ambas crías (propia y ajena) individualmente (Beecher, 1991) y la probabilidad de cada cría de ser aceptada o rechazada es independiente de la probabilidad de la otra.

### ***Edad de reconocimiento***

La variación en la edad a la cual la cría es reconocida puede ser debida a variaciones en los adultos o en las crías. En la edad de la cría en la cual el adulto aprende sus características distintivas o, en la edad en la que la cría desarrolla estas características o a ambos factores. La variación en las crías puede ser debida a las diferencias entre sexos y en cuanto a crecimiento y emplumado de las crías 1 y 2 y a la eclosión asincrónica. Las crías hembras crecen más, son aproximadamente 27 % más pesadas que los machos al final de la temporada reproductiva. Sin embargo las hembras tardan más días en alcanzar el peso máximo y tardan más en emplumar. Los machos llegan a la asíntota de peso más rápido que las hembras y sus cabezas se vuelven negras antes (empiezan a cambiar el plumón por plumas), además es posible que el desarrollo motor sea más rápido que en las hembras (Drummond et al., 1991). En cuanto al crecimiento de las crías 1 y 2 hay una diferencia debida primero a la asincronía (eclosionan con 4 días de diferencia) y a que las crías 2 debido a la dominancia de su hermano son alimentadas menos frecuentemente y crecen más lentamente (Drummond et al, 1986).

Los tres factores; asincronía, dimorfismo sexual y dominancia podrían influir en que exista una gran variación en la aparición de las características distintivas en las crías. Por lo que se esperaría que los adultos tuvieran un periodo de aprendizaje de estas características relativamente largo.

### ***Efecto del sexo de los adultos***

No se encontraron diferencias en cuanto a la capacidad discriminatoria en los adultos de ambos sexos. En la golondrina *Riparia riparia*, se encontró que los adultos machos cometen más errores que las hembras cuando tienen que discriminar entre crías (Beecher, 1981). En los bobos de patas azules no se encontró este fenómeno tal vez debido a que ambos adultos invierten casi lo mismo en cuidado parental (Nelson 1978). Aunque los machos invierten más en cuanto a la defensa del territorio (González y Osorno, 1987) y las hembras en

alimentación de las crías (Guerra y Drummond, 1995). Lo que implicaría que la selección natural operaría con la misma fuerza en ambos sexos para ser discriminantes.

### ***El anillo de guano***

Los resultados obtenidos contradicen la sugerencia hecha por Gould (1982), de que los adultos siguen una regla de decisión simple y atacan todo lo que cruce, desde el exterior, el anillo de guano que rodea su nido, incluyendo a sus propias crías. La distancia del anillo al adulto puede ser de 30 a 100 cm dependiendo del nido (Anderson, 1991). En el experimento 1 (con crías de 18 a 36 días), los adultos no atacaron e incluso aceptaron a sus propias crías y a crías ajenas que se aproximaban desde 1.5 m de distancia.

### ***Posibles investigaciones futuras***

El presente estudio sugiere que sería interesante:

Medir la distancia a la que se alejan de su padre crías de diferentes edades, para saber si hay relación entre el aumento de la distancia al adulto y el momento en que se desarrolla el reconocimiento.

Diseñar un experimento donde el adulto se enfrente a la situación de una decisión forzada (presentarle a su cría y a una ajena al mismo tiempo), con crías menores de 40 días.

Cuantificar la frecuencia de errores de alimentación de un adulto en una agrupación de juveniles, para así determinar que tan precisa es la discriminación entre crías.

Averiguar si hay una correlación entre el ser aceptador, rechazador o discriminante con la experiencia del adulto, la época de anidación o la densidad circundante.

Investigar si hay una diferencia en la edad a la cual son reconocidas crías de diferente sexo y crías de diferente estatus.

Analizar las vocalizaciones de las crías para saber si hay un cambio en las vocalizaciones que corresponda al periodo en el cual ocurre el reconocimiento.

Intentar observar el proceso mediante el cual se dan adopciones naturales.

Caracterizar la estrategia de "aproximación lenta" de las crías ajenas.

Tabla 1. Mecanismos teóricos mediante los cuales los organismos podrían discriminar a un organismo emparentado

	<b>Distribución espacial</b> (1,2,4,6)	<b>Familiaridad</b> (1,2,4,6)	<b>Comparación de Fenotipos</b> (1,2,3,4,5)	<b>Reconocimiento de alelos</b> (1,2,4,5)
<b>Tipo de reconocimiento</b>	Indirecto	Directo	Directo	Directo
<b>Interacción previa con el organismo reconocido</b>	No necesaria	Necesaria	No necesaria	No necesaria
<b>Permite reconocer parientes desconocidos</b>	No	No	Si	Si
<b>Características utilizadas en el reconocimiento</b>	No reconocen las características del individuo, sino del lugar	Se requieren características distintivas para cada individuo	Se requieren características que reflejen confiablemente el grado de parentesco	Se requieren características que reflejen confiablemente el grado de parentesco
<b>Modelo utilizado</b>	No tienen	Aprenden las características de cada pariente (proceso similar a la impronta)	Aprenden sus propias características o las de parientes cercanos y luego las utilizan para evaluar a los demás organismos	Modelo genético
<b>Aprendizaje del modelo</b>	No hay aprendizaje	Lo aprenden cuando es más probable que el organismo esté interactuando con parientes	Lo aprenden tempranamente, puede ser en la fase embrionaria o en los primeros días de nacido	No hay aprendizaje
<b>Evaluación del grado de parentesco</b>	No hay evaluación. Se trata a un organismo como pariente si está en el contexto adecuado	Se evalúa una sola vez y en ese momento el organismo aprende las características del organismo reconocido	Se evalúa en cada interacción	Se evalúa en cada interacción
<b>Evidencia contextual</b>	Muy necesaria	Muy necesaria	Necesaria en el caso de aprendizaje de las características de parientes cercanos	No necesaria
<b>Situaciones en las que puede haber un mal reconocimiento</b>	Si hay un intruso en el nido o madriguera	Si en el momento de la impronta, hay un organismo no emparentado	Si el alelo que codifica las características es muy común en la población	Si el alelo que codifica las características es común dentro de la población

\* El efecto de "barba verde" no se incluyó por que no se encontró en la literatura evidencias de que este mecanismo ocurra en la naturaleza.

1) Beecher, 1982; 2) Fletcher, 1987; 3) Grafen, 1990; 4) Holmes y Sherman, 1982; 5) Lacy y Sherman, 1983; 6) Waldman, 1988a

Tabla 2. Frecuencia de agresión, desplazamiento y llegar a estar junto a la cría de machos y hembras adultos en nidos control y experimental (prueba de Fisher, 2 colas).

	Control			Experimental		
	machos	hembras	p	machos	hembras	p
<b>EXPERIMENTO 1</b>						
<i>Crias de 18-36 días</i>						
N	5	3		4	4	
juntos	5	3	1.00	4	4	1.00
desplazamiento	3	3	0.46	4	3	1.00
<i>Crias de 40-57 días</i>						
N	4	4		5	4	
juntos	4	4	1.00	3	2	1.00
desplazamiento	2	2	1.00	2	1	1.00
agresión	0	0	1.00	3	2	1.00
<b>EXPERIMENTO 2*</b>						
N	1	6		4	3	
juntos	0	3	**	4	3	1.00
desplazamiento	0	3	**	3	1	0.48
agresión	0	2	**	0	0	1.00
<b>EXPERIMENTO 3</b>						
N	16	15		16	15	
juntos	12	11	1.00	12	10	0.74
desplazamiento	6	7	1.00	3	3	1.00
agresión	6	5	1.00	8	6	0.72

\*Control= con cría más grande que la propia.

Experimental= con cría más chica que la propia.

\*\* No se pudo realizar la prueba debido a que sólo había un macho en la muestra.

Tabla 3. Experimento 4, comparación entre machos y hembras en la frecuencia de aceptación (prueba U de Mann-Whitney).

	Machos			Hembras			U	p
	N	mediana	rango	N	mediana	rango		
<i>Aceptadores</i>								
Crias aceptadas	2	5	5-5	6	5	3-5	8	0.64
<i>Rechazadores</i>								
Crias aceptadas	3	1	0-1	4	3	1-4	11	0.11

Tabla 4. Comparación de latencias (s) entre machos y hembras (prueba U de Mann-Whitney).

	HEMBRAS			MACHOS			U	p
	N	mediana	rango	N	mediana	rango		
<b>EXPERIMENTO 1</b>								
<i>Crías de 18-36 días</i>								
desplazamiento	6	7.5	4-138	7	11.0	1-39	18.5	0.73
juntos	7	9.0	5-140	9	12.0	2-615	30.0	0.91
<i>Crías de 40-47 días</i>								
desplazamiento	3	4.0	1-4	4	3.0	1-433	5.5	0.85
juntos	6	7.0	2-25	7	4.0	3-433	14.0	0.36
agresión	2	4.0	3-5	3	6.5	3-24	2.0	0.80
<b>EXPERIMENTO 2</b>								
desplazamiento	4	9.5	5-30	3	5.0	1-17	3.5	0.40
juntos	6	56.5	11-171	4	12.5	2-169	7.0	0.35

Tabla 5. Experimento 3, latencias (s) de machos y hembras en ausencia y presencia de su cría (prueba U de Mann-Whitney).

	Hembras			Machos			U	p
	N	mediana	rango	N	mediana	rango		
<i>Cría propia ausente</i>								
desplazamiento	6	8.0	2-118	7	13.0	3-1595	28.0	0.4
juntos	8	14.0	3-375	14	36.0	4-2004	71.5	0.3
agresión	6	282.5	8-1188	5	58.0	1-3422	17.0	0.8
<i>Cría propia presente</i>								
desplazamiento	2	5.0	2-8	4	5.0	1-125	*	-
juntos	9	443.0	3-2195	13	34.0	2-3608	76.5	0.2
agresión	7	710.0	9-2249	7	197.0	2-3058	29.0	0.6

\*No se pudo aplicar una prueba estadística debido al pequeño tamaño de la muestra.

Tabla 6. Culmen, ulna, peso y edad de crías propias y ajenas.

	CULMEN (mm)				ULNA (mm)			PESO (gr)			EDAD (días)		
	N	X	DE	RANGO	X	DE	RANGO	X	DE	RANGO	X	DE	RANGO
<b>EXPERIMENTO 1</b>													
<i>Crías de 18-36 días</i>													
Control													
cria propia	8	68.6	13.1	50-86	108.7	33.5	69-166	825.0	287.2	415-1300	26.8	6.4	18-36
Experimental													
cria propia *	8	69.4	8.7	57-82	109.1	22.6	79-144	778.1	173.0	570-1100	27.3	4.3	21-33
cria ajena *	8	69.4	8.7	57-82	109.1	22.6	79-144	778.1	173.0	570-1100	27.3	4.3	21-33
diferencia**	8	2.3	2.0	0-10	7.7	5.3	0-37	118.7	68.7	20-350	2.5	3.5	0-8
<i>Crías de 40-57 días</i>													
Control													
cria propia	8	102.7	4.5	94-111	204.7	11.3	186-226	1381.2	207.6	1050-1700	47.2	4.5	40-57
Experimental													
cria propia ***	9	105.3	3.1	102-111	208.3	7.9	200-220	1519.4	113.0	1350-1700	49.4	3.8	46-57
cria ajena ***	9	105.2	2.9	102-111	208.7	7.2	202-220	1491.6	118.6	1350-1700	49.2	3.6	46-57
diferencia **	9	1.6	1.0	0-3	4.8	4.6	0-13	100.0	33.0	50-150	2.0	1.3	1-5
<b>EXPERIMENTO 2</b>													
<i>Cría más grande</i>													
cria propia	7	59.7	7.3	51-76	83.8	17.4	64-122	559.2	127.1	400-800	22.3	3.8	18-31
cria ajena	7	80.6	9.2	70-97	136.4	28.1	106-185	978.6	230.9	750-1400	33.6	5.4	28-44
diferencia **	7	20.8	5.4	10-27	52.6	16.2	29-74	419.3	142.7	250-645	11.3	2.6	6-14
<i>Cría más chica</i>													
cria propia	7	79.1	5.3	70-80	132.7	16.3	111-156	955.7	141.1	750-1200	34.8	5.1	28-43
cria ajena	7	57.0	2.4	54-60	77.7	6.3	70-90	526.4	67.9	430-625	20.3	1.6	18-22
diferencia **	7	22.1	6.4	10-33	55.0	17.7	29-85	429.3	157.2	250-750	14.5	5.6	6-25
<b>EXPERIMENTO 3</b>													
<i>Cría propia ausente</i>													
cria propia	31	76.5	13.5	50-100	126.3	33.7	63-183	869.3	237.7	450-1350	30.6	6.9	16-45
cria ajena	31	76.4	13.8	51-98	130.1	35.9	69-190	894.5	254.0	475-1325	30.2	6.6	19-43
diferencia **	31	4.7	3.4	0-10	15.1	10.9	0-37	122.6	81.4	20-35	2.9	2.4	0-9
<i>Cría propia presente</i>													
cria propia	31	76.3	14.9	51-99	126.1	38.6	68-192	890.8	288.4	450-1450	30.7	7.4	18-44
cria ajena	31	77.1	16.1	50-109	128.5	40.1	62-208	893.3	288.5	450-1500	31.5	9.2	18-53
diferencia **	31	5.2	4.4	0-18	13.1	10.2	0-36	105.2	73.1	20-350	2.9	3.1	0-16

\* Las 8 pruebas con cría ajena se hicieron realizando "intercambios" recíprocos en cuatro pares de nidos.

\*\* Diferencia entre cría propia y cría ajena.

\*\*\* Los rangos son iguales por que se procuró que la diferencia entre crías fuera mínima.

Tabla 7. Frecuencia de adultos que agredieron, se desplazaron y estuvieron junto a la cría ajena en presencia o ausencia de su cría (Prueba de Fisher).

	ausencia	presencia	p
N	31	31	
Agredieron	11	14	0.60
Se desplazaron	13	6	0.09
Juntos	23	22	1.00

Tabla 8. Latencia (s) del los adultos que agredieron, se desplazaron y/o estuvieron junto a la cría ajena en ausencia y presencia de su cría (Prueba de Wilcoxon para datos pareados). Sólo se utilizaron los adultos que realizaron la conducta en ambos tratamientos.

	N	ausencia		presencia		p
		mediana	rango	mediana	rango	
Agresión	8	70.0	1-3442	288.5	2-3058	0.28
Desplazamiento	4	10.0	2-2002	5.0	1-125	0.31
Juntos	18	19.5	3-2004	80.5	2-3608	0.79

Tabla 9. Efecto de la ausencia (A) o presencia (P) de la cría propia en la frecuencia de adultos que realizaron tres conductas (ataque, desplazamiento, estar junto a la cría). (+)=la conducta ocurrió (-)=la conducta no ocurrió

	N	A P	A P	A P	A P	McNemar*	p
		+ +	- -	+ -	- +		
Agresión	31	8	14	3	6	0.44	0.25
Desplazamiento	31	4	16	9	2	4.00	0.045
Juntos	31	18	4	5	4	0.81	0.17

\*Para la prueba de McNemar se utilizaron los datos de las dos últimas columnas.

Tabla 10. Comparación de la frecuencia de crías ajenas rechazadas menores de 33 días en el experimento 1 y experimento 3 (Prueba de Fisher).

	n	Edad (d)*		Edad (d)**		Fecha de aplicación de la prueba (Rango)	Crías rechazadas	p (exp1 vs. exp3)
		X+d.e.	rango	X+d.e.	rango			
Experimento 1	8	27.3+4.3	21-33	27.3+4.3	21-33	23/III-10/IV	0	0.08
Experimento 3	18***	26.1+4.5	16-33	25.6+4.5	19-33	28/III-1/V	7	

\*Edad de la cría propia al momento de serle aplicada la prueba al adulto

\*\* Edad de la cría ajena al momento de ser utilizada

\*\*\*Sólo se tomaron en cuenta crías menores de 40 días

Tabla 11. Experimento 4, culmen, ulna, peso y edad de las crías.

	N	CULMEN (mm)			ULNA (mm)			PESO (gr)			EDAD (días)		
		X	DE	RANGO	X	DE	RANGO	X	DE	RANGO	X	DE	RANGO
<i>Aceptadores</i>													
cría 1ª mayor	8	90.1	13.4	72-108	164.1	34.6	120-210	1147	332.6	725-1700	38.4	9.7	27-50
cría propia	8	86.0	14.9	68-108	148.6	38.8	97-203	1037	295.5	675-1525	36.3	9.1	26-50
diferencia*	8	5.1	3.6	1-13	15.5	12.8	1-37	109.4	93.5	0-275	2.0	2.3	0-7
cría 1ª menor	8	81.0	12.3	65-103	139.4	39.8	94-212	965.6	305.3	700-1625	33.4	7.5	25-48
cría propia	8	90.0	13.5	76-11	159.8	34.4	124-212	113.1	289.3	900-1600	39.6	10.0	31-57
diferencia*	8	9.0	6.6	2-22	20.6	17.8	0-52	196.9	179.5	50-500	6.3	4.6	0-13
cría 2ª mayor	8	91.7	10.1	77-103	168.3	33.7	124-205	122.1	226.1	875-1525	41.5	6.3	30-49
cría propia	8	90.4	14.1	65-109	157.9	39.1	93-209	1144	313	600-1600	38.9	9.1	25-53
diferencia*	8	4.0	4.0	0-12	16	11.0	2-31	156.3	91.4	50-275	3.6	5.0	0-15
cría 2ª menor	8	73.3	10.0	60-88	121	25.6	90-164	821.4	157.7	600-1050	30.9	7.6	24-47
cría propia	8	83.4	10.0	72-98	140.7	24.7	11-177	992.9	157.3	800-1225	36.2	8.5	28-53
diferencia*	8	10.1	3.1	4-14	19.7	9.3	12-39	171.4	62	50-250	5.4	1.4	4-8
cría propia**	8	88.0	11.7	76-108	152.7	28.7	119-203	1086	244.5	850-1550	39.3	9.1	31-53
<i>Rechazadores</i>													
cría 1ª mayor	7	95.1	8.8	81-106	178.6	25.5	140-212	1311	238.4	1025-1650	42.6	7.2	30-50
cría propia	7	89.1	9.1	75-100	160	23.7	130-190	113.1	186.7	850-1400	36.6	7.1	27-47
diferencia*	7	6.0	4.7	0-13	18.7	15.4	6-50	179.3	126.7	45-410	6.0	4.2	0-10
cría 1ª menor	7	82.6	8.0	72-93	141.7	24.0	113-177	904.3	106.5	775-1030	32.7	3.2	29-37
cría propia	7	87.3	8.1	75-97	153.4	23.1	124-183	1063	183.6	825-1350	35.9	4.1	30-41
diferencia*	7	4.7	3.1	2-10	11.7	8.1	3-23	158.6	110	50-320	3.1	2.1	1-6
cría 2ª mayor	7	96.4	6.0	86-102	179.1	18.8	151-202	1339	244	950-1750	41.4	4.2	34-45
cría propia	7	91.3	6.2	85-99	165	17.5	141-184	1143	147.7	950-1350	38.0	4.1	34-43
diferencia*	7	5.1	4.3	1-13	14.1	7.9	3-27	196.4	239.5	0-725	3.4	3.4	0-9
cría 2ª menor	7	78.6	11.0	65-100	130.7	28.9	102-191	928.6	204.3	700-1350	29.0	7.3	22-44
cría propia	7	87.1	10.5	73-101	156.4	28.4	120-195	1082	206.5	850-1300	36.1	6.0	29-45
diferencia*	7	8.6	7.6	1-19	24.3	18.1	4-50	168	158.6	0-450	7.2	5.9	1-16
cría propia**	7	87.9	7.9	75-97	155.4	22.9	122-185	1081	161.3	900-1300	35.9	4.0	30-41

\*Diferencia entre cría propia y cría ajena.

\*\*Medidas de la cría propia cuando fue presentada al adulto.

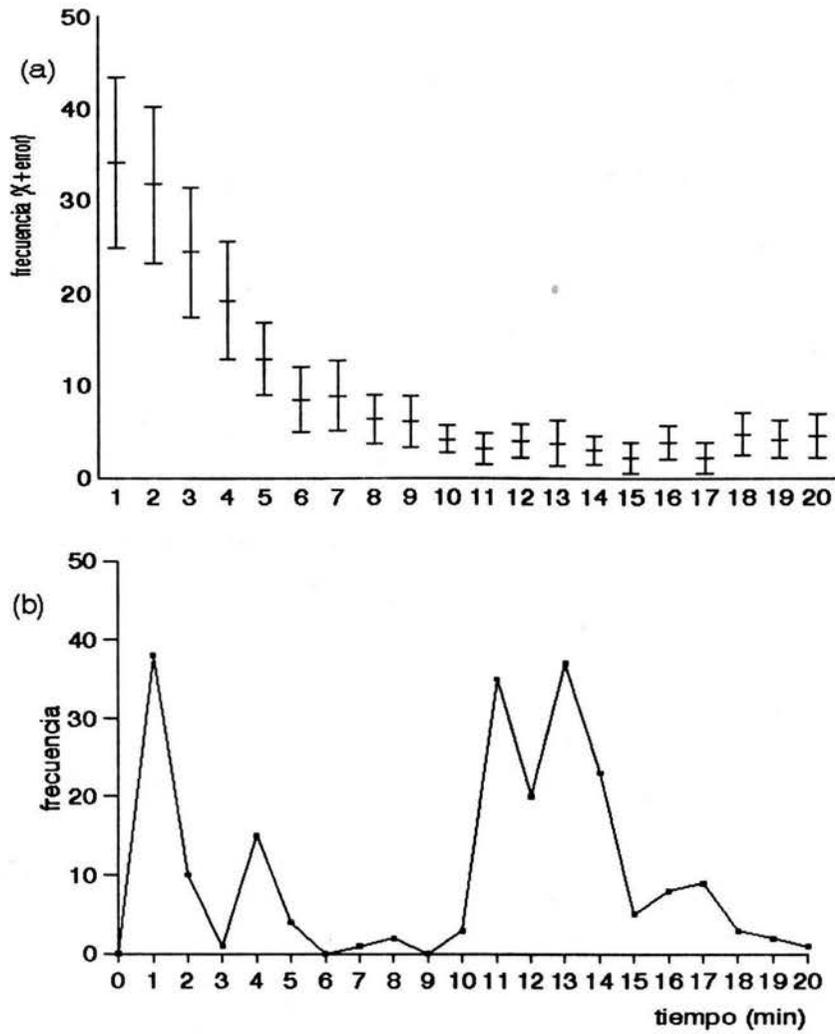


Figura 1. Frecuencia de vocalizaciones de orfías propias de 18-36 días. (a) Siete orfías llegaron a estar junto al adulto desde el primer minuto y (b) una orfa en el minuto 11.

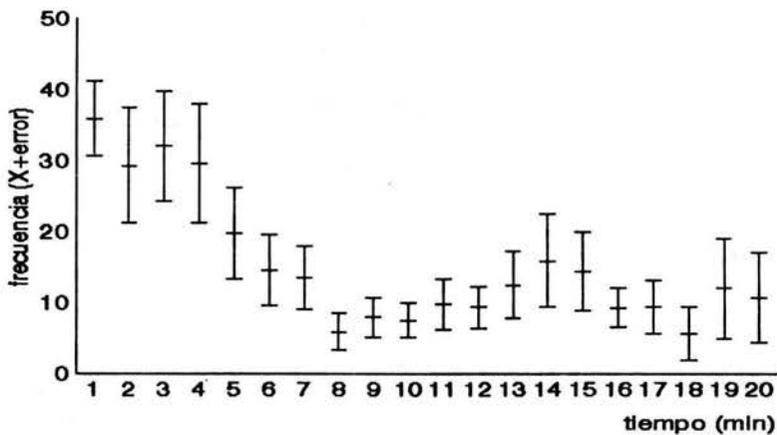


Figura 2. Frecuencia de vocalizaciones de orfías ajenas de 18-36 días de edad. Las 8 orfías llegaron a estar junto al adulto en el primer minuto.

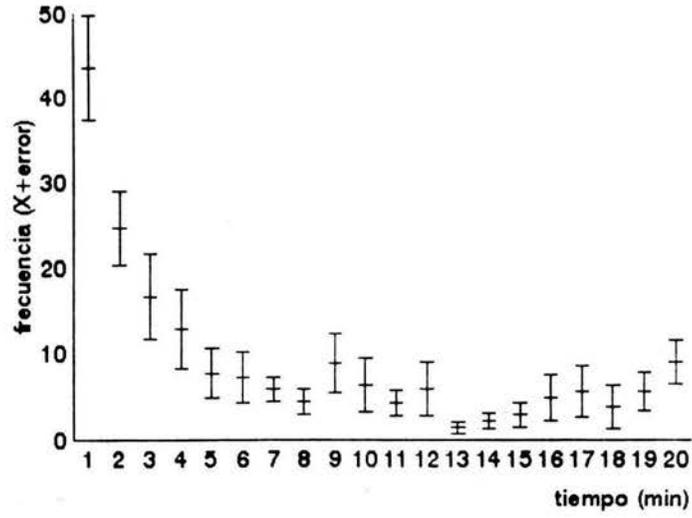


Figura 3. Frecuencia de vocalizaciones de crías propias de 40-57 días de edad. Las 8 crías llegaron a estar junto al adulto desde el primer minuto.

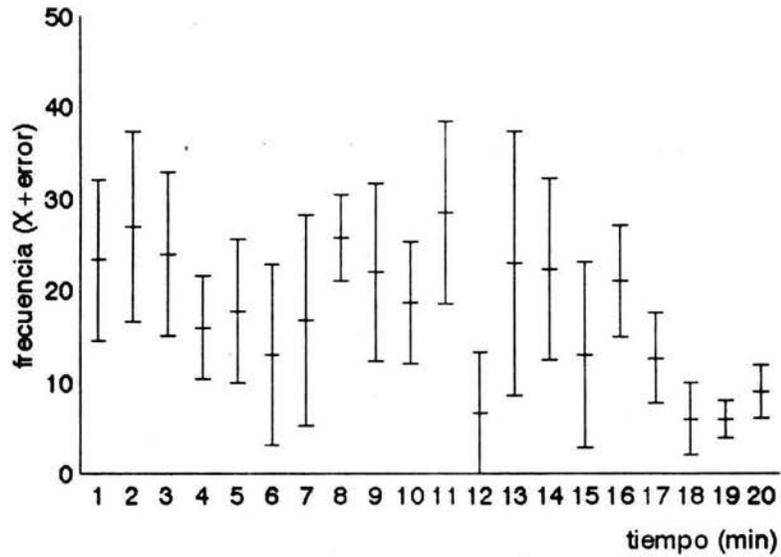


Figura 4. Frecuencia de vocalizaciones de 4 crías ajenas de 40 a 57 días de edad. Las crías llegaron a estar por lo menos un momento junto al adulto en el primer minuto.

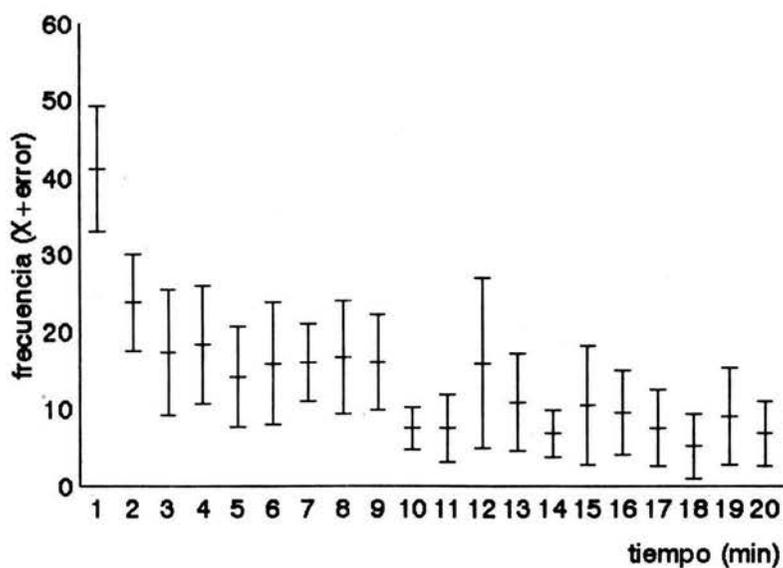


Figura 5. Frecuencia de vocalizaciones de crías más chicas que la propia. Las 7 crías llegaron a estar junto al adulto en los primeros 2 minutos.

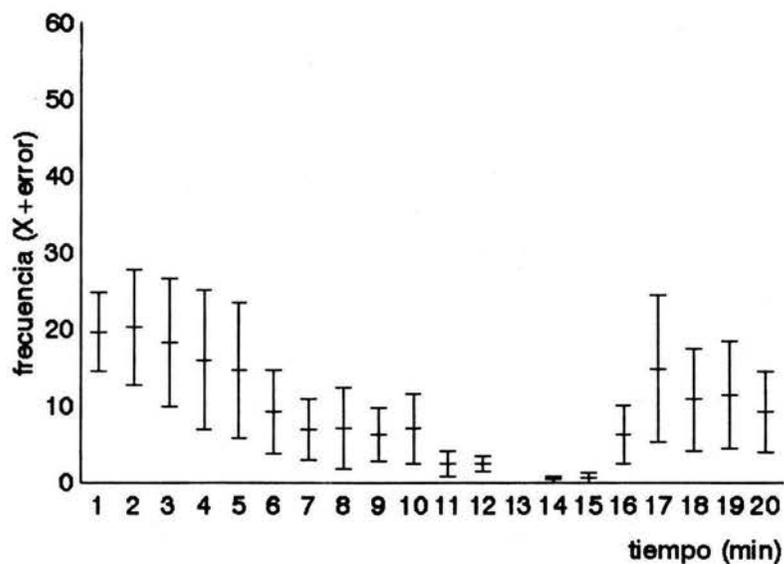


Figura 6. Frecuencia de vocalizaciones de crías más grandes que la propia. Las 3 crías y los adultos llegaron a estar juntos en los primeros dos minutos.

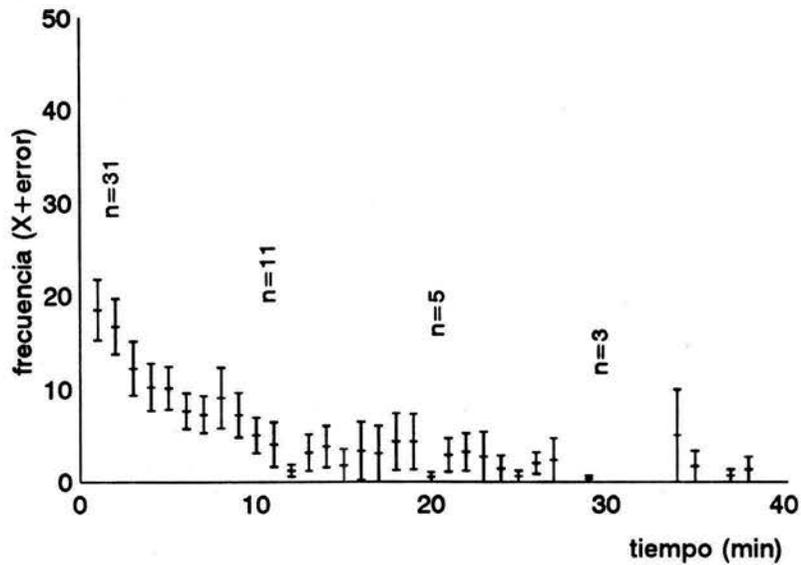


Figura 7. Frecuencia de vocalizaciones de las crías ajenas en ausencia de la cría propia. Adultos y crías llegaron a estar juntos durante los primeros 31 minutos.

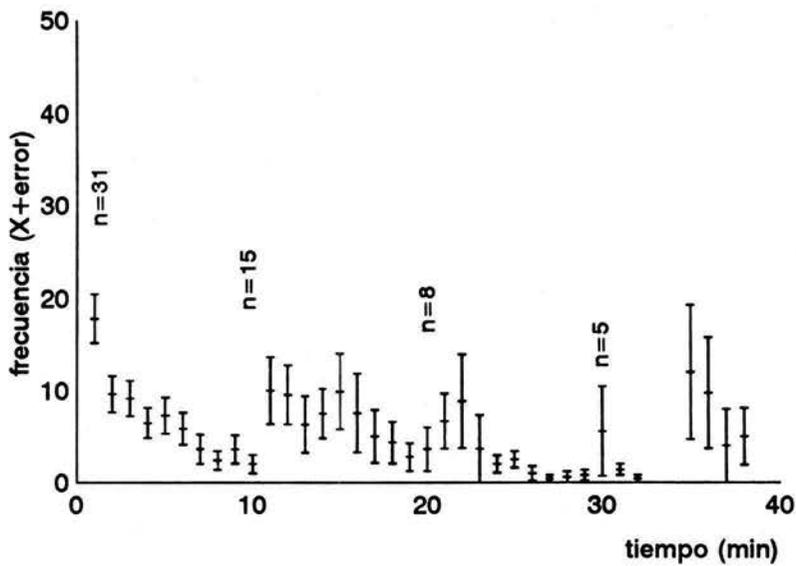


Figura 8. Frecuencia de vocalizaciones de las crías ajenas en presencia de la cría propia. Las crías ajenas y los adultos llegaron a estar juntos en los primeros 60 minutos.

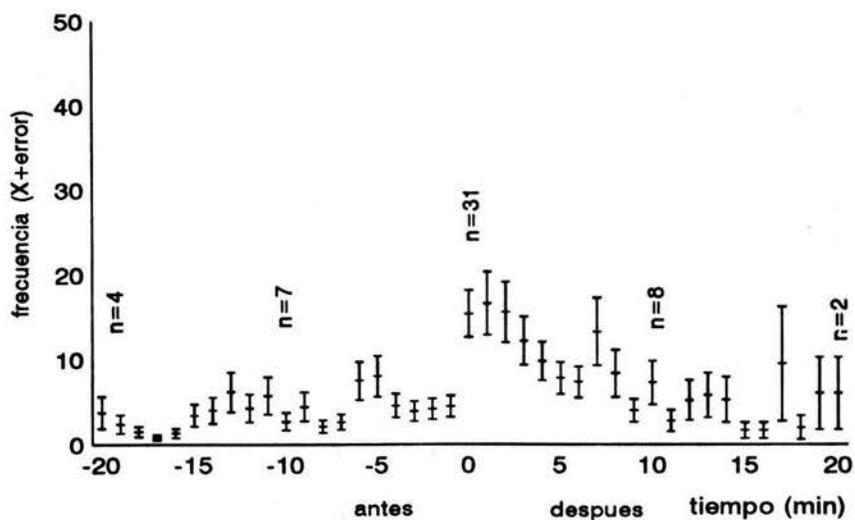


Figura 9. Frecuencia de vocalizaciones de las crías ajenas en ausencia de la propia. Los datos se acomodaron en antes y después de llegar a estar junto a adulto o ser rechazadas

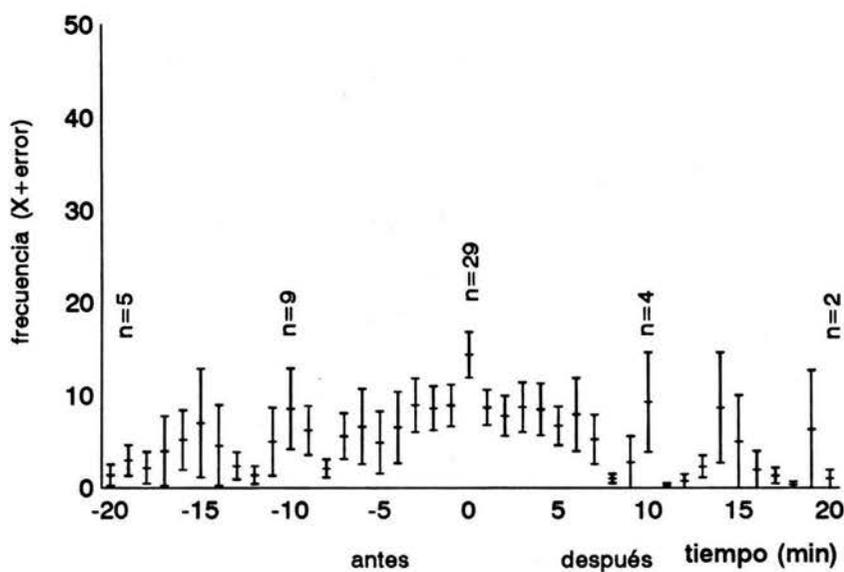


Figura 10. Frecuencia de vocalizaciones de las crías ajenas en presencia de la propia. Los datos se acomodaron en antes y después de llegar a estar junto al adulto o ser rechazadas.

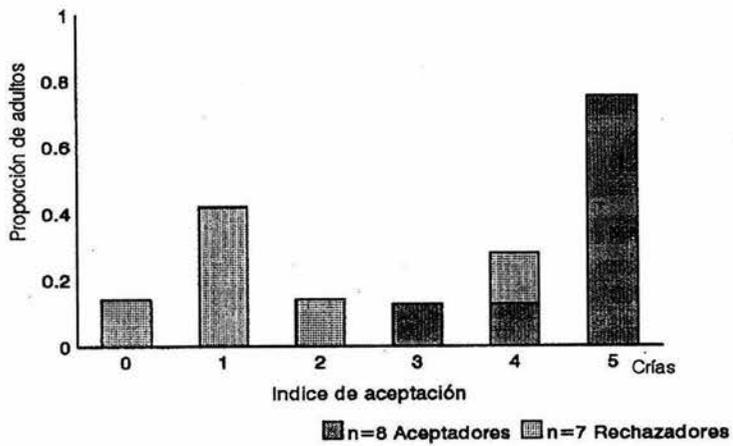


Figura 11. Proporción de adultos que aceptaron 1,2,3,4 ó 5 crías.

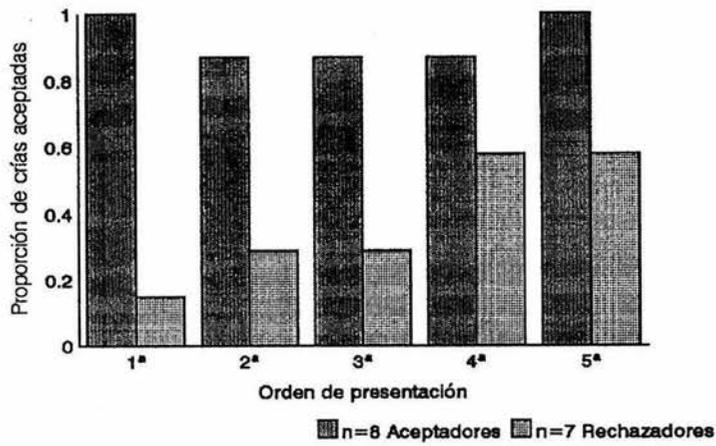


Figura 12. Proporción de crías aceptadas, según el orden de presentación.

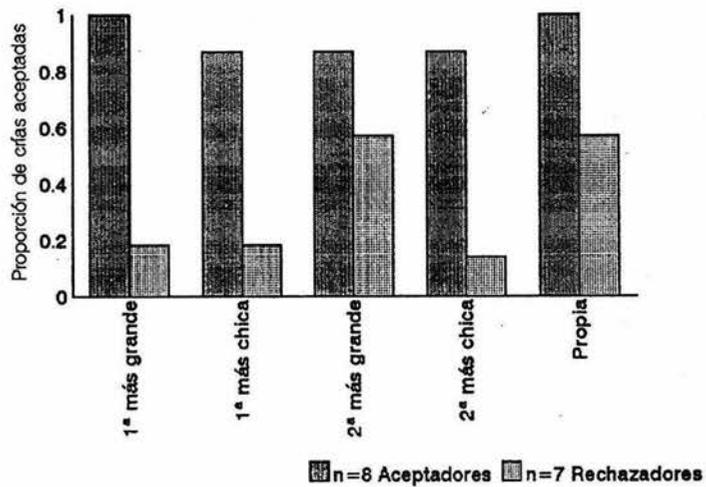


Figura 13. Proporción de crías aceptadas, según su estatus.

## REFERENCIAS

- Anderson, D. J. 1991. Parent blue-footed Boobies are not infanticidal. *Ornis Scandinavica*. **22**:2
- Bateson, P. 1982. Preferences for cousins in Japanese quail. *Nature* **1295**:236-237
- Barg, J. J. y R. L. Mumme. 1994. Parental recognition of juvenile begging calls in the florida scrub jay. *The Auk*. **111**:459-464.
- Beecher, I. M. y Beecher M. D. 1983. Sibling recognition in Bank Swallows (*Riparia riparia*). *Z. Tierpsychol.* **62**:145-150.
- Beecher, M. D., I. M. Beecher y S. Lumpkin. 1981a. Parent-offspring recognition in bank swallows (*Riparia riparia*): I. Natural history. *Anim. Behav.* **29**:86-94.
- Beecher, M. D., I. M. Beecher y S. Hahn. 1981b. Parent-offspring recognition in bank swallows (*Riparia riparia*): II. Development and acoustic basis. *Anim. Behav.* **29**:95-101.
- Beecher, M. D. 1981c. Development of parent-offspring recognition in birds. En: *Development of perceptions*. (Ed. por R. K. Ralin, J.R. Alberts y M. R. Petersen). New York Academic Press. **1**:45-66.
- Beecher, M. D. 1982. Signature systems and kin recognition. *Amer. Zool.* **22**:477-490.
- Beecher, M. D. 1988. Kin recognition in birds. *Behav. Genet.* **18**:465-482.
- Beecher, M. D. 1991. Successes and failures of parent-offspring recognition in animals. En: *Kin recognitions* (Ed. por P. G. Hepper). Cambridge University Press. 94-124.
- Blaustein, R.A. y R. O'Hara. 1981. Genetic control for sibling recognition? *Nature*. **290**:246-248.
- Blaustein, A. R., M. Bekoff y T. J. Daniels. 1987. Kin recognition in Vertebrates (Excluding primates): Empirical evidence. En: *Kin recognition in animals*. (Ed. por D. J. Fletcher y C. D. Michener). John Wiley & Sons Ltd. 287-331.
- Blaustein, A. R., M. Bekoff y T. J. Daniels. 1987. Kin recognition in vertebrates (Excluding primates): Mechanisms, functions y future research. En: *Kin recognition in animals*. (Ed. por D. J. Fletcher y C. D. Michener). John Wiley & Sons Ltd. 332-257.
- Burt, E. H. 1977. Some factors in the timing of parent-chick recognition in swallows. *Anim. Behav.* **25**:231-239.
- Castillo, A. y Chávez-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.
- Crozier, R. H. 1987. Genetic aspects of kin recognition: Concepts, models and synthesis. En: *Kin recognition in animals*. (Ed. por D. J. Fletcher y C. D. Michener). John Wiley & Sons Ltd. 55-73.
- Davies J. J. y R. Carrick. 1962. On the ability of crested terns *Sterna bergii*, to recognize their own chicks. *Aust. Jour. Zool.* **10**:171-177

- Dawkins, R. 1982. Replicators and vehicles. En: *Current problems in Sociobiology*. (Ed. por King's College Sociology Group). Cambridge University Press. 45-64.
- Dawkins, R. 1985. *El gen egoísta*. Biblioteca Científica Salvat. Salvat editores. Barcelona.
- Dickinson, J. 1976. *Nonparametric methods for quantitative analysis*. Ed. Holt, Rinehart and Winston.
- Drummond, H. y García Chavelas, C. 1989. Food shortage influences sibling aggression in the blue footed booby. *Anim. Behav.* 37:806-819
- Drummond, H., J.L. Osorno, R. Torres, C. García, H. Merchant. 1991. Sexual size dimorphism and sibling competition: implications for avian sex ratios. *Am. Nat.* 138:623-641
- Dobzhansky, T., F. Ayala, G. Stebbins y J. Valentine. 1980. *Evolución*. Ediciones Omega, S. A. España.
- Fletcher, D. J. 1987. The behavioral analysis of kin recognition: Perspectives on methodology and interpretation. En: *Kin recognition in animals*. (Ed. por D. J. Fletcher y C. D. Michener). John Wiley & Sons Ltd. 19-54.
- Gamboa, G. J., H. K. Reeve, I. D. Ferguson y T. L. Wacker. 1986. Nestmate recognition in social wasps: the origin and acquisition of recognition odours. *Anim. Behav.* 34:658-695.
- Grafen, A. 1982. How not to measure inclusive fitness. *Nature*. 298:425-426.
- Grafen, A. 1990. Do animals really recognize kin? *Anim. Behav.* 39:42-54.
- González, E. C. y J.L. Osorno. 1987. Dinámica de la territorialidad en una colonia de bobo de patas azules *Sula nebouxii* en Isla Isabel, México. Tesis de Licenciatura. Facultad de Ciencias. UNAM.
- Gould, S. J. 1982. The Guano ring. *Natural History*. 91:12-19
- Guerra, M. y H. Drummond. 1995. Reversed sexual size dimorphism and parental care: Minimal division of labour in the blue-footed booby. *Behaviour*. 132:479
- Hamilton, W. D. 1963. The evolution of altruistic behaviour. *Am. Nat.* 47:354-356.
- Hamilton, W. A. 1964a. The genetical evolution of social behaviour I. *J. Theoret. Biol.* 7:1-16
- Hamilton, W. A. 1964b. The genetical evolution of social behaviour II. *J. Theoret. Biol.* 7:17-52
- Hamilton, W. D. 1987. Discriminating nepotism: Expectable, common, overlooked. En: *Kin recognition in animals* (Ed. por D. J. Fletcher and C. D. Michener). John Wiley & Sons Ltd. 417-437.
- Holmes, W.G. y P. W. Sherman. 1982. The ontogeny of kin recognition in two species of ground squirrels. *Am. Zool.* 22:491-517.
- Lacy, R. L. y P. W. Sherman. 1983. Kin recognition by phenotype matching. *Am. Nat.* 121:488 -512.
- Lessells, C. M., N. D. Coulthard, P. J. Hodgson y J. R. Krebs. 1991. Chick recognition in european bee-eaters: acoustic playback experiments. *Anim. Behav.* 42:1031-1033.
- Lorenz, K. 1972. *El comportamiento animal y humano*. Barcelona, Plaza y Janés, S. A.

- Nelson, J. B. 1978. *The Sulidae*. Oxford, Oxford University Press.
- Osorio, M y H. Drummond. 1993. Natal dispersal and deferred breeding in the blue-footed booby. *The Auk* **110**: 234-239.
- Scofield, V. L., J. M. Shlumpberger, L. A. West y I. L. Weissman. 1982. Protochordate allorecognition is controlled by a MHC-like gene system. *Nature*. **295**:499-502.
- Shugart, G. W. 1990. Experimental analysis of parent-offspring recognition in gulls. *Anim. Behav.* **39**:245-256
- Stoddard, P.K. y M. D. Beecher. 1983. Parental recognition of offspring in the cliff swallow. *The Auk*. **100**:795-79
- Waldman, B., P. C. Frumhoff y P. W. Sherman. 1988a. Problems of kin recognition. *Trends. Ecol. Evol.* **3**:8-13.
- Waldman, B. 1988b. The ecology of kin recognition. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* **19**:543-571.
- Walls, S. C. y R. E. Roudebush. 1991. Reduced aggression toward siblings as evidence of kin recognition in cannibalistic salamanders. *Am. Nat.* **138**:1027-1038.
- Wilson, E. O. 1987. Kin recognition: An introductory synopsis. En: *Kin recognition in animals*. (Ed. por D. J. Fletcher y C. D. Michener). John Wiley & Sons Ltd. 7-18.

## AGRADECIMIENTOS

A Hugh Drummond por todo su apoyo, dedicación y sobre todo paciencia. A Clint del que aprendí tanto de su forma de vivir la vida, por hacer el trabajo de campo tan ameno y divertido.

A Roxana Torres, Constantino Macías, Carlos Cordero y Javier Nieto por sus valiosos comentarios sobre este manuscrito.

A la Fundación UNAM, the National Geographic Society (#3065-85), al Centro de Ecología y la Fundación RE que financiaron este proyecto. A la Armada de México y los pescadores de San Blas por su apoyo logístico.

A Rowie, Lety, Karla, Sol, Martha, Argelia y Lizzy con las que compartí tantas cosas, y de las que aprendí tanto. A Marcos Solorzano por ser compañero de mil aventuras. A Greco Hernández que con sus pláticas incrementó mi interés y admiración por la Vida. A Yola, Tania, Guille, Tarín, Tere, Adriana y Cris por tanta comprensión y cariño brindado estos últimos años. A Jaime, Luis, Vic y Marce por su ayuda en la redacción del manuscrito y por hacer muy agradable la estancia en el laboratorio. A Lucy y Rolando por su gran amistad.

A Suneeta, Tarín, Lupita y Francisco por su ayuda en el trabajo de campo.

A Arturo y Tony Contreras por su constante interés y apoyo en esto de mi formación biológica.