
EL HORNERO

REVISTA DE ORNITOLOGÍA NEOTROPICAL



Establecida en 1917
ISSN 0073-3407

Publicada por Aves Argentinas/Asociación Ornitológica del Plata
Buenos Aires, Argentina

Factores que afectan el éxito reproductivo y la calidad de la nidada del Pingüino Patagónico (*Spheniscus magellanicus*) en el Canal Beagle, Tierra del Fuego, Argentina.

Scioscia, G.; Raya Rey, A.; Favero, M.;
Schiavini, A.
2010

Cita: Scioscia, G.; Raya Rey, A.; Favero, M.; Schiavini, A. (2010) Factores que afectan el éxito reproductivo y la calidad de la nidada del Pingüino Patagónico (*Spheniscus magellanicus*) en el Canal Beagle, Tierra del Fuego, Argentina. . *Hornero* 025 (01) : 017-025

FACTORES QUE AFECTAN EL ÉXITO REPRODUCTIVO Y LA CALIDAD DE LA NIDADA DEL PINGÜINO PATAGÓNICO (*SPHENISCUS MAGELLANICUS*) EN EL CANAL BEAGLE, TIERRA DEL FUEGO, ARGENTINA

GABRIELA SCIOSCIA^{1,2,4}, ANDREA RAYA REY², MARCO FAVERO¹ Y ADRIÁN SCHIAVINI^{2,3}

¹ *Facultad de Ciencias Exactas y Naturales, Universidad Nacional de Mar del Plata, Funes 3250, 7600 Mar del Plata, Buenos Aires, Argentina.*

² *Centro Austral de Investigaciones Científicas (CADIC), CONICET, B. Houssay 200, V9410CAB Ushuaia, Tierra del Fuego, Argentina.*

³ *Wildlife Conservation Society, 2300 Southern Boulevard, 10460 Bronx, Nueva York, EEUU.*

⁴ *gscioscia@cadic.gov.ar*

RESUMEN.— En este estudio se estimó la duración de los viajes de alimentación y el tamaño corporal de machos y hembras del Pingüino Patagónico durante el período reproductivo en una colonia del Canal Beagle, Tierra del Fuego, y se determinaron las implicancias de estos parámetros sobre el éxito reproductivo y la calidad de la nidada. La duración de los viajes difirió significativamente entre sexos y entre las distintas etapas reproductivas. Las hembras realizaron viajes más extensos que los machos durante la etapa de incubación. Esto podría deberse a diferencias en las reservas corporales y en capacidades de alimentación relacionadas con su condición corporal. En ambos sexos, los viajes realizados durante la etapa de incubación fueron más prolongados, mientras que los realizados durante el cuidado temprano de pichones fueron más cortos. Los viajes de alimentación tuvieron menor duración cuando los pichones eran más pequeños y necesitaban de un mayor cuidado parental. Se registró un alto valor de éxito reproductivo (1.51 pichones por nido) comparado con el de colonias de las Islas Malvinas y Punta Tombo. Estos resultados podrían explicarse por diferencias en la disponibilidad de alimento en aguas cercanas a la colonia. El tamaño corporal de los padres no se relacionó con el éxito reproductivo. No obstante, las hembras con mayor tamaño corporal produjeron pichones de mayor tamaño al comienzo de la muda y nidadas de mayor calidad. La correlación positiva entre el tamaño de la hembra y el tamaño de los pichones al comienzo de la muda sugiere un aporte importante de las hembras en el desarrollo del pichón.

PALABRAS CLAVE: *Canal Beagle, éxito reproductivo, sexo, Spheniscus magellanicus, tamaño corporal parental, viajes de alimentación.*

ABSTRACT. FACTORS AFFECTING REPRODUCTIVE SUCCESS AND CLUTCH QUALITY OF MAGELLANIC PENGUIN (*SPHENISCUS MAGELLANICUS*) IN THE BEAGLE CHANNEL, TIERRA DEL FUEGO, ARGENTINA.— The aim of this work was to study foraging trip duration and body size of male and female Magellanic Penguins during the breeding season and to determine the association of these parameters with both reproductive success and clutch quality in a colony located in the Beagle Channel, Tierra del Fuego. Trip duration differed significantly between sexes and between breeding stages. Females performed longer trips than males during incubation. We suggest that this could be due to differences in body reserves and foraging capabilities related with their body condition. In both sexes, foraging trips during incubation were longer than in the other stages, while the shortest trips were observed during early chick rearing. Trips were shorter when chicks were smaller and required greater parental care. A high value of reproductive success (1.51 chicks per nest) was recorded in comparison to that observed in colonies from the Malvinas Islands and Punta Tombo. These results could be related to differences in food availability in nearby waters. Body size of parents was not associated with reproductive success. Notwithstanding, larger females produced larger chicks at early moult and clutches of higher quality. The correlation between female body size and chick size at early moult suggests an important contribution of females on chick's development.

KEY WORDS: *Beagle Channel, foraging trips, parental body size, reproductive success, sex, Spheniscus magellanicus.*

El cuidado biparental es la norma en las aves marinas y la alimentación de los pichones constituye una parte importante de la inversión parental (Clutton-Brock 1991). No obstante, ambos sexos pueden presentar diferencias en el comportamiento de alimentación y de aprovisionamiento de los pichones (Taylor et al. 2002). En los pingüinos, la duración de los viajes de alimentación depende, entre otros factores, del momento del ciclo reproductivo (incubación o cuidado de pichones) y del tamaño del pichón (e.g., Culik et al. 1990, Williams et al. 1992, Pütz et al. 2006, Deagle et al. 2008, Raya Rey et al. 2009). La duración de los viajes de alimentación puede ser utilizada como un estimador de la distancia máxima alcanzada (Boersma et al. 2007, Boersma y Rebstock 2009) y, a su vez, esta distancia a las áreas de alimentación estaría relacionada con la disponibilidad de presas en las cercanías de la colonia (Radl y Culik 1999, Ainley et al. 2004, Deagle et al. 2008). La duración de los viajes de alimentación puede ser considerado un factor con implicancias en el éxito reproductivo de la especie (Boersma et al. 2007, Kato et al. 2008).

La capacidad reproductiva (en términos de éxito reproductivo) difiere entre especies y entre colonias de una misma especie en las aves marinas (Boersma et al. 1990 y referencias allí citadas, Boersma et al. 2009). La disponibilidad de alimento es uno de los factores que afecta el éxito reproductivo en estas aves (Lack 1954, Ashmole 1971, Boersma et al. 1990, Boersma 2008). A su vez, la disponibilidad y abundancia de las presas se encuentran afectadas por factores humanos como la explotación pesquera (Culik y Luna Jorquera 1997, Boersma 2008) o por factores naturales como las variaciones ambientales (Croxall et al. 2002, Boersma 2008). Además, existen factores intrínsecos de los individuos que afectan al éxito reproductivo, como la calidad del adulto (Miyazaki y Waas 2003, Watanuki et al. 2004). En el Pingüino Patagónico (*Spheniscus magellanicus*) se encontró que la calidad de los adultos al inicio de la estación reproductiva afecta tanto al éxito reproductivo como al peso de los pichones en la emancipación (Reid y Boersma 1990).

El Pingüino Patagónico se distribuye a lo largo de las costas de Chile y Argentina en los océanos Pacífico y Atlántico, incluyendo las Islas Malvinas. En Argentina, las colonias

reproductivas se encuentran desde Península Valdés (42°04'S, 63°21'O) hasta el Canal Beagle (54°54'S, 67°23'O) (Gandini et al. 1996, Schiavini et al. 2005). La estación reproductiva se extiende desde principios de septiembre hasta fines de febrero y ambos adultos comparten las tareas de incubación, cuidado de los pichones y defensa del nido (Boersma et al. 1990). La duración de los viajes de alimentación y, por lo tanto, los turnos de incubación y de cuidado de pichones realizados por machos y hembras, varían entre las distintas localidades geográficas (Boersma et al. 1990, Yorio y Boersma 1994a, Frere et al. 1996, Radl y Culik 1999, Walker y Boersma 2003, Otley et al. 2004, Wilson et al. 2005).

La colonia de Pingüino Patagónico ubicada en Isla Martillo (54°53'S, 67°34'O, Canal Beagle, Tierra del Fuego, Argentina), se encuentra en crecimiento y posee actualmente unas 2000 parejas reproductivas (Schiavini et al. 2005). Este trabajo aporta información sobre las diferencias en la duración de los viajes de alimentación entre machos y hembras y sobre la condición corporal de los adultos de Pingüino Patagónico y sus implicancias en el éxito reproductivo y la calidad de la nidada. Los objetivos fueron: (1) determinar la duración de los viajes de alimentación de machos y hembras del Pingüino Patagónico de Isla Martillo durante las distintas etapas del periodo reproductivo, (2) relacionar la duración de los viajes de alimentación con el éxito reproductivo de la colonia, y (3) evaluar el efecto del tamaño de los padres sobre la calidad de la nidada y el éxito reproductivo.

MÉTODOS

Se evaluó la duración de los viajes de alimentación de los padres de ambos sexos de Pingüino Patagónico en Isla Martillo durante la temporada reproductiva 2003-2004. Durante los períodos de incubación y cuidado temprano de pichones (hasta los 30 días de edad) la duración de los viajes se estimó a través de datos de egreso e ingreso a la colonia de individuos instrumentados con registradores de tiempo, presión de agua y luz ambiental conocidos como TDR ("Time and Depth Recorders", modelo MK9 de Wildlife Computers, EEUU). Los registradores fueron colocados a adultos reproductivos siguiendo las técnicas descritas en Wilson et al. (1997). Se coloca-

ron registradores a seis machos y nueve hembras durante el periodo de incubación y a cuatro machos y cinco hembras durante el periodo de cuidado temprano de pichones. Durante la etapa de cuidado tardío de pichones (las primeras tres semanas de enero; pichones mayores de 30 días de edad) la duración de los viajes se determinó indirectamente a partir de los periodos de ausencia en el nido de los adultos. Se marcaron 39 nidos con estacas de madera, se determinó el sexo de los adultos (según Gandini et al. 1992) y su peso. Los individuos de estos nidos fueron identificados con bandas metálicas de acero inoxidable colocadas en sus alas. Los nidos fueron revisados semanalmente durante dos días consecutivos cubriendo las horas de luz diurna. Cada nido fue visitado con una periodicidad de 2–3 h, se identificó el o los adultos presentes, la presencia de pichones, su peso y, cuando correspondía, el estado de su muda.

Se comparó la duración de los viajes de alimentación entre periodos (incubación, cuidado temprano y cuidado tardío) y entre sexos mediante un ANOVA de dos vías y comparaciones post-hoc de Tukey HSD para muestras desiguales. Para la etapa de cuidado tardío de pichones se utilizaron los viajes de 20 hembras y de 23 machos correspondientes a los 39 nidos marcados, ya que se descartaron los individuos que se repetían en las etapas de incubación y cuidado temprano de pichones y para los cuales no se obtuvo un registro completo de los periodos de ausencias durante las 48 h de observación de cada muestreo. Los datos fueron transformados logarítmicamente para cumplir con los supuestos de normalidad y homogeneidad de varianza, y luego evaluados con las pruebas de Kolmogorov-Smirnov y Barlett, respectivamente (Sokal y Rohlf 1995). Todos los valores son presentados como promedios \pm DE.

El efecto del tamaño de los padres sobre la calidad de la nidada fue evaluado mediante un Análisis de Regresión entre el tamaño corporal de los padres (índice de tamaño) y el peso del primer pichón de la nidada y la asimetría entre hermanos (medida en términos de la diferencia de peso entre hermanos, tomada como porcentaje del peso del pichón de mayor peso). Debido a que el peso es un parámetro fluctuante durante las diferentes etapas del ciclo reproductivo (Fowler et al. 1994, Walker y Boersma 2003), se utilizó un

índice de tamaño del adulto, calculado como: $IT = (\text{altura del pico} \times \text{longitud del pico}) / 1000$. Este índice (adaptado de Walker y Boersma 2003) estuvo significativamente correlacionado con el peso de los individuos (Fig. 1), por lo que podría considerarse un indicador de la calidad individual del adulto. El peso de los pichones fue tomado al comienzo y al final de la muda, cuando están cerca de su emancipación. Se establecieron dos estadios de muda: se consideró que un pichón estaba en el primer estadio de muda cuando ésta era incipiente o cuando presentaba plumón en todo el cuerpo excepto en las alas, en la cola y parcialmente en el vientre (alrededor de los 45 días de edad), y que estaba en el segundo estadio cuando la muda del dorso estaba avanzada o solo presentaba plumón en la nuca y en las axilas (aproximadamente entre los 60–70 días de edad). La asimetría entre hermanos se determinó entre el 23 de enero y el 6 de febrero, cuando la mayoría de los pichones tenía aproximadamente 60 días de edad. Se evaluó el efecto del tamaño corporal de los padres, utilizando el índice de tamaño, sobre el éxito reproductivo en 38 nidos mediante un Análisis de Regresión Logística Multinomial, considerando el número de pichones independizados por nido (0, 1 y 2).

Se comparó el éxito reproductivo de la colonia de Isla Martillo (número de pichones emancipados por pareja reproductiva de los 39 nidos marcados) con los valores reportados en la literatura para otras colonias de Pingüino Patagónico. Un pichón se consideró emanci-

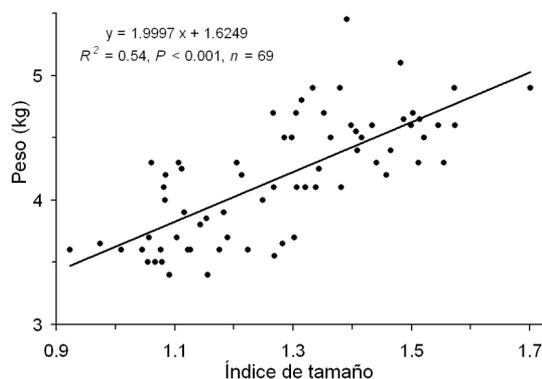


Figura 1. Análisis de Regresión entre el índice de tamaño y el peso (medido entre el 19 de diciembre y el 3 de enero) de los adultos de Pingüino Patagónico (*Spheniscus magellanicus*) de la colonia de Isla Martillo, Canal Beagle, Tierra del Fuego.

pado si fue visto vivo después del 10 de enero, no fue encontrado muerto durante muestreos posteriores y había pesado al menos 1.8 kg la última vez que fue visto (Boersma et al. 1990).

RESULTADOS

Se analizaron 287 viajes de alimentación durante las etapas de incubación (30 de machos y 49 de hembras), cuidado temprano (54 de machos y 81 de hembras) y cuidado tardío de pichones (41 de machos y 32 de hembras). La duración de los viajes de alimentación difirió significativamente entre sexos y entre etapas, resultando no significativa la interacción (sexo: $F_{1,61} = 8.564$, $P = 0.005$; etapa: $F_{2,61} = 20.365$, $P < 0.001$; interacción: $F_{2,61} = 2.006$, $P = 0.143$; ANOVA de dos vías). En promedio, las hembras realizaron viajes significativamente más extensos durante todas las etapas (26.5 ± 14.4 h) que los machos (17.4 ± 7.9 h). Durante la etapa de incubación los viajes para ambos sexos fueron más prolongados (35.5 ± 16.7 h) que durante la etapa de cuidado temprano (11.4 ± 3.4 h) y tardío de pichones (19.6 ± 7.4 h). La diferencia fue mayor entre la etapa de incubación y las dos etapas de cuidado de pichones ($P < 0.001$,

post-hoc Tukey HSD para muestras desiguales) que entre estas dos últimas ($P < 0.05$, post-hoc Tukey HSD para muestras desiguales). Dentro de cada etapa solo existieron diferencias significativas en la duración de los viajes entre machos (23.5 ± 11.8 h) y hembras (43.5 ± 14.8 h) durante la etapa de incubación ($P < 0.05$, post-hoc Tukey HSD para muestras desiguales; Fig. 2). Para los machos no se encontraron diferencias significativas entre las tres etapas del ciclo reproductivo, mientras que las hembras realizaron viajes más extensos durante la etapa de incubación (43.5 ± 14.8 h) que durante la etapa de cuidado temprano (11.7 ± 6.9 h) y tardío (22.6 ± 7.5 h) ($P < 0.0005$ y $P < 0.01$, respectivamente; post-hoc Tukey HSD para muestras desiguales).

Los individuos de mayor tamaño criaron pichones de mejor calidad (en términos de biomasa) al principio de la muda de los pichones (Fig. 3a). Este efecto fue mayor (aproximadamente el doble) al considerar el tamaño de las hembras, en comparación a los machos ($R^2 = 0.61$ vs. $R^2 = 0.37$ para hembras y machos, respectivamente; Fig. 3a). Estas diferencias no se observaron cuando se evaluó el tamaño de machos y hembras al final de la muda de los pichones (Fig. 3b). El efecto del

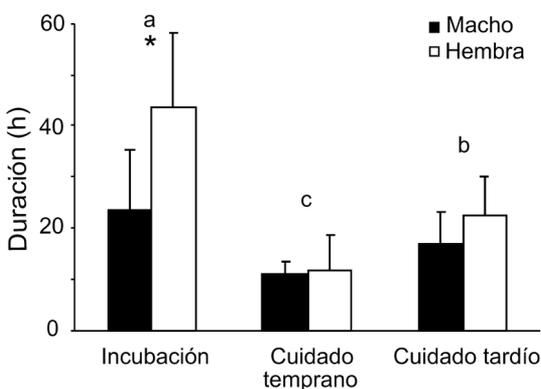


Figura 2. Duración promedio (+ DE) de los viajes de alimentación de machos (barras negras) y hembras (barras blancas) de Pingüino Patagónico (*Spheniscus magellanicus*) en la colonia de Isla Martillo (Canal Beagle, Tierra del Fuego) durante los períodos de incubación, cuidado temprano y cuidado tardío de pichones de la temporada 2003-2004. Las diferencias significativas entre sexos se muestran con un asterisco y las diferencias significativas entre períodos con distintas letras.

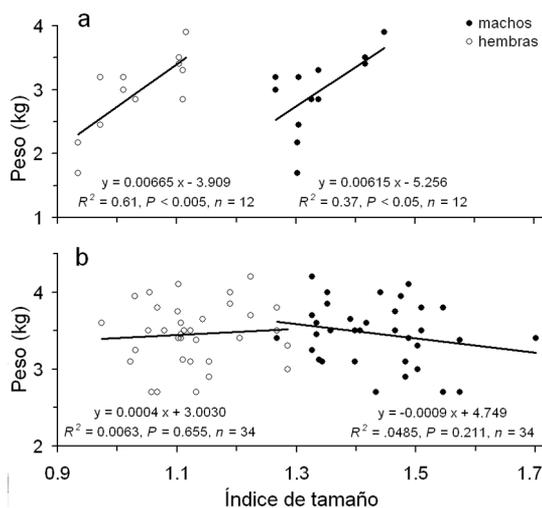


Figura 3. Análisis de Regresión entre el índice de tamaño de machos (círculos negros) y hembras (círculos blancos) de Pingüino Patagónico (*Spheniscus magellanicus*) y el peso del primer pichón de la nidada al principio (a) y al final de la muda (b) en la colonia de Isla Martillo, Canal Beagle, Tierra del Fuego.

Tabla 1. Éxito reproductivo (estimado como número de pichones emancipados por nido) y duración de los viajes de alimentación durante el período de cuidado de pichones (en días) en diferentes colonias de Pingüino Patagónico (*Spheniscus magellanicus*).

Colonia	Éxito reproductivo	Duración	Fuente
Seno Otway (sur de Chile)	1.96	0.38 ^a	Radl y Culik (1999)
Isla Magdalena (sur de Chile)	1.79	0.74 ^a	Radl y Culik (1999)
Punta Tombo (Chubut)	0.9	1.39 ^a	Walker y Boersma (2003)
Pta. Volunteer (Islas Malvinas)	0.19	1.25 ^b	Otley et al. (2004)
Isla Martillo (Tierra del Fuego)	1.51	0.75 ^b	Este estudio

^a Estimado con registradores TDR.

^b Estimado a través de monitoreo de nidos.

tamaño de los adultos sobre la asimetría entre pichones hermanos (Fig. 4) fue significativo para las hembras pero no para los machos (Fig. 4). A su vez, no se encontró un efecto significativo del tamaño corporal de los machos (Wald $\chi^2_2 = 1.47$, $P = 0.48$) ni de las hembras (Wald $\chi^2_2 = 0.62$, $P = 0.73$) sobre el éxito reproductivo. El éxito reproductivo de la colonia fue de 1.51 ± 0.64 pichones por pareja reproductiva. En la Tabla 1 se compara el éxito reproductivo y la duración de los viajes de alimentación durante el período de cuidado de pichones de la colonia de Isla Martillo con otras colonias del Pingüino Patagónico.

DISCUSIÓN

Este es el primer estudio en el que se analizan aspectos de la ecología trófica y diferencias entre sexos en una de las colonias más

australes del Pingüino Patagónico. La importancia de conocer esta información se basa en la implicancia que tienen estos parámetros sobre el éxito reproductivo de esta población en particular y para la especie en general.

Duración de los viajes de alimentación

Variabilidad a lo largo de la temporada reproductiva.— Las diferencias encontradas en la duración de los viajes de alimentación entre las distintas etapas del ciclo reproductivo concuerdan con los antecedentes descritos para la especie (Boersma et al. 1990, Walker y Boersma 2003, Otley et al. 2004, Wilson et al. 2005). La mayor longitud de los viajes durante la etapa de incubación se debe a que los adultos no están restringidos en el rango y duración del viaje por la necesidad de alimentar a sus pichones (Taylor et al. 2002). Además, durante la etapa de incubación los adultos deben restaurar su condición individual, que declina debido al ayuno durante el establecimiento del nido y la puesta de los huevos (Yorio y Boersma 1994a, Hood et al. 1998). La mayor duración de los viajes durante la etapa de cuidado tardío con respecto a la de cuidado temprano podría deberse a que los pichones necesitan mayor cantidad de alimento, ya que los pichones son más grandes y necesitan alimento con una menor frecuencia (Boersma et al. 1990). Durante la etapa de cuidado tardío la mayor demanda de alimento de los pichones se relaciona con su mayor tamaño, edad, movilidad y costos vinculados a la muda (Boersma et al. 1990, Culik et al. 1990, Wilson y Wilson 1990, Walker y Boersma 2003), así como con la menor necesidad de la presencia de los padres para defensa ante predadores.

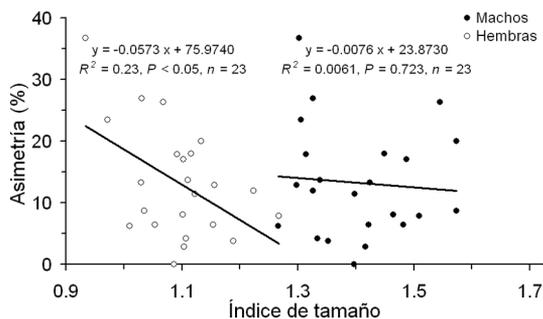


Figura 4. Análisis de Regresión entre el índice de tamaño de machos (círculos negros) y hembras (círculos blancos) de Pingüino Patagónico (*Spheniscus magellanicus*) y la asimetría entre los hermanos de la nidada en la colonia de Isla Martillo, Canal Beagle, Tierra del Fuego.

Los viajes de alimentación más extensos en las hembras de la colonia de Isla Martillo podrían explicarse por requerimientos metabólicos. Es conocido que en aves la tasa metabólica específica es inversamente proporcional al tamaño corporal (Peters 1983, Calder 1996). De este modo, se espera que las hembras requieran mayor energía y, en consecuencia, deban realizar viajes más largos para reunir el alimento necesario (Barbraud et al. 1999). Se han descrito en aves diferencias sexuales en la duración de los viajes, el uso de distintas áreas de alimentación y distinta composición de la dieta, atribuidas a diferencias en los requerimientos energéticos de machos y hembras (Volkman et al. 1980, Chappell et al. 1993, Hobson 1993, Kato et al. 1996, 2000, Clarke et al. 1998, González-Solís et al. 2000, Forero et al. 2002). En Punta Tombo (Chubut), los machos son más exitosos en capturar anchoita (*Engraulis anchoita*) y lo hacen en mayor proporción que las hembras (Forero et al. 2002), sugiriendo que presentan alguna ventaja relacionada al tamaño corporal al momento de bucear en búsqueda del alimento. Las diferencias sexuales en las estrategias de alimentación, en este estudio reflejadas como diferencias en la duración de los viajes durante la etapa de incubación, pueden además contribuir a la reducción de la competencia intraespecífica (Lewis et al. 2002, Schreiber 2002, Catry et al. 2005). Para corroborar estas hipótesis se deberían analizar otras características de la ecología de alimentación del Pingüino Patagónico, tales como el comportamiento de buceo, las áreas de alimentación y la composición de la dieta.

Comparación con otras colonias e implicancias sobre el éxito reproductivo.— Los viajes de alimentación realizados durante la incubación resultaron más cortos en Isla Martillo que los descritos para otras colonias de Argentina y Chile (Boersma et al. 1990, Wilson et al. 1995) y similares a los registrados en las colonias de las Islas Malvinas (Otley et al. 2004). Las diferencias podrían deberse a variaciones en la disponibilidad de alimento en cercanías de la colonia. Los viajes de alimentación excesivamente largos realizados por uno o ambos miembros de la pareja conllevan el riesgo de la desertión del nido debido al ayuno del otro miembro de la pareja (Yorio y Boersma 1994a, 1994b). En consecuencia, si la disponibilidad de presas cerca de la colonia es baja, los adul-

tos más tenaces al nido tendrán más posibilidades de incubar sus huevos y criar exitosamente a sus pichones. No obstante, estudios realizados en Islas Malvinas mostraron patrones contrastantes en dos colonias de la especie, donde no se comprobó una relación entre la duración de los viajes y el éxito reproductivo (Pütz et al. 2002, Otley et al. 2004). Durante el cuidado de pichones la duración de los viajes de alimentación en Isla Martillo resultó similar a la descrita para Isla Magdalena y mayor que la descrita para el fiordo Otway, en ambos casos en el sur de Chile (Radl y Culik 1999). En Punta Tombo, la duración de los viajes durante este período fue superior a la de las tres colonias mencionadas anteriormente y similar a la de Islas Malvinas (Walker y Boersma 2003, Otley et al. 2004).

El éxito reproductivo de la colonia fue similar al de las colonias del sur de Chile y mayor que el éxito en las colonias de Patagonia continental e Islas Malvinas. Al analizar la duración de los viajes y el éxito reproductivo en las diferentes colonias se puede observar una relación inversa (ver Tabla 1). Esta relación podría explicarse por la disponibilidad de presas cerca de la colonia, que es mayor donde los pingüinos realizan viajes más cortos, como fue sugerido por Radl y Culik (1999) para el sur de Chile y como se demostró para la colonia de Punta Tombo, donde la distancia de alimentación está correlacionada positivamente con la duración de los viajes y éste es un factor determinante del éxito reproductivo (Boersma y Rebstock 2009). A su vez, se ha demostrado que las distancias y la duración de los viajes de alimentación de los pingüinos están relacionadas a áreas de alta productividad con mayor densidad de presas (Boersma et al. 2009). El efecto negativo de la baja disponibilidad de presas sobre el éxito reproductivo descrito en Punta Tombo (Boersma et al. 1990) también sustentaría esta explicación.

Efecto del tamaño de los adultos sobre la calidad de la nidada y el éxito reproductivo

Las hembras de mayor tamaño produjeron pichones de mayor calidad (en términos de peso) al comienzo de la muda y nidadas de mayor calidad (con menores asimetrías entre hermanos). Los resultados sugieren que las hembras tienen mayor influencia sobre el desarrollo del pichón que los machos. La

mayor contribución de las hembras al desarrollo de los pichones podría deberse a que hembras de mayor tamaño producen huevos más grandes y, en consecuencia, pichones de mayor tamaño al momento de la eclosión (Amundsen y Stockland 1990). En el Pingüino Patagónico el tamaño de la hembra no explica el tamaño del huevo, pero se ha sugerido la existencia de influencia materna debido a una mayor contribución de hembras de mejor calidad sobre la composición de los huevos (Reid y Boersma 1990). Aunque en este trabajo el efecto de los machos resultó bajo, el peso de los machos al principio de la etapa de incubación ha sido considerado un buen estimador del éxito reproductivo (Fowler et al. 1994). Su efecto se atribuye a que padres de mejor condición física deberían invertir menos tiempo en el mar para recuperarse. En este trabajo no se utilizó al peso como indicador de la condición corporal de los adultos debido a su gran variabilidad a lo largo de la temporada (Fowler et al. 1994, Walker y Boersma 2003), pero la menor duración de los viajes de alimentación de los machos durante la incubación podría sostener esta idea.

Este estudio sugiere que el tamaño de los padres no afectó el éxito reproductivo, como se ha registrado en otros trabajos (Fowler et al. 1994). Esto podría deberse a que la disponibilidad de alimento cerca de la colonia es suficientemente alta y no se distinguen diferencias entre los padres, como sí se observarían si existiera escasez de recursos y ésta se manifestara en una competencia intraespecífica significativa. Alternativamente, el número relativamente bajo de nidos estudiados podría estar enmascarando algún efecto parental. No obstante, las distintas maneras de cuantificar la condición individual de los adultos, como diferencias en las fechas que se registran los pesos, diferentes índices de tamaño corporal y otros estimadores de la calidad de los padres (Boersma et al. 1990, Reid y Boersma 1990, Fowler et al. 1994, Walker y Boersma 2003) podrían reflejarse en resultados contrastantes.

Es notable destacar que las disparidades observadas al comienzo de la muda en el peso de los pichones dentro del ciclo reproductivo, independientemente del tamaño de los adultos, se equilibraron al final de la misma. Esto se debería a una buena disponibilidad de alimento durante la temporada estudiada. Se sabe que la condición individual de los picho-

nes puede variar dentro de una temporada por cambios en la disponibilidad de alimento en el ambiente marino (Boersma et al. 1990). La presencia de alimento de buena calidad (e.g., sardina fueguina) cerca de la colonia, aunque sea en un momento tardío de la temporada reproductiva pero previo a la independencia, alcanzaría para que los padres logren alimentar a sus pichones y éstos aumenten su peso lo suficiente como para llegar a la emancipación (Scioscia, obs. pers.). El peso relativamente similar observado al final de la muda y el valor relativamente alto observado en el éxito reproductivo (1.51 pichones por nido) durante la temporada estudiada en la colonia de Isla Martillo indicarían una elevada cantidad de alimento disponible para los pingüinos en la zona.

En conclusión, se resalta que la duración de los viajes de alimentación, en particular durante la etapa de cuidado de los pichones, puede ser utilizada como indicador de la distancia a la que se encuentran las presas de la colonia y, en consecuencia, del éxito reproductivo de la población. Se sugiere que la variación en la duración de los viajes entre sexos se debe a diferencias en las reservas corporales de los mismos y a capacidades diferenciales en el comportamiento de alimentación relacionadas con su condición corporal. En este estudio se sugiere que las hembras tienen mayor influencia que los machos en el desarrollo de los pichones. No obstante, se deberían analizar otras características de la ecología de alimentación (e.g., el comportamiento de buceo, la composición de la dieta, las tasas de aprovisionamiento y la cantidad de alimento entregado a los pichones) para evaluar fehacientemente la contribución de cada sexo al éxito reproductivo y al crecimiento de los pichones.

AGRADECIMIENTOS

Este estudio fue financiado por UNMdP (subsidio 15/E118), CONICET (PIP N° 05562) y Wildlife Conservation Society (WCS). Agradecemos a Pira Tour (Jorge Greco), Rumbo Sur y Tolkeyen por el apoyo logístico en el transporte a la isla. Al Museo Acatushun y a Natalie Goodall por brindarnos hospedaje. A todas las personas que participaron en las tareas de campo y en otros aspectos para realizar este trabajo. A Javier Calcagno por sus comentarios sobre la estadística. Esta investigación ha sido parte de la Tesis de Licenciatura de GS, realizada en la Universidad Nacional de Mar del Plata.

BIBLIOGRAFÍA CITADA

- AINLEY DG, RIBIC CA, BALLARD G, HEATH S, GAFFNEY I, KARL BJ, BARTON KJ, WILSON PR Y WEBB S (2004) Geographic structure of Adélie penguin populations: overlap in colony-specific foraging areas. *Ecological Monographs* 74:159–178
- AMUNDSEN T Y STOCKLAND JN (1990) Egg size and parental quality influence nestling growth in the Shag. *Auk* 107:410–413
- ASHMOLE NP (1971) Sea bird ecology and the marine environment. Pp. 223–286 en: FARNER DS, KING JR Y PARKES KC (eds) *Avian biology. Volume 1*. Academic Press, Nueva York
- BARBRAUD C, WEIMERSKIRCH H, ROBERTSON GG Y JOUVENTIN P (1999) Size-related life history traits: insights from a study of snow petrels (*Pagodroma nivea*). *Journal of Animal Ecology* 68:1179–1192
- BOERSMA PD (2008) Penguins as marine sentinels. *BioScience* 58:597–607
- BOERSMA PD Y REBSTOCK GA (2009) Foraging distance affects reproductive success in Magellanic penguins. *Marine Ecology Progress Series* 375:263–275
- BOERSMA PD, REBSTOCK GA, FRERE E Y MOORE SE (2009) Following the fish: penguins and productivity in the South Atlantic. *Ecological Monographs* 79:59–76
- BOERSMA PD, REBSTOCK GA, STOKES LD Y MAJLUF P (2007) Oceans apart: conservation models for two temperate penguin species shaped by the marine environment. *Marine Ecology Progress Series* 335:217–225
- BOERSMA PD, STOKES DL Y YORIO PM (1990) Reproductive variability and historical change of Magellanic Penguins (*Spheniscus magellanicus*) at Punta Tombo, Argentina. Pp. 15–43 en: DAVIS LS Y DARBY JT (eds) *Penguin biology*. Academic Press, San Diego
- CALDER WA (1996) *Size, function and life history*. Dover Publications, Nueva York
- CATRY P, PHILLIPS R Y CROXALL JP (2005) Sexual segregation in birds: patterns, processes and implications for conservation. Pp. 351–378 en: RUCKSTUHL KE Y NEUHAUS P (eds) *Sexual segregation in vertebrates: ecology of the two sexes*. Cambridge University Press, Cambridge
- CHAPPELL MA, JANES DN, SHOEMAKER VH, BUCHER TL Y MALONEY SK (1993) Reproductive effort in Adélie penguins. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 33:173–182
- CLARKE J, MANLY B, KERRY K, GARDEN H, FRANCHI E, CORSOLINI S Y FOCARDI S (1998) Sex differences in Adélie penguin foraging strategies. *Polar Biology* 20:248–258
- CLUTTON-BROCK TH (1991) *The evolution of parental care*. Princeton University Press, Princeton
- CROXALL JP, TRATHAN PN Y MURPHY EJ (2002) Environmental change and Antarctic seabird populations. *Science* 297:1509–1514
- CULIK BM Y LUNA-JORQUERA G (1997) Satellite tracking of Humboldt penguins (*Spheniscus humboldti*) in northern Chile. *Marine Biology* 128:547–556
- CULIK B, WOAKES AJ, ADELUNG D, WILSON RP, CORIA NR Y SPAIRANI HJ (1990) Energy requirements of Adélie penguin (*Pygoscelis adeliae*) chicks. *Journal of Comparative Physiology B. Biochemical, Systems, and Environmental Physiology* 160:61–70
- DEAGLE BE, GALES NJ Y HINDELL MA (2008) Variability in foraging behaviour of chick-rearing macaroni penguins *Eudyptes chrysolophus* and its relation to diet. *Marine Ecology Progress Series* 359:295–309
- FORERO MG, HOBSON KA, BORTOLOTTI GR, DONÁZAR JA, BERTELLOTTI M Y BLANCO G (2002) Food resource utilization by the Magellanic penguin evaluated through stable-isotope analysis: segregation by sex and age and influence on offspring quality. *Marine Ecology Progress Series* 234:289–299
- FOWLER GS, WINGFIELD JC, BOERSMA PD Y SOSA RA (1994) Reproductive endocrinology and weight change in relation to reproductive success in the Magellanic Penguin (*Spheniscus magellanicus*). *General and Comparative Endocrinology* 94:305–315
- FRERE E, GANDINI P Y LICHTSCHEIN V (1996) Variación latitudinal en la dieta del Pinguino de Magallanes (*Spheniscus magellanicus*) en la costa patagónica, Argentina. *Ornitología Neotropical* 7:35–41
- GANDINI P, FRERE E Y BOERSMA PD (1996) Status and conservation of Magellanic Penguins (*Spheniscus magellanicus*) in Patagonia, Argentina. *Bird Conservation International* 6:307–316
- GANDINI PA, FRERE E Y HOLIK TM (1992) Implicaciones de las diferencias en el tamaño corporal entre colonias para el uso de medidas morfométricas como método de sexado en *Spheniscus magellanicus*. *Hornero* 13:211–213
- GONZÁLEZ-SOLÍS J, CROXALL JP Y WOOD AG (2000) Sexual dimorphism and sexual segregation in foraging strategies of northern giant petrels, *Macrocectes halli*, during incubation. *Oikos* 90:390–398
- HOBSON KA (1993) Trophic relationships among high Arctic seabirds: insights from tissue-dependent stable-isotope models. *Marine Ecology Progress Series* 95:7–18
- HOOD LC, BOERSMA PD Y WINGFIELD JC (1998) The adrenocortical response to stress in incubating Magellanic penguins *Spheniscus magellanicus*. *Auk* 115:76–84
- KATO A, NISHIUMI I Y NAITO Y (1996) Sexual differences in the diet of king cormorants at Macquarie Island. *Polar Biology* 16:75–77
- KATO A, ROPERT-COUDERT Y Y CHIARADIA A (2008) Regulation of trip duration by an inshore forager, the little penguin (*Eudyptula minor*), during incubation. *Auk* 122:588–593
- KATO A, WATANUKI Y, NISHIUMI I, KUROKI M, SHAUGHNESSY P Y NAITO Y (2000) Variation in foraging and parental behaviour of king cormorants. *Auk* 117:718–730

- LACK D (1954) *The natural regulation of animal numbers*. Oxford University Press, Oxford
- LEWIS S, BENVENUTI S, DALL'ANTONIA L, GRIFFITHS R, MONEY L, SHERRATT T, WANLESS S Y HAMER K (2002) Sex-specific foraging behaviour in a monomorphic seabird. *Proceedings of the Royal Society B* 269:1687–1693
- MIYAZAKI M Y WAAS JR (2003) Correlations between body size, defensive behaviour and reproductive success in male Little Blue Penguins *Eudyptula minor*: implications for female choice. *Ibis* 145:98–105
- OTLEY HM, CLAUSEN AP, CHRISTIE DJ Y PÜTZ K (2004) Aspects of the breeding biology of the Magellanic Penguin in the Falkland Islands. *Waterbirds* 27:396–405
- PETERS RH (1983) *The ecological implications of body size*. Cambridge University Press, Cambridge
- PÜTZ K, INGHAM R Y SMITH J (2002) Foraging movements of Magellanic penguins *Spheniscus magellanicus* during the breeding season in the Falkland Islands. *Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems* 12:75–87
- PÜTZ K, RAYA REY A, HUIN N, SCHIAVINI A, PÜTZ A Y LÜTHI BH (2006) Diving characteristics of southern rockhopper penguins (*Eudyptes c. chrysocome*) in the southwest Atlantic. *Marine Biology* 149:125–137
- RADL A Y CULIK BM (1999) Foraging behaviour and reproductive success in Magellanic penguins (*Spheniscus magellanicus*): a comparative study of two colonies in southern Chile. *Marine Biology* 133:381–393
- RAYA REY A, PÜTZ K, LUNA-JORQUERA G, LÜTHI B Y SCHIAVINI A (2009) Diving patterns of breeding female rockhopper penguins (*Eudyptes chrysocome*): Noir Island, Chile. *Polar Biology* 32:561
- REID WV Y BOERSMA PD (1990) Parental quality and selection of egg size in the Magellanic Penguin. *Evolution* 44:1780–1786
- SCHIAVINI A, YORIO P, GANDINI P, RAYA REY A Y BOERSMA PD (2005) Los pingüinos de las costas argentinas: estado poblacional y conservación. *Hornero* 20:5–23
- SCHREIBER EA (2002) Climate and weather effects on seabirds. Pp. 179–215 en: SCHREIBER EA Y BURGER J (eds) *Biology of marine birds*. CRC Press, Nueva York
- SOKAL RR Y ROHLF FJ (1995) *Biometry. The principles and practice of statistics in biological research*. WH Freeman, Nueva York
- TAYLOR SS, LEONARD ML, BONESS DJ Y MAJLUF P (2002) Foraging by Humboldt penguins (*Spheniscus humboldti*) during the chick-rearing period: general patterns, sex differences, and recommendations to reduce incidental catches in fishing nets. *Canadian Journal of Zoology* 80:700–707
- VOLKMAN NJ, PRESLER P Y TRIVELPIECE W (1980) Diets of pygoscelid penguins at King George Island, Antarctica. *Condor* 82:373–378
- WALKER BG Y BOERSMA PD (2003) Diving behavior of Magellanic Penguins (*Spheniscus magellanicus*) at Punta Tombo, Argentina. *Canadian Journal of Zoology* 81:1471–1483
- WATANUKI Y, TAKAHASHI A, SATO K, KATO A Y BOST CA (2004) Inter-colony and sex differences in the effects of parental body condition and foraging effort on the brood growth of Adélie penguins. *Journal of Ethology* 22:91–98
- WILLIAMS TD, BRIGGS DR, CROXALL JP, NAITO Y Y KATO A (1992) Diving pattern and performance in relation to foraging ecology in the gentoo penguin, *Pygoscelis papua*. *Journal of Zoology* 227:211–230
- WILSON RP, PÜTZ K, PETERS G, CULIK B, SCOLARO JA, CHARRASSIN JB Y ROPERT-COUDERT Y (1997) Long-term attachment of transmitting and recording devices to penguins and other seabirds. *Wildlife Society Bulletin* 25:101–106
- WILSON RP, SCOLARO JA, GRÉMILLET D, KIERSPEL MAM, LAURENTI S, UPTON J, GALLELLI H, QUINTANA F, FRERE E, MÜLLER G, STRATEN MT Y ZIMMER I (2005) How do Magellanic penguins cope with variability in their access to prey? *Ecological Monographs* 75:379–401
- WILSON RP, SCOLARO JA, PETERS G, LAURENTI S, KIERSPEL M, GALLELLI H Y UPTON J (1995) Foraging areas of Magellanic penguins (*Spheniscus magellanicus*) breeding at San Lorenzo, Argentina, during the incubation period. *Marine Ecology Progress Series* 129:1–6
- WILSON RP Y WILSON MP (1990) Foraging ecology of breeding *Spheniscus* penguins. Pp. 181–206 en: DAVIS LS Y DARBY JT (eds) *Penguin biology*. Academic Press, San Diego
- YORIO P Y BOERSMA PD (1994a) Causes of nest desertion during incubation in the Magellanic Penguin (*Spheniscus magellanicus*). *Condor* 96:1076–1081
- YORIO P Y BOERSMA PD (1994b) Consequences of nest desertion and inattendance for Magellanic Penguin hatching success. *Auk* 111:215–218