

Instituto Politécnico Nacional  
Centro Interdisciplinario de Ciencias Marinas

Crecimiento y supervivencia de la Gaviota de Patas Amarillas *Larus  
livens*. En la isla La Gaviota, B.C.S., México

Tesis que para obtener el grado de Maestro en Ciencias  
Con especialidad en Manejo de Recursos Marinos

Presenta:  
Biól. Mar. María Bulmara Zárate Ovando

La Paz, B.C.S., México

Abril del 2000

# ÍNDICE

Lista de figuras .....	i
Lista de tablas .....	ii
Glosario .....	iii
Resumen .....	iv
Abstract .....	v
1. Introducción .....	1
2. Antecedentes.....	4
3. Justificación.....	8
4. Objetivos y metas .....	10
5. Área de estudio .....	11
6. Materiales y métodos .....	14
6.1. Mecanismos de reducción de nidada y tamaño de los huevos.....	14
6.2. Crecimiento de los pollos.....	15
6.3. Mortalidad .....	18
6.4. Eficiencia reproductiva .....	18
6.5. Éxito reproductivo y mortalidad en la colonia de la isla La Gaviota.....	19
7. Resultados .....	20
7.1. Periodo de prepuesta.....	20
7.2. Características de los nidos .....	20
7.3. Cronología reproductiva.....	21
7.4. Características de los huevos .....	24
7.5. Crecimiento de los pollos.....	28
7.6. Mortalidad de huevos y pollos.....	43
7.7. Eficiencia reproductiva en función de la sobrevivencia .....	49
7.8. Éxito reproductivo y mortalidad en la colonia .....	52

8. Discusión.....	55
8.1. Periodo de prepuesta.....	55
8.2. Mecanismos de reducción de nidada .....	60
8.3. Crecimiento de los pollos.....	65
8.4. Éxito reproductivo .....	76
8.5 Eficiencia reproductiva de la colonia.....	80
9. Conclusiones.....	82
10. Literatura citada.....	84

## LISTA DE FIGURAS

	Página
Figura 1. Área de estudio. Localización de la colonia de gaviotas de patas amarillas en la isla La Gaviota, durante la temporada reproductiva de 1990.....	12
Figura 2. Medidas de los pollos de la gaviota de patas amarillas .....	17
Figura 3. Cronología reproductiva de la gaviota de patas amarillas En la isla La gaviota .....	22
Figura 4. Éxito reproductivo global en la isla La Gaviota .....	23
Figura 5. Tamaño de los huevos .....	25
Figura 6. Relación entre la edad y el tamaño del ala chica de los pollos <b>A</b> , <b>B</b> y <b>C</b> .....	29
Figura 7. Relación entre la edad y el tamaño del ala Hueso <b>A</b> , <b>B</b> y <b>C</b> .....	31
Figura 8. Relación entre la edad y el tamaño del ala Pequeña de los pollos <b>A</b> , <b>B</b> y <b>C</b> .....	32
Figura 9. Crecimiento del culmen de los pollos.....	35
Figura 10. Crecimiento del tarso de los pollos .....	36
Figura 11. Crecimiento en peso de los pollos .....	38

Figura 12. Comparación del porcentaje de los huevos que tuvieron éxito a eclosión y que no eclosionaron; de los pollos que murieron durante el desarrollo y de los que llegaron a volar en función al tipo de anidante: **A**, **B** y **C** (representan la secuencia de puesta: el huevo **A** fue el primero en ponerse, mientras que el **C** fue el último huevo puesto ..... 40

Figura 13. Mortalidad durante las etapas de incubación, desarrollo de los pollos y durante el periodo de anidación ..... 41

Figura 14. Mortalidad diaria dentro de las nidadas ..... 43

Figura 15. Eficiencia reproductiva de los pollos ..... 45

Figura 16. Éxito reproductivo y mortalidad en la colonia de gaviotas de la isla La Gaviota ..... 49

## LISTA DE TABLAS

Página

TABLA I. Tamaño de los huevos ( <b>A, B y C</b> ).....	26
TABLA II. Prueba multivariada $T^2$ Hotelling compara las variables de largo, Ancho, peso y volumen de los huevos dentro de la nidada .....	27
TABLA III. Parámetros de crecimiento de estructuras alares (Ala chica, Ala hueso Ala pequeña, Longitud alar), tarso, peso, culmen y longitud total. Se incluye la relación asíntota/ longitud de cada estructura a la Edad cero o al tiempo de nacimiento y los coeficientes de Determinación de los modelos ajustados ( $R^2$ ) .....	39
TABLA IV. Comparación de la mortalidad entre los pollos A, B y C, a) Mortalidad desde la etapa de incubación hasta la eclosión, b) Mortalidad de los pollos durante la etapa de desarrollo hasta la edad del primer vuelo y c) Mortalidad durante el periodo reproductivo hasta la etapa de volantón .....	42
TABLA V. Prueba de proporciones de la eficiencia reproductiva dentro De la nidada.....	46
TABLA VI. Tamaños y densidades coloniales, y distancias entre los nidos al vecino más cercano de la gaviota de patas amarillas en las islas del Golfo de California .....	54
TABLA VII. Parámetros de crecimiento en peso del género <i>Larus spp</i> .....	69

## Glosario

**Anidante.** En este escrito se refiere a los huevos o pollos de un nido

**Características con valor adaptativo.** Características generadas por procesos evolutivos (dirigidas por selección natural) son heredadas de generación a generación. Les permiten a los organismos adecuarse a su ambiente. Por ej. El tamaño de los huevos, el tamaño corporal del adulto.

**Cleptoparasitismo.** Técnica de alimentación que algunas aves realizan para obtener gran parte de su alimento robándolo a otras aves.

**Cronología reproductiva.** Tiempo que dura el periodo de anidación. En este trabajo el inicio de la cronología se consideró a partir del inicio de la puesta. El inicio se puede considerar a partir de los despliegues reproductivos.

**Dimorfismo sexual.** Diferencias distinguibles usualmente en plumaje o tamaño, entre el macho y la hembra de una especie; características que permiten diferenciar a los sexos.

**Eclosión sincrónica.** Cuando todos los pollos de una nidada nacen en un periodo menor a 48 h.

**Endémica.** Taxón restringido a un área geográfica definida.

**Factores densodependientes.** Cualquier factor (demográfico que es dependiente o está influenciado por la densidad de competidores potenciales) de regulación, tal como la depredación, enfermedades ó disminución de alimento, que actúan más severamente para reducir la población.

**Filopatría.** Fidelidad a un área en particular; frecuentemente aplicado a especies cuyos volantes regresan para reproducirse en las áreas donde fueron criados.

**Nido activo.** Nido con huevos o con actividad de aves adultas en reproducción.

**Puesta asincrónica.** Cuando la hembra pone todos los huevos de una nidada en un periodo > a 48 h.

**Tamaño de nidada.** Generalmente el tamaño de nidada se expresa como el número de nidos promedio de huevos/nido, que las hembras adultas ponen en anidación colonial o solitaria.

**Volantón.** Pollo que llegó a la edad del vuelo.

# **CRECIMIENTO Y SUPERVIVENCIA DE LA GAVIOTA DE PATAS AMARILLAS *Larus livens* EN LA ISLA LA GAVIOTA, B.C.S. MÉXICO**

## **RESUMEN**

Durante la temporada reproductiva de marzo a junio de 1990, se estudiaron el éxito reproductivo, el crecimiento y la mortalidad de los pollos de la gaviota de patas amarillas (*Larus livens*), en la isla La Gaviota, B.C.S. La gaviota de patas amarillas estableció su colonia reproductiva en el lado sureste de la isla. La puesta de los huevos fue asincrónica dentro de las nidadas (las nidadas se completaron en 5 días en promedio); en contraste, la mayoría de las eclosiones fueron sincrónicas (los pollos de las nidadas nacieron entre 24 y 48 h en promedio). Se pusieron 44 huevos en total (36% A, 32% B, 30% C y 0.02% D), en los que se observaron ligeras pero significantes variaciones en el tamaño dentro de la secuencia de puesta. El segundo huevo en ponerse (B) fue 7% más grande en volumen que el primero (A), y 5% más grande que el tercer huevo en ponerse (C). Los pollos tuvieron pesos, longitudes alares, del culmen y del tarso, relativamente similares al momento del nacimiento. Sin embargo, la estructura en la que se observaron variaciones en el crecimiento desde los cinco días de edad de los pollos fue el tarso, siendo el pollo B el que tuvo mayor tasa de crecimiento y magnitud (asíntota). En el crecimiento de las alas y en peso se observaron variaciones sobre todo en edades intermedias de los pollos, así como en las magnitudes. A pesar que el anidante B tuvo mayor éxito reproductivo, sus magnitudes alares, en peso y del culmen fueron intermedias, lo que sugiere que la asíntota y tasa de crecimiento de los pollos están posiblemente relacionados con el dimorfismo sexual, éxito reproductivo, competencia de los pollos por el alimento dentro de las nidadas y factores inherentes, entre otros. Los pollos se desplazan al agua alrededor de los nueve días de edad; posiblemente esta conducta está relacionada con el aumento en la actividad metabólica ocasionada por el aumento en las tasas de crecimiento de las alas y en peso. El pollo B tuvo mayor eficiencia reproductiva (43%) que los pollos A (12.5%) y C (15%) (porcentaje de pollos que llegaron hasta la edad del vuelo en función de los huevos puestos). Se registraron muertes de los pollos desde la eclosión hasta los 12 días de edad, intensificándose entre los siete y nueve días. Durante el desarrollo de los pollos las principales causas de mortalidad fueron la inanición y la agresión fraternal. El 45% de los adultos activos en la colonia aportó el 100% de juveniles volantes a la población. Cada una de estas parejas produjo en promedio 1.5 pollos volantes. El 55% de los adultos activos restantes aportaron huevos o pollos que no tuvieron éxito a volar. Las diferencias en la productividad dentro de la colonia podrían estar influenciadas entre otros factores por la experiencia reproductiva de las gaviotas adultas factor que está muy relacionado con la selección de pareja, cuidado parental, o con factores densodependientes como la competencia y selección de un sitio adecuado para la anidación dentro de la colonia, así como la competencia por alimento.

## Growth and survival of the Yellow-footed Gull *Larus livens* at Isla Gaviota, Baja California Sur, Mexico

### Summary

From March to July 1990, growth patterns and mortality of Yellow-footed Gull (*Larus livens*) chicks were studied in a breeding colony located at the southeastern part of Isla Gaviota, B.C.S. Egg laying was asynchronous, with an average time of 5 days to complete the total number of eggs laid in each nest. On the contrary, most of the eggs hatched synchronously within 24 h to 48 h after the first egg hatched. A total of 44 eggs were laid, 36% of which were type A, 32% B, 30% C, and 0.02% D (types assigned chronologically). Significant differences were found in egg size between eggs from the same clutch, differences related to the sequence of laid. The second egg laid (type B) was 7% bigger in volume than the first egg laid (type A), and 5% bigger than the third egg laid (type C). All types of eggs had similar weight and wing chord, culmen and tarsus lengths when hatched. However, tarsus length was the structure showing more variations in size since early growth of chicks; the chick type B had the higher growth rate and magnitude (asymptote) in the variables. Growth of wings and weights showed variations on intermediate ages of chicks, thus in the magnitude. In spite that the chick type B had the highest survival success, wing, weight and culmen magnitudes were intermediate suggesting that the asymptote and the growth rate of the chicks are probably correlated with sex dimorphism, reproductive success, food competition among chicks from the same nest, and population intrinsic factors, among others. Chicks go to the water at early stages probably because they need lower their body heat temperature. It is likely that chicks increase their metabolic activity when an increase in the growth rate of the wing length and the weight occurs. Chicks type B had a higher survival success (43%) than chicks type A (12.5%) and C (15%) (percentages estimated from the total number of fledglings in function of the total number of eggs laid per type). Deaths of chicks were recorded in the first 12 days from hatch, being more important between the seven and nine days of age. The main causes of death were inanition and fratricide. The total number of fledglings (100%) was produced by 45% of active adults of the Isla Gaviota colony. The mean number of fledglings per successful active adult was 1.5. The 55% unsuccessful active adults produced only eggs and chicks death before fledging. Among the factors influencing the productivity of active adults could be the previous experience, factor apparently correlated with mate selection, parental care, and density-dependent factors as competition for nesting sites, nest site selection and food competition.

# 1. INTRODUCCION

Hay 45 especies de gaviotas que se distribuyen en las costas del mundo, principalmente en el Hemisferio Norte (Tuck y Heizel, 1978; Brooke y Birkhead, 1991). Son un grupo de aves exitoso particularmente por su adaptabilidad a diversos factores climáticos y por la plasticidad de sus hábitos alimenticios y estrategias reproductivas (Tinbergen, 1960; Vermeer, 1970; Lack, 1973; Parsons, 1976; Lundverg y Vaisänen, 1979; Hebert y Barclay, 1988; Kharitonov y Siegel-Causey, 1988; Brooke y Birkhead, 1991). En el Golfo de California, uno de los grupos de aves marinas mejor representado son las gaviotas (Charadriiformes: Laridae) (Dellivers *et al.*, 1971; Hand *et al.*, 1981; Anderson, 1983; Spear y Anderson 1989; Carmona y Zárate, 1992; Carmona, 1993; Zárate, 1995; Díaz, 1996; Velarde, 1999; Díaz, 2000).

En las aves, la dependencia que tienen los neonatos del cuidado parental de los adultos va desde la dependencia completa a la independencia total (Brooke y Birkhead, 1991). Los términos más ampliamente utilizados para definir los extremos de este gradiente son "altricio" y "precoz". El término precoz hace referencia a que el neonato desarrolla la alimentación, la movilidad y la homeotermia tempranamente (Brooke y Birkhead, 1991). En las aves altricias, los neonatos son totalmente dependientes de sus padres. En ambos tipos de aves la inversión parental ocasiona que se incrementen o disminuyan las posibilidades de supervivencia de cada individuo de la progenie (Trivers, 1972 en: Hébert y Barclay, 1986; Brooke y Birkhead, 1991). Nice (1962 en: Brooke y Birkhead, 1991) subdividió la clasificación altricio-precoz en ocho sub-categorías basadas en la condición de los pollos al nacer, diferenciándose los pollos semiprecoces de los semialtricios por su movilidad. Entre las aves semiprecoces se encuentran las

gaviotas *Larus* y los gallitos *Sterna*, los cuales son capaces de caminar después de nacer, pero se mantienen en el nido o territorio durante los primeros días de vida (Tinbergen, 1960; Burger, 1979; Guerra *et al.*, 1988; Bollinger *et al.*, 1990; Brooke y Birkhead, 1991). El desarrollo de los pollos y el cuidado parental son dos factores complementarios, ya que el comportamiento de los adultos se ajusta a los requerimientos de su progenie (Brooke y Birkhead, 1991). El costo de incrementar la inversión parental en un huevo o en un pollo puede ser examinado durante el periodo de anidación, observando si existen diferencias o no en el tamaño de los huevos dentro de una nidada y posteriormente analizando los éxitos reproductivos de los pollos. Un índice de inversión parental diferencial es la variación en el tamaño de los huevos dentro de la nidada.

La variación en el tamaño de los huevos es común en las aves; sin embargo, hay controversia acerca del valor adaptativo de esta variación. Se ha considerado de valor adaptativo a la variación en el tamaño de los huevos porque les permite a los padres reducir el tamaño de nidada en circunstancias de baja disponibilidad de alimento (Lack, 1973), puesto que se genera una jerarquía alimenticia entre los pollos basada en sus diferencias en tamaño y peso al nacer. El pollo de mayor tamaño (que nace regularmente del primer huevo puesto o huevo **A**) es al que con frecuencia se le da mayor atención que a sus hermanos **B** y **C** en condiciones alimenticias y de cuidado parental favorables (Lack, 1973).

La gaviota de patas amarillas *Larus livens*, la única ave marina endémica del Golfo de California, ha sido poco estudiada (Hand, 1980; Hand *et al.*, 1981; Anderson, 1983; Hand, 1986; Guerra *et al.*, 1988; Spear y Anderson 1989; Everett y Anderson, 1991; Díaz, 1996; Diaz, 2000). Esta especie, como la mayoría de las gaviotas, pone nidadas

promedio de tres huevos (Hand *et al.*, 1981), los incubaba en periodos de tiempo relativamente cortos y los pollos presentan un desarrollo semiprecoz, con mortalidades altas (Díaz, 1996), sobre todo en los primeros días de vida (Carmona y Zárate, 1992; Zárate, 1995). El crecimiento y la mortalidad de los pollos dentro de la nidada son factores que no han sido estudiados en la gaviota de patas amarillas. Conocimiento básico que se requiere para integrar la biología de las poblaciones de esta especie a lo largo de su gradiente reproductivo.

## 2. Antecedentes

En trabajos experimentales con la gaviota sombría *Larus fuscus*, se ha demostrado que la calidad parental se refleja en la capacidad de la hembra para poner huevos de mayor tamaño (Bolton, 1991). Sin embargo, el menor tamaño del huevo **C** se mantiene aunque se les dé alimento adicional a las hembras (Bolton *et al.*, 1992). En esta especie se ha interpretado al huevo o pollo **C** como un bono extra que puede llegar a ser exitoso en caso de la pérdida del primer o segundo huevo (Graves *et al.*, 1984). En la gaviota plateada *Larus argentatus*, Parsons (1972) ha sugerido que el menor tamaño del huevo **C** podría ser adaptativo porque reduce el tiempo de incubación de este anidante. Adicionalmente, Parsons (1972, 1976) observó que existen límites mínimos en los tamaños de cada huevo dentro de la nidada, por debajo de estos límites la viabilidad del nacimiento de los pollos cae abruptamente.

En contraste, la variación en el tamaño de los huevos también se le ha dado un valor no adaptativo por diversos factores. En la gaviota occidental *Larus occidentalis*, se ha explicado esta variación como una consecuencia relacionada a las reservas energéticas bajas de las hembras (Pierotti y Bellrose, 1986). En la gaviota plateada *Larus argentatus*, Davis (1975) observó que las aves de mayor edad ponen huevos de mayor tamaño, mientras que Sydeman y Emslie (1992) observaron que gaviotas adultas con experiencia reproductiva ponen huevos grandes, registrando que la variación en el tamaño de los huevos dentro de la nidada disminuye en aves experimentadas, es decir con periodos reproductivos previos. Kilpi *et al.*, (1996) observaron que el tamaño de los huevos puede ser reducido antes de disminuir el tamaño de las nidadas en condiciones

alimenticias no favorables. Adicionalmente, sugieren que la gaviota plateada incrementa la variación en el tamaño de los huevos dentro de las nidadas en respuesta a los cambios en la disponibilidad del alimento.

Típicamente en las gaviotas, el tamaño de los huevos dentro de las nidadas disminuye conforme el orden en la puesta (efecto del orden de puesta). El primer huevo en ponerse (**A**) tiende a ser de mayor tamaño que el segundo (**B**), y el tercero (**C**) es frecuentemente más pequeño en términos de volumen hasta en un 12% con respecto al huevo **A**. Parsons (1970) fue el primero en demostrar que el tamaño de los huevos tiene un efecto en la supervivencia de los pollos. Kilpi *et al.* (1996) mostraron en la gaviota plateada *Larus argentatus* un aumento en la tasa de mortalidad en el pollo **C**. Los pollos más pequeños nacidos de huevos pequeños tienen menos reservas alimenticias o yema y sobreviven un periodo menor o tienen una desventaja competitiva en comparación a sus hermanos más grandes (Hebert y Barclay, 1986). Debido a que el costo del pollo **C** podría ser muy alto en términos de mortalidad, la variación en el tamaño de los huevos dentro de la nidada no podría ser considerada como adaptativa a menos que se demostrara que el pollo **C** tiene un potencial reproductivo menor que el de sus hermanos.

La gaviota de patas amarillas *Larus livens* (Orden: Charadriiformes: Suborden Lari: Familia Laridae) se ha considerado como la única ave marina endémica del Golfo de California, puesto que se reproduce exclusivamente dentro del mismo en más de 80 islas o islotes, donde se ha sobreestimado (Zárate, 1995; Díaz, *et al.*, 2000) una población reproductiva total de cerca de 20,000 parejas (Anderson, 1983). En su periodo post-reproductivo se dispersa hacia el norte, hasta el Mar de Salton, CA., (E.U.A.); y hacia el sur, hasta el Estado de Guerrero (Anderson, 1983). En 1999 se

realizaron registros excepcionales de la gaviota de patas amarillas en el Estado de Texas (<http://www.tpwd.state.tx.us/news/news/990802.html>). Las razones principales que se asocian a que las gaviotas aniden en islas son la depredación y las actividades humanas que provocan disturbio en las colonias reproductivas (Hunt, 1972; Hand, 1980; Hand, 1981; Anderson, 1983; Velarde y Anderson 1993; Carmona y Zárate, 1992; Zárate, 1995; Díaz, 1996; Diaz, 2000).

Hasta 1980, la gaviota de patas amarillas fue considerada una subespecie de la gaviota occidental *Larus occidentalis livens* (Dwight, 1919; Dickey y Van Rossem, 1925; Dellivers *et al.*, 1971; Le Valley, 1980; Hand *et al.*, 1981; Anderson, 1983). Pese a que actualmente es considerada una especie distinta, existen discrepancias sobre su origen evolutivo. Algunos autores han sugerido que la población original fue un grupo de gaviotas occidentales de la región norte del Golfo de California (Dellivers *et al.*, 1971; Hand, 1980; Hand, 1981; Anderson, 1983). De acuerdo a las secuencias de plumaje de estadíos juveniles hasta adulto, el color del iris, su tamaño, los patrones de crecimiento y por anidar en los hábitats más extremos, se ha propuesto que tiene mayor afinidad con la gaviota dominicana *Larus dominicanus*, que es la gaviota de mayor tamaño del Hemisferio Sur (Le Valley, 1980; Hand *et al.*, 1981; Carmona, 1993).

Existe otra hipótesis que sugiere que la gaviota de patas amarillas y la gaviota dominicana tuvieron un antecesor común. Durante el Pleistoceno este antecesor común tuvo una distribución continua en las Américas. Posteriormente al elevarse la temperatura ambiental, se restringió lejos de América Central dejando a dos poblaciones anti-tropicales aisladas y sujetas a diferentes presiones de selección y eventual especiación (Norris y McFarland, 1958).

Los adultos de la gaviota de patas amarillas se diferencian de los de la gaviota occidental por el color amarillo de sus tarsos y patas, el color gris oscuro de sus plumas cobertoras dorsales y su mayor longitud y envergadura promedio (Le Valley, 1980). Las gaviotas desarrollan su plumaje de adulto después de los primeros tres años de vida y algunos individuos pueden llegar a vivir hasta más de 20 años de edad (Brooke y Birkhead, 1991). Esta especie tiene una sola reproducción anual. Tanto los machos como las hembras adultos son fenotípicamente idénticos en su plumaje reproductivo o post-reproductivo; es decir, no exhiben dimorfismo sexual en el plumaje. Su cronología reproductiva se ubica entre febrero y junio de cada año en las islas e islotes del Golfo de California (Hand *et al.*, 1981; Hand, 1986; Spear y Anderson 1989; Carmona y Zárate, 1992; Zárate, 1995; Díaz, 1996; Diaz, *et al.*, 2000).

### 3. Justificación

Los escasos estudios publicados sobre la biología de la gaviota de patas amarillas se han realizado en su mayoría de las colonias que se asientan en la región de las grandes islas y la parte norte del Golfo de California, donde se han descrito de forma muy general algunos aspectos de la biología reproductiva de esta especie como los tamaños coloniales, de nidada y en algunos casos los éxitos a volantón. (Dellivers *et al.*, 1971; Hand, 1980; Hand *et al.*, 1981; Anderson, 1983; Hand, 1986; Spear y Anderson, 1989; Everette y Anderson, 1991; ; Díaz, 1996; Díaz, *et al.*, 2000). Para la Bahía de La Paz, B.C.S., los estudios sobre la biología reproductiva de esta especie (Carmona y Zárate, 1992; Zárate, 1995). Sugieren que en contraste con otras gaviotas, posiblemente la gaviota de patas amarillas tiene una estrategia reproductiva diferente, debido a las diferencias que hay en los tamaños de los huevos (el segundo huevo o **B** tiende a ser mayor que sus hermanos), patrones de puesta (asincrónicos, las nidadas de tres huevos se completan en 5 días en promedio) y eclosión (sincrónicas, los pollos de una nidada nacen en menos de 48 h en promedio), supervivencia de los pollos y el éxito reproductivo dentro de las nidadas (el pollo **B** tiene mayor éxito que los **A** y **C**, en estos últimos el éxito reproductivo es aproximadamente similar) (Zárate, 1995). La desventaja adaptativa o facultativa para el huevo **A** (primer huevo dentro de la nidada), puede estar influenciada por las características ecológicas que prevalecen durante el período reproductivo en el Golfo de California (Zárate, 1995), siendo posiblemente más extremas para las gaviotas de patas amarillas que utilizan las islas de los extremos del gradiente reproductivo (Carmona y Zárate, 1992; Zárate, 1995).

Las diferencias dentro de las nidadas podrían ser evidentes durante el desarrollo de los pollos, en relación al crecimiento y comportamiento, como se ha observado para otras especies de gaviotas (Dellivers *et al.*, 1971; Ricklefs, 1973; Coulter, 1977; Hand, 1980; Anderson, 1983; Hand *et al.*, 1981; Hand, 1986; Hebert y Barclay 1986; Hebert y Barclay, 1988; Spear y Anderson 1989; Everett y Anderson, 1991; Carmona, 1993; Zárate, 1995; Díaz, 1996; Díaz, 2000).

## 4. OBJETIVO

Determinar si los mecanismos de reducción de nidada y la secuencia de puesta tienen efecto sobre el crecimiento y supervivencia de los pollos en la gaviota de patas amarillas *Larus livens*.

Para el cumplimiento de este objetivo se plantearon las metas siguientes:

### 4.1 Metas

**4.1.1.** Identificar los mecanismos de reducción de nidada (o mortalidad) de la gaviota de patas amarillas, así como identificar la forma en que ocurren y la etapa de la reproducción donde se presentan.

**4.1.2.** Determinar el número y volumen de los huevos dentro de las nidadas.

**4.1.3.** Determinar las curvas de crecimiento de los pollos mediante el seguimiento de caracteres morfométricos selectos

## 5. ÁREA DE ESTUDIO

Durante la temporada reproductiva de 1990, la gaviota de patas amarillas estableció sus colonias reproductivas en cinco islas o islotes de la Bahía de La Paz, B.C.S (La Ballena, Los Islotes, La Gallina, El Gallo y La Gaviota).

Este estudio se realizó en la Isla Gaviota (24° 17' N; 110° 21' W; Figura 1). Es la isla más sureña de la Bahía de La Paz, B.C.S se ubica a 800 m al norte de la Bahía de Pichilingue y a 500 m de la costa. Tiene en promedio una longitud de 560 m y una anchura de 200 m. La mayor parte del perímetro de la isla presenta acantilados de hasta 65 m de altura (Martínez, 1978) y hay una playa arenosa de 60 m de largo en el extremo sudoriental. Sobre esta playa se encuentra el área menos abrupta de la isla, estableciéndose en ella la colonia de gaviotas de patas amarillas *Larus livens*. La vegetación es escasa y como en la región, está compuesta principalmente por cholla (*Opuntia cholla*), pitahaya agria (*Machaerocereus gummosus*) y cardón (*Pachycereus pringlei*).

Entre noviembre y mayo los vientos matutinos de esta zona soplan del noroeste y los nocturnos del sur; el resto del año predominan los vientos del sureste.

El clima de la región es semidesértico, seco y cálido, con una temperatura media anual de 23 °C y una precipitación pluvial anual que apenas rebasa los 200 mm. El patrón de la temporada de lluvias durante 1990-1991 en Baja California Sur se inició en julio, intensificándose en agosto y disminuyendo casi completamente hacia febrero. Los valores máximos de precipitación pluvial fueron de 210 mm. El período de mayor estiaje se registró de marzo a junio (Salinas-Zavala *et al.*, 1992).

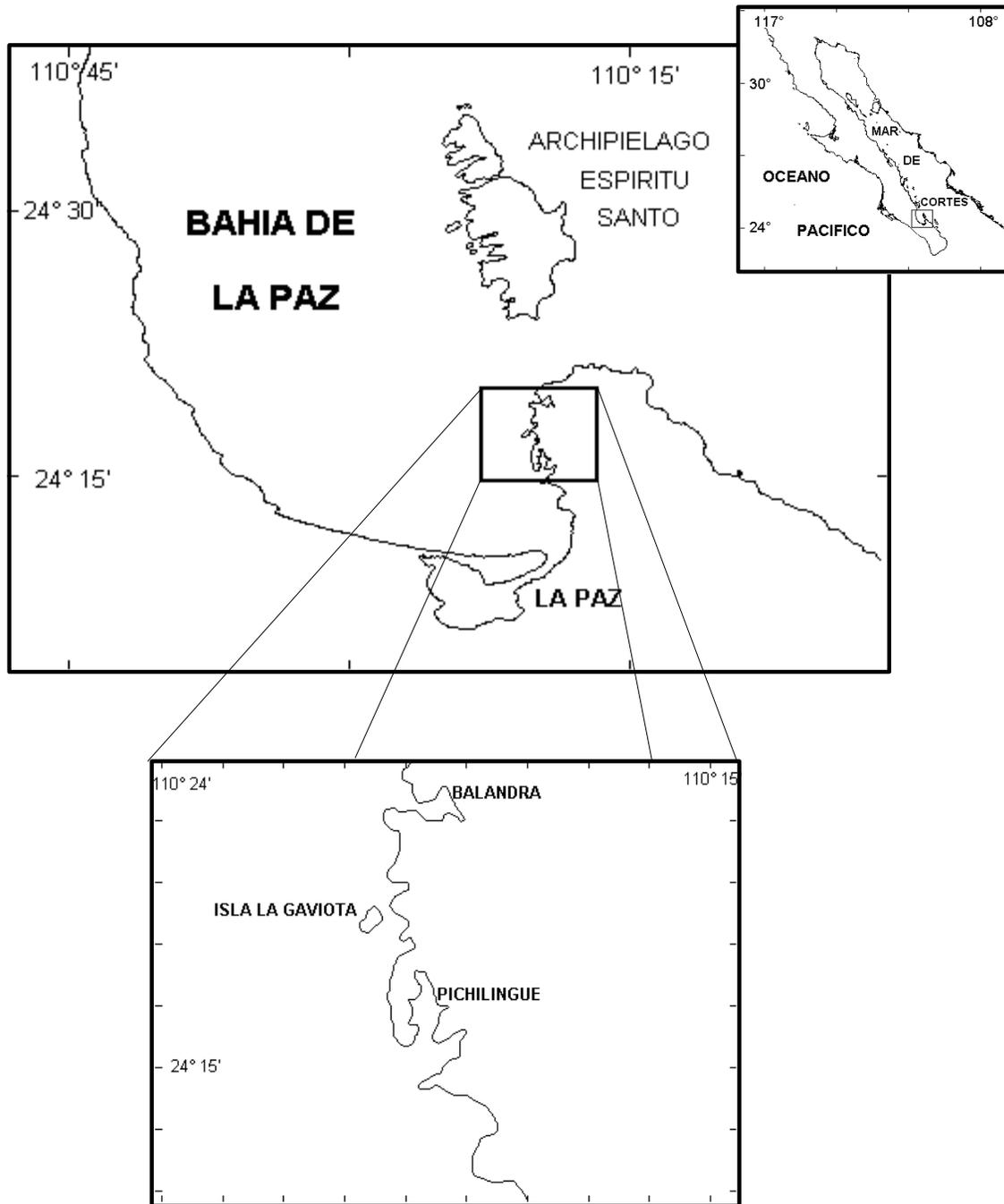


Figura 1. Área de estudio. Localización de la colonia de gaviotas de patas amarillas *Larus livens* en la isla La Gaviota.

## 6. Material y Métodos

En la isla La Gaviota se censó dentro de la colonia de gaviotas de patas amarillas de febrero a junio de 1990. Por ser ésta la colonia más accesible, en ella se determinó el tamaño de los huevos, el crecimiento, éxito reproductivo y mortalidad de los pollos dentro de la nidada y la colonia.

### 6.1. Mecanismos de reducción de nidada y tamaño de los huevos.

Desde marzo a junio de 1990 se visitó diariamente la colonia de gaviotas en la isla La Gaviota período en que se realiza la puesta de huevos y nacimiento pollos, respectivamente. Antes y durante el establecimiento de los nidos, así como durante el desarrollo de los pollos las visitas fueron cada tercer día.

Cada nido fue marcado con un banderín donde se imprimió un número secuencial. A partir de que fue detectado el primer huevo, las visitas fueron hechas diariamente durante la tarde, para evitar la exposición de los nidos en horas de máxima insolación. Estas visitas se repitieron durante los períodos de puesta y eclosión, con la finalidad de registrar la secuencia de puesta dentro de las nidadas, los éxitos a la eclosión, la sincronía o asincronía en la puesta o en los nacimientos y el crecimiento de los pollos, mortalidad y eficiencia reproductiva de los anidantes **A**, **B** y **C** y el éxito reproductivo de la colonia.

En cada nido, los huevos fueron marcados con tinta indeleble no tóxica, con las letras **A** al primero en ponerse, **B** el segundo y **C** el tercero. A su vez, se midió con un vernier

la longitud y anchura máxima de cada huevo ( $\pm 0.1$  mm) y se calculó su volumen ( $\text{cm}^3$ ), utilizando la fórmula propuesta por Barth (1967, en: Coulter, 1973):

$$V = (\pi/6) L A^2$$

Donde:

V= Volumen ( $\text{cm}^3$ )

L= Medida longitudinal del huevo (mm)

A= Medida transversal del huevo (mm)

$\pi$ = pi (3.141592)

También se pesaron los huevos con pesolas de  $\pm 0.1$  g.

Se probaron las hipótesis de igualdad en el tamaño de los huevos en términos de volumen ( $\text{cm}^3$ ), largo y ancho (mm) y en peso (g) mediante pruebas pareadas entre los huevos: A-B, A-C y B-C, utilizando la prueba multivariada  $T^2$  de Hotelling ( $\alpha=0.05$ ) (Sokal y Rohlf, 1979).

## 6. 2. Crecimiento de los pollos

Los pollos se marcaron en los tarsos con cintas ahuladas, donde se anotaron el número del nido al que pertenecía el pollo y la clave correspondiente al lugar que ocuparon en la secuencia de puesta. Se midió la longitud del culmen, el tarso, y longitudes alares, definiéndose el ala chica (desde la articulación ulna-húmero hasta la porción distal), ala pequeña o ala hueso (desde la articulación ulna-húmero hasta el

extremo del segundo dígito), ala total o longitud alar (desde la articulación escápulo-humeral hasta la porción distal) en las estructuras donde se midieron longitudes se utilizaron hasta donde fue posible verniers de precisión de  $\pm 0.01$  mm, posteriormente se utilizaron flexómetros  $\pm 1$  mm (Figura 2). También se registró el crecimiento en peso (con pesolas de  $100 \text{ g} \pm 0.1 \text{ g}$ ,  $200 \text{ g}$ ,  $500 \text{ g} \pm$ ,  $1 \text{ kg}$ . y  $2 \text{ kg} \pm 5 \text{ g}$ .). A cada grupo de datos se le ajustó la curva propuesta por Richards (1959) con respecto a la edad en días:

$$L_t = L_\infty / (1 + e^{-k(t-t_i)})$$

Donde:

$L_t$  = Longitud al tiempo  $t$ .

$L_\infty$  = Longitud asintótica.

$k$  = Tasa intrínseca de crecimiento

$t_i$  = Tiempo de inflexión de la curva.

El crecimiento de los pollos se logró seguir en promedio hasta los 52 días de edad, edad en la que la mayoría de los pollos ya son volantones.

Se optimizaron los modelos de crecimiento por medio de mínimos cuadrados calculados mediante el método iterativo no lineal propuesto por Marquardt (1963), obteniendo de esta forma los parámetros de los modelos.

Se realizaron transformaciones lineales de los modelos logísticos (Ricklefs, 1973) para comparar el crecimiento de los pollos **A**, **B** y **C** entre sí mediante un análisis de pendientes utilizando análisis de covarianza (ANCOVA), que permitieron evaluar las pendientes de los modelos de crecimiento entre los pollos (Visser y Ricklefs, 1995).

Las transformaciones lineales de los modelos logísticos quedaron como sigue:

Si, 
$$L_t = L / 1 + e^{-k * (t - t_0)}$$

entonces,

$$L = L_t * (1 + e^{-k * (t - t_0)}) \quad \text{Modelo logístico,}$$

$$L = L_t + L_t e^{-k * (t - t_0)}, \text{ despejando factores}$$

$$L - L_t = L_t e^{-k * (t - t_0)} \text{ dividiendo entre } L_t,$$

$$L - L_t / L_t = e^{-k * (t - t_0)}, \text{ aplicando logaritmo natural a ambos lados de la ecuación,}$$

$$\ln (L / L_t - 1) = -k (t - t_0)$$

$$\begin{aligned} \ln (L / L_t - 1) &= k t_0 - k t \\ Y &= a \pm b X \end{aligned}$$

En los casos donde hubo diferencias entre los modelos ( $P < 0.05$ ), se hicieron análisis comparativos pareados de mínimas diferencias significativas (LSD;  $\alpha = 0.05$ ) de los modelos de crecimiento entre los pollos: **A y B**, **B y C** y **C y A**.

Se comparó la constante de crecimiento logística  $K_L$  con otras gaviotas, mediante la transformación de la  $K_L$  a la  $K$  de Gompertz  $K_G$  (Ricklefs, 1973). Así la  $K_L$  del peso de los pollos será la  $K_G = 0.68 * K_L$ , permitiendo comparaciones directas con otras especies de gaviotas.

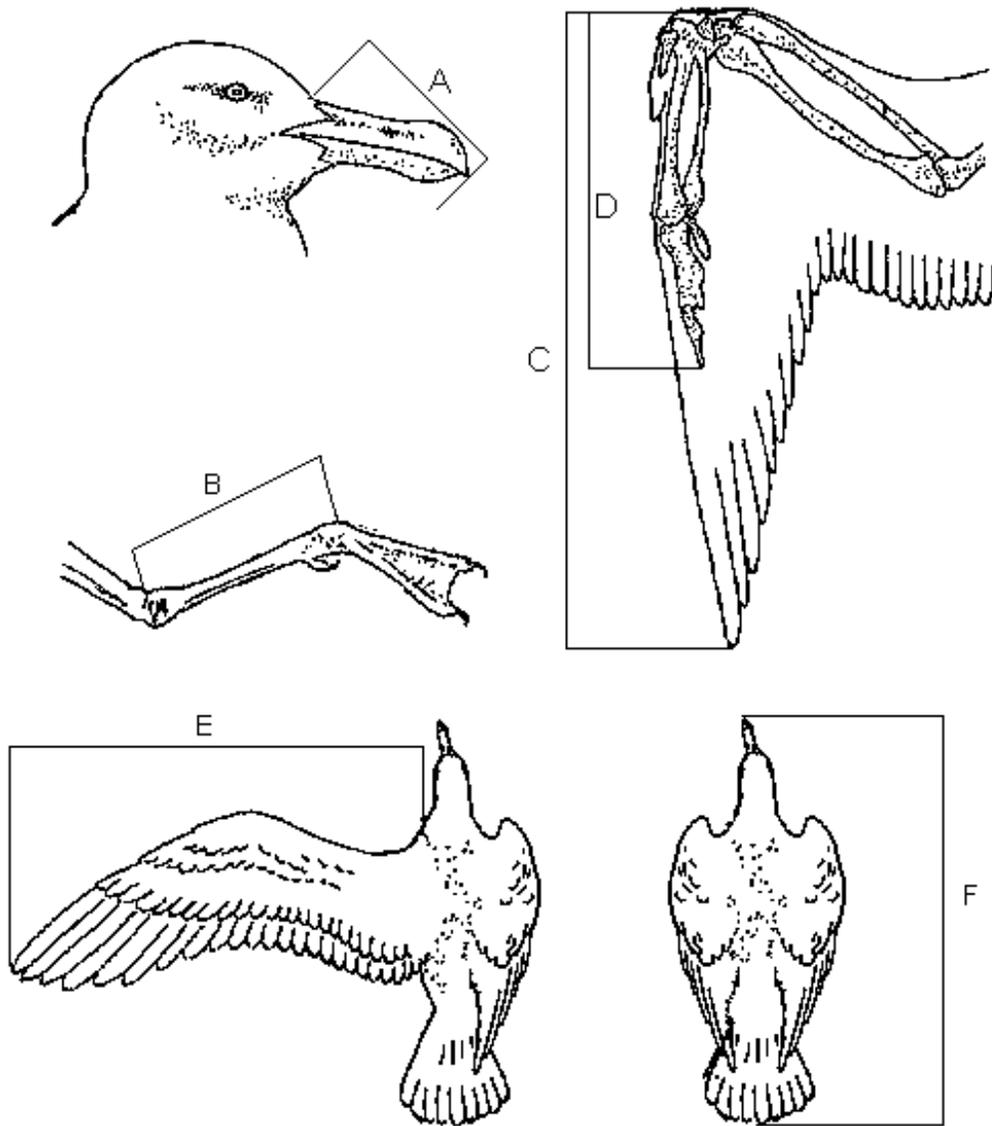


Figura 2. Medidas de los pollos de la gaviota de patas amarillas: A) Culmen, B) Tarso, C) Ala chica, D) Ala pequeña, E) Longitud alar y F) Longitud total

### 6.3. Mortalidad

Mortalidad diaria. Se registró el número de pollos muertos desde su nacimiento hasta la edad del vuelo, siendo cada uno identificado mediante la marca colocada.

Se comparó la mortalidad diaria entre los pollos **A**, **B** y **C**, con la prueba de hipótesis de diferencia entre las proporciones de dos poblaciones (Sokal y Rohlf, 1979): a) Mortalidad de huevos, desde la etapa de puesta hasta la etapa de eclosión; b) Mortalidad en la etapa de desarrollo de los pollos, desde su nacimiento hasta la edad del primer vuelo; y c) Mortalidad durante el periodo reproductivo, sumando la mortalidad de huevos y pollos, desde la etapa de incubación hasta el desarrollo de los pollos (Ricklefs, 1973).

### 6.4. Eficiencia Reproductiva

Se comparó la eficiencia reproductiva entre los anidantes **A**, **B** y **C** por etapas de: incubación (desde la puesta de cada huevo **A**, **B** o **C** hasta la eclosión); y de desarrollo de los pollos (desde el nacimiento de los pollos **A**, **B** y **C** hasta que llegaron a volar). La eficiencia reproductiva de cada anidante se define para la etapa de incubación como: el número de pollos que nacieron o sobrevivieron sobre el número de huevos puestos **A**, **B** y **C** expresado como porcentaje. Durante la etapa de desarrollo se define como el número de pollos que llegaron a volar con respecto a los pollos que nacieron, es decir el porcentaje de pollos que sobrevivió durante la etapa de desarrollo. Y finalmente, la eficiencia reproductiva total de cada anidante **A**, **B** y **C**, como el número de pollos que llegaron a volar con respecto al número de huevos puestos o anidantes que sobrevivieron durante el periodo de anidación (Erwin y Custer, 1982).

Se comparó la eficiencia reproductiva entre las proporciones de pollos A y B, B y C y C y A que nacieron de los huevos puestos; de los pollos que llegaron a volar, de los pollos que se pusieron; así como de los anidantes que sobrevivieron durante el periodo reproductivo con un nivel de significancia de 0.05 (Erwin y Custer, 1982).

### **6.5. Éxito reproductivo y mortalidad en la colonia de la isla La gaviota**

Se analizó el éxito reproductivo en la colonia en términos de porcentaje de supervivencia y mortalidad de huevos o pollos de las parejas o nidadas que no tuvieron éxito a volantón con respecto a los que tuvieron éxito a volantón (Ricklefs, 1990) se obtuvieron los porcentajes de huevos infértiles, huevos rotos, pollos muertos y pollos que llegaron a volar.

## **7. RESULTADOS**

### **7. 1 . Periodo de prepuesta**

En la segunda quincena de febrero de 1990 se censaron en promedio 28 adultos de la gaviota de patas amarillas en el periodo de prepuesta (media  $\bar{X} = 28 \pm$  desviación estándar D.E.= 3). Estas aves inician despliegues de cortejo en áreas adyacentes (se agrupan en el agua la mayor parte del día) a la isla para la formación de parejas. Después de 9 días de haberse iniciado las observaciones de estas agrupaciones, las gaviotas ocuparon la zona sureste de la Isla La Gaviota, para iniciar la etapa de selección de sitio y la construcción del nido.

Una vez que las gaviotas seleccionan el lugar donde construirán sus nidos, limpian el área quitando los materiales gruesos (p. ej. quitan piedras sueltas), y posteriormente aplanan el terreno, dando cierta concavidad al mismo.

### **7. 2 . Características de los nidos.**

Los nidos fueron construídos de materiales diversos, que se encuentran dentro o cerca al área reproductiva, tales como plumas de tijeretas, talos de *Sargassum spp* y con ramas de matorrales secos que se encontraron dentro de la isla.

En total se registraron 44 nidos en la temporada reproductiva de 1990, de los cuales únicamente 16 resultaron activos, es decir, presentaron contenido en algún momento del periodo reproductivo.

El diámetro interno de los nidos varió desde 22 hasta 30 cm con una media de  $26.3 \pm 1.9$  cm. El diámetro externo varió desde 31 hasta 49 cm, con un promedio de  $39.2 \pm 5.3$  cm. La profundidad de los nidos varió entre 3.6 (en nidos casi sin material de construcción) y 7.5 cm, con una media de  $5.52 \pm 1.00$  cm .

La distancia entre los nidos activos ( $n=16$ ) al vecino activo más cercano varió entre 3.2 y 18.7 m , con un promedio de  $9.9 \pm 5.1$  m.

### **7.3 . Cronología Reproductiva**

La temporada reproductiva de la gaviota de patas amarillas en Isla Gaviota en 1990 se extendió desde el 3 de marzo hasta el 15 de junio, considerando desde la aparición del primer nido dentro del área de estudio hasta que el último pollo llegó a volar. Los 16 nidos activos fueron seguidos desde el periodo de puesta hasta el periodo de volantón de los pollos. Los primeros nidos con huevos se observaron el 22 de marzo, mientras que el pico de las ovoposiciones se ubicó el 21 de abril; el mayor número de pollos se registró el 30 de abril y las últimas eclosiones se detectaron en la segunda semana de

mayo. Los primeros pollos que llegaron a la edad de volantón se observaron el 6 de junio. El periodo reproductivo considerando desde la puesta del primer huevo hasta el primer vuelo del último volantón duró alrededor de 80 días (Figura 3).

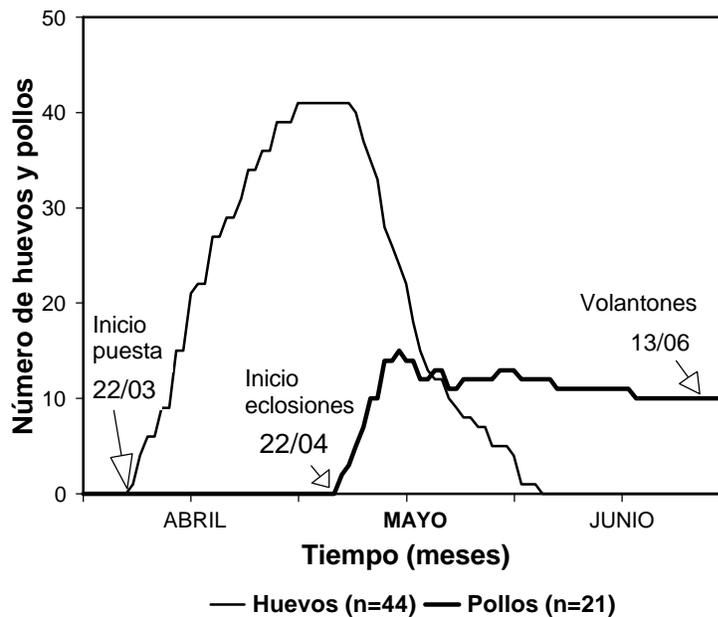


Figura 3. Cronología reproductiva de la gaviota de patas amarillas *Larus livens* en la isla La Gaviota

**Periodo de puesta.** Durante la puesta, todas las nidadas en la Isla La Gaviota (con 2 ó 3 huevos) fueron asincrónicas. A partir de que fue puesto el primer huevo (huevo **A** de aquí en adelante), la gaviota de patas amarillas requiere en promedio de 2.8 días más para poner el segundo huevo (huevo **B**), más otros 2.2 días para poner el tercero

(huevo **C**). Ello quiere decir que cada pareja completa las nidadas entre los 5 y 6 días de haberse iniciado la puesta. Hubo una nidada de cuatro huevos y el huevo **D** se puso 10 días después de haberse iniciado la puesta.

De los huevos que se pusieron, un 80% completaron un periodo de incubación de 30 días (viabilidad = 0.8). El 50% de los huevos que se pusieron tuvieron una eclosión exitosa (éxito de eclosión = 0.5). Después de los 56 días de desarrollo, llegaron a la edad del primer vuelo el 50% de los pollos que nacieron (éxito a volanton) (Figura 4).

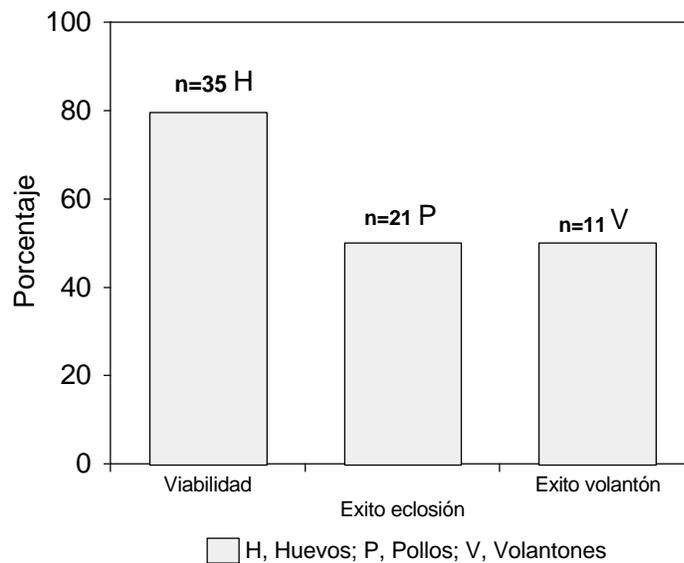


Figura 4. Éxito reproductivo global en la Isla La gaviota.

#### 7. 4. Características de los Huevos

**Color.** Los huevos que pone la gaviota de patas amarillas *Larus livens* tienen coloración críptica que varían en la gama de los cafés verdosos hasta los claros (beiges). Están cubiertos por manchas negras, cafés y verdes, por lo que se confunden fácilmente con el fondo de arena, gravilla y ramas del nido.

**Número y tamaño de los huevos.** El número total de huevos que se pusieron en la colonia de gaviotas de patas amarillas de la Isla La Gaviota fue de 44. Se pusieron más huevos **A** (n=16) que **B** (n=14) y **C** (n=13).

El tamaño de los huevos (sin agrupar por tipo de anidante) en largo fue desde 68.0 hasta 77.3 mm, siendo el promedio de  $72.4 \pm 2.2$ . En ancho fue desde 42.9 hasta 58.2 mm, con una media de  $49.7 \pm 2.4$  mm. En peso, las medidas mínima y máxima fueron de 86 y 110 g, con media de  $98.00 \pm 5.05$  g. En volumen, los huevos tuvieron tamaños mínimo y máximo de 69.48 a 131.24 cm<sup>3</sup> con media  $95.830 \pm 11.03$  cm<sup>3</sup>.

Con relación al volumen, el 50% de los huevos **A** se distribuyó en los intervalos cuyos límites inferiores fueron desde 75.1 hasta 81.8 cm<sup>3</sup>. El intervalo modal se ubicó entre los 88.1 y 94.2 cm<sup>3</sup> (Figura 5).

Los huevos **B** presentaron una tendencia a tener mayor tamaño. El 65% se distribuyó entre los intervalos de 88.1 a 94.2 cm<sup>3</sup> (bimodales). La proporción restante presentó un volumen mayor al de los intervalos modales (Figura 5).

La mayor proporción de los huevos **C** se distribuyó en las clases cuyos límites inferiores son 81.9 y 88.1 cm<sup>3</sup> respectivamente. Siendo esta última la clase modal. En los huevos **C** se observa mayor dispersión en el volumen en comparación a la distribución de frecuencias del volumen de los huevos **A** y **B** (Figuras 5).

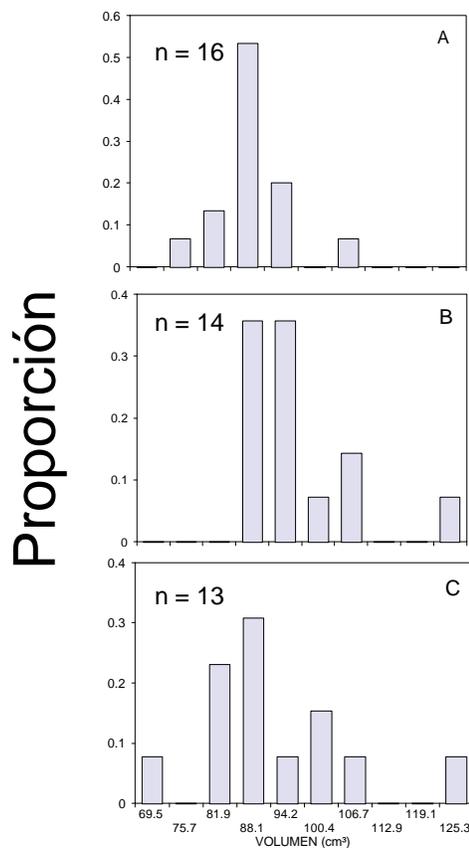


Figura 5. Tamaño de los huevos en volumen. **A** primer huevo puesto, **B**, segundo huevo puesto y **C** tercer huevo puesto.

Las características principales que diferenciaron a los huevos **A**, **B** y **C** en función a su tamaño fueron el largo, peso y volumen (Apéndice I). El ancho no fue una característica discriminante en las pruebas pareadas entre los huevos **A y B**, **B y C** y **C y A** porque las medidas de tendencia central así como de dispersión en el peso de los huevos **A**, **B** y **C** fueron más similares entre sí. (Tabla I).

Tabla I. Tamaño de los huevos (**A**, **B** y **C**) de la gaviota de patas amarillas *Larus livens*

Huevo	Estadísticos	Largo (mm)	Ancho (mm)	Peso (g)	Volumen (cm <sup>3</sup> )
	Intervalo	68.00-77.30	43.90 -52.50	86.00 -108.00	75.70 -110.60
<b>A</b>	$\bar{X} \pm D.E.$	73.96 $\pm$ 2.34	48.95 $\pm$ 1.94	97.73 $\pm$ 5.27	92.94 $\pm$ 8.28
	Intervalo	71.20-75.60	48.70-58.20	88.00-110.00	92.10-131.20
<b>B</b>	$\bar{X} \pm D.E.$	74.06 $\pm$ 1.41	50.71 $\pm$ 2.50	99.14 $\pm$ 5.38	99.67 $\pm$ 10.62
	Intervalo	49.70-76.10	42.49-69.70	92.00-110.00	69.48-126.42
<b>C</b>	$\bar{X} \pm D.E.$	70.34 $\pm$ 6.51	50.9 $\pm$ 6.16	97.08 $\pm$ 4.57	94.72 $\pm$ 13.47

El intervalo de tiempo promedio en días ( $\pm$  desviación estándar) que los huevos **A** estuvieron sobre el nido hasta la eclosión fue de  $29.16 \pm 1.57$  días, los **B**  $28.7 \pm 1.73$  días y los **C**  $27.2 \pm 1.6$  días.

Se observaron diferencias significativas en el tamaño de los huevos **A** y **B** ( $T^2=12.61$ ,  $g.I.=4,24$ ,  $P<0.05$ )(Tabla II), en función a las medias del volumen ( $H=5.99$ ,  $g.I.= 2$ ,  $P<$

**0.05)** y en el largo (**H=9.14, g.l.= 2, P< 0.05**) (Apéndice I). Los huevos **A** (n=16) y **B** (n=13) fueron significativamente más largos que el huevo **C** (n=13) ( $LSD_{AyC, \alpha=0.05}$ ,  $media_A = 73.96$ ,  $media_C = 70.34$ ;  $P = 0.0205$ ), ( $LSD_{ByC, \alpha=0.05}$ ,  $media_B = 74.058$ ,  $media_C = 70.34$   $P = 0.0205$ ,  $\alpha=0.05$ ), no así en las variables de ancho y peso (Apéndice I).

Tabla II. Prueba  $T^2$  de Hotteling que compara las variables largo, ancho, peso y volumen de los huevos. Se observan diferencias significativas entre los huevos A y B.

Comparación entre	$T^2$	g.l.	F	$F_{crít} \alpha= 0.05$
<b>Los huevos:</b>				
<b>A-B</b>	12.61	4,24	<b>2.80</b>	2.70
<b>A-C</b>	0.42	4,23	0.09	2.80
<b>B-C</b>	2.00	4,22	0.44	2.82

## 7.5 . Crecimiento de los pollos

En este estudio los parámetros de crecimiento calculados fueron analizados en función de la variación individual de los pollos de la gaviota de patas amarillas. Se siguió el desarrollo de los pollos (5A, 6B, y 7C) desde que nacieron, hasta la edad del vuelo (49 a 53 días de edad).

### Crecimiento de las alas

a) **Crecimiento del ala chica.** Esta característica morfométrica está compuesta por el crecimiento de los huesos de las alas y por el de las plumas primarias, las que iniciaron su desarrollo entre los 11 y 12 días de edad. Al nacer, el tamaño del ala chica de los pollos (A, B y C) varió entre 26.14 y 26.94 mm. Desde la edad cero se observa un periodo de arranque, con crecimiento lento que dura aproximadamente hasta los ocho días de edad. Esta fase está caracterizada por una tasa de crecimiento baja, lo que se refleja en una pendiente menor. El incremento en el tamaño de esta estructura ocurre principalmente desde los ocho días hasta la edad en la que los pollos alcanzan el tiempo de inflexión de la curva (o sea el 50% del tamaño de esta estructura con respecto a la asíntota;  $t_{i_{A \text{ y } C}}$  a los 31 días de edad en los pollos A y C, y a los 26 días en los pollos B,  $t_{i_B}$ ). El pollo B alcanzó la inflexión de la curva más tempranamente y presentó una tasa de crecimiento ( $k$ ) mayor que la de los otros pollos ( $k_{A \text{ y } C} = 10$  y  $k_B = 11$ ) (Tabla III) (Figura 6).

En contraste, los pollos **A** y **C** tienen asíntotas mayores que el **B** ( $L_{\infty A} = 630.5$  mm,  $L_{\infty B} = 518.0$  mm y  $L_{\infty C} = 559.0$  mm). Al volar los pollos todavía no alcanzan la longitud asíntótica.

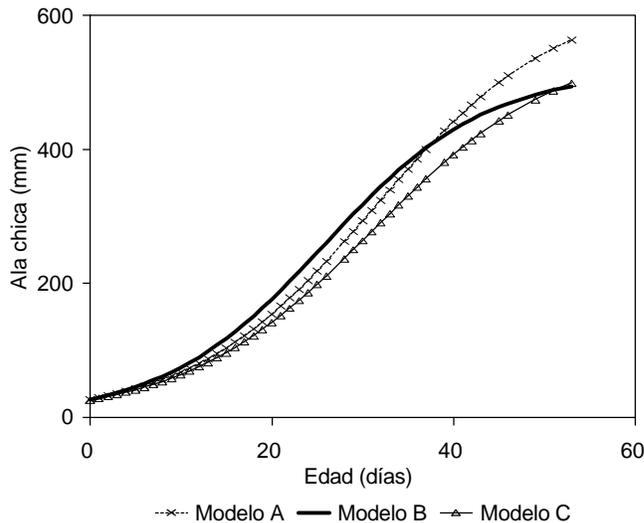


Figura 6. Relación entre la edad y el tamaño del ala chica de los pollos **A**, **B** y **C**.

La comparación de los modelos lineales del crecimiento del ala chica mostró que la mayor parte de la variación entre los pollos **A**, **B** y **C** fue consecuencia de las diferencias en las tasas de crecimiento (ANCOVA;  $F = 1600$ , g.l. = 1, 83,  $p < 0.001$ ) (Apéndice II). Al realizar el análisis comparativo de mínimas diferencias significativas por parejas (LSD) mostró que existen diferencias mínimas significativas entre todos ellos (**A** y **B**, **A** y **C**, y **B** y **C**) ( $p < 0.05$ ) (Apéndice II).

**b) Crecimiento del ala hueso.** Esta medida morfométrica está caracterizada únicamente por el crecimiento del hueso de las alas. Al nacer, el tamaño del ala hueso de los pollos varió entre 22.10 y 24.70 mm. Desde la edad cero se observa un periodo de crecimiento lento que dura aproximadamente hasta los 8 días de edad. Posteriormente se incrementa la tasa de crecimiento hasta alcanzar el tiempo de inflexión de la curva ( $t_{iB}$  = a los 26.5 días en el pollo **B**, y en los pollos **A** y **C** la  $t_{iA}$  = a los 36.5 y la  $t_{iC}$  = 33.0 días). El pollo **B** alcanzó la inflexión de la curva más tempranamente que los **A** y **C**, y presentó un valor mayor en la tasa de crecimiento ( $k_A$  y  $k_C$  = 0.07 y  $k_B$  = 0.09). En contraste, los pollos **A** y **C** tienen asíntotas mayores ( $L_{\infty A}$  = 226 mm,  $L_{\infty B}$  = 180 mm y  $L_{\infty C}$  = 213.21 mm) (Tabla III) (Figura 7).

La comparación de los modelos lineales del crecimiento del ala hueso mostró que la mayor parte de la variación entre los pollos **A**, **B** y **C** fue consecuencia de las diferencias en las tasas de crecimiento de dichos modelos (ANCOVA;  $F = 3751$ , g.l. = 1, 97,  $p < 0.001$ ) (Apéndice II). El análisis comparativo (por parejas) de mínimas diferencias significativas, mostró que existen diferencias significativas entre todos ellos ( $p < 0.05$ ) (Apéndice II).

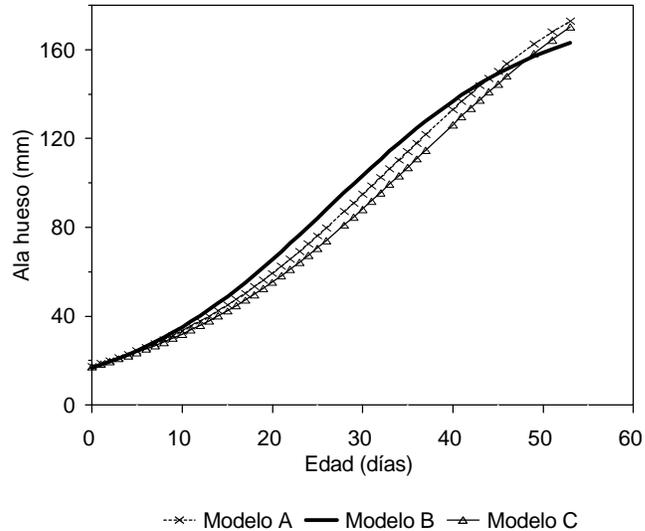
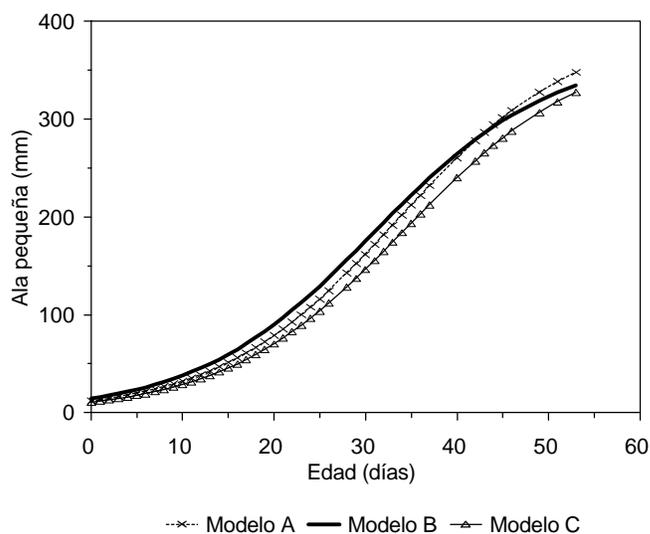


Figura 7. Relación entre la edad y el tamaño del ala hueso de los pollos **A**, **B** y **C**.

**c) Crecimiento del ala pequeña.** Esta estructura se caracteriza por el crecimiento de los huesos de las alas y de las plumas primarias. Estas, inician su desarrollo entre los 11 y 12 días de edad de los pollos. Al nacer el tamaño del ala pequeña varió desde 22.10 hasta 24.70 mm. Desde la edad cero se observa un periodo de crecimiento lento que dura hasta los ocho días de edad. Posteriormente se incrementa la tasa de crecimiento hasta alcanzar el tiempo de inflexión de la curva ( a los  $t_{iA}$  =33.4 días en los **A**, a los  $t_{iB}$  =34.5 días en los **B** y a los  $t_{iC}$  =31.0 días en los **C**). En esta estructura los tiempos de inflexión en los modelos de crecimiento fueron aproximadamente iguales en los tres pollos (**A**, **B** y **C**). En este caso, también presentaron tasas de crecimiento ( $k_{A, B}$

$y_C= 10.0$ ) como longitudes asintóticas relativamente similares, siendo menor la del pollo **B** ( $L_{\infty A}= 396.0$  mm,  $L_{\infty B}= 369.0$  mm y  $L_{\infty C}= 377.0$ ) (Figura 8) (Tabla III).

Figura 8. Relación entre la edad y el tamaño del ala pequeña de los pollos A, B y C.



Sin embargo, la comparación de los modelos lineales de crecimiento del ala pequeña mostró que la mayor parte de la variación en el crecimiento de los pollos **A**, **B** y **C** fue consecuencia de las diferencias de las tasas de crecimiento de dichos modelos (ANCOVA;  $F= 2913$ , g.l.= 1, 96,  $p<0.001$ ) (Apéndice II). El análisis comparativo (por parejas) de mínimas diferencias significativas, mostró que existen diferencias mínimas entre todos ellos ( $p<0.05$ ) (Apéndice II).

En comparación a todas las medidas, las alas son las extremidades más pequeñas a la edad cero o en el momento del nacimiento de los pollos, como lo demuestra la relación  $\%L_{0\text{calo}}/L_{\infty}$  (Tabla III), que es el porcentaje en tamaño de las estructuras en el momento del nacimiento de los pollos en función de su asíntota (Tabla III).

Al nacer los pollos sólo tienen entre un 6 y 8 % del ala chica con respecto a su asíntota (Tabla III). A la edad de volantón (entre 49 y 52 días de edad) los pollos pueden volar con el 85% del tamaño de esta estructura. La edad en la que alcanzan su asíntota, varía dependiendo de su magnitud y tasa de crecimiento (Tabla III). Según el modelo de crecimiento del ala chica, el pollo **A** llega a su asíntota  $L_{\infty}$  a los 146 días de edad; el pollo **B** a los 123 días y el pollo **C** a los 151 días de edad.

Las otras medidas alares también son pequeñas al momento del nacimiento de los pollos. Tienen un tamaño que varía entre 5 y 9% de la asíntota (Tabla III).

En el ala hueso, el pollo **A** alcanza su asíntota a los 260 días de edad, el **B** a los 139 días y el **C** a los 212 días de edad. A la edad del vuelo (entre 49 y 52 días de edad), los pollos tienen del 70 al 87% de esta estructura.

En el ala pequeña, el pollo **A** alcanza su asíntota a los 140 días, el **B** a los 137 días y el **C** a los 160 días de edad. A la edad del vuelo, los pollos tienen del 81 al 87% de la asíntota de esta estructura.

En la longitud alar o ala total, el pollo **A** alcanza su asíntota a los 161 días, el **B** a los 140 días y el **C** a los 160 días de edad. A la edad del vuelo ya tienen del 84 al 91% de la asíntota de esta estructura.

**Crecimiento del culmen.** Al nacer, el tamaño del culmen de los pollos varió desde 17.25 hasta 18.4 mm. Es decir, tienen entre un 25 y 27% de su asíntota (Tabla III). La tasa de crecimiento es alta desde el nacimiento en contraste con el crecimiento de las alas y el crecimiento en peso, puesto que en estas variables hay un periodo de arranque que dura 8 y 5 días respectivamente hasta el tiempo de inflexión ( $t_i$ ) en la curva ( $t_{iA}= 16.8$  días,  $t_{iB}= 18.39$  días y  $t_{iC}=23.33$  días). El pollo **A**, alcanza la  $t_i$  más tempranamente porque tiene una tasa de crecimiento mayor ( $k_A = 0.07$ ,  $k_B= 0.06$  y  $k_C = 0.05$ ) y una menor longitud asintótica ( $L_{\infty A}= 70.08$  mm,  $L_{\infty B}= 72.97$  mm  $L_{\infty C}= 80.16$ mm) que los otros pollos (**B** y **C**) (Tabla III) (Figura 9).

La comparación de los modelos lineales de crecimiento del culmen mostró que la mayor parte de la variación entre los pollos **A**, **B** y **C** fue consecuencia de las diferencias en las tasas de crecimiento de dichos modelos (ANCOVA;  $F= 4693$  g.l.= 1, 98;  $p<0.001$ ) (Apéndice II). El análisis comparativo (por parejas) de mínimas diferencias significativas, mostró que existen diferencias mínimas entre todos ellos ( $p<0.001$ ) (Apéndice II).

A la edad del vuelo, los pollos tienen entre un 79 y 89% de esta estructura.

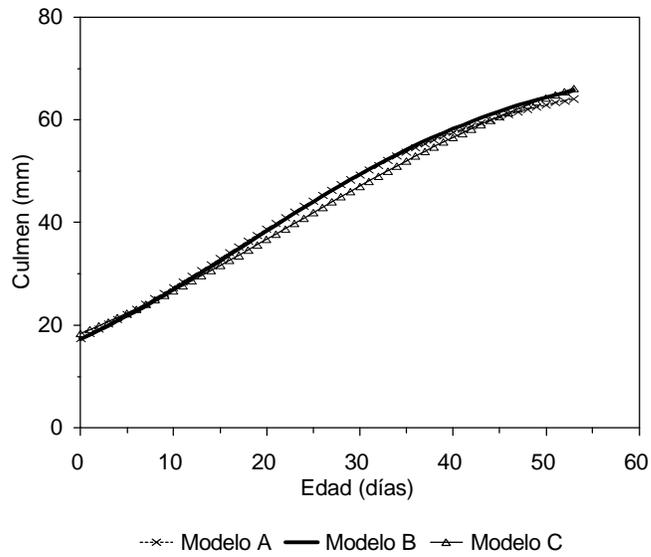


Figura 9. Crecimiento del culmen de los pollos de la gaviota de patas amarillas *Larus livens*

Según el modelo de crecimiento, la edad a la que los pollos alcanzan su asíntota varía entre los 165 y 184 días.

**Crecimiento del tarso.** El tarso es otra de las estructuras que tienen un crecimiento acelerado desde el nacimiento de los pollos y alcanza más del 90% de la asíntota a la edad del vuelo. Los pollos nacen con un tarso que varía en tamaño de 27 hasta 31 mm (Tabla III). La relación de la longitud del tarso promedio a la edad cero de los pollos A, B, y C con respecto a su asíntota (que describe el porcentaje de la estructura con la que nace un pollo en función a la asíntota de la misma estructura) es de  $L_0/L_{\infty A} = 37\%$ ,  $L_0/L_{\infty B} = 38\%$  y  $L_0/L_{\infty C} = 37\%$ . Esta estructura es la más semejante a la del adulto a la edad del vuelo (Tabla III). Según el modelo, pese a que a la edad del vuelo los pollos tienen entre el 92 y 98% de esta estructura, la asíntota la alcanzan a la edad de 167 días el pollo **A**, el **B** a los 113 días y el **C** a los 133 días de edad (Figura 10).

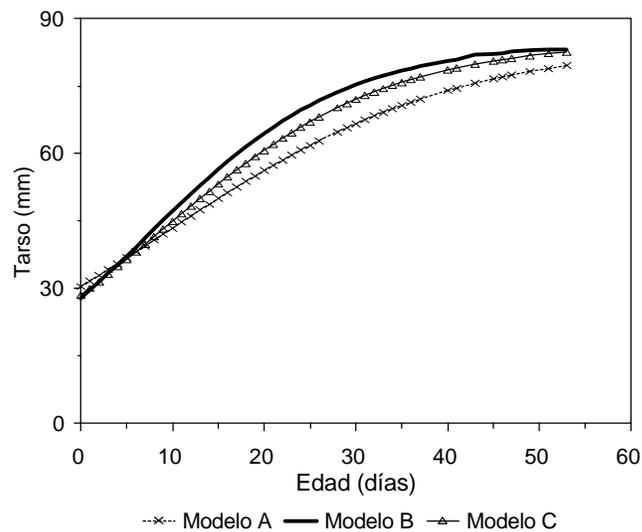


Figura 10. Crecimiento del tarso de los pollos

La comparación de los modelos lineales del crecimiento del tarso mostró que la mayor parte de la variación entre los pollos **A**, **B** y **C**, fue consecuencia de las diferencias en las tasas de crecimiento de dichos modelos (ANCOVA;  $F= 734$ , g.l.= 1, 96,  $p<0.001$ ) (Apéndice II). El análisis comparativo (por parejas) de mínimas diferencias significativas, mostró que estas existen entre los pollos **A** y **B**, y **B** y **C** ( $p<0.05$ ); y que no hay diferencias en el crecimiento de esta estructura entre los pollos **A** y **C** (n.s.) (Apéndice II).

**Crecimiento en peso.** El crecimiento en peso de los pollos **A**, **B** y **C** inicia con un periodo de arranque similar al observado en el crecimiento de las alas pero más corto en tiempo, dura aproximadamente hasta los 5 días de edad. Al nacer los pollos tienen un peso relativamente uniforme (66 hasta 67 g), que en términos de porcentaje representa entre un 5 al 7% de su asíntota (Tabla III). La tasa de crecimiento aumenta hasta alcanzar el tiempo de inflexión de la curva ( $t_{iA}= 22.6$  días,  $t_{iB}= 21.1$  días y  $t_{iC}=26.5$  días de edad). Los pollos **B** y **A** alcanzan el tiempo de inflexión de la curva más tempranamente (con 1.5 días de diferencia) que el **C**, porque tienen tasas de crecimiento mayores ( $k_A = 0.127$ ,  $k_B= 0.129$  y  $k_C = 0.11$ ) y asíntotas menores a las del pollo **C** ( $L_{\infty A}= 1057.5$  g,  $L_{\infty B}= 1059.5$  g y  $L_{\infty C}= 1248.6$  g) (Tabla III). A la edad del vuelo, los pollos tienen entre un 92 y 97% del peso asíntótico. La edad a la que los pollos alcanzan sus asíntotas varía en función a su magnitud y tasa de crecimiento. Según el modelo de crecimiento, el pollo **A** alcanza su asíntota a los 117 días, el **B** a los 113 días y el pollo **C** a los 138 días de edad (Figura 11).

La comparación de los modelos lineales del crecimiento en peso mostró que la mayor parte de la variación entre los pollos **A**, **B** y **C** fue consecuencia de las diferencias en las tasas de crecimiento de dichos modelos (ANCOVA;  $F= 1599.7$  g.l.= 1, 83;  $p<0.001$ ) (Apéndice II). El análisis comparativo (por parejas) de mínimas diferencias significativas, mostró que existen diferencias mínimas significativas entre los pollos **A** y **C** ( $p<0.05$ ), **B** y **C** ( $p<0.001$ ) y el peso entre los pollos **A** y **B** fue similar ( $p>0.05$ ) (Apéndice II).

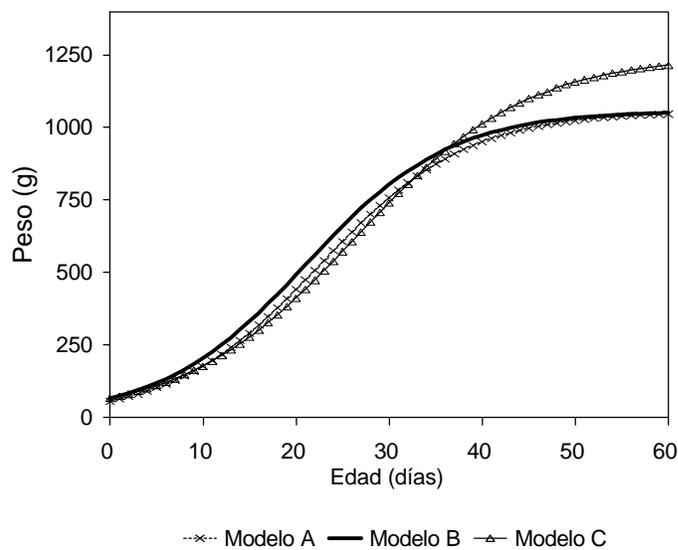


Figura 11. Crecimiento en peso de los pollos

Tabla III. Parámetros de crecimiento de las estructuras alares (Ala Chica, Ala hueso, Ala pequeña, Longitud Alar; Tarso, Peso, Culmen y Longitud total). Se incluye la relación de la longitud asintótica/la longitud de cada estructura a la edad cero o al tiempo del nacimiento, y los coeficientes de determinación de los modelos ajustados ( $R^2$ ).

Pollo	Parámetros de Crecimiento	Tarso (mm)	Culmen (mm)	Peso (g)	Ala chica (mm)	Ala hueso (mm)	Ala pequeña (mm)	Longitud alar (mm)	Longitud total (mm)
<b>A</b>	$L_{\infty}$ =	84.68	70.08	970.98	630.48	213.21	395.53	669.65	562.94
	k=	0.06	0.07	0.14	0.10	0.07	0.10	0.10	0.06
	ti=	9.16	16.79	20.80	31.40	33.03	33.56	26.93	14.64
	$L_{obs}$ =	31.04	18.96	66.00	42.50	24.70	24.70	61.74	165.00
	$\%L_{0obs}/L_{\infty}$ =	36.66	27.05	6.80	6.74	11.58	6.24	9.22	29.31
	$R^2$ =	0.97	0.99	0.94	0.95	0.96	0.97	0.97	0.98
<b>B</b>	$L_{\infty}$ =	84.34	72.97	1059.00	517.95	179.91	368.94	671.24	736.28
	k=	0.09	0.06	0.13	0.11	0.09	0.10	0.10	0.05
	ti=	7.49	18.39	21.10	25.88	26.52	30.97	25.16	24.66
	$L_{obs}$ =	31.98	18.32	65.44	44.52	24.65	24.65	63.01	163.00
	$\%L_{0obs}/L_{\infty}$ =	37.92	25.11	6.18	8.60	13.70	6.68	9.39	22.14
	$R^2$ =	0.96	0.99	0.97	0.98	0.98	0.97	0.99	0.98
<b>C</b>	$L_{\infty}$ =	84.99	80.16	1248.55	559.83	225.81	377.32	695.29	693.56
	k=	0.08	0.05	0.11	0.10	0.07	0.10	0.09	0.05
	ti=	8.55	23.22	26.51	31.19	36.52	34.48	29.73	23.27
	$L_{obs}$ =	31.36	18.91	67.14	44.52	22.06	22.06	59.93	160.00
	$\%L_{0obs}/L_{\infty}$ =	36.90	23.59	5.38	7.95	9.77	5.85	8.62	23.07
	$R^2$ =	0.95	0.98	0.98	0.97	0.98	0.96	0.97	0.96

## 7. 6 Mortalidad de huevos y pollos

Del total de los huevos eclosionados, el 29% fueron **A**. En el periodo de eclosiones se registró una pérdida o mortalidad de hasta el 48% de los pollos tipo **A**. Los anidantes **B** y **C** tuvieron porcentajes similares de huevos eclosionados (38 y 33%) y no eclosionados (26 y 22%).

Del total de pollos que murieron durante el desarrollo hasta la edad del vuelo, los **B** tuvieron el menor porcentaje de mortalidad (18%). El mayor porcentaje de mortalidad lo tuvieron los pollos **C** (45%), pese a que éste anidante tuvo un porcentaje de huevos eclosionados similar al **B** (Figura 12).

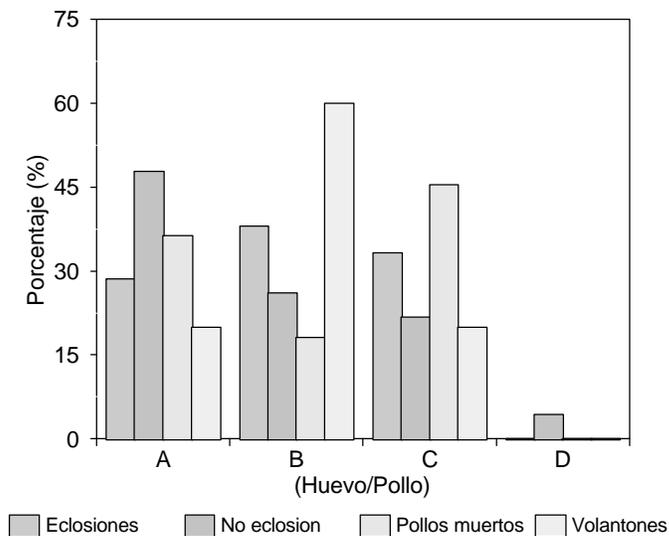


Figura 12. Comparación del porcentaje de los huevos que tuvieron éxito en la eclosión y los que no la tuvieron) y de los pollos (que murieron durante el desarrollo y de los que llegaron a volar) en función al tipo de anidante. **A**, **B**, y **C** representan la secuencia de puesta: el huevo **A** fue el primero en ponerse, mientras que el **C** el último.

De acuerdo al total de pollos que llegaron a la edad del primer vuelo, el anidante **B** tuvo un porcentaje mayor de volantones (60%), mientras que para los anidantes **A** y **C** fue similar (20% respectivamente). Durante esta temporada sólo se presentó una nidada que contenía cuatro huevos; el cuarto anidante o huevo **D** sólo terminó el periodo de incubación sin tener una eclosión exitosa (Figura 12).

**Comparación de proporciones de la mortalidad de huevos o pollos dentro de la nidada.** Los huevos o pollos **B** murieron en menor proporción que sus hermanos **A** y **C** (Figura 13). El análisis estadístico que compara las diferencias entre las proporciones

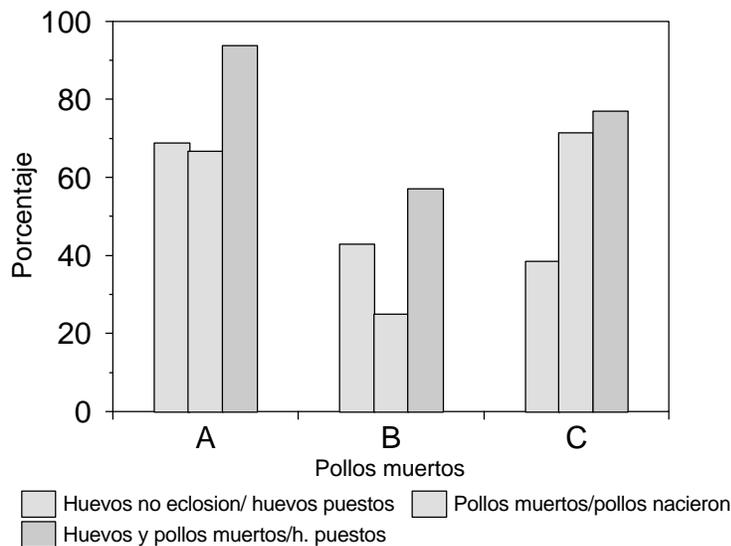


Figura 13. Mortalidad en las etapas de incubación, desarrollo de los pollos y durante la reproducción.

de dos poblaciones (Daniel, 1996), mostró que hubo proporciones similares de huevos sin eclosión comparando entre los huevos **A** y **B** como **B** y **C**.

Sin embargo, en la comparación entre los huevos **C** y **A**, los **A** tuvieron mayor proporción de huevos que no eclosionaron que los **C** ( $P < 0.05$ ) (Figura 13 y Tabla IV). En la etapa de desarrollo murió una mayor proporción de pollos **A** que de pollos **B** ( $P=0.05$ ). También comparando la mortalidad entre los pollos **B** y **C**, murió una mayor proporción de pollos **C** que de **B** ( $P < 0.05$ ). Los pollos **A** y **C**, se murieron en proporción similar (**n.s.**) (Figura 13 y Tabla IV). Considerando al periodo reproductivo hasta la edad del primer vuelo de los pollos, los anidantes **A** tuvieron mayor mortalidad que los anidantes **B** ( $P < 0.05$ ). Fue similar la proporción de huevos y pollos muertos entre los anidantes **B** y **C**, y **C** y **A** (**n.s.**) (Figura 13 y Tabla IV).

Tabla IV. Comparación de la mortalidad entre los pollos **A**, **B** y **C**. a) Mortalidad desde la etapa de incubación hasta la eclosión, b) Mortalidad en la etapa de desarrollo de los pollos hasta la edad del primer vuelo y c) Mortalidad durante el periodo reproductivo hasta la etapa de volantón.

	Comparación entre los pollos	Estadístico de Prueba Z	P	
a) Proporción de huevos sin eclosión/ huevos puestos	A y B	1.48	0.22	No significativa
	B y C	0.26	0.07	No significativa
	C y A	1.76*	<b>0.04</b>	Significativa
b) Proporción de pollos que murieron/ pollos que nacieron	A y B	1.66*	<b>0.05</b>	Significativa
	B y C	2.00*	<b>0.02</b>	Significativa
	C y A	0.19	0.42	No significativa
c) Proporción de huevos y pollos muertos/huevos puestos	A y B	2.00*	<b>0.02</b>	Significativa
	B y C	1.14	0.13	No significativa
	C y A	0.77	0.22	No significativa

**Z crítico**  $\alpha=0.05=1.645$

De los 21 pollos que nacieron (6**A**, 8**B** y 7**C**), 11 murieron antes de la edad del primer vuelo (4**A**, 2**B** y 5**C**). La mortalidad en los pollos **A** y **C** ocurrió desde su nacimiento. Sin embargo en los pollos **B** ocurrió entre los siete y once días de edad. Después de los doce días no se registraron muertes de los pollos (**A**, **B** y **C**) (Figura 14).

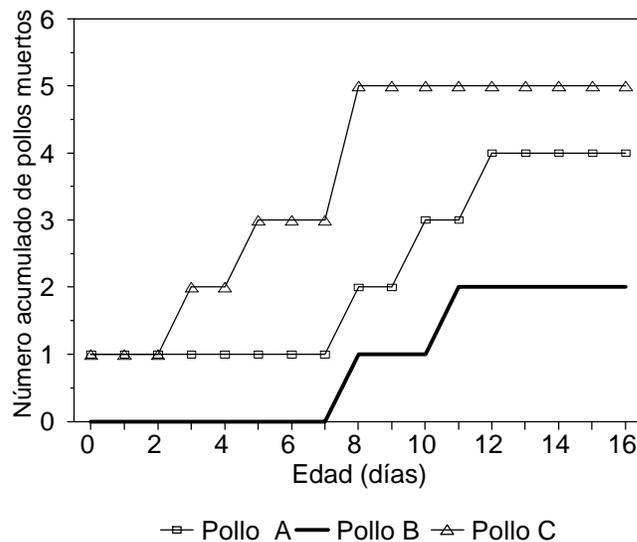


Figura 14. Mortalidad diaria dentro de la nidada. Pollo **A**, primero en ponerse. Pollo **B**, segundo en ponerse. Pollo **C**, tercero en ponerse.

La mortalidad en los pollos ocurrió desde su nacimiento. Dos pollos murieron durante su nacimiento porque no pudieron salir de sus cascarones completamente. Durante el periodo de desarrollo cuatro pollos fueron agredidos y muertos por gaviotas adultas mientras cruzaban territorios de nidos vecinos durante su migración hacia el agua. También durante la migración hacia el agua siete pollos manifestaron disminución en

su peso y movimientos, por lo que es posible que murieran de inanición o deshidratación. En la mayoría de los casos, estos pollos se encontraron a más de 5 m de sus hermanos.

De los 16 nidos activos que se establecieron en la isla La Gaviota, sólo uno presentó una puesta de cuatro huevos. En esta nidada sólo el huevo **D** (o último en ponerse) terminó el periodo de incubación (30 días), pero no llegó a la eclosión. Los otros tres desaparecieron del nido.

## 7. 7. Eficiencia reproductiva en función a la supervivencia.

El periodo mas crítico para los anidantes fue la eclosión, puesto que del total de huevos **A**, **B** y **C** que se pusieron sólo el 38, 57 y 54% de estos huevos respectivamente, tuvieron éxito a eclosión. En ningún caso las diferencias en el éxito a eclosión fueron significativas entre los anidantes (Figura 15 y Tabla V).

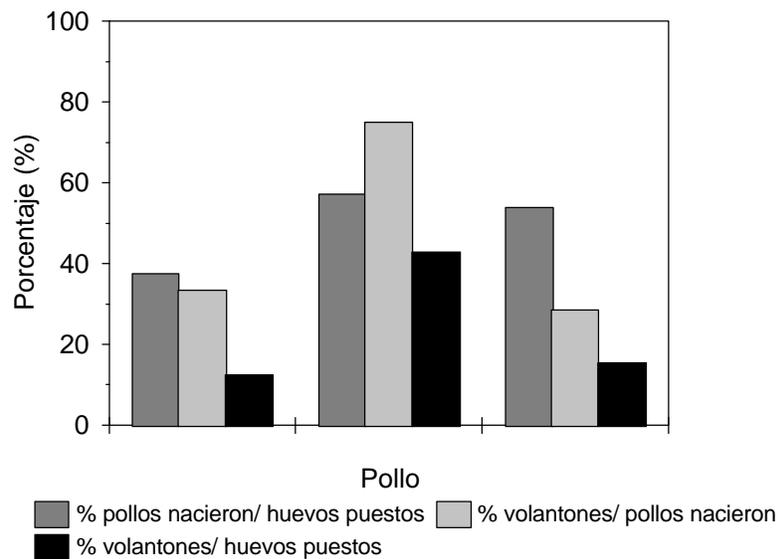


Figura 15. Eficiencia reproductiva de *Larus livens*

El periodo de desarrollo aunque fue un periodo también crítico para todos los anidantes, lo fue menos para los pollos **B** debido a que sobrevivieron el 33%, 75% y 28% de pollos **A**, **B** y **C** respectivamente (Figura 15). La diferencia en el porcentaje de volantones (con relación a los pollos que nacieron) entre los pollos **A** y **B** fue significativa ( $P= 0.04$ ), puesto que llegó a la edad del primer vuelo un mayor número de

pollos **B** (Figura 15). Esta diferencia fue también significativa ( $P= 0.02$ ) al comparar los porcentajes de los pollos **B** y **C** (Figura 15). El porcentaje de pollos que nacieron y llegaron a la edad del vuelo fue similar (**n.s.**) entre los **A** y **C** (Figura 15). Considerando desde la etapa de huevo de los anidantes hasta la edad de volantón, sólo el 13% de los anidantes **A** y 15% de los **C** que se pusieron llegaron a la edad del primer vuelo. En contraste, el pollo **B** tuvo el mayor éxito (43%) (Figura 15), por lo que se considera que este último tuvo una eficiencia reproductiva mayor que sus hermanos (entre **A** y **B**;  $P= 0.03$  y **B** y **C**;  $P= 0.05$ ) (Tabla V).

Tabla V. Prueba de proporciones de la eficiencia reproductiva entre las proporciones de dos poblaciones de *Larus livens*

	Comparación entre los pollos	Estadístico de Prueba Z	P	
Proporción de pollos que nacieron/ huevos puestos	A y B	1.09	0.14	n.s.
	B y C	0.17	0.43	n.s.
	C y A	0.89	0.19	n.s.
Proporción de pollos volantones/ pollos que nacieron	A y B	-1.70	<b>0.04</b>	Significativa
	B y C	2.00	<b>0.02</b>	Significativa
	C y A	0.17	0.43	n.s.
Proporción de pollos volantones/ huevos puestos	A y B	-1.94	<b>0.03</b>	Significativa
	B y C	1.67	<b>0.05</b>	Significativa
	C y A	0.22	0.41	n.s.

**Z crítico**  $\alpha=0.05=1.645$

## **7. 8 . Éxito reproductivo y mortalidad en la colonia de gaviotas de patas amarillas *Larus livens*.**

En esta temporada reproductiva se registraron 16 parejas activas de gaviotas de patas amarillas *Larus livens*, de las que únicamente 7 criaron pollos que llegaron a la edad del primer vuelo. Es decir, en el periodo reproductivo de 1990 el 44% de hembras o parejas de la colonia de la Isla La Gaviota aportaron juveniles de gaviotas a la población. Estas parejas con éxito reproductivo contribuyeron con el 45% del total de la puesta de esta colonia. En las nidadas que pusieron estas gaviotas, se registró un 10% de infertilidad de los huevos del total de huevos puestos por este grupo (20 huevos) y un 15% de huevos rotos antes, durante o después del periodo de eclosión. En el periodo de eclosión nacieron 15 pollos de las nidadas de gaviotas exitosas, de los cuales 11 llegaron a la edad del primer vuelo (55% del total de la puesta de este grupo). Los pollos restantes (20%) murieron antes de llegar a la edad del vuelo (Figura 16).

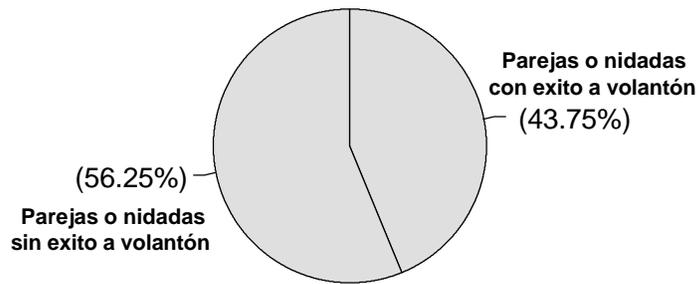
Las otras nueve parejas (56% de los adultos reproductivos activos de la colonia) no aportaron juveniles de gaviota a la población en 1990. Sin embargo, en el periodo de puesta contribuyeron con el 54.5% del total de huevos puestos en esta colonia (Figura 16).

Todas las parejas que no criaron pollos hasta la edad del vuelo tuvieron nidadas entre uno y tres huevos. El 44% de estas 9 parejas no tuvo nidadas con éxito a eclosión

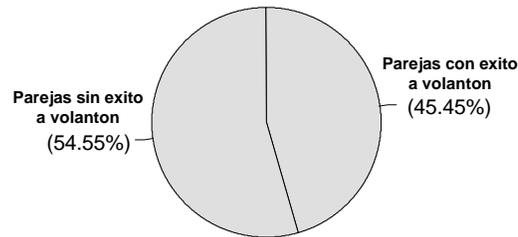
básicamente por dos causas: a) el 33% de las nueve parejas rompieron los huevos de toda su nidada (25% de 24 huevos puestos por este grupo) antes, durante o después del periodo de eclosión; b) el otro 11% tuvo una nidada completa infértil puesto que los huevos (12.5% del total de la puesta por este grupo) aunque terminaron el periodo de incubación no tuvieron una eclosión exitosa (Figura 16).

El 55% de las 9 parejas que no tuvieron pollos con éxito a volantón, tuvieron nidadas donde al menos un huevo llegó a la eclosión. De estas parejas nació 37.5% de pollos del total de huevos puestos, pero los pollos no alcanzaron la edad del primer vuelo. También en estas nidadas se registraron huevos infértiles (20.8%) o rotos (4.2% del total de 24 huevos puestos por las gaviotas que no tuvieron éxito a volantón) (Figura 16). Por lo tanto, la suma de huevos rotos de las parejas sin éxito a volantón fue de 29.17% (25%+4.2%) y 33.33 % (12.5% +20.8%) de huevos infértiles.

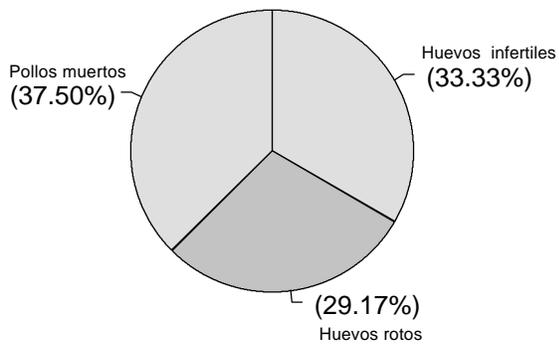
**De 16 parejas de gaviotas adultas en reproducción  
(100% de la colonia de la isla La Gaviota)**



**Puesta en la colonia de la isla La Gaviota**



**Mortalidad de las nidadas sin éxito a volantón**



**Supervivencia y mortalidad de las nidadas con éxito a volantón**

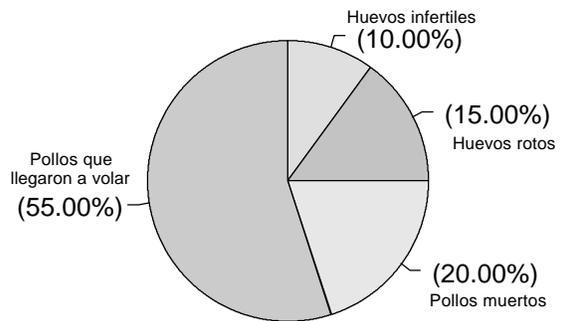


Figura 16. Éxito reproductivo y mortalidad en la colonia de gaviotas de patas amarillas

*Larus livens.*

## 8. DISCUSIÓN

### 8.1 Período de prepuesta y características de los nidos de la gaviota de patas *Larus livens*.

Durante las observaciones de campo se registró que, al igual que para otros láridos, los individuos adultos de la gaviota de patas amarillas *Larus livens* se agruparon en el agua en áreas cercanas a sus sitios reproductivos por lo menos 15 días antes de ocupar las áreas de anidación, formando los llamados “clubs” en las islas La Gaviota, El Gallo, La Gallina, La Ballena y Los Islotes dentro de La Bahía de La Paz, B.C.S. .

La mayoría de las gaviotas forman “clubs”, que son agregaciones de individuos con plumaje de adulto bien diferenciado o reproductores potenciales, típicos de los láridos. Estos clubs fueron observados inmediatos al área donde posteriormente la gaviota de patas amarillas estableció su colonia reproductiva en la isla La Gaviota. Los clubs funcionan como un sistema de defensa del territorio, donde se llevará al cabo el reconocimiento de las parejas y el cortejo, eventos que dan inicio a la temporada reproductiva (Kharitonov y Siegel-Causey, 1988).

**Hábitats reproductivos de *Larus livens*.** Se ha encontrado desde hace 14 años a la gaviota de patas amarillas *Larus livens* reproduciéndose una vez al año entre los meses de febrero a junio en la Isla La Gaviota e islas e islotes asociados al grupo insular Espíritu Santo (dentro de La Bahía de La Paz). Dichas islas e islotes así como varias islas que se encuentran dentro del Golfo de California son los sitios donde la

gaviota de patas amarillas se reproduce. Estos hábitats típicos para la reproducción de esta gaviota endémica, se encuentran relativamente alejados del contacto humano y contienen un bajo número de depredadores si se compara con los existentes en la Península de Baja California o el Continente. Sin embargo, se ha encontrado que en la región de las grandes islas, el disturbio humano y el incremento en la depredación producida por especies exóticas o por los recolectores de huevos disminuyen su éxito reproductivo (Hand, 1980; Hand *et al.*, 1981; Anderson, 1983; Spear y Anderson, 1989; Carmona y Zárate, 1992; Carmona, 1993; Zárate, 1995; Díaz, 1996; Diaz, 2000).

Los tamaños coloniales típicos en esta especie varían desde 5 nidos hasta 130 nidos por colonia reproductiva (Hand, 1980; Hand *et al.*, 1981; Anderson, 1983; Spear y Anderson, 1989; Carmona y Zárate, 1992; Carmona, 1993; Zárate, 1995; Díaz, 1996; Diaz, 2000) Lozano, com. pers. Enrique Lozano. UABCS. Depto. Biología. Marina). En 1995 se observó en isla Coronados, B.C.S. una colonia excepcionalmente grande, de más de 200 nidos (Zárate, 1995).

El tamaño de la colonia reproductiva en la isla La Gaviota se ha mantenido entre 16 y 22 nidos activos entre 1989 (Carmona y Zárate, 1992), 1990 (Zárate, 1995) y 1994 (Zárate, datos no publ.). Asimismo, en las islas e islotes del grupo insular Espíritu Santo los tamaños coloniales son similares (Zárate, 1995). En la isla El Pardito, que se encuentra en la zona más norteña de La Bahía de La Paz limitando con el Golfo de California, también se han observado tamaños coloniales similares (salvo en el islote el Callo, donde se observó una colonia de 100 nidos; Lozano, com. pers. Enrique Lozano. UABCS. Depto. Biología. Marina) a los observados en las islas la Gaviota, El Gallo, La

Gallina, La Ballena y los Islotes (Zárate, 1995). Por ello se considera que el número de nidos observados en este trabajo es típico de las colonias de esta especie. Es decir, los mecanismos de reducción de nidada descritos en este trabajo parecen representar lo que ocurre en cualquier colonia de tamaño típico de gaviota de patas amarillas en el Golfo de California.

**Densidad Colonial.** En la temporada reproductiva de 1990 las gaviotas construyeron un total de 16 nidos activos en un área de 3000 m<sup>2</sup> (en la zona sur-oeste de la isla La Gaviota), por lo que la densidad colonial estimada fue de 0.0053 nidos/ m<sup>2</sup>, valor observado dentro del intervalo observado para la especie, que varía entre 0.0028 a 0.0054 nidos/ m<sup>2</sup> (Tabla VI). La densidad de la colonia estudiada en la Gaviota se ubica en el límite superior de su intervalo de abundancia de nidos por unidad de área.

Entre los factores que afectan la densidad colonial se encuentran la distancia entre los nidos, el tamaño de la colonia, el área reproductiva o área de anidación y la depredación. Hand *et al.* (1981) observaron que dentro de colonias pequeñas (n=13 nidos) las distancias entre los nidos al vecino más cercano variaron entre 5 m (en isla Pond, B.C.) y 11 m (en isla San Esteban, B.C.) (Tabla VI). Sin embargo, en colonias con más nidos (n<45 nidos), las distancias entre los nidos fueron también relativamente similares, desde 6 m en isla Estanque hasta alrededor de 8 m en Isla Cardonosa, B.C. En colonias grandes (n = 139 nidos), la distancia entre nidos tuvo valores entre 6 y 9 m, similares en algunos casos con las colonias con menor número de nidos (de alrededor de 9 m). La densidad colonial observada en la Isla Gaviota es similar a las registradas en otras islas sureñas del intervalo reproductivo de esta especie. En las islas del

Carmen, Mejía y La Gaviota, tanto el número de nidos/colonia como las distancias al vecino más cercano son más similares entre sí que con respecto a las otras islas del Golfo. Lo anterior sugiere que es probable que en las islas norteñas exista mayor variabilidad tanto en las dimensiones de las áreas adecuadas para anidar como en la tasa y tipo de depredadores en comparación a las islas sureñas del intervalo reproductivo de la gaviota de patas amarillas.

Se ha sugerido que el tamaño y el grado de agregación de las colonias de gaviotas dependen del área adecuada para la nidificación y la frecuencia de depredación por nido, colonia e isla (Kharitonov y Siegel-Causey, 1988).

En los datos de la tabla VI se observa que no existe ningún tipo de correlación entre el grado de agregación y los tamaños coloniales. Sin embargo, no es posible concluir sobre las razones de esta falta de correlación porque se desconocen el tamaño de los sitios reproductivos utilizados para la anidación, el hábitat reproductivo adecuado, las tasas de depredación en estos sitios, y el grado de disturbio causado por actividades humanas. Por lo tanto, para conocer estos parámetros es necesario hacer estudios de depredadores, medir las áreas de anidación y también hacer estudios conductuales de la gaviota de patas amarillas *Larus livens* antes, durante y después de cualquier evento que cause disturbio dentro de las colonias de gaviotas.

Tabla VI. Tamaños y densidades coloniales, distancia al vecino más cercano en las islas del Golfo de California.

Isla	Número de nidos/ colonia	Distancia (m), al nido activo vecino más cercano		Densidad Colonial	Substrato
		Media	Desviación estándar		
Refugio <sup>1</sup>	20	8.65	2.99	?	Matorral
Angel de La Guarda <sup>1</sup>	45	7.15	6.34	?	Playa de arena
San Esteban (Este) <sup>1</sup>	12	10.67	5.38	?	Playa de arena
San Lorenzo (SW) <sup>1</sup>	139	9.08	6.00	?	Playa de arena
Pond (N de Angel de la Guarda) <sup>1</sup>	13	4.74	2.24	?	Arbustos y piedras
Estanque <sup>1</sup>	37	5.94	3.55	?	Acantilado con playa rocosa
San Pedro Martir (SE) <sup>1</sup>	40	7.52	4.83	?	Acantilado con playa rocosa
Salsipuedes (NW) <sup>1</sup>	43	5.99	2.90	?	Acantilado con playa rocosa
Cardonosa <sup>1</sup>	29	7.55	6.66	?	Acantilado con playa rocosa
Punta Perico (Isla del Carmen) <sup>2</sup>	19	12.3	9.5	0.0053	
Isla Mejia (Playa Norte) <sup>2</sup>	12	13.2	3.3	0.0028	
Isla Mejia (Playa Sur) <sup>2</sup>	15	7.3	2.6	0.0054	
Isla Bota <sup>3</sup>	26	3-25 aunque 66% 6-15	2.8-6.2	?	Area supralitoral con rocas pequeñas redondeadas  Y entre rocas de > 30 cm
I. Cerraja <sup>3</sup>	6				
I. Coronado <sup>3</sup>	84				
I. Razita <sup>3</sup>	21				
I. Pata <sup>3</sup>	9				
I. Mitlán <sup>3</sup>	13				
I. La Ventana <sup>3</sup>	13				
Isla La Gaviota <sup>4</sup>	16	9.9	5.1	0.0053	Entre rocas y arbustos

1) Hand *et. al.*, 1981.

2) Díaz, 1996

3) Spear y Anderson, 1996

4) Este estudio

## 8.2. Mecanismos de reducción de nidada o de mortalidad en *Larus livens*

**Mortalidad de los huevos.** El principal mecanismo de reducción de nidada en 1990 ocurrió desde la puesta hasta la eclosión, ya que se registró que el 50% de los huevos puestos no eclosionó. Los huevos más afectados fueron los **A** no habiendo eclosionado el 48%, mientras que el 26 y 22% de los huevos **B** y **C**, no eclosionaron respectivamente.

En 1989 en esta colonia se observó éxito en la eclosión de hasta 80% (Carmona y Zárate, 1992).

Las principales causas de mortalidad durante esta etapa fueron posiblemente la sobreexposición de los huevos a altas temperaturas, ocasionando la muerte de los embriones (Hand, 1980; Carmona y Zárate, 1992), así como la depredación interespecífica e intraespecífica.

Entre las aves que depredan los huevos o pollos de la gaviota de patas amarillas se encuentran los cuervos (*Corvux corax*) (Spear y Anderson, 1989), tijeretas (*Fregata magnificens*) (obs. pers), el águila pescadora (*Pandion haliaetus*) y ocasionalmente se ha observado al gavilán cola roja *Buteo jamaicensis* en perchas anexas a las colonias de gaviotas (Díaz, 1996). También se ha observado que los cangrejos rompen los cascarones de los huevos (Díaz, 1996).

La eclosión tuvo una tendencia a la sincronía, es decir, en el 60% de las nidadas los pollos de una nidada nacieron en menos de 48 h y el 40% fueron. La tendencia a la

sincronía que se observó en *Larus livens* en la eclosión contrasta con la hipótesis de Lack (1973) y con los resultados observados en otras gaviotas, donde en condiciones de baja disponibilidad de alimento, el mecanismo más frecuente de reducción de nidada es la eclosión asincrónica. La asincronía ocasiona una jerarquía entre los pollos de una nidada basada en la edad y en el consiguiente tamaño de los pollos. Los pollos más pequeños tienden a morir por recibir menor cantidad de alimento y agresiones de los pollos más grandes y dominantes en la nidada (Coulter, 1973; Lack, 1973; Parsons, 1976; Slagsvold *et al.*, 1984; Gibbons, 1987; Hébert y Barclay, 1988; Bollinger *et al.*, 1990; Sydeman y Emslie, 1992; Harper *et al.*, 1993). Es decir, a través de la inanición selectiva se tiende a aumentar la posibilidad de éxito de los pollos de mayor tamaño que requieren menor inversión energética futura y el costo para los padres disminuye también (Mock y Ploger, 1987). Así, la probabilidad de supervivencia de una parte de la nidada se incrementa y consecuentemente el éxito reproductivo es optimizado. Se ha encontrado bajo este esquema de jerarquía o dominancia, que el anidante más afectado es el huevo o pollo C o último en ponerse, el cual en puestas asincrónicas es más pequeño en tamaño que sus hermanos.

El significado biológico de la tendencia hacia la sincronía en el nacimiento de los pollos en la gaviota de patas amarillas probablemente radica en el costo-beneficio energético del cuidado parental hacia los pollos durante el periodo de desarrollo. Los pollos se desplazan desde el nido hasta la línea de costa desde edades tempranas, tienen la necesidad del agua como un factor termorregulador. En la línea de costa los padres reubican su territorio, y los pollos de una nidada no se desplazan de él más de 10 m de radio, a menos que estén sometidos a un disturbio intenso, hasta la edad del vuelo. El costo del cuidado parental debe ser mayor en nidadas asincrónicas que en sincrónicas,

puesto que los padres tendrían que invertir mayor energía en el cuidado de cada pollo por separado, que en grupo como ocurre en nidadas donde se presenta la sincronía en la eclosión.

En las islas donde las condiciones fisiográficas son tan extremas que no permiten a los pollos tener acceso al agua en edades tempranas (por ejemplo: Los Istoles, B.C.S.), los pollos se desplazan a un lugar sombreado y ventilado que se encuentra cerca del nido (< 20 m radio) para continuar su desarrollo. En este caso, posiblemente el viento es un factor importante en la termorregulación (Carmona y Zárate, 1992).

Se ha sugerido que la sincronía en la eclosión es una adaptación de varias especies precoces, donde es esencial que todos los pollos dejen el nido juntos (Brooke y Birkhead, 1991). La sincronía de eclosión dentro de las nidadas también se presenta si el sitio de anidación se encuentra alejado de las áreas de alimentación (Brooke y Birkhead, 1991). Por lo tanto, la nidada debe nacer y llegar junta a dichas áreas, o bien, antes que el pollo que nació más temprano agote sus reservas energéticas (Brooke y Birkhead, 1991).

La eclosión sincrónica fue desventajosa para el huevo **A**, puesto que tuvo un éxito a eclosión menor que los **B** y **C**. La incubación efectiva, el tamaño de los huevos y la depredación son los principales factores que afectan el éxito de la eclosión.

La tendencia a la sincronía en la eclosión sugiere que la incubación efectiva inicia hasta que la puesta de todos los huevos de una nidada se completa. Es interesante el hecho de que en la puesta todas las nidadas de *Larus livens* fueron asincrónicas. En promedio, después de haber puesto el primer huevo, la gaviota de patas amarillas requirió de más 2.8 días para poner el segundo huevo, más otros 2.2 días para poner el

tercero; por lo que completó las nidadas entre 5 y 6 días a partir de haberse iniciado la puesta. Ello implica que el tiempo que los huevos **A** permanecieron expuestos osciló entre 5 y 6 días, mientras que los huevos **B** entre 3 y 4 días.

Similarmente, Coulter (1973) observó en la gaviota occidental *Larus occidentalis* que la sincronía en la eclosión se debió principalmente a que la incubación efectiva es baja durante el período de puesta y aumenta después de que la nidada se completa. Lo anterior conllevaría a que los primeros huevos puestos tengan una mayor sobreexposición al sol o al viento al no estar cubiertos por el ave adulta durante las primeras horas del desarrollo embrionario. Los embriones de las aves son funcionalmente ectotérmicos incapaces de regular su temperatura corporal por la producción metabólica de calor sobre todo en los primeros estadios del desarrollo embrionario (Evans *et al.*, 1993).

Una evidencia biológica que puede indicar un mecanismo de reducción de nidada es el observar las diferencias en el tamaño de los huevos (Sydeman y Emslie, 1994; Kilpi *et al.*, 1996). Generalmente en gaviotas y otras aves existe un efecto de la secuencia de puesta en el tamaño de los huevos, es decir, el primer huevo en ponerse, es el más grande. El segundo es menor al primero y el tercero es el más chico. En este caso, una mayor variación o diferencia de tamaño entre los huevos **A** y **C** en términos de porcentaje indica un ambiente alimenticio pobre, lo que induciría una mayor mortalidad del huevo o pollo más pequeño, debido a que en ambientes pobres se observa una disminución en las frecuencias de los viajes de los adultos para buscar alimento, así como aumenta el tiempo en cada viaje, por lo que disminuye la eficiencia en el cuidado de la nidada por parte de los adultos (Graves *et al.*, 1984). Adicionalmente, tanto la disminución en las tasas alimenticias como en la eficiencia en el cuidado de la nidada

están negativamente relacionados con el éxito a volantón, tanto que a grandes diferencias entre el primer y tercer huevo se observa un menor éxito a volantón (Kilpi *et al.*, 1996). Por ello se ha propuesto que el tamaño del huevo **C**, refleja el potencial alimenticio en el ambiente. Por lo tanto parece ser una respuesta no adaptativa a condiciones alimenticias pobres durante la puesta (Kilpi *et al.*, 1996).

Kilpi *et al.* (1996) no observaron ningún significado biológico en el tamaño de los huevos dentro de la nidada en la gaviota plateada *Larus argentatus* puesto que no hubo un costo energético en el huevo o pollo **C** en términos de supervivencia o eficiencia reproductiva diferencial.

En contraste, en la gaviota de patas amarillas el huevo **B** fue mayor en tamaño y tuvo mayor supervivencia que los huevos o pollos **A** y **C**. El que el huevo **B** tenga un tamaño mayor que los **A** y **C** es un caso raro en el grupo de las gaviotas (Parsons, 1976; Zárate, 1995; Kilpi *et al.*, 1996) y contrasta con el patrón en el tamaño de los huevos más frecuente, donde el primer huevo en ponerse es más grande en tamaño que el segundo o el tercero. El mayor tamaño de los huevos **B** comparados con los **A** se debe posiblemente al aumento en el contenido de agua en la albúmina (Parsons, 1976; Kilpi *et al.*, 1996).

El huevo **C**, fue similar en tamaño al huevo **A**. Se sabe que cuando las hembras adultas no están limitadas energéticamente y cuando la necesidad de defender el territorio es baja, la desventaja del tercer huevo o pollo se reduce e incluso desaparece. También otros autores han demostrado que cuando los tamaños coloniales son pequeños, la variación en el tamaño de los huevos dentro de la nidada se reduce porque hay más recursos alimenticios disponibles que en colonias densas (Spaans *et al.*, 1987). Adicionalmente Parsons (1976) sugiere que la diferencia en el tamaño de la albúmina

del huevo más pequeño o **C** es una adaptación para reducir el período de incubación del huevo.

Es decir, aparentemente los mecanismos de reducción de nidada descritos en este trabajo representan lo que ocurre en cualquier colonia de tamaño pequeño típico de gaviotas de patas amarillas en el Golfo de California.

**Mortalidad de los pollos.** Durante el desplazamiento de los pollos hacia el agua, los adultos de la gaviota de patas amarillas atacaron los pollos que invadieron sus territorios, ya que se observó la muerte de 5 pollos por esta causa.

Otras causas de mortalidad en el área de estudio fueron la inanición y la deshidratación que algunos pollos manifestaron en edades tempranas. Estos dos factores afectaron al crecimiento en peso de estos anidantes y a su condición corporal. Los pollos que manifestaron disminución en su peso estaban menos activos y más débiles que sus hermanos. Debido a ello, se considera que una de las etapas más críticas para los pollos es cuando tienen que desplazarse hacia el agua.

### **8.3. Crecimiento de los pollos**

La gaviota de patas amarillas es un ave con estrategia semiprecoz. Como se mencionó en la introducción la condición y las capacidades funcionales de los neonatos de las aves tienen un intervalo amplio, que va desde la dependencia completa a la independencia total del cuidado parental (Brooke y Birkhead, 1991). Los términos más

ampliamente utilizados para definir los extremos de este gradiente son "altricio" y "precoz". La maduración de las funciones son la clave de cualquier definición del modo de desarrollo. Las funciones que se desarrollan durante el periodo de crecimiento, y que no están presentes en aves altricias al momento de nacer, incluyen la regulación de la temperatura, la locomoción terrestre y el vuelo. El vuelo y la regulación de la temperatura requieren el desarrollo del plumaje de las alas y del cuerpo, pero regularmente estas funciones no son adquiridas al mismo tiempo durante el desarrollo. Los pollos de las especies semiprecoces, también desarrollan las capacidades del vuelo en los últimos días del periodo de anidación, aunque pueden caminar a edades tempranas (Ricklefs, 1973). En las aves altricias, los neonatos son totalmente dependientes de sus padres. Nice (1962 en: Brooke y Birkhead, 1991) subdividió la clasificación altricio-precoz en ocho sub-categorías basadas en la condición de los pollos al nacer, diferenciándose los pollos semiprecoces de los semialtricios por su movilidad. Las gaviotas *Larus* y gallitos *Sterna* (semiprecoces) son capaces de caminar al nacer, pero se mantienen en el nido o territorio en los primeros días de vida (Tinbergen, 1960; Burger, 1979; Guerra *et al.*, 1988; Brooke y Birkhead, 1991). El crecimiento de las aves precoces es más lento que el de las altricias de tallas similares. Una excepción a esta regla es el grupo de las gaviotas, porque pese a que son aves semiprecoces crecen tan rápido como las aves altricias puesto que los pollos reciben alimentación parental.

Los pollos de la gaviota de patas amarillas no son capaces de caminar al nacer. En las primeras 12 h tienen limitada capacidad de movimiento. Se desplazan empujándose con sus extremidades inferiores con ayuda de sus extremidades superiores y con el tórax sobre el piso, son incapaces de caminar sobre sus tarsos y patas momentos

después de su nacimiento. Nacen con poco plumón, y entre los 3 y 5 días de edad se cubren de plumón casi en su totalidad. Probablemente su capacidad de termorregulación es limitada, por lo que buscan sombra.

Los pollos son capaces de desplazarse fuera del nido entre el 3er y 5to día, y alrededor de los 9 días de edad todos los pollos de la nidada inician su desplazamiento hacia el agua. El desplazamiento hacia el agua está sincronizado con el aumento en las tasas de crecimiento de las alas y con el crecimiento en peso de los pollos (Figuras 6-8 y 11). Termorregular y crecer utilizando lugares sombreados y ventilados o el agua de mar como factor enfriador en ambientes áridos es ventajoso para la supervivencia de los pollos de la gaviota de patas amarillas. *Larus livens* se reproduce en islas con clima árido, y adicionalmente el periodo de desarrollo de los pollos se ubica entre abril y junio, meses de estiaje en las áreas reproductivas sureñas de esta especie dentro del Golfo de California. La ventaja para los pollos que llegan al agua podría ser adaptativa, puesto que pasando la etapa del desplazamiento hacia el agua, no se registraron muertes de los pollos.

**Variación individual.** El pollo **B** tuvo mayores tasas de crecimiento en el tarso y las estructuras alares en comparación a los pollos **A** y **C**. En contraste, el pollo **B**, con excepción del tarso, ( $L_{\infty}$ ) alcanzó magnitudes intermedias en comparación a las de los pollos **A** y **C** en la mayoría de las estructuras medidas (Figuras 6, 7, 8, 9 y 11).

Existe un intervalo estrecho de variabilidad en los patrones de crecimiento dentro de una especie comparándola con otras especies, por lo que se pueden definir patrones de crecimiento específico. Algunos de los factores que se sabe causan variabilidad

intraespecífica son: el año o ubicación temporal interanual de la reproducción, ubicación del período reproductivo en el año o temporada reproductiva, localidad, tamaño de nidada, y hasta donde sea posible conocer, la variación individual (Ricklefs, 1968).

Como en la mayoría de las aves semiprecoces, la variación individual en los patrones de crecimiento dentro de los individuos de una especie también se observa en el grupo de las gaviotas (Ricklefs, 1968; Ricklefs, 1973; Coulter, 1977; Ruiz *et al.*, 1998). Generalmente en este grupo las hembras adultas tienden a ser más pequeñas en el tamaño y peso del cuerpo que los machos (Ruiz *et al.*, 1998).

Parte de la variabilidad puede ser el producto de fuerzas selectivas que actúan sobre aspectos tanto de los ciclos históricos de la vida de cada especie (factores adaptativos) como del desarrollo, dando como resultado un intervalo de la variabilidad en los parámetros de crecimiento de una especie. Los factores que afectan a la supervivencia de la progenie durante el periodo de crecimiento deben constituir también una fuerza selectiva fuerte (Ricklefs, 1968). Otro factor de la variación individual es la energía que se requiere para crecer, porque los cambios en el patrón de crecimiento deben alterar los requerimientos energéticos de los pollos. Si la hipótesis de Lack (1954) es correcta: “El número de pollos criados está limitado por la habilidad de los padres para conseguir alimento”, se esperaría que las diferencias de crecimiento observadas dentro de las nidadas estén relacionadas tanto con aspectos de la variabilidad individual de los patrones de crecimiento en una especie, como de la disponibilidad de alimento en el ambiente y de la habilidad misma de los padres para llevar más alimento a los pollos (Ricklefs, 1973).

Los resultados encontrados en el presente trabajo demuestran que existen problemas básicos para explicar la naturaleza y causa de la variación individual dentro de las

nidadas. Algunos de los problemas que habría que solucionar en estudios a futuro para explicar la naturaleza y causa de la variación individual son: 1) Los efectos de la nutrición en el crecimiento de los pollos; 2) Diferencias en el crecimiento debidas al dimorfismo sexual; 3) La relación que exista entre la variación individual y factores hereditarios; 4) Conocer la naturaleza de las fuerzas selectivas que actúan sobre el crecimiento durante el periodo de anidación (depredación, competencia e interacciones con otras especies); como también las que actúan después de este periodo hasta que los pollos lleguen a la madurez, y que afectan al éxito reproductivo; 5) Las causas de la variación estacional en el crecimiento en poblaciones locales. La resolución de estudios a largo plazo nos permitirían conocer cuales son los factores que podrían ser considerados como adaptativos, ya que estos deberían incrementar la supervivencia de la gaviota de patas amarillas. También ayudarían a conocer los que actúan después de este periodo hasta que los pollos lleguen a la madurez y afectan al éxito reproductivo. Adicionalmente las soluciones a estos problemas requieren de estudios experimentales y de observaciones en el campo a largo plazo.

**Competencia entre los pollos por el alimento.** Pese a que el pollo **B** mostró las mayores tasas de crecimiento ( $k$ ) en los modelos de crecimiento en peso y de las alas, tuvo magnitudes intermedias.

Las diferencias en peso entre los anidantes son frecuentemente el resultado de la competencia por el alimento que los padres les dan a sus pollos (Ricklefs, 1968). La competencia entre los anidantes dará determinar varias asíntotas en peso dentro de una nidada. Por ello este parámetro puede ser utilizado como un índice del estado nutricional de los pollos. De esta forma se puede determinar si el crecimiento es

limitado por el alimento en condiciones de laboratorio y en el campo (Ricklefs, 1968). En este trabajo no se midió la competencia entre los anidantes por el alimento, sin embargo las diferencias en la magnitud de las asíntotas pueden ser un indicativo de que la competencia por alimento se da entre los pollos durante su desarrollo. Observaciones adicionales de campo y laboratorio se requieren para comprobar si el alimento afecta el crecimiento de los anidantes como en la gaviota sombría *Larus fuscus* (Bukacinski *et al.*, 1998) estudiaron el éxito reproductivo, crecimiento, el esfuerzo parental y comportamiento de los pollos y adultos en dos grupos experimentales de esta especie. Los pollos de las parejas que fueron alimentados adicionalmente hasta la edad del vuelo tuvieron mayor éxito a volantón que en los pollos de las parejas control. Adicionalmente, después de los siete días de edad, los pollos que fueron alimentados hasta la edad del vuelo, mostraron diferencias significativas en el incremento diario en peso y longitud de las alas, y alcanzaron el peso asíntótico más tempranamente que los pollos de parejas control o los pollos que fueron alimentados hasta los siete días de edad. Cuando el alimento estuvo en baja disponibilidad, el éxito a volantón fue negativamente afectado, dando como resultado la inanición y altas tasas de depredación de los pollos, incrementadas por los cambios en el comportamiento tanto de adultos (puesto que los padres dejan el nido con más frecuencia y tiempos más prolongados) como de pollos.

**Dimorfismo sexual.** Algunos miembros de las familias de aves rapaces como Accipritidae e Icteridae, también exhiben dimorfismo en las asíntotas de las curvas de crecimiento de los pollos. En el gavilán de Cooper, en el gavilán de cola roja *Buteo jamaicensis* (Ricklefs, 1968), en el cernicalo *Falco sparverius* (Wiebe y Bortolotti, 1992)

y en el halcón de Harris *Parabuteo unicinctus* (Bednarz y Hayden, 1991) los machos son más pequeños y crecen más rápido que las hembras (Ricklefs, 1968). El dimorfismo sexual en el peso y tamaño corporal de los adultos, es común en varias familias de aves, varias especies de gaviotas adultas aunque son fenotípicamente similares, es decir, no exhiben dimorfismo sexual en el plumaje, presentan diferencias morfométricas entre los sexos (Ruiz *et al.*, 1998). En general, las medidas alares, del tarso, culmen y masa corporal de los machos tiende a ser mayor que en las hembras (Ruiz *et al.*, 1998). Por otro lado, hay aves que aparentemente no exhiben dimorfismo sexual en las tasas de crecimiento, como es el caso del águila real *Aquila chrysaetos* (Ricklefs, 1968).

La variabilidad intraespecífica en las medidas corporales dentro de las nidadas observadas en este trabajo (Figuras 6-11), sugieren que dentro de la nidada hay posibles diferencias de sexo entre los pollos. Las diferencias genéricas podrían ser otro factor que esté ocasionando las diferencias en la supervivencia y mortalidad entre los pollos de las nidadas (Tablas III y V), como también dentro y entre las colonias de gaviotas de patas amarillas a lo largo de su gradiente reproductivo.

**Adaptaciones para la reproducción.** La gaviota de patas amarillas tiene un crecimiento alométrico (Carmona y Zárate, 1992). El peso y las alas crecen a diferentes tasas de crecimiento en comparación al culmen y al tarso (Figuras 6 -11 y Tabla III).

La tasa a la que crece un organismo, la fracción de la talla del adulto que adquiere un pollo mientras es dependiente de sus padres y la forma de la curva de crecimiento exhiben una variabilidad que refleja un amplio espectro de fuerzas selectivas que producen adaptaciones para la reproducción (Ricklefs, 1968).

El tarso es la estructura que tiene prioridad en el desarrollo de los pollos de la gaviota de patas amarillas (Figuras 9-15). Requiere desarrollar la capacidad de locomoción terrestre, puesto que necesitan buscar sombra entre 44 y 72 horas después de haber nacido ya que los pollos de las gaviotas son incapaces de termorregular sobre todo en los primeros días de vida (Jehl y Mahoney, 1987).

El tarso y el culmen son estructuras que tienen mayor proporción con respecto a las del adulto al momento del nacimiento, además tienen un desarrollo acelerado desde el nacimiento de los pollos, a diferencia de las estructuras alares y peso (Figuras 6-8 y 11). La tasa de crecimiento es flexible y responde directamente a fuerzas selectivas. Además, está determinada dentro de límites estrechos por el tamaño corporal del adulto y la precocidad del desarrollo (Ricklefs, 1968). En la mayoría de las aves la mortalidad en los anidantes es una de las principales fuerzas selectivas que dirige a los organismos hacia un máximo fisiológico más que a un ajuste hacia un óptimo ecológico (Ricklefs, 1973).

La importancia que tiene un desarrollo rápido del tarso en edades tempranas de los pollos probablemente radica en la necesidad que tienen estos de desplazarse para encontrar lugares sombreados y ventilados en los primeros días de vida y posteriormente para utilizar el agua como factor enfriador. En otras áreas de estudio en la Bahía de La Paz, B.C.S. donde los pollos de las gaviotas no tienen acceso al agua tempranamente porque sus nidos se encuentran en acantilados de alturas considerables (entre 65 y >100 m de altura), los pollos también se desplazan del nido hacia lugares sombreados y ventilados. En estas áreas los pollos acceden al agua

hasta edades en las que ya vuelan o están iniciando el periodo de volantón (Zárate, 1995).

## **Comparación interespecífica de los parámetros de crecimiento en peso.**

**La asíntota.** La magnitud de la curva de crecimiento, que es la asíntota de la ecuación de crecimiento ajustada. Es el peso o talla a la que un anidante deja de crecer. En el grupo de las gaviotas se distinguen dos grupos por diferencias en tamaño en función a las magnitudes de las asíntotas de crecimiento en peso y tamaño del cuerpo de los pollos. La característica más interesante de la magnitud de la asíntota en peso de los pollos es su relación con el peso del adulto, el cual es expresado como una relación **R** entre las asíntotas de la curva de crecimiento en peso de los pollos y el promedio del peso del adulto. Esta relación está correlacionada con el tipo de forrajeo de los adultos (Ricklefs, 1968). Mientras que los pollos de aves que son forrajeadores aéreos tienen asíntotas altas con relación al adulto (**R**>1), los patrones de crecimiento de especies que buscan el alimento entre el follaje (vireos, dendroicas, etc.) o desde perchas (papamoscas), están caracterizados por tener valores cercanos a uno (**R**=1).

Tabla VII. Parámetros de crecimiento en peso del grupo de los Láridos y la relación R (la asíntota de la curva de crecimiento en peso de los pollos / el peso promedio del adulto), que se relaciona con el tipo de forrajeo en el grupo de las gaviotas. (Modificado de Guerra *et al.*, 1988).

Espece	Asíntota ( g )	Tasa de crecimiento ( $K_{\text{Gompertz}}$ )	Masa del adulto ( g )	R
<i>L. marinus</i>	1650	0.07	1659	0.99
<i>L. fuscus</i>	1650	0.06	1600	1.03
<b><i>L. livens</i></b>	<b>1082</b>	<b>0.13</b>	<b>1200</b>	<b>0.90</b>
<i>L. argentatus</i>	1080	0.07	1012	1.07
<i>L. occidentalis</i>	900	0.08	900	1.00
<i>Larus glauscegens</i>	885	0.09	900	0.98
<i>L. furcatus</i>	660	0.06	690	0.96
<i>L. canus</i>	400	0.13	404	0.99
<i>L. tridactyla</i>	380	0.14	407	0.93
<i>L. modestus</i>	315	0.06	360	0.88
<i>Sterna paradisea</i>	105	0.23	105	1.00
<i>S. hirundo</i>	130	0.20	125	1.04
<i>S. sandvicensis</i>	180	0.18	237	0.76

Aunque en el grupo de las gaviotas se observan grandes diferencias en la tasa de crecimiento, la asíntota de los pollos y la masa de los adultos entre las diferentes especies, los valores de R son similares, tienen un intervalo entre 0.88 y 1.07, valores análogos a los que tienen las aves rapaces. Lo que sugiere que las diferencias en peso de los volantones en las gaviotas pueden ser ocasionadas principalmente por el desarrollo relativo del aparato locomotor del vuelo (Ricklefs, 1968). En unas especies, los valores altos de R se deben a un alto contenido de agua en los tejidos en crecimiento. La mayor parte del exceso de agua es perdida con la aparición de las plumas y la maduración de otros tejidos (Ricklefs, 1968). Los constituyentes grasos y no

grasos no aumentan por arriba de los niveles del adulto durante el periodo de crecimiento. El contenido de agua es el constituyente que contribuye a que los pollos tengan magnitudes en peso altas.

En aves oceánicas se observan anidantes con mayor peso que los adultos, por lo que tienen valores de **R** extremadamente altos como en la familia Hydrobatidae (**R**=1.8). El valor de **R** puede ser debido a la alta deposición de grasa en los pollos. Los pollos llegan a tener mayor peso que los adultos. Esta tendencia es observada en una gran cantidad de especies que pasan una gran proporción de su tiempo de forrajeo en vuelo. La relativa uniformidad de los valores de R en el grupo de las gaviotas con respecto a otros grupos de aves está relacionada con la estrategia reproductiva, hábitos alimenticios y tipo de forrajeo (Ricklefs, 1968). Las gaviotas, son omnívoras oportunistas, es decir, tienen un espectro alimenticio amplio. Durante el desarrollo de este trabajo se observó a adultos de la gaviota de patas amarillas regurgitar peces como: blénidos, sardinas, macarelas y pulpo. En otras áreas se les ha observado regurgitar petreles, crustáceos (cangrejos y langostas), calamares y pollos de pelícano (Hand *et al.*, 1981). Los pollos son alimentados por los padres hasta la edad del vuelo y aunque en esta especie no se conocen los hábitos alimenticios de los pollos después de esta edad, se ha observado que los adultos se mantienen con los pollos volantones varios meses después, periodo en que probablemente los sigan alimentando o les enseñen a obtener alimento por sí mismos. El desarrollo del aparato locomotor terrestre es prioritario para la supervivencia de los pollos durante la etapa de anidación, porque les proporciona la capacidad de ocultarse en lugares sombreados o huir en caso de ataques por depredadores.

El desarrollo del aparato locomotor del vuelo es importante para los pollos de la gaviota de patas amarillas después del periodo de anidación.

El menor valor de R observado en *Larus livens* con respecto a las otras gaviotas de tamaño similar (Tabla VII), probablemente se deba al desarrollo temprano de la locomoción terrestre y a una menor dependencia del vuelo en edades tempranas.

#### **8. 4. Éxito reproductivo.**

**Aspectos generales.** Los valores de viabilidad general observados en Isla Gaviota durante 1990 (80%) son relativamente similares a los registrados en la temporada de 1989 (100%) (Carmona y Zárate, 1992). Estos datos y otras observaciones de campo, demuestran que la presencia de depredadores de huevos en esta isla es prácticamente nula, puesto que casi todos los huevos terminaron el periodo de incubación en ambos años.

Sin embargo, los huevos y pollos **A** tuvieron menor viabilidad, éxito de eclosión, fertilidad y éxito a volantón, que los huevos y pollos **B** y **C** (Zárate, 1995). El primer periodo crítico para los anidantes es la eclosión, puesto que la pérdida de un 50% de los huevos se registró durante este periodo. La segunda etapa crítica para la supervivencia de los pollos es el desarrollo, sobre todo los primeros 13 días, que es cuando se registraron el mayor número de pollos muertos (Zárate, 1995). El costo de la asincronía en la puesta posiblemente es el menor éxito a eclosión de los huevos dentro de la nidada (Figura 15 y Tabla IV).

El tamaño de las colonias más sureñas del Golfo de California de gaviotas de patas amarillas *Larus livens*, varían desde 5 hasta 26 nidos activos/colonia como por ejemplo en los grupos insulares de la isla Del Carmen, B.C.S. y Espiritu Santo (Bahía de La Paz, B.C.S.) donde no hubo más de 20 nidos activos/colonia (Tabla VI). En la zona de las grandes islas, donde la productividad oceánica parece ser más alta (Anderson, 1983; Spear y Anderson, 1989; Velarde y Anderson, 1993; Millán y Lara, 1994), se han registrado los tamaños coloniales más grandes de esta especie. Por ejemplo las islas Cardinosa con 111 nidos activos/colonia, Angel de la Guarda con 114 nidos activos/colonia y Mejía con 130 nidos activos colonia (Hand, 1980; Hand *et al.*, 1981; Anderson, 1983; Spear y Anderson, 1989; Everett y Anderson, 1991). Las diferencias de estas islas con las de la Bahía de La Paz probablemente indican que la capacidad de carga de la Bahía es menor con relación a las grandes islas, o bien es una característica de los hábitats marginales de la distribución reproductiva de la gaviota de patas amarillas.

El éxito a volantón dentro de las nidadas fue del 50% en Isla Gaviota. Coulter (1973) mencionó que la tasa anual de volantones en la gaviota occidental es de 1.5 juveniles por pareja. Considerando un tamaño promedio de nidada de 3 pollos, esto equivale al 50%. En las colonias de gaviotas de patas amarillas que se establecen en las islas Coronado y la Ventana se han observado únicamente 0.12 pollos por pareja en colonias densas (n=133 parejas) (Hand, 1980; Hand *et al.*, 1981; Spear y Anderson, 1989). Esta última productividad es similar a la encontrada por Hand (1980) en Bahía de los Angeles, 0.11 juveniles/pareja (n=97) y 0.14 juveniles/pareja, en nidos aislados. En colonias con densidades similares a las que se observaron en la Bahía de La Paz, se han registrado productividades desde 0.30 hasta 0.74 juveniles por pareja (Spear y

Anderson, 1989; Díaz, 1996). Sin embargo, los datos de estos autores no son comparables con los obtenidos en el presente trabajo, debido a las diferentes metodologías utilizadas. No obstante, partiendo de que algunos de los tamaños coloniales que estudiaron Spear y Anderson (1989) son significativamente mayores que el de la colonia de Isla Gaviota, la disminución en la productividad que se ha observado en colonias más grandes (Tabla VI), podría estar influenciada por factores densodependientes como la competencia por alimento, experiencia reproductiva de las gaviotas adultas (factor que está muy relacionado con la selección de pareja), sitio de anidación, cuidado parental y éxito reproductivo.

**Éxito reproductivo dentro de las nidadas.** Las diferencias entre los anidantes se observan desde el periodo de puesta, ya que los huevos **B** fueron, significativamente más grandes en volumen promedio (7.03%) que los **A** ( $P < 0.05$ ), y (5.25%) más grandes que los **C**, aunque esta diferencia no es significativa (**n.s.**) (Tabla II). Se podría sugerir que la diferencia en volumen de los huevos forma parte de un mecanismo de reducción de nidada, aún cuando existe eclosión sincrónica (Zárate, 1995)

Aunque en las dos temporadas de estudio no se analizaron los huevos que no eclosionaron (que en su mayoría fueron huevos **A**), se supone una posible infertilidad de este tipo de huevos. Otra explicación del escaso éxito a eclosión de estos huevos, es la alteración en el desarrollo embrionario causada por sobreexposición al sol o por falta de calor, puesto que los huevos **A** estuvieron expuestos al menos de 5 a 6 días, tiempo promedio en el que las nidadas se completan (Zárate, 1995).

Los pollos **B** llegaron a la edad del vuelo en mayor proporción que los **A** y **C** ( $P < 0.05$ ) en función tanto de los pollos que nacieron como de los huevos puestos (Tabla V). En

este estudio el significado biológico del efecto de la secuencia de puesta dentro de las nidadas se observó en el costo entre los huevos y pollos en términos de supervivencia o eficiencia reproductiva diferencial. Esto podría sugerir que la gaviota de patas amarillas ha adecuado su estrategia reproductiva de tal forma que el segundo huevo en ponerse es el más exitoso. Una teoría que se relaciona con el dimorfismo y éxito reproductivo entre los pollos de una nidada fue propuesta por Myers en 1978, quien sugiere que el costo de criar una progenie sexualmente dimórfica puede favorecer la manipulación parental mediante el sesgo de la proporción sexual, de tal forma que los padres puedan producir más pollos del sexo menos costoso en condiciones ambientales variantes o periodos de escasez alimentaria, e invertir en el sexo más costoso en condiciones de abundancia de alimento. Lo anterior se interpreta como una manipulación parental del sexo como consecuencia de la escasez alimentaria en el ambiente (Wiebe y Bortolotti, 1992).

En el *Parabuteo unicinctus* se ha observado que en condiciones de escasez alimentaria los primeros huevos en ponerse tienden a ser machos. Posiblemente porque en esta especie los machos ayudan en la búsqueda de alimento para el resto de la nidada y adicionalmente son menos costosos (Wiebe y Bortolotti, 1992).

Para concluir acerca de las causas del mayor éxito reproductivo del pollo B en la gaviota de patas amarillas, se tendrían que hacer estudios a corto plazo, considerando los efectos de la secuencia de puesta y del sexo en el éxito reproductivo, mortalidad y supervivencia de los pollos dentro de la nidada. A mediano plazo, donde consideren las tasas de mortalidad, supervivencia y proporción de reclutas que se integran a la población reproductiva; y por último también se tendrían que hacer estudios a largo plazo, que integren la variación interanual de los parámetros poblacionales

mencionados tanto en buenos como en malos años (evaluados éstos en función de la disponibilidad del alimento), así como incorporar datos de la eficiencia reproductiva de la gaviota de patas amarillas en cuanto a hembras y machos y/o con base en la secuencia de puesta.

### **8. 5 . Eficiencia reproductiva de la colonia de la isla La Gaviota**

En la Bahía de La Paz, Zárata (1995) encontró entre 6 y 18 nidos activos en las diferentes islas donde anidó la gaviota de patas amarillas. En promedio en cada isla se establecieron 14 nidos activos (desv. estándar de 4.15) y 13 nidos inactivos (desv. estándar de 6.02), observándose en Isla Gaviota el mayor porcentaje de nidos inactivos (63%). En las colonias restantes el porcentaje fluctuó entre 40 y 50%, y en la colonia de Los Islotes todos los nidos fueron activos. La colonia más grande fue la de Isla Gallina y la más pequeña la de Los Islotes. En suma fueron 70 nidos activos en la Bahía de La Paz, B.C.S. Este dato constituye el registro más sureño de población reproductiva en el Golfo de California (Zárata, 1995).

La colonia de gaviotas que se siguió con mas detalle fue la de la isla La Gaviota. En esta isla se observó que no todas las parejas de gaviotas tuvieron éxito reproductivo. Sólo el 44% aportó juveniles volantones a la población (Figura 16). Esto sugiere que también en otras colonias del Golfo de California sólo una parte de la población reproductiva contribuye con juveniles volantones. Hay evidencia experimental en la gaviota sombría *Larus fuscus* para considerar que la disponibilidad de alimento, el

esfuerzo parental y supervivencia de los pollos son factores que están relacionados y que afectan al éxito reproductivo (Bukacinski *et al.*, 1998).

La edad y la experiencia reproductiva que las parejas de gaviotas adquieran son de los factores más importantes que determinan el éxito reproductivo (Raveling, 1981; Reid, 1988; Sydeman y Emslie, 1992). Generalmente tanto las parejas de adultos jóvenes o en sus primeras temporadas reproductivas, como las aves seniles no tienen o es menor su éxito reproductivo en comparación con las aves adultas con experiencia de 5 u 8 temporadas reproductivas (Sydeman y Emslie, 1992).

Por lo tanto, para hacer planes de conservación de las áreas reproductivas es importante estimar el porcentaje de la población de hembras que está manteniendo a la población de gaviotas de patas amarillas en el Golfo de California, su productividad por grupos de edad/colonia, y cual es la proporción de gaviotas adultas que no aporta juveniles a la población, edad de este grupo y causas de fracaso en el éxito reproductivo; durante el periodo post-reproductivo: conocer cuanto dura el cuidado parental, el radio de dispersión de gaviotas adultas y juveniles, que otras áreas utilizan durante esta etapa, y la filopatría, entre otros aspectos.

## 9. CONCLUSIONES

- ❖ La gaviota de patas amarillas tiene despliegues reproductivos típicos de los Laridos y utiliza las islas del Golfo de California que tienen contacto humano relativamente limitado, para reproducirse.
- ❖ Los tamaños coloniales varían entre 3 y 200 nidos por colonia en el Golfo de California. La agregación de los nidos en las colonias es diferencial, aunque sus causas son imprecisas porque falta información de las dimensiones las áreas reproductivas, depredadores, frecuencia de depredación/edad de los pollos entre otros factores.
- ❖ Es posible que la estrategia reproductiva de la gaviota de patas amarillas sea diferente a la de otras gaviotas, básicamente porque el efecto de la secuencia de puesta favorece en términos de sobrevivencia y éxito reproductivo al huevo o pollo B.
- ❖ La estructura que los pollos de gaviota desarrollan tempranamente con mayor rapidez es el tarso, lo que se relaciona con el requerimiento desplazarse para ocultarse o dirigirse al agua.
- ❖ El crecimiento acelerado en el peso y estructuras alares está relacionado con la migración de los pollos hacia el agua en edades tempranas.
- ❖ Existe variación individual en el crecimiento de los pollos relacionado con el efecto de la secuencia de puesta. La variación individual se debe a factores inherentes que son difíciles de medir y, posiblemente, a la competencia entre los anidantes por el alimento y al dimorfismo sexual.

- ❖ La relación de la magnitud del peso de los pollos con el peso de los adultos de la gaviota de patas amarillas, se debe posiblemente a su tipo de forrajeo, puesto que son omnívoras oportunistas y es análoga a las aves rapaces que utilizan perchas, aunque éstas no son omnívoras, son oportunistas.
  
- ❖ A la edad del vuelo, los pollos tienen entre 92 y 98% del tamaño del tarso. Aunque en los primeros días de vida los pollos tuvieron un crecimiento lento en peso, a la edad del vuelo tienen entre 92 y 97% con respecto a su asíntota. Las estructuras con menor porcentaje de desarrollo a la edad del vuelo fueron el culmen (79 y 89%) y las alas, ya que los pollos pueden volar a partir del 85% de desarrollo con respecto a su asíntota.
  
- ❖ El éxito reproductivo fue mayor para el huevo B que para sus hermanos A y C. Esta característica es la más importante como un posible indicador de que la gaviota de patas amarillas tiene una estrategia reproductiva diferente a otras especies de este género.
  
- ❖ Los valores de éxito reproductivo en la colonia fueron similares en las temporadas reproductivas de 1989 y 1990. Sin embargo, en 1990 se observó que una mayor proporción de los huevos no tuvo una eclosión exitosa. Y el tamaño colonial y éxito a volantón fueron relativamente similares en ambos años.
  
- ❖ Sólo el 44% de los adultos o hembras reproductivas aportaron el 100% de juveniles volantes en la colonia de la isla La Gaviota en 1990. Esto sugiere que dentro de las colonias que forma la gaviota de patas amarillas existe una productividad diferencial, inducida posiblemente por factores intrínsecos como la experiencia y la edad de los adultos activos, y a factores extrínsecos como la disponibilidad de alimento, o factores densodependientes como los tamaños coloniales, el grado de agregación y depredadores, entre otros.

## 10. LITERATURA CITADA

ANDERSON, D. W. 1983. The seabirds. In: Case, T. J. y M. L. Cody (Eds.) *Island biogeography in the Sea of Cortéz*. Univ. of Cal. Press. Berkeley. 246-264.

BEDNARZ, J.C. y T. J. HAYDEN. 1991. Skewed brood sex ratio and sex-biased hatching sequence in Harris's Hawks. *Am. Nat.* (137): 116-132

BOLTON, M. 1991. Determinants of chick survival in the Lesser Black-backed Gull: Relative contributions of egg size and parental quality. *J. Anim. Ecol.* (60): 949-960.

BOLTON, M., HOUSTON D. y MONAGHAN, P. 1992. Nutritional constraints on egg formation in the Lesser Black-backed Gull: an experimental study. *J. Anim. Ecol.* (61): 521-532.

BOLLINGER, P. B., E. K. BOLLINGER y R. A. MALECKI. 1990. Test of three hypotheses of hatching asynchrony in the Common Tern. *Auk* (107): 696-706.

BROOKE, M. y T. BIRKHEAD (Eds). 1991. *The Cambridge Encyclopedia of Ornithology*. Cambridge. España. 362 p.

- BUKACINSKI, D., M. BUKACINSKA y A. L. SPAANS. 1998. Experimental evidence for the relationship between food supply, parental effort and chick survival in the Lesser Black-backed Gull *Larus fuscus*. ***Ibis*** (140): 422-430
- BURGER, J. 1979. Colony size: a test for breeding synchrony in Herring Gull (*Larus argentatus*) colonies. ***Auk*** (96): 694-703.
- CARMONA, R. y ZÁRATE, B. 1992. Biología reproductiva de la gaviota de patas amarillas (*Larus livens*), en Isla Gaviota, B. C. S., México. ***Revista de Inv. Científica***. UABCS (3): 11-22.
- CARMONA, R. 1993. Reproducción y crecimiento de dos especies de gaviota, *Larus livens* y *L. occidentalis* anidantes en Baja California Sur. Tesis de Maestría. I. P. N: 71 p.
- COULTER, M. C. 1973. Breeding biology of the Western Gull, *Larus occidentalis*. Tesis de Maestría. Univ. de Oxford. 78 p.
- COULTER, M. C. 1977. Growth, mortality and the third-chick disadvantage in the western gull, *Larus occidentalis*. Tesis de Doctorado. Univ. of Pennsylvania. 78 p.
- DANIEL, W.W. 1996. Bioestadística. Base para el análisis de la ciencias de la salud. Limusa. 878 p.

- DAVIS, J.W.F. 1975. Age, egg size and breeding success in the Herring Gull *Larus argentatus*. ***Ibis*** (117): 460-472
- DELLIVERS, P., G. MACCASKIE y J. R. JELH JR. 1971. The distribution of certain large gulls (*Larus*) in southern California and Baja California. ***California Birds*** (2): 11-23.
- DIAZ, M.E. 1996. Numbers and nesting areas of Yellow-Footed Gulls in Isla del Carmen, Baja California Sur, México. Tesis de Maestría. New Mexico State University. 79 p.
- DIAZ, M.E., B.C. THOMPSON y R. VALDEZ. 2000. Nesting of Yellow-Footed Gulls on Isla del Carmen, Baja California Sur, México. *Waterbirds* 23(1): 109-113
- DICKEY R.D. y A. J. VAN ROSSEM. 1925. A reversionary study of the Western Gull. ***Condor*** (XXVII): 162-164.
- DWIGHT, M. D. J. 1919. Description of a new race of Western Gull. Proceedings of the Biological Society of Washington (32): 11-14.
- ERWIN R. M. y T. W. CUSTER. 1982. Estimating reproductive success in colonial water birds: an evaluation. ***Colonial Waterbirds*** (5): 49-56.

- EVANS, D.R., HOOPEES, E.M. y C.R. GRIFFIN. 1993. Discriminating the sex of Laughing Gulls by linear measurements. **J. Field. Ornithol.** (64): 472-476
- EVERETT, W. T. y D. W. ANDERSON., 1991. Status and conservation of the breeding seabirds on offshore Pacific islands of Baja California and the Gulf of California. Univ. of Cal. Davis. 139 p.
- GIBBONS, D. W. 1987. Hatching asynchrony reduces parental investment in the jackdaw. **Journal of Animal Ecology** (56): 403-414.
- GRAVES, J., WHITEN, A. Y P. NENZI. 1984. Why does the Herring Gull lay three eggs?. **Anim. Behav.** (32): 798-805
- GUERRA, C. G., L. C. FITZPATRICK y R. E. AGUILAR. 1988. Influence of desert and foraging distance on growth rates in gray gulls (*Larus modestus*). **Auk** (105): 779-783.
- HAND, J. L., 1980. Human disturbance in Western Gull *Larus occidentalis livens* colonies and possible amplification by intraespecific predation. **Biological Conservation** (18): 59-63.
- HAND, J.L. 1981. A comparison of vocalizations of Western gulls (*Larus occidentalis occidentalis* and *L. o. livens*). **Condor** (83): 298-301.

HAND, J. L. 1986. Territory defense and associated vocalizations of Western Gulls. *Journal of Field Ornithology*. (57): 1-15.

HAND, J. L., JR. G. L. HUNT y M. WARNER. 1981. Thermal stress and predation: Influences on the structure of a gull colony and possibly on breeding distributions. *Condor* (83): 193-203.

HARPER, R. G., S. A. JULIANO y Ch. F. THOMPSON. 1993. Avian hatching asynchrony: brood classification based on discriminant function analysis of nestling masses. *Ecology* (74): 1191-1196.

HÉBERT, P. N. y R. M. R. BARCLAY. 1986. Asynchronous and synchronous hatching: effect on early growth and survivorship of Herring gull, *Larus argentatus*, chicks. *Canadian Journal Zoology* (64): 2357-2362.

HÉBERT, P. N. y R. M. R. BARCLAY. 1988. Parental investment in Herring gulls: clutch apportionment and chick survival. *Condor* (90): 332-338.

HUNT, G. L. JR. 1972. Influence of food distribution and human disturbance on reproductive success of Herring Gulls. *Ecology* (53): 1051-1061.

JEHL Jr. J.R. y SH.A. MAHONEY. 1987. The roles of thermal environment and predation in habitat choice in the California Gull. *Condor* (89): 850-862

KHARITONOV, S. P. y D. SIEGEL-CAUSEY. 1988. Colony formation in seabirds.  
***Current Ornithology***: 223-272.

KILPI, M., L. HILLSTROM y K. LINDSTROM. 1996. Egg-size variation and reproductive success in the Herring Gull *Larus argentatus*. Adaptive or constrained size of the last egg?. ***Ibis*** (138): 212-217

LACK, D. 1973. Population studies of birds. Oxford University Press. Oxford.341 p.

LE VALLEY, R. 1980. The plumage sequence and taxonomy of the Yellow-footed Western Gull (*Larus occidentalis livens*). Tesis de Maestría. Humboldt State University. 80 p.

LUNDBERG, C. A. y R. A. VAISÄNEN. 1979. Selective correlation of egg size with chick mortality in the Black-headed gull (*Larus ridibundus*). ***Condor*** (81): 146-156.

MARTINEZ, J.M. 1978. Isla de la Gaviota. ***Panorama*** (6): 31.

MILLÁN, N.R. y LARA, L.J.R. 1994. Productividad primaria del fitoplancton del Pacífico Mexicano: Un diagnóstico. En: González, F.F. Y V.J. De la Rosa (eds). Temas de Oceanografía Biológica en México. Univ. Autón. De Baja California 2: 1-33 pp

MOCK, D.W. y B.J. PLOGER. 1987. Parental manipulation of optimal hatch asynchrony in Cattle Egrets: An experimental study. ***Animal Behaviour*** (35): 150-160.

NORRIS y McFARLAND, 1958 en: THERSHY, B.R., D.BRESE, A. ANGELES-P., M. CERVANTES-A., M. MANDUJANO-H., E, HERNANDEZ-N., y A. CORDOBA-A. 1992. Natural history, conservation and management of San Pedro Mártir Island. Final report. Conservation International México Program. Washington DC.

PARSONS, J. 1970. Relationship between egg-size and post-hatching chick mortality in the Herring Gull (*Larus argentatus*). ***Nature*** (228): 1221-1222

PARSONS, J. 1972. Egg size, laying date and incubation period in the Herring Gull. ***Ibis*** (114): 536-541.

PARSONS, J. 1976. Factors determining the number and size of eggs laid by the herring gull. ***Condor*** (78): 481-492.

PIEROTTI, R y C. A. BELLROSE, 1986. Proximate and ultimate causation of egg size and the "third-chick" disadvantage in the Western Gull. ***Auk*** (103): 401-407.

- RAVELING, D.G. 1981. Survival, experience, and age in relation to breeding success of Canada Geese. *J. Wildl. Manage.* 45 (4): 817-829
- REID, W. V. 1988. Age-specific patterns of reproduction in the glaucous-winged Gull: Increased effort with age?. *Ecology* 69 (5): 1454-1464.
- RICHARDS, F. J. 1959. A flexible growth function for empirical use. *J. Exp. Botany* (10): 290-300.
- RICKEFS, R.E. 1968. Patterns of growth in birds. *Ibis* 110 (4): 419-451
- RICKEFS, R.E. 1973. Patterns of growth in birds. II Growth rate and mode of development. *Ibis* 110 (4): 419-451
- RICKEFS, R.E. 1990. Ecology. Freeman and Company. New York. 897 p.
- RUIZ, X., J. GONZALEZ-SOLIS, D. ORO y LL. JOVER. 1998. Body size variation in Audouin's Gull *Larus audouinii*; a density-dependent effect?. *Ibis* (140): 431-438.
- SALINAS-ZAVALA, C.A., D. B. LLUCH-COTA, S. HERNANDEZ-VAZQUEZ y D. LLUCH BELDA. 1992. Anomalías de precipitación de Baja California Sur durante 1990. Posibles causas. *Atmósfera* (5): 79-93.

SOKAL, R.R. y F.J. ROHLF. 1979. Biometría. Principios y métodos estadísticos para la investigación biológica. Blume. España. 832 p.

SPAANS, A.L., A.N. DE WIT y M. A. VAN VLAANDIRGEN. 1987. Effects of increased population size in Herring Gull on breeding success and other parameters. *Studies in Avian Biology* (10): 57-65

SPEAR, L. B. y D. W. ANDERSON. 1989. Nest-site selection by Yellow-footed gulls. *Condor* (91): 91-99.

STEEL, R.G.D. y J.H. TORRIE. 1988. Bioestadística: principios y procedimientos. McGraw-Hill. México, D. F. 622 p.

SYDEMAN, W. J. y S. D. EMSLIE. 1992. Effects of parental age on hatching asynchrony egg size and third-chick disadvantage in Western Gulls. *Auk*. (109): 242-248.

TINBERGEN, N. 1960. The Herring Gull's World. A study of the social behavior of birds. Harper Torchbooks. New York. 255 p.

TUCK, G. y H. HEINZEL, 1978. A field guide to the seabirds of Britain and the world: Gulls. Collins. 286 p.

VELARDE, E. y D. W. ANDERSON. 1993. Conservation and management of seabird islands in the Gulf of California setbacks and successes. Cambridge England, U. K.: 721-767.

VELARDE, E., 1999. Breeding biology of Heermann's Gulls on Isla Raza, Gulf of California, Mexico. **Auk** 116(2): 513-519

VERMEER, K. 1970. Breeding biology of California and Ring-Billed Gulls: a study of ecological adaptation to the inland habitat. **Canadian Wildlife Service**.(12): 52 p.

VISSER, G.H. y R.E. RICKLEFS, 1995. Relationship between body composition and homeothermy in neonatos of precocial and semiprecocial birds. **Auk** 112 (1): 192-200.

WEIBE, K.L. y G.R. BORTOLOTTI. 1992. Facultative sex ratio manipulation in American Kestrels. **Behav. Ecol. Sociobiol.** (30): 379-386.

ZÁRATE, B. 1995. Biología reproductiva de la gaviota de patas amarillas *Larus livens* (LeValley, 1980), en isla Gaviota y evaluación de su estado reproductivo en Bahía de La Paz, B.C.S. durante 1990. Tesis de licenciatura. U. A..B.C.S. 52 p.

Apéndice I. Pruebas estadísticas que demuestran la diferencia en el tamaño de los huevos (A, B y C).

Prueba de Kruskal Wallis (Análisis de variancia no paramétrico).

<b>Variable</b>	<b>H (2, N=42)</b>	<b>P</b>	<b>Diferencia entre los huevos A, B y C.</b>
Volumen	5.986	0.051	<b>Significativa</b>
Ancho	5.1430	0.076	No significativa
Peso	2.4311	0.2966	No significativa
Largo	9.1382	0.014	<b>Significativa</b>

Pruebas pareadas de Mann Whitney, para demostrar la diferencia significativa en el tamaño de los huevos (en función al largo, peso ancho y volumen), mediante pruebas pareadas de los anidantes.

<b>Variable</b>	<b>U</b>	<b>Z</b>	<b>P</b>	<b>Significativa entre:</b>
Largo	42	-2.55	<b>0.01</b>	A y C
	35	-2.69	<b>0.00</b>	B y C
Peso	53.5	-2.25	<b>0.026</b>	A y B
Ancho	-----	-----	-----	n.s. entre A y B, A y C ó B y C
Volumen	48	-2.49	<b>0.013</b>	A y B

Apendice II. Pruebas estadísticas que demuestran la diferencia en las tasas de crecimiento de los pollos (A, B y C), en función a la estructura medida o peso (1) Medidas alares a, b y c. Y (2) de otras estructuras d) culmen, e) tarso y f) peso.

1) Medidas alares: a), ala chica; b), ala pequeña y c) ala hueso

a) Analisis de variancia-covariancia, variable: **ala chica**

	Suma de cuadrados	g.l.	Cuadrado medio	F	P
Efecto	183.20	1	183.20	2940.58	<b>0.00</b>
Error	6.23	100	0.06		

Prueba LSD; variable: **ala chica**

Probabilidades para pruebas Post Hoc

Efecto principal: Secuencia de Puesta	A	B	C
A	-----	<b>0.000</b>	<b>0.018</b>
B	<b>0.000</b>	-----	<b>0.000</b>
C	<b>0.018</b>	<b>0.000</b>	-----

b) Analisis de variancia-covariancia, variable: **ala pequeña**

	Suma de cuadrados	g.l.	Cuadrado medio	F	P
Efecto	171.37	1	171.37	2913.08	<b>0.00</b>
Error	5.65	96	0.06		

Prueba LSD; variable: **ala pequeña**

Probabilidades para pruebas Post Hoc

Efecto principal: Secuencia de Puesta	A	B	C
A	-----	<b>0.004</b>	<b>0.001</b>
B	<b>0.004</b>	-----	<b>0.000</b>
C	<b>0.001</b>	<b>0.000</b>	-----

c) Analisis de variancia-covariancia, variable: **ala hueso**

	Suma de cuadrados	g.l.	Cuadrado medio	F	P
Efecto	102.04	1	102.04	3750.62	<b>0.00</b>
Error	2.64	97	0.03		

Prueba LSD; variable: **ala hueso**

Probabilidades para pruebas Post Hoc

Efecto principal:				
Secuencia de Puesta	A	B	C	
A	-----	<b>0.000</b>	<b>0.000</b>	
B	<b>0.000</b>	-----	<b>0.000</b>	
C	<b>0.000</b>	<b>0.000</b>	-----	

2) Del culmen, tarso y peso

d) Analisis de variancia-covariancia, variable: **culmen**

	Suma de cuadrados	g.l.	Cuadrado medio	F	P
Efecto	69.60	1	69.60	4692.83	<b>0.00</b>
Error	1.45	98	0.01		

Prueba LSD; variable: **culmen**

Probabilidades para pruebas Post Hoc

Efecto principal:				
Secuencia de Puesta	A	B	C	
A	-----	<b>0.000</b>	<b>0.000</b>	
B	<b>0.000</b>	-----	<b>0.000</b>	
C	<b>0.000</b>	<b>0.000</b>	-----	

e) Analisis de variancia-covariancia, variable: **tarso**

	Suma de cuadrados	g.l.	Cuadrado medio	F	P
Efecto	117.24	1	117.24	733.86	<b>0.00</b>
Error	15.34	96	0.16		

Prueba LSD; variable: **tarso**

Probabilidades para pruebas Post Hoc

Efecto principal:				
Secuencia de Puesta	A		B	C
A	-----		<b>0.000</b>	0.905
B	<b>0.000</b>		-----	<b>0.000</b>
C	0.905		<b>0.000</b>	-----

f) Analisis de variancia-covariancia, variable: **Peso**

	Suma de cuadrados	g.l.	Cuadrado medio	F	P
Efecto	165.88	1	165.88	1599.65	<b>0.00</b>
Error	8.61	83	0.10		

Prueba LSD; variable: **Peso**

Probabilidades para pruebas Post Hoc

Efecto principal:				
Secuencia de Puesta	A		B	C
A	-----		0.139	<b>0.006</b>
B	0.139		-----	<b>0.000</b>
C	<b>0.006</b>		<b>0.000</b>	-----