



COMPORTAMIENTO AGRESIVO ENTRE POLLUELOS DE *Pelecanus occidentalis murphyi* (AVES: PELECANIDAE) EN EL PARQUE NACIONAL NATURAL GORGONA: RELACIÓN CON ETAPAS TEMPRANAS DE DESARROLLO, TAMAÑO DE NIDADA Y ALIMENTACIÓN

Esther Viviana Vallejo-Santamaría Lorena Cruz-Bernate
Universidad del Valle

Recibido: septiembre 27, 2013

Aceptado: octubre 15, 2013

Pág. 11-24

Resumen

En muchas especies de aves nidícolas los hermanos compiten agresivamente por el alimento. En el pelicano común este comportamiento lleva en ocasiones al fratricidio y es determinante para la supervivencia de los polluelos. En este estudio se evaluó el rol de la etapa de desarrollo, tamaño de nidada, cantidad de alimento y método de alimentación en el comportamiento agresivo de los polluelos de *Pelecanus occidentalis murphyi*. En el islote de Gorgonilla Parque Nacional Natural (PNN) Gorgona, entre marzo y mayo de 2011, se registró el comportamiento de los polluelos en los eventos de alimentación de 30 nidos en las tres primeras etapas del desarrollo. Para la evaluación de la incidencia de agresión se efectuaron pruebas no paramétricas y un modelo de regresión logística binomial. Polluelos en la etapa tres del desarrollo tuvieron una probabilidad casi diez veces mayor de presentar eventos agresivos que polluelos de menor edad. En los eventos de alimentación directa se presentó una mayor incidencia de agresión que durante la alimentación indirecta. La cantidad de alimento y el tamaño de nidada no tuvieron un efecto significativo en la incidencia de la agresión en los polluelos. Se recomienda la regresión logística para integrar más variables en futuras investigaciones. Esta investigación pretende contribuir a la comprensión de los condicionamientos ecológicos que operan sobre el comportamiento de *P.o. murphyi* durante las primeras etapas de desarrollo en la colonia del PNN Gorgona.

Palabras clave: pelicano común, agresión, etapas tempranas, comportamiento animal, *Pelecanus occidentalis*.

Abstract

In many species of nidicolous birds the nestlings compete for food by fighting each other. In the Brown Pelican such behavior occasionally leads to fratricide, and is determinant for the chicks' survival. In this research the role of age, brood size, amount of food, and feeding method in aggressive behavior was evaluated in nestlings of *Pelecanus occidentalis murphyi*. In Gorgonilla islet (NNP Gorgona), data were gathered from March to May 2011 on the aggressive behavior of 30 nests in the first three stages of development. Non parametric tests and binary logistic regression were used for evaluation of the incidence of aggression. Nestlings in the third stage had almost ten times more probability of exhibiting aggressive behavior. Direct feeding events showed a greater incidence of aggression. Amount of food and brood size had no significant effect in the incidence of aggression in nestlings. Logistic regression is recommended to integrate more variables in future investigations. This research aims to contribute to the understanding of the ecological constraints that operate on the behavior of *P. o. murphyi* during early development in the Gorgona NNP colony.

Keywords: brown pelican, aggression, early stages, behavior.

1 Introducción

La agresión entre hermanos es un comportamiento poco común registrado en algunas especies de insectos, anfibios, mamíferos y aves [34]. Este tipo de interacción puede llevar a fratricidio, esto es, la eliminación de uno o más polluelos del nido por parte de sus hermanos [34] (*reducción de nidada*). Existen dos clases de fratricidio: el directo, que incluye golpes, picotazos y todo tipo de agresiones que llevan al compañero de nido a la muerte, y el fratricidio indirecto, cuando el polluelo es privado del acceso al alimento o es expulsado del nido aumentando las probabilidades de depredación e inanición [12, 19, 43, 44]. En el pelícano común (*Pelecanus occidentalis*) las agresiones entre hermanos son frecuentes, pero no siempre ocasionan reducción de nidada [34], por lo que la especie se considera como *fratricida facultativa* [43, 44]. El tamaño promedio de nidada es de tres huevos, que suelen eclosionar asincrónicamente con una diferencia de uno a dos días [43, 47]. El éxito reproductivo no obstante es de un volantón por nido [22, 39, 43, 48]. Las pérdidas en polluelos se presentan principalmente en los primeros 30 días de edad y las frecuentes peleas en las nidadas han sido señaladas como una importante causa de pérdida de polluelos [10, 43, 44]. En el Parque Nacional Natural (PNN) Gorgona se registró entre las causas de mortalidad la caída desde el nido, inanición de los polluelos menores por acceso restringido al alimento y peleas entre hermanos [22], lo que corresponde claramente a fratricidio aunque no ha sido evaluado en esta colonia de anidación. Debido al impacto de la agresión entre polluelos sobre el éxito reproductivo, se ha propuesto una amplia diversidad de variables que intentan explicar el desarrollo de este comportamiento relacionadas con la historia de vida de las especies, el comportamiento de los adultos, causas morfológicas, fisiológicas y medioambientales [18, 33, 35, 38, 42]. En esta investigación se evaluaron tres de las hipótesis propuestas:

- i. Hipótesis del tamaño de nidada: la agresividad se incrementa de manera directa con la cantidad de polluelos en el nido. La hipótesis ha sido confirmada en *Bubulcus ibis*, *Ardea herodias* y *Casmerodius albus* [14, 23, 36, 37]; sin embargo, otros estudios la contradicen [19, 21, 25, 45].
- ii. Hipótesis de la cantidad de alimento: nidadas que reciban poco alimento presentarán una mayor agresión [35]. Esta hipótesis se apoya en estudios descriptivos y experimentales en especies ecológica y taxonómicamente diversas [11, 13, 16, 30, 42], pero también hay algunos que la contradicen [35, 36, 37].
- iii. Hipótesis del método de alimentación: se refiere a la forma como los adultos entregan el alimento a los polluelos. Plantea que los polluelos muestran más agresividad en los eventos de alimentación directa, esto es, cuando se alimentan del pico de los padres, que cuando toman el alimento del piso del nido (alimentación indirecta) [18, 32, 35, 37], con trabajos a favor en *P. occidentalis* [43] y en contra [18, 23, 25, 32, 43].

No se ha esclarecido aún cuáles son los factores determinantes de la agresión entre hermanos ni el papel de las hipótesis señaladas anteriormente, por lo que se requieren estudios que incluyan más de una variable que puedan acercarnos a las causas de dicha agresión [18]. El objetivo de esta investigación fue evaluar el efecto de etapa de desarrollo,

tamaño de nidada, cantidad de alimento recibido y método de alimentación empleado por los adultos sobre el comportamiento agresivo de los polluelos de *P.o. murphyi* en el PNN Gorgona.

2 Materiales y métodos

El Parque Nacional Natural Gorgona, (03°06' N, 78°06' W y 03°06' N, 78°18' W) se localiza en el océano Pacífico, municipio de Guapi, departamento del Cauca, Colombia. Con una precipitación anual del orden de 6000 mm, la Zona Natural de Vida corresponde al *bosque muy húmedo tropical* (bmh-T) [26, 4]. El islote de Gorgonilla hace parte de la zona intangible del parque y es el sitio de anidación de *P. o. murphyi*, con 700 a 1000 parejas, con una época reproductiva definida entre enero y agosto [22, 8].

La colonia de anidación se observó entre marzo y mayo de 2011, desde 28 m de altura en lo alto del faro de Gorgonilla. Los nidos, que se encontraban en la copa de los árboles a 10 m de altura aproximadamente, fueron observados cada dos días. El área de estudio fue dividida en cuatro cuadrantes que se alternaron en observaciones entre las 08:30 y las 17:00 horas. Se observaron alrededor de 20 nidos por cuadrante; número que varió en los diferentes muestreos por pérdida, abandono e inclusión de nidos construidos posteriormente. El tiempo total dedicado a cada cuadrante por día de muestreo fue de una hora, durante la cual se registraron eventos alimenticios y la conducta manifestada.

Se siguió el método de Montgomery y Martínez [39] para establecer las etapas de desarrollo de los polluelos, lo que permitió estimar el orden de nacimiento. Estos autores establecieron diez etapas de acuerdo con características corporales distinguibles en los polluelos. En este estudio se consideraron las tres primeras etapas. La primera, *polluelos sin plumón*, se caracteriza por polluelos recién nacidos, piel de color morado. En la etapa dos, *plumón en el cuerpo*, aparece un plumón blanco que cubre parcialmente el cuerpo. En la etapa tres, *plumón en la cabeza*, el polluelo presenta un plumón que cubre además del cuerpo, el cuello y la cabeza [39].

En cada evento de alimentación se registró el comportamiento de los polluelos, el método de alimentación y la cantidad de alimento. Esta última fue definida como el número de peces entregados por los padres y consumidos por los polluelos en una regurgitación. La cantidad se catalogó como baja cuando el número de peces fue de uno a cinco y alta cuando varió entre seis y nueve peces. Cuando la alimentación fue indirecta, la cantidad se estimó por conteo directo del número de peces recogidos del piso del nido y consumidos por los polluelos. Cuando la alimentación fue directa, la distensión de la bolsa gular del polluelo en el momento de consumir el alimento facilitó el conteo de peces ingeridos. Se registró incidencia e intensidad de las interacciones agresivas y el rol de cada polluelo en el encuentro. La agresión se consideró finalizada cuando uno de los polluelos asumió una postura de sumisión, cuando no se registraban más golpes por más de diez segundos, o al intervenir un evento extrínseco [33].

2.1 Análisis de datos

En las tres primeras etapas del desarrollo se evaluó si la incidencia de agresión era afectada por las variables etapa de desarrollo, tamaño de nidada, cantidad de alimento y método de alimentación, por medio de la prueba de Chi cuadrado en el programa Minitab Release 14. El método de alimentación fue contrastado con la etapa de desarrollo con la prueba de Chi cuadrado. Para conocer la interacción de las variables y su posible efecto simultáneo sobre el comportamiento agresivo se construyó un modelo de regresión logística binomial multivariada [40].

3 Resultados

3.1 Comportamiento

Las agresiones más frecuentes se dieron entre hermanos ($n = 211$). Se presentaron cinco eventos agresivos entre hermanos en ausencia de los adultos y 206 en presencia de ellos. En 29% de los eventos de alimentación, 19 de 65 eventos en total, los polluelos se mostraron agresivos. Los comportamientos agresivos entre polluelos fueron: amenaza, lanzamiento de picotazos, trabar picos, picotazos y asir con el pico. En la “amenaza”, los individuos se enseñan entre sí el pico abierto. “Lanzamiento de picotazos”: el individuo retrae la cabeza y la lanza rápidamente hacia su compañero de nido sin llegar al contacto físico. “Trabar picos”: los individuos se sujetan mutuamente por el pico y permanecen inmóviles en esta posición, de vez en cuando sacuden la cabeza y abren y cierran el pico. Las categorías “picotazos” y “asir con el pico” corresponden a lo que Ploger [44] catalogó como “mordidas y sacudidas”. Se registró el comportamiento conocido como “convulsión”, que es la autoagresión del polluelo, descrita por Burke y Brown [7]. También se registró una de las posturas de sumisión, catalogada como “colgar la cabeza” [44]. Dicha postura fue vista después de un evento agresivo y en ocasiones en que el polluelo que asumía esta posición no había sido atacado.

3.2 Etapa de desarrollo

La incidencia de agresión varió entre las etapas de desarrollo ($X^2 = 11.501$, $gl = 2$, $p = 0.003$), con una mayor proporción de eventos agresivos en polluelos en la etapa de desarrollo tres (54%). Las etapas uno y dos fueron similares entre sí ($X^2 = 0.106$, $gl = 1$, $p = 0.745$) con 13% y 16% de eventos agresivos respectivamente (Figura 1).

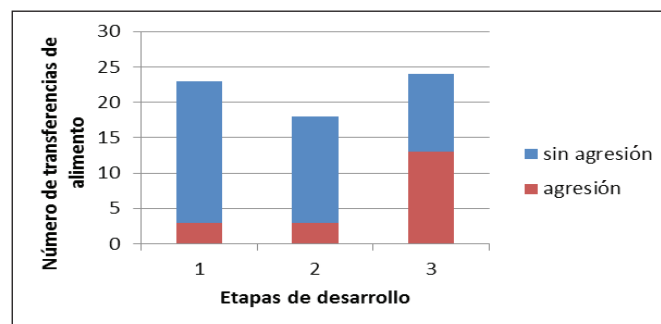


Figura 1. Comportamiento de los polluelos durante eventos de alimentación según la etapa del desarrollo

3.3 Tamaño de nidada

La incidencia de agresión no varió significativamente en nidadas de dos (33%) y tres polluelos (52%) ($X^2 = 0.698$, $gl = 1$, $p = 0.403$) (Figura 2).

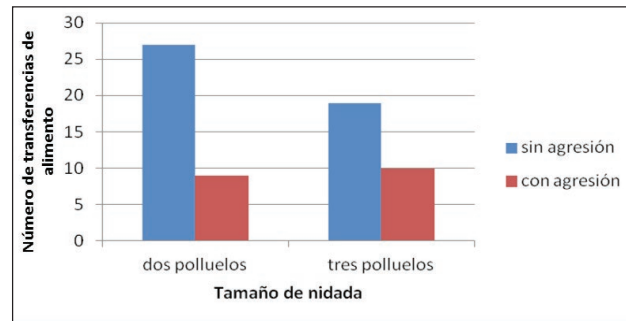


Figura 2. Comportamiento de polluelos en eventos de alimentación según el tamaño de la nidada

3.4 Cantidad de alimento

La cantidad de alimento entregado a los polluelos fue en promedio de tres peces por evento de alimentación (3.12 ± 2.86 , $n = 65$). La incidencia de agresión fue similar entre eventos con baja cantidad y alta cantidad ($X^2 = 1.49$, $gl = 1$, $p = 0.996$). Se identificaron 30 presas, entre las cuales se encontró *Selene peruviana* (Carangidae), *Cetengraulis mysticetus* (Engraulidae) y *Opisthonema sp.* (Clupeidae). Esta última corresponde al primer reporte de esta especie como alimento de *P. o. murphyi*.

3.5 Método de alimentación

La proporción de eventos alimenticios directos aumentó en relación con el desarrollo de los polluelos, con una variación significativa entre las etapas de desarrollo ($X^2 = 19.400$, $gl = 2$, $p < 0.001$) (Figura 3). Se encontró una mayor cantidad de agresiones en los eventos de alimentación directa (41%) que en la indirecta (9%) ($X^2 = 8.032$, $gl = 1$, $p = 0.005$).

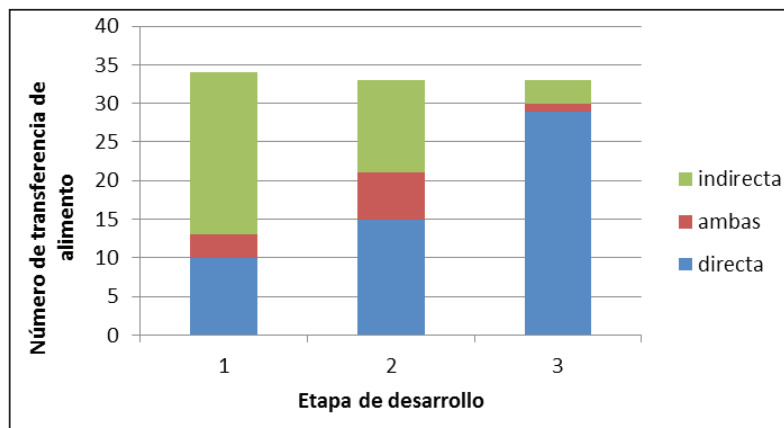


Figura 3. Método de alimentación empleado por los adultos en las etapas de desarrollo de los polluelos

3.6 Modelo de regresión logística

Las variables del modelo logístico fueron: etapa de desarrollo, tamaño de nidada, cantidad de alimento y método de alimentación. Las variables etapa de desarrollo y método de alimentación estuvieron correlacionadas ($r_s: 0.539$; $p < 0.001$), por lo tanto se usó únicamente la variable etapa de desarrollo.

Los polluelos en la etapa tres tuvieron casi diez veces (Odds Ratio = 9.83) más posibilidades de presentar agresiones que aquellos en las etapas uno y dos (Tabla 1). El modelo propuesto es:

$$\text{Logit}(\pi_{ijk}) = -4.15839 + 2.28587 \text{etapa}3$$

Esta ecuación permite conocer la probabilidad de incidencia de interacciones agresivas en los nidos de pelícano dependiendo de las tres primeras etapas del desarrollo.

Tabla 1. Factores asociados con la presencia de agresión en eventos alimentarios en polluelos de pelícano común. (Análisis multivariado).

Variables	Coef.	P	Odds Ratio	95% CI
Cantidad alimento	0,0082202	0,944	1,01	0,80 - 1,27
Número de polluelos	0,854656	0,184	2,35	0,67 - 8,29
Etapa de desarrollo				
2	0,378208	0,685	1,46	0,23 - 9,10
3	2,28587	0,006	9,83	1,95 - 49,53

3.7 Éxito reproductivo

El tamaño promedio de la nidada fue de dos huevos por nido ($2.26, \pm 0.701$, $n = 49$). En 6% de los nidos perdidos, se evidenció reconstrucción y presencia de nuevas posturas. De los 72 nidos observados, 50 llegaron a tener polluelos, con un total de 111. La pérdida total fue de 23 polluelos, 88% de los cuales desaparecieron en las tres primeras etapas de desarrollo. En 71% de los casos hubo desaparición de polluelos, en 21% se registraron polluelos fuera del nido tendidos sobre la vegetación o intensas peleas anteriores a la pérdida, posiblemente conducentes a fratricidio; en 8% de los casos la causa de pérdida fue la destrucción del nido.

4 Discusión

4.1 Comportamiento

La condición asincrónica de la eclosión permite establecer una jerarquía de dominancia temprana entre hermanos que minimiza la incidencia de interacciones agresivas [11]. Estudios con *Sula nebouxii* y *Bubulcus ibis* han comprobado que nidadas sincrónicas pelearon más en el establecimiento de la jerarquía que nidadas asincrónicas [24, 38, 41]. Esta es probablemente la razón por la cual los polluelos de *P. o. murphyi* en la colonia de anidación del PNN Gorgona tuvieron una incidencia de agresiones de sólo 29% en todos los eventos alimentarios.

Semejante a la investigación de Ploger [44], los casos de ataques de juveniles y adultos a los polluelos tuvieron en común la ausencia de los padres de dichos nidos, por lo que se considera que este es un factor determinante en la ocurrencia de eventos agresivos por parte de pelícanos ajenos al nido. Lo anterior es confirmado en diversos estudios donde la mortalidad se ha encontrado asociada con la reducción en el cuidado paternal [2, 7, 48].

El comportamiento “colgar la cabeza” fue registrado incluso en ocasiones donde sólo había un polluelo en el nido, o se encontraban varios polluelos en dicha posición, por lo que probablemente este comportamiento no corresponda exclusivamente a la sumisión de un individuo al ser agredido [44], sino que también se presente para contrarrestar el aumento de la temperatura corporal al orientar sus cuerpos de forma tal que la región gular está dirigida lejos del sol [47].

4.2 Etapa de desarrollo

En *P. o. murphyi* la incidencia de agresión entre polluelos varió con la etapa del desarrollo. Esto es consistente con lo encontrado en *B. ibis* [13, 23], *S. nebouxii* [15, 17], *Sula leucogaster* [42], *Cepphus grylle* [11] y en diversas revisiones [18, 20]. Probablemente la agresión varía con la edad debido a la existencia de cambios en el desarrollo neuromuscular, en los patrones de sueño, la capacidad de respuesta a estímulos o el desarrollo hormonal a lo largo del desarrollo [19]. El desarrollo motor y la experiencia sensorial pueden causar el aumento de la frecuencia de movimientos que posteriormente son usados para pelear, lo cual ha sido comprobado en polluelos de *Gallus gallus spadiceus*, en los que se desarrolló un comportamiento agresivo dirigido a su propia cola, que era lo único que se movía y estaba al alcance de estos [29]. Las hormonas sexuales pueden afectar la agresividad y posición jerárquica de aves adultas [1]. Es probable que el desarrollo de peleas tempranas se deba a factores internos como la secreción de hormonas y al desarrollo de mecanismos nerviosos [29]. Esto ha sido probado al inyectar individuos con propionato de testosterona y encontrar un aumento en la agresividad y en la dominancia sin depender del sexo del individuo [3, 5], además de una aceleración en el desarrollo de peleas en el caso de *G. g. spadiceus* [29]. En *Ciconia ciconia* los polluelos aumentan gradualmente la respuesta adrenocortical al estrés, lo cual les permite responder a las perturbaciones agudas [6]; dicho incremento también facilita el desarrollo de la agresión en polluelos de aves marinas [28]. En polluelos de *Sula granti* los niveles de corticosterona y progesterona disminuyen, con lo cual aumenta la masa corporal y se facilita el fratricidio [49].

4.3 Tamaño de nidada y cantidad de alimento

La agresión entre hermanos no varió entre nidadas de dos y tres polluelos, lo que contradice la hipótesis del tamaño de nidada. Resultados similares fueron encontrados en nidadas reducidas en *P. occidentalis* en Florida, [45] y en *S. nebouxii* [21].

Puede que esta variable no tenga un efecto significativo en la especie ya que la cantidad de polluelos por nido no varía notablemente y sea posible para los adultos abastecer

con alimento a una nidada de hasta tres polluelos [22, 31]. Drummond [19] señala que posiblemente hay una relación entre el tamaño de nidada y la agresión, especialmente en especies donde las nidadas son grandes (mayor a cuatro polluelos). Cuando el número de polluelos es tan pequeño que no hay posibilidad de competencia por el alimento, presumiblemente la incidencia de agresión se disminuiría a niveles necesarios para otras funciones como el establecimiento de la jerarquía [21].

El registro de una mayor agresión en nidadas más grandes [14, 23, 37] puede deberse, no al tamaño de nidada *per se*, sino a que la cantidad de alimento para cada polluelo puede ser menor al aumentar el tamaño de la nidada [19], ya que la ingesta puede variar de acuerdo al número de polluelos en el nido y en varias especies de aves la privación de alimento provoca un incremento en el comportamiento agresivo [18]. Una mayor agresión en nidadas con más polluelos en estudios experimentales puede deberse también a efectos de reconocimiento, donde los polluelos, al ser devueltos al nido, no son reconocidos por sus hermanos y son tratados agresivamente como intrusos [36].

En *P. o. murphyi* la frecuencia de peleas entre hermanos no difirió de acuerdo con la cantidad de alimento recibido. Esto coincide con lo encontrado en otros estudios [37, 44]. Incluso los autores de la hipótesis de la cantidad de alimento obtuvieron resultados opuestos y concluyeron que la tasa de peleas podría estar regida más por los niveles de energía de las aves en el momento del evento agresivo [35]. A su vez Mock & Lamey [36] encontraron que la incidencia de agresión varió a pesar de que la cantidad de alimento *per cápita* permaneció igual en nidadas de diferentes tamaños en *B. ibis*.

La cantidad de alimento más frecuente osciló entre uno y cuatro peces por evento de alimentación, siendo tal vez un margen muy estrecho como para crear cambios detectables en la tasa de peleas [46]. Es probable que otros estímulos influyan en esta respuesta. En *Ardea herodias*, por ejemplo, los ataques entre polluelos se vieron estimulados por la llegada de un adulto al nido [14]. Esto podría estar ocurriendo en *P. occidentalis*, donde la mayoría de agresiones entre polluelos se registraron en presencia del adulto, y por lo general se daban por terminadas al marcharse este del nido. En *Pelecanus erythrorhynchos* los comportamientos agresivos y la “convulsión” ocurren solamente en presencia de los adultos. En estas situaciones se propone que el polluelo asocia indirectamente la proximidad del adulto con el evento alimenticio [9].

Drummond [18] propuso la posible existencia de un nivel básico de agresión inherente a la especie, donde los comportamientos agresivos permanecen incluso cuando el alimento es abundante [18]. Por su parte, Mock & Parker [37] también encontraron que, a pesar de alimentar polluelos de *Ardea alba* tres veces al día con todo el alimento que pudieran consumir, el comportamiento agresivo persistió en estas nidadas.

Es probable que la agresión dependa de la cantidad de alimento en especies donde se presente poca fluctuación en la disponibilidad de alimento [35, 37]. Así, el “hambre” actual tiene que predecir la escasez fatal de mañana. En aves marinas, la fluctuación en la disponibilidad de alimento suele ser alta [2] y en este caso la agresión entre los hermanos durante un evento de alimentación con pocos peces sería una pérdida de energía, puesto

que es probable que la cantidad de peces sea mayor en la siguiente visita.

4.4 Método de alimentación

Los tipos de alimentación directa e indirecta se registraron simultáneamente desde la etapa uno hasta la etapa tres. La proporción de eventos directos aumentó en relación con el desarrollo de los polluelos y a partir de la etapa cuatro la alimentación fue únicamente del tipo directo. Esta transición fue registrada también en *P. occidentalis* en México [43] y en *A. alba* [35].

La incidencia de agresión fue mayor en los eventos directos, lo cual apoya la hipótesis y concuerda con lo observado en *P. occidentalis* en Florida y otras investigaciones [35, 37, 43]. La agresión podría ser más frecuente en alimentaciones directas porque el polluelo con acceso al pico del padre puede monopolizar el alimento ahuyentando o intimidando momentáneamente a sus hermanos. Por el contrario, grandes cantidades de presa depositadas en el sustrato no pueden ser económicamente defendibles de los compañeros de nido, así que los polluelos deben evitar la agresión y tratar de consumir más alimento que sus hermanos [18]. El grado de accesibilidad del alimento muestra similares conclusiones: en nidadas con alimento en un solo punto y donde solo un polluelo se puede alimentar a la vez, se presentan mayor cantidad de eventos agresivos que en aquellas nidadas con alimento extendido sobre el piso del nido donde todos los polluelos pueden tener acceso a él [27].

La correlación encontrada entre el método de alimentación y la etapa de desarrollo parece indicar que puede presentarse el efecto de esta variable sobre la agresión. Así, una mayor agresividad en alimentaciones directas puede deberse a que los polluelos, al adquirir ciertas características en su desarrollo como el aumento de tamaño corporal, la coordinación y el desarrollo del comportamiento de solicitud de alimento, podrían presentar un cambio en el método de alimentación [23, 37, 43, 47]. Por ejemplo, los polluelos de *B. ibis* inicialmente picotean débilmente cerca de la punta del pico de los padres, pero con la edad adquieren tamaño y fuerza, su agarre es mucho más firme y se acercan más al pico abierto de los padres [37]. Debido a dicho desarrollo los polluelos podrían interceptar el alimento más eficientemente, aumentando el número de eventos de alimentación directa y, a su vez, podrían luchar por el alimento provisto por los adultos. Otros estudios [35, 37] afirman que la alimentación directa es una condición necesaria, pero no es el único factor que estimula el comportamiento agresivo.

4.5 Éxito reproductivo

La pérdida de polluelos fue baja (20%), incluso menor que lo encontrado hace aproximadamente 20 años en la misma colonia de anidación [22], cuando las pérdidas de polluelos ascendieron a 40.1%. Es probable que para la temporada en la que se hizo el presente estudio, la disponibilidad de alimento y las condiciones ambientales fueron favorables como para presentar un bajo número de pérdidas. Se conoce que el éxito reproductivo puede variar debido a la disponibilidad de alimento [2, 48] y en esta colonia se ha encontrado que puede verse afectado por variables medioambientales [8]. El mayor número de pérdidas en los polluelos se presentó en las primeras etapas del desarrollo, lo

cual es consistente con los estudios de Schreiber [48], Montgomery & Martínez [39] y Falk [22].

En otras colonias de anidación, la pérdida de polluelos de *P. occidentalis* ha sido mayor. En la costa de Florida, la pérdida fue de 48% [48] y en la isla Taboga la pérdida de polluelos en las primeras etapas del desarrollo fue de 36% [39]. En la isla Isabel, México, más de la mitad de los polluelos muertos examinados presentaron heridas de picotazos [43], lo que se atribuye al fratricidio y Ploger [44] encontró que este fenómeno fue la causa del 30% de las muertes de los polluelos, mientras que en la colonia del PNN Gorgona correspondió a 21%.

5 Conclusiones

Los polluelos de *P. o. murphyi* en la colonia de anidación del PNN Gorgona se caracterizaron por tener pocas interacciones agresivas en los eventos de alimentación. La conducta agresiva entre polluelos se vio afectada por la etapa de desarrollo, con una mayor proporción de eventos agresivos en nidadas en la etapa de desarrollo tres: casi diez veces más probabilidad de manifestar agresión. Sobre el método de alimentación, se evidenció una transición del método indirecto al método directo con el desarrollo. La alimentación directa desencadenó la mayor incidencia de agresiones, lo que apoya la hipótesis del método de alimentación y comprueba un efecto de esta variable sobre la conducta agresiva de los polluelos.

El tamaño de nidada y la cantidad de alimento no afectaron la incidencia del comportamiento agresivo en las primeras etapas de su desarrollo. Contrario a la hipótesis del tamaño de nidada, la agresión no varió entre nidadas de dos y tres polluelos. La hipótesis de la cantidad de alimento tampoco fue apoyada al encontrar que la incidencia de agresión fue similar entre los eventos con bajas y altas cantidades de alimento.

Es necesario incluir en futuros estudios otras variables que puedan afectar la incidencia de agresión en la especie; p. e., los niveles hormonales, el desarrollo motriz y el sexo de los polluelos, con el objeto entender integralmente este comportamiento. Se sugiere utilizar el método de regresión logística para integrar el mayor número de variables que explique el fenómeno del comportamiento en las especies.

Agradecimientos

Agradecemos a los revisores del manuscrito, al Dr. Humberto Álvarez-López por sus sugerencias, a la Asociación Calidris por la financiación de esta investigación, y a Andrés Salamanca por su asistencia en campo. Finalmente, al Departamento de Biología de la Universidad del Valle.

Referencias bibliográficas

- [1] Allee, W. C., Collias, N. E. & C. Z. Lutherman. 1939. Modification of the Social Order in Flocks of Hens by the Injection of Testosterone Propionate. *Physiological Zoology* 12 (4): 412-440.

- [2] Anderson, D. W., Franklin, G. & K. F. Mais. 1982. Brown Pelicans: Influence of Food Supply on Rreproduction. *Oikos* 39 (1): 23-31.
- [3] Archawaranon, M., Dove L. & R. H. Wiley. 1991. Social Inertia and Hormonal Control of Aggression and Dominance in White-throated Sparrows. *Behaviour* 118 (1/2): 42-65.
- [4] Barrios, L. M. & M. López-Victoria (Eds). 2001. Gorgona Marina: contribución al conocimiento de una isla única. Invemar, Serie Publicaciones Especiales No. 7. Santa Marta-Colombia. 160 p.
- [5] Bennett, M. A. 1940. The Social Hierarchy in Rings. II. The Effect of Treatment with Testosterone Propionate. *Ecology* 21 (2): 148-165.
- [6] Blas, J., Baos B. R., Bortolotti G. R., Marchant, T. A. & F. Hiraldo. 2006. Age-related Variation in the Adrenocortical Response to Stress in Nestling White Storks (*Ciconia ciconia*) Supports the Developmental Hypothesis. *General and Comparative Endocrinology* 148: 172–180.
- [7] Burke, V. E. & L. H. Brown. 1970. Observations on the Breeding of the Pink-backed Pelican *Pelecanus rufescens*. *Ibis* 112: 499-511.
- [8] Cadena, L. G. 2004. Distribución, abundancia y reproducción de las aves marinas (pelecaniformes) en el Parque Nacional Natural Gorgona durante el año 2003. Tesis de pregrado. Cali, Colombia. Universidad del Valle, Facultad de Ciencias. 49 p.
- [9] Cash, K. & R. Evans. 1987. The Occurrence, Context and Functional Significance of Aggressive Begging Behaviours in Young American White Pelicans. *Behaviour* 102 (1/2): 119-128.
- [10] Chapman, F. M. 1908. *Camps and Cruises of an Ornithologist*. New York, D. Appleton and Co. 432p.
- [11] Cook, M. I., Monaghan, P. & M. D. Burns. 2000. Effects of Short-term hunger and Competitive Asymmetry on Facultative Aggression in Nestling Black Guillemots *Cepphus grylle*. *Behavioral Ecology* 11: 282–287.
- [12] Cooper, J. 1980. Fatal Sibling Aggression in Pelicans: A review. *Ostrich* 51: 173-186.
- [13] Creighton, J. & D. Schnell. 1996. Proximate Control of Siblicide in Cattle Egrets: A test of the Food-amount Hypothesis. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 38 (6): 371–377.
- [14] David, S. & M. Berril. 1987. Siblicidal Attacks by Great Blue Heron, *Ardea Herodias*, Chicks in a Southern Ontario Heronry. *Canadian Field-Naturalist* 101:105-107.

- [15] Drummond, H., E. Gonzalez, & J. L. Osorno. 1986. Parent-offspring Cooperation in the Blue-footed Booby (*Sula nebouxii*): Social Roles in Infanticidal Brood Reduction. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 19: 365-372.
- [16] Drummond, H. & García-Chavelas. 1989. Food Shortage Influences Sibling Aggression in the Blue-footed Booby. *Animal Behaviour* 37: 806–819.
- [17] Drummond, H. & J. L. Osorno. 1992. Training Siblings to be Submissive Losers: Dominance Between Booby Nestlings. *Animal Behaviour* 44: 881-893.
- [18] Drummond, H. 2001. A Reevaluation of the Role of Food in Broodmate Aggression. *Animal Behaviour* 61: 517–526.
- [19] Drummond, H. 2001. The Control and Function of Agonism in Avian Broodmates. Págs. 261-301 en: *Advances in the Study of Behavior*. Vol. 30. (Ed. by J. S. Rosenblatt, P. J. B. Slater & C. T. Snowdon). New York: Academic Press.
- [20] Drummond, H. 2006. Dominance in Vertebrate Broods and Litters. *Quarterly Review of Biology* 81: 3-32.
- [21] Drummond, H. & C. Rodríguez. 2009. No reduction in Aggression after Loss of a Broodmate: a Test of the Brood Size Hypothesis. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 63: 321–327.
- [22] Falk-Fernandez, P. 1994. Variación poblacional y aspectos del ciclo reproductivo del pelicano (*Pelecanus occidentalis murphyi*) en el Parque Nacional Natural Isla Gorgona. Tesis de pregrado. Cali, Colombia. Universidad del Valle, Facultad de Ciencias. 76 p.
- [23] Fujioka, M. 1985. Sibling Competition and Siblicide in Asynchronously-hatching Broods of the Cattle Egret *Bubulcus ibis*. *Animal Behaviour* 33:1228-1242.
- [24] Fujioka, M. 1985. Food Delivery and Sibling Competition in Experimentally Even-aged Broods of the Cattle Egret. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 17: 67-74.
- [25] Gonzalez-Voyer, A., Székely, T. & Drummond H. 2007. Why do some siblings attack each other? Comparative analysis of aggression in avian broods. *Evolution* 61 (8): 1946-1955.
- [26] Instituto Geográfico Agustín Codazzi. 1988. Suelos y bosques de Colombia. Subdirección Agroecológica. Bogotá, Colombia. 135 p.
- [27] King, M. G. 1965. Disruptions in the Pecking Order of Cockerels Concomitant with Degrees of Accessibility to Feed. *Animal Behaviour* 13 (4): 504-506.
- [28] Kitaysky, A. S., Kitaiskaia, E. V., Piatt, J. F. & J.C. Wingfielda. 2003. Benefits and Costs of Increased Levels of Corticosterone in Seabird Chicks. *Hormones and Behavior* 43: 140–149.

- [29] Kruijt, J. P. 1964. Ontogeny of Social Behaviour in Burmese red Jungle Fowl (*Gallus gallus spadiceus*) Bonnaterre. Behaviour 12: 1-201.
- [30] Machmer, M. M. & Ydenberg, R. C. 1998. The Relative Roles of Hunger and Size Asymmetry in Sibling Aggression between Nestling Ospreys, *Pandion haliaetus*. Canadian Journal of Zoology 76 (1): 181-186.
- [31] Martínez, M. L. 1983. Biología reproductiva de *P. occidentalis* en relación con el afloramiento de la bahía de Panamá. Tesis de pregrado. Cali, Colombia. Universidad del Valle, Facultad de Ciencias.
- [32] Mock, D. W. 1984. Siblicidal Aggression and Resource Monopolization in Birds. Science 225 (4663): 731-733.
- [33] Mock, D. W. 1985. Siblicidal Brood Reduction: the Prey-size Hypothesis. The American Naturalist 125 (3): 327-343.
- [34] Mock, D. W., H. Drummond & H. Stinson. 1990. Avian Siblicide. American Scientist 78 (5): 438-449.
- [35] Mock, D. W., T. C. Lamey & B. J. Ploger. 1987. Proximate and Ultimate Roles of Food Amount in Regulating Egret Sibling Aggression. Ecology 68 (6): 1760-1772.
- [36] Mock, D. W. & T. C. Lamey. 1991. The Role of Brood Size in Regulating Egret Sibling Aggression. American Naturalist 138:1015-1026.
- [37] Mock, D. W. & Parker, G. A. 1997. The Evolution of Sibling Rivalry. Oxford, Oxford University Press. 464p.
- [38] Mock, D. W. & B. J. Ploger. 1987. Parental Manipulation of Optimal Hatch Asynchrony in Cattle Egrets: An experimental Study. Animal Behaviour 35: 150-160.
- [39] Montgomery, G. & M. Martínez. 1984. Timing of Brown Pelican Nesting on Taboga Island in Relation to Upwelling in the Bay of Panama. Colonial Waterbirds 7: 10-21.
- [40] Montgomery, D., Peck, A. & G. Vining. 2002. Introducción al análisis de regresión lineal. Primera edición. México. 612 p.
- [41] Osorno, J. L. & H. Drummond. 1995. The Function of Hatching Asynchrony in the Blue-footed Booby. Behavioral Ecology and Sociobiology 37:265-273.
- [42] Osorno, J. L. & H. Drummond. 2003. Is Obligate Siblicidal Aggression Food Sensitive? Behavioral Ecology and Sociobiology 54 (6): 547-554.

- [43] Pinson & Drummond. 1993. Brown Pelican Siblicide and the Prey-size Hypothesis. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 32 (2): 111-118.
- [44] Ploger, B. 1992. Proximate and Ultimate Causes of Brood Reduction in Brown Pelicans (*Pelecanus occidentalis*). Tesis de maestría. Gainesville. University of Florida. 196 p.
- [45] Ploger, B. 1997. Does Brood Reduction Provide Nestling Survivors with a Food Bonus? *Animal Behaviour* 54: 1063-1076.
- [46] Ploger, B. & D. W. Mock. 1986. Role of Sibling Aggression in Food Distribution to Nestling Cattle Egrets (*Bubulcus ibis*). *The Auk* 103 (4): 768-776.
- [47] Schreiber, R. W. 1977. Maintenance Behavior and Communication in the Brown Pelican. *American Ornithologists' Union. Ornithological Monographic* 22: 1-75.
- [48] Schreiber, R. W. 1979. Reproductive Performance of the Eastern Brown Pelican, *Pelecanus Occidentalis*. *Natural History Museum. Los Angeles County. Contributions in Science* 317: 1-43.
- [49] Tarlow, E. M., Wikelski, M. & D. J. Anderson. 2001. Hormonal Correlates of Siblicide in Galápagos Nazca Boobies. *Hormones and Behavior* 40: 14–20.

Dirección de las Autoras

Esther Viviana Vallejo-Santamaría
Departamento de Biología, Universidad del Valle - Cali, Colombia
viviana.vallejo@correounivalle.edu.co

Lorena Cruz-Bernate
Departamento de Biología, Universidad del Valle - Cali, Colombia
lorena.cruz@correounivalle.edu.co