

Tesis de Posgrado

Relevos durante la incubación y deserción de nidos : Sus efectos sobre el éxito reproductivo del pingüino de Magallanes, *Spheniscus magellanicus*.

Yorio, Pablo Martín

1991

Tesis presentada para obtener el grado de Doctor en Ciencias Biológicas de la Universidad de Buenos Aires

Este documento forma parte de la colección de tesis doctorales y de maestría de la Biblioteca Central Dr. Luis Federico Leloir, disponible en digital.bl.fcen.uba.ar. Su utilización debe ser acompañada por la cita bibliográfica con reconocimiento de la fuente.

This document is part of the doctoral theses collection of the Central Library Dr. Luis Federico Leloir, available in digital.bl.fcen.uba.ar. It should be used accompanied by the corresponding citation acknowledging the source.

Cita tipo APA:

Yorio, Pablo Martín. (1991). Relevos durante la incubación y deserción de nidos : Sus efectos sobre el éxito reproductivo del pingüino de Magallanes, *Spheniscus magellanicus*.. Facultad de Ciencias Exactas y Naturales. Universidad de Buenos Aires.
http://digital.bl.fcen.uba.ar/Download/Tesis/Tesis_2439_Yorio.pdf

Cita tipo Chicago:

Yorio, Pablo Martín. "Relevos durante la incubación y deserción de nidos : Sus efectos sobre el éxito reproductivo del pingüino de Magallanes, *Spheniscus magellanicus*.". Tesis de Doctor. Facultad de Ciencias Exactas y Naturales. Universidad de Buenos Aires. 1991.
http://digital.bl.fcen.uba.ar/Download/Tesis/Tesis_2439_Yorio.pdf

EXACTAS UBA

Facultad de Ciencias Exactas y Naturales



UBA

Universidad de Buenos Aires

UNIVERSIDAD DE BUENOS AIRES
FACULTAD DE CIENCIAS EXACTAS Y NATURALES

"RELEVOS DURANTE LA INCUBACION Y DESERCIÓN DE NIDOS: SUS EFECTOS SOBRE
EL ÉXITO REPRODUCTIVO DEL PINGUINO DE MAGALLANES
(*Spheniscus magellanicus*)".

PABLO MARTIN YORIO

DIRECTORA: P. DEE BOERSMA

Tesis.
2430
ej. 2.

Tesis presentada para optar al Título de Doctor en Ciencias Biológicas

1991

INDICE

Agradecimientos	v
Capítulo 1: INTRODUCCION GENERAL	
1.1 Introducción General	
Capítulo 2: DESERCIÓN DE NIDOS EN LAS AVES MARINAS	6
2.1 Introducción	7
2.2 Deserción temporal y permanente	7
2.3 Causas últimas y próximas de la deserción de nidos	10
2.3.1 Porqué desertar?.	10
2.3.2 Costos y beneficios de la deserción	11
2.3.3 Causas proximales de la deserción de nidos	12
2.4. Factores causantes de la deserción	13
2.4.1 Escasez de alimento	13
2.4.2 Comportamiento	14
2.4.3 Condiciones climáticas	16
2.4.4 Infestaciones de ectoparásitos .	16
2.4.5 Depredación	17
2.4.6 Perturbaciones humanas	18
2.4.7 Edad y experiencia .	19
2.5 Discusión	. 20
2.6 Resumen .	. 24

Capítulo 3: BIOLOGIA GENERAL DEL PINGUINO DE MAGALLANES .	25
3.1 El pingüino de Magallanes .	26
3.2 Area de estudio: colonia de Punta Tombo	27
3.3 Ciclo reproductivo	28
3.4 Selección de territorios y formación de la pareja	29
3.5 Nidos	30
3.6 Puesta e incubación .	30
3.7 Pichones	31
3.8 Alimentación	32
3.9 Causas de mortalidad	32
3.10 Migración .	33
3.11 Conservación .	33
Capítulo 4: DESERCIÓN DE NIDOS DURANTE LA INCUBACION EN EL PINGUINO DE MAGALLANES .	35
4.1 Introducción	36
4.2 Métodos .	38
4.3 Definiciones y análisis de los datos	39
4.4 Resultados .	. 41
4.4.1 Tasa de deserción	. 41
4.4.2 Patrón temporal de deserción	42
4.4.3 Hipótesis de relevo de nidos	42
4.4.4 Hipótesis de la condición física	44
4.4.5 Factores ambientales que afectan la deserción .	45
4.4.6 Perturbación por la investigación .	46
4.5 Discusión	46

Capítulo 5: CONSECUENCIAS DE LA DESERCIÓN Y LA FALTA DE ATENCIÓN DE LOS NIDOS EN EL ÉXITO DE ECLOSIÓN DEL PINGÜINO DE MAGALLANES	53
5.1 Introducción	
5.2 Métodos	55
5.3 Resultados	57
5.3.1 Éxito de eclosión	57
5.3.2 Deserción y pérdida de huevos	59
5.4 Discusión	61
Capítulo 6: COORDINACIÓN DE LOS RELEVOS DURANTE LA ECLOSIÓN Y MORTALIDAD DE PICHONES	64
6.1 Introducción	65
6.2 Métodos .	66
6.3 Resultados	67
6.3.1 Coordinación de los relevos y mortalidad de pichones.	67
6.3.2 Causas del retraso: retraso, deserción o mortalidad?.	68
6.3.3 Causas de mortalidad de los pichones	68
6.4 Discusión	69
Capítulo 7: EFECTOS DE LA PERTURBACIÓN HUMANA SOBRE EL COMPORTAMIENTO Y EL ÉXITO REPRODUCTIVO DEL PINGÜINO DE MAGALLANES	72
7.1 Introducción	73
7.2 Métodos .	75
7.2.1 Perturbación y comportamiento	75
a) Experiencia 1	75

b) Experiencia 2 .	78
7.2.2 Observaciones generales sobre comportamiento	79
7.2.3 Exito reproductivo	79
7.3 Resultados .	. 80
7.3.1 Perturbación y comportamiento	. 80
a) Experiencia 1	80
b) Experiencia 2 .	. 81
7.3.2 Observaciones generales	. 81
7.3.4 Exito reproductivo .	. 83
7.4 Discusión	. 83
Capítulo 8: RESUMEN Y CONCLUSIONES .	88
8.1 Resumen y conclusiones .	. 89
REFERENCIAS	92

AGRADECIMIENTOS

Deseo expresar mi agradecimiento a todos los que en alguna medida colaboraron con la realización de esta tesis:

- A Dee Boersma, por su dirección y apoyo durante el desarrollo de esta tesis.
- A William Conway, por su apoyo a lo largo de todos estos años.
- A Wildlife Conservation International, Sociedad Zoológica de Nueva York, por proveer los fondos para la realización de este estudio.
- Al Organismo Provincial de Turismo de la Provincia del Chubut, por los permisos para desarrollar este estudio en la reserva Provincial de Punta Tombo.
- A Sonia de Bary, Dianne Decker, Esteban Frere, Gene Fowler, Patricia Gandini, Liz Grey, Anne Handley, Mary Hogg, Arthur Kettle, Amy MacKendry, Alberto Neira, Alberto Sosa, David Stokes, Scott Swann y Silvia Villarreal, por su colaboración en el trabajo de campo a lo largo de los ocho años del estudio.
- A Dee Boersma, William Conway, Sonia de Bary, Gene Fowler, Esteban Frere, Patricia Gandini, Martha Groom, Ellen Gryj, Jon Herron, Arthur Kettle, Nancy Langston, Robert Podolski, Sievert Rowher y David Stokes, por la lectura y crítica de distintas partes de esta tesis.

CAPITULO I

INTRODUCCION GENERAL

1.1 Introducción General

En muchas especies de aves la participación de ambos padres es esencial para poder criar exitosamente a sus pichones (Lack 1968, Wittemberger 1979, Oring 1982). En las aves marinas ambos sexos participan en la incubación y en la alimentación de los pichones. La ventaja del comportamiento parental compartido es que los huevos y pichones se encuentran cuidados en prácticamente todo momento por uno de los padres, quienes les proveen la temperatura adecuada durante la incubación, previenen su exposición a las condiciones climáticas extremas, los protegen contra los depredadores y los proveen de alimento (White and Kinney 1974).

Sin embargo, en muchas especies los padres dejan solos sus huevos o pichones por distintos períodos de tiempo. Estos abandonos son muy frecuentes en las aves marinas, resultando en general en la reducción del éxito reproductivo debido a la exposición de los huevos o pichones. En muchos casos, los padres abandonan permanentemente los huevos. Las razones propuestas para explicar la ocurrencia de este comportamiento aparentemente inapropiado son varias, aunque los mecanismos proximales que lo determinan han sido poco estudiados.

Uno de los principales factores causantes de la deserción de huevos en muchas especies es la mala coordinación de las actividades de la pareja durante la incubación, resultando en una disminución del éxito reproductivo. Por ejemplo, si un ave no regresa a tiempo para relevar a su pareja, el ave que se encuentra

incubando se enfrenta con dos alternativas: puede prolongar su estadía en el nido o partir dejando los huevos y pichones sin protección. Ambos comportamientos tienen sus costos. Por un lado, el quedarse implica costos fisiológicos para el ave, ya que tiene que ayunar mientras se encuentra en el nido o, si tiene pichones, no puede ir en busca de alimento para ellos. Por otro lado, si deja el nido para ir a alimentarse o para buscar alimento para sus pichones, los huevos o pichones quedan expuestos y disminuyen sus probabilidades de supervivencia. Por lo tanto, para las especies con cuidado parental compartido, el comportamiento de un ave puede afectar la decisión de su pareja y disminuir el éxito reproductivo.

Se esperaría que los efectos negativos de una falta de sincronización en el relevo del nido y la deserción resultante sean más frecuente en especies de aves marinas con turnos de incubación extensos, baja frecuencia de alimentación de los pichones y sujetos a una alta variabilidad en la disponibilidad de alimento. El pingüino de Magallanes (*Spheniscus magellanicus*) posee estas características, siendo un buen sujeto para analizar la relación entre el éxito reproductivo, las consecuencias de una mala coordinación de las actividades parentales y la ocurrencia de la deserción de nidos. A pesar de no haber sido analizado en detalle, la asincronía en el relevo de nidos y la deserción de nidos subsiguiente han sido sugeridas como las causas principales de la disminución en el éxito de eclosión del pingüino de Magallanes en Punta Tombo, Chubut (Scolaro 1984a).

Luego de presentar una revisión de los factores proximales que pueden causar la deserción del nido en las aves marinas, y de discutir su relación con los costos reproductivos (Capítulo 2), analizo en los siguientes capítulos la relación entre las actividades de incubación, la deserción de nidos y la pérdida de huevos o pichones en el pingüino de Magallanes en Punta Tombo. En el Capítulo 3 presento un breve resumen de la ecología reproductiva del pingüino de Magallanes y una descripción del área de estudio. En el Capítulo 4 analizo la frecuencia de deserción de nidos durante la incubación y sus causas, evaluando la importancia de la coordinación en las actividades de incubación en su determinación. Testeo la validez de la "hipótesis de relevo del nido" (Davis 1982) como explicación de la ocurrencia de la deserción de nidos en el pingüino de Magallanes y evalúo su importancia relativa en relación con otras causas de deserción.

El éxito de eclosión podría verse afectado tanto por la deserción permanente del nido como por el incremento en la tasa de depredación y mortalidad embrionaria de los huevos abandonados temporalmente. En el Capítulo 5 cuantifico los efectos de la deserción sobre el éxito de eclosión y su importancia relativa en relación al resto de los factores que determinan la pérdida de huevos. En particular cuantifico la interacción entre el abandono temporal de los huevos y la depredación y mortalidad embrionaria.

Durante la última parte de la incubación los turnos son de pocos días, por lo que se esperaría que unos días de retraso no afecten en forma importante la tasa de deserción de nidos. Sin

embargo, debido a que los pichones deben ser alimentados en cuanto eclosionan un retraso en el relevo podría afectar la supervivencia de los mismos. En el Capítulo 6 analizo las consecuencias de la asincronía en los relevos durante el período de eclosión, evaluando su importancia en la determinación de la deserción de nidos y la mortalidad de pichones durante sus primeros días de vida.

Finalmente, analizo algunos aspectos relacionados con el manejo y la conservación del pingüino de Magallanes. Debido al aumento en los últimos años de las visitas a las colonias de pingüinos, la relación entre la deserción, la depredación y la perturbación humana tiene importantes derivaciones para la conservación y manejo del pingüino de Magallanes. La deserción de nidos debida a la perturbación humana ha sido descrita para el pingüino de Magallanes en la colonia de Punta Tombo y ha resultado en muchos casos en la depredación de huevos por parte de especies oportunistas. En el último capítulo (Capítulo 7) analizo los efectos de las visitas sobre el comportamiento y el éxito reproductivo del pingüino de Magallanes. Cuantifico la frecuencia de deserción de nidos debido a la perturbación humana y las diferencias de comportamiento entre los pingüinos que anidan en áreas afectadas al turismo y áreas no visitadas por la gente.

CAPITULO II

DESERCION DE NIDOS EN LAS AVES MARINAS

2.1 Introducción

La deserción de nidos es un comportamiento frecuente en las aves (Mock 1984) (Tabla 2.1.1). Tanto los costos y los beneficios asociados a la deserción como los motivos de la variación en su ocurrencia entre las distintas especies de aves marinas han sido poco examinados. La asociación de factores ambientales con las características de la historia de vida de la especie parece ser importante para poder predecir tanto el patrón temporal de ocurrencia como la duración de la ausencia de las aves del nido. En este capítulo presento una revisión de los factores proximales sugeridos como causantes de la deserción de nidos en las aves marinas y discuto su relación con los costos reproductivos. Finalmente, presento algunas consideraciones de manejo y conservación derivadas de las consideraciones teóricas expuestas.

2.2 Deserción temporal y permanente

Los períodos de ausencia del nido son comunes en la mayoría de las aves, ya que existe un compromiso entre la atención de los padres en el nido y el mantenimiento individual (Martin 1987). Muchas veces, las aves se ven forzadas a dejar sus huevos o pichones sin protección en respuesta a las demandas energéticas. La duración de estas ausencias puede ser variable, desde algunos minutos en los Passeriformes (Drent 1975) hasta varios días en

Tabla 2.1: Ejemplos de deserción de nido en diferentes familias de aves. La lista no pretende ser exhaustiva, sino que intenta mostrar la generalidad de este fenómeno dentro de la Clase Aves.

ORDEN Y FAMILIA	REFERENCIA
Podicipediformes	
Podicipedidae (macaes)	Nuechterlein y Johnson 1981
Procellariiformes	
Diomedeidae (albatros)	Fisher 1971, Boersma 1982
Procellariidae (petreles)	Harris 1969
Hydrobatidae (petreles de las tormentas)	Johnstone y Davis 1990
Sphenisciformes	
Spheniscidae (pingüinos)	Boersma 1976, Davis 1982
Pelecaniformes	
Phaethontidae (rabiјuncos)	Phillips 1987
Sulidae (pigueros)	Nelson 1978
Pelecanidea (pelicanos)	Knopf 1979, Duffy 1983b
Phalacrocoracidae (cormoranes)	Crawford et al. 1986
Ciconiiformes	
Ardeidae (garzas)	Werschkul 1979
Ciconiidae (cigüeñas)	Kahl 1964
Anseriformes	
Anatidae (patos, cisnes y gansos)	MacInnes et al. 1974 Braithwaite 1982 Armstrong y Robertson 1988
Falconiformes (rapaces)	
Falconidae	Cave 1968
Accipitridae	Snyder et al. 1989
Strigiformes	
Strigidae (lechuzas)	Southern 1970, Village 1981
Gruiformes	
Gruidae (grullas)	Miller 1973
Charadriiformes	
Laridae (gaviotas)	Anderson 1989
Sternidae (gaviotines)	Nisbet y Welton 1984
Stercoraridae (skúas)	Young 1963
Apodiformes	
Trochilidae (colibríes)	Calder 1973
Passeriformes	
Cisticolidae	O'Connor 1984
Corvidae	Ueda 1987
Paridae	Clark y Gabaldon 1979 Eguchi 1980

muchos Procelariiformes (Boersma 1982). El caso extremo es la deserción permanente del nido.

A pesar que la deserción implica por lo general un abandono permanente de las crías, el término "deserción" ha sido utilizado para describir tanto el abandono temporal como el permanente del nido, huevos o pichones. Por lo general, el término ha sido utilizado sin tener en cuenta si las crías sobreviven al periodo de ausencia de sus padres. El tiempo que las aves dejan a sus crías sin atención es importante en la determinación de sus consecuencias. Un abandono temporal del nido puede ser igual de costoso para las aves reproductoras que uno permanente, ya que la exposición de las crías resulta en un aumento en los riesgos de perderlas a la depredación, a las temperaturas extremas o a la muerte por inanición. Se ha comprobado en varias especies de aves marinas que los huevos y pichones que son dejados solos son susceptibles al estrés por calor (Hunt 1972, Howell et al. 1974), al estrés por frío (Beck y Brown 1972) y a la depredación (Drent 1970, Davis y Dunn 1976, Ollason y Dunnet 1980). Por lo tanto, incluso las ausencias breves del nido pueden ser negativas para el éxito reproductivo ya que pueden tener las mismas consecuencias que una deserción permanente.

Se ha observado, por ejemplo, que la mortalidad de huevos en el rabijunco de cola blanca (*Phaeton lepturus*) puede ocurrir cuando los huevos son abandonados brevemente como consecuencia de las altas temperaturas tropicales (Phillips 1987). Los huevos del pinguino de Magallanes pueden sobrevivir varios días de abandono (ver Capítulo 5); sin embargo, los huevos expuestos tienen

una mayor probabilidad de ser depredados que los huevos protegidos por los padres (ver Capítulo 5). Para la mayoría de las especies, la duración y la frecuencia de la falta de atención en el nido puede variar desde eventos breves y aislados hasta eventos repetidos o la deserción permanente del nido. Los costos para el ave reproductora van a depender de la longitud y frecuencia de estas ausencias del nido.

Las consecuencias también van a depender de la historia natural de la especie en consideración y de los riesgos ambientales derivados de la ubicación del nido. Algunas especies requieren una atención constante para asegurar la supervivencia de los huevos o pichones, ya que se reproducen en ambientes con condiciones climáticas extremas y/o sus nidos carecen de buena protección. Las especies que anidan en lugares más protegidos, en cambio, pueden soportar ausencias prolongadas, ya que los riesgos de perder los huevos o pichones expuestos son menores.

Algunas especies que anidan en nidos cueva dejan solos a sus huevos o pichones por varios días sin consecuencias negativas (Boersma y Wheelwright 1979, Murray et al. 1983, Sealy 1984, Gaston y Powell 1989). Se piensa que este comportamiento permite a las aves superar períodos de baja disponibilidad de alimento o mal tiempo y/o evitar los riesgos de ser depredados (Boersma y Wheelwright 1979, Gaston y Powell 1989). Estas especies poseen adaptaciones reproductivas que permite a los padres dejar el nido con una baja probabilidad de perder sus crías (Boersma y Wheelwright 1979). El ejemplo más extremo es quizás el del petrel de las tormentas de cola ahorquillada (*Oceanodroma furcata*), en el

cual los huevos pueden eclosionar incluso después de haber estado solos por siete días consecutivos a temperaturas de 10°C (Boersma y Wheelwright 1979). Incluso los pichones pueden tolerar varios días de abandono (Boersma 1986). Sin embargo, la relación entre los costos y beneficios del abandono temporal para esta especie depende del tiempo en que los huevos o pichones fueron dejados solos. En esta especie, una ausencia prolongada del nido resulta en una disminución en la probabilidad de eclosión de los huevos, y si lo hacen, los pichones son por lo general de menor tamaño y más propensos a morir por inanición (Boersma y Wheelwright 1979, Gaston y Powell 1989). Por lo tanto, los riesgos de un fracaso reproductivo en las aves marinas son en general mayores cuanto mayor es el tiempo que los padres se encuentran ausentes del nido.

2.3 Causas últimas y próximas de la deserción de nidos

2.3.1 Porqué desertar?

Teóricamente, un aumento en el esfuerzo reproductivo debería aumentar la producción de descendencia en la temporada en curso y disminuir tanto la fecundidad como la probabilidad de supervivencia paterna (Stearns 1976). Toda vez que exista un compromiso entre el esfuerzo reproductivo presente y futuro, la selección debiera favorecer los comportamientos que maximicen el éxito reproductivo a lo largo de toda la vida del individuo (Williams 1966). Por lo tanto, la deserción del nido debiera ocurrir siem-

pre y cuando los riesgos de muerte, heridas o costos fisiológicos que puedan resultar en una reducción del valor reproductivo individual, excedan los beneficios de invertir en la crianza de pichones durante el intento reproductivo en curso. Desafortunadamente, el conocimiento de los costos y beneficios reproductivos es por lo general incompleto, debido a las dificultades de su medición (Nur 1990) y a que los mismos varían de acuerdo a una variedad de factores fisiológicos, ecológicos y comportamentales. Las aves marinas viven muchos años, por lo tanto, al enfrentarse con situaciones que puedan amenazar su valor reproductivo, debieran abandonar sus huevos o pichones. Es de esperar que la desercion de nidos en las aves marinas sea más frecuente que en grupos de aves que viven pocos años.

2.3.2 Costos y beneficios de la deserción

Los costos reproductivos relacionados con la decisión de un individuo de abandonar el nido pueden ser divididos en costos fisiológicos y ecológicos (Calow 1979, Tallamy y Denno 1982). Los costos fisiológicos son el resultado de las limitaciones en la distribución de energía dentro de un organismo (Calow 1979), mientras que los costos ecológicos son el resultado de un aumento en los riesgos de depredación (Calow 1979, Shine 1980, Winfield y Townsend 1983).

Una escasez en los recursos alimenticios podría, por ejemplo, forzar a las aves a abandonar sus crías, debido a un empeoramiento en su condición física y por lo tanto en un incremento de los riesgos de mortalidad, o podría afectar su condición física

en forma tal que la futura producción de descendencia se vea amenazada. La obtención del alimento suficiente tanto para el mantenimiento individual como para la provisión de las crías implica un costo metabólico que podría afectar su valor reproductivo. En cambio, el costo principal para el ave reproductora que se enfrenta con un depredador en el nido es el riesgo de muerte, y por lo tanto, los costos son ecológicos.

2.3.3. Causas proximales de la desercion de nidos en las aves marinas

Las deserciones de nido durante la incubación y durante la etapa de pichones son muy frecuentes en las aves marinas. Los factores que afectan la decisión de una ave de abandonar el nido pueden ser divididos en factores internos y externos (Tabla 2.2). Estos factores pueden modificar la relación entre los costos y beneficios del ave reproductora al actuar tanto sobre los costos fisiológicos como los ecológicos.

La distinción entre los mecanismos que desencadenan la deserción de crías no es simple, ya que los factores pueden interactuar, sumar sus efectos y/o afectar tanto los costos fisiológicos como los ecológicos. Aunque por lo general en los estudios de aves marinas no se han medido los costos reproductivos, en ocasiones se han sugerido las causas proximales de la deserción de nidos. Algunos estudios han demostrado, por ejemplo, una correlación entre la deserción del nido y la pérdida de peso (Fisher 1967, Imber 1976, Boersma 1976) o la condición física del ave re-

Tabla 2.2: Factores que afectan la decisión de una ave de abandonar el nido (ver texto).

Externos	Internos
1. Distribución y abundancia del alimento	1. Edad
2. Comportamiento de la pareja	2. Experiencia
3. Condiciones climáticas extremas	3. Capacidad de forrajeo
4. Ectoparásitos e insectos	
5. Depredación	
6. Perturbaciones humanas	

productora (ver Capítulo 4). En muy pocos estudios se ha identificado una conexión entre la deserción del nido y algún mecanismo fisiológico (Groscolas 1990).

2.4 Factores causantes de la deserción

2.4.1 Escasez de alimento

Una de las causas más frecuentes de la deserción de nidos es la reducción en la disponibilidad de alimento (Tabla 2.3). Las deserciones por este motivo son especialmente frecuentes en especies de aves marinas que se reproducen en regiones con recursos alimenticios irregulares o escasos (Nelson 1988).

En algunos casos, la escasez de alimento puede resultar en deserciones masivas en las cuales la mayoría o todos los individuos reproductores abandonan la colonia dejando morir a las crías. La mayoría de los casos descritos ocurrieron en sistemas donde las fluctuaciones de alimento suelen ser extremas, con algunos años en los cuales la disponibilidad de alimento es tan baja que se convierte en un importante factor limitante para todas las aves que se reproducen en el área. Dichos sistemas están generalmente ubicados en los trópicos y/o están relacionados con el fenómeno atmosférico-oceanográfico de El Niño (Nelson 1969, Boersma 1978, Schreiber y Schreiber 1983, Duffy et al. 1984, Hays 1986, Anderson 1989).

Las deserciones de nido también ocurren en especies donde la falta de alimento impide que las aves completen exitosamente su

Tabla 2.3: Lista de las especies de aves marinas en las cuales se ha descrito la deserción de nidos. Se agrupó a las especies de acuerdo a los distintos factores que se piensa causaron las deserciones.

ESPECIE	REFERENCIA
1. Escasez de alimento	
<i>Pygoscelis antarctica</i>	Trivelpiece et al. 1983
<i>Spheniscus mendiculus</i>	Boersma 1976
<i>S. magellanicus</i>	ver Capítulo 4
<i>S. demersus</i>	Crawford et al. 1986
<i>S. humboldti</i>	Hays 1986
<i>Megadyptes antipodes</i>	Richdale 1957
<i>Puffinus lherminieri</i>	Harris 1969
<i>Pterodroma inexpectata</i>	Warham et al. 1977
<i>Pterodroma macroptera gouldi</i>	Imber 1976, Johnstone y Davis 1990
<i>Fulmarus glacialis</i>	Hatch 1990
<i>Sula sula</i>	Nelson 1969
<i>S. leucogaster</i>	Nelson 1978
<i>Pelecanus occidentalis</i>	Anderson y Keith 1980
<i>Phalacrocorax capensis</i>	Duffy et al. 1984, Crawford et al. 1986
<i>Larus bulleri</i>	Evans 1982
<i>Creagrus furcatus</i>	Anderson 1989
2. Comportamiento de la pareja	
Retraso en el relevo del nido	
<i>Aptenodytes forsteri</i>	Jouventin 1975, Groscolas 1990
<i>Pygoscelis adeliae</i>	Davis 1982, Ainley et al. 1983, Trivelpiece et al. 1983, Lishman 1985
<i>P. antarctica</i>	Lishman 1985
<i>Spheniscus demersus</i>	Cooper 1980
<i>S. magellanicus</i>	Scolaro 1984a
<i>Megadyptes antipodes</i>	Seddon 1989
<i>Diomedea exulans</i>	Croxall y Ricketts 1983
<i>D. immutabilis</i>	Fisher 1971
<i>Procellaria aequinoctialis</i>	Jouventin et al. 1985
<i>Pterodroma arminjoniana</i>	Gardner et al. 1985
<i>Oceanites oceanicus</i>	Beck and Brown 1972
<i>Sula sula</i>	Nelson 1969
<i>S. nebouxii</i>	Nelson 1978
<i>S. dactylatra</i>	Nelson 1978

Table 2.3: (Cont.)

ESPECIE	REFERENCIA
Muerte de un miembro de la pareja	
<i>Diomedea immutabilis</i>	Fisher 1971
<i>Larus californicus</i>	Conover 1984
<i>L. delawarensis</i>	Conover 1984
<i>L. marinus</i> (*)	Transue y Burger 1989
<i>L. argentatus</i> (*)	Transue y Burger 1989
3. Condiciones climáticas	
Estrés por calor	
<i>Spheniscus demersus</i>	La Cock 1988
<i>S. mendiculus</i>	Boersma 1976
<i>Megadyptes antipodes</i>	Seddon y Davis 1990
<i>Phaethon lepturus</i>	Phillips 1987
<i>P. rubricauda</i>	Howell y Bartholomew 1982
<i>Larus occidentalis</i>	Hand et al. 1981
Tormentas (viento, lluvias y nieve)	
<i>Spheniscus magellanicus</i>	ver Capítulo 4
<i>Diomedea immutabilis</i>	Fisher 1971
<i>Ocenites oceanicus</i>	Beck y Brown 1972
<i>Oceanodroma furcata</i>	Boersma et al. 1980
<i>Aethia pusilla</i>	Sealy 1984
4. Ectoparásitos e insectos	
<i>Diomedea irrorata</i>	Anderson y Fortner 1988
<i>Sula variegata</i>	Duffy 1983a
<i>Phalacrocorax bouganvillii</i>	Duffy 1983a
<i>Pelecanus occidentalis</i>	King et al. 1977a, b
<i>P. occidentalis thagus</i>	Duffy 1983a
<i>Sterna fuscata</i>	Feare 1976

(*) en respuesta a la remoción experimental de su pareja.

Table 2.3: (Cont.)

ESPECIE	REFERENCIA
5. Depredación	
<i>Larus argentatus</i>	Southern y Southern 1978
<i>L. canus</i>	Barth 1955
<i>L. delawarensis</i>	Emlen et al. 1966, Southern y Southern 1978, Chardine y Morris 1983
<i>Sterna maxima</i>	Buckley y Buckley 1972
<i>S. hirundo</i>	Marshall 1942, Nisbet 1975, Hunter y Morris 1976a, Nisbet y Welton 1984, Shealer y Kress 1991
6. Perturbaciones humanas	
<i>Pygoscelis adeliae</i>	Tenaza 1971
<i>Spheniscus magellanicus</i>	Boswall y McIver 1975, Gochfeld 1980
<i>S. demersus</i>	Hockey y Hallinan 1981
<i>Diomedea immutabilis</i>	Fisher 1971
<i>Fulmarus glacialis</i>	Ollason y Dunnet 1980
<i>Oceanites oceanicus</i>	Beck y Brown 1972
<i>Oceanodroma furcata</i>	Boersma et al. 1980
<i>O. homorhoa</i>	Ainley et al. 1990a
<i>O. leucorhoa</i>	Boersma, obs. pers., Ainley et al. 1990a
<i>Pelecanus occidentalis</i>	Anderson y Keith 1980
<i>Phalacrocorax auritus</i>	Ellison y Cleary 1978
<i>P. magellanicus</i>	Yorio, obs. pers.
<i>P. atriceps albiventer</i>	Yorio, obs. pers.
<i>Larus occidentalis</i>	Hand 1980
<i>Sterna sandvicensis</i>	Cullen 1960
<i>S. caspia</i>	Vaisanen 1973, Fetterolf y Blokpoel 1983
<i>S. maxima</i>	Buckley y Buckley 1972
<i>Rynchops niger</i>	Safina y Burger 1983
<i>Uria aalge</i>	Johnson 1938
<i>Cepphus grylle</i>	Cairns 1980
<i>C. columba</i>	Ainley et al. 1990b
<i>Fratercula corniculata</i>	Boersma, obs. pers.
<i>Lunda cirrhata</i>	Pierce y Simons 1986
<i>Synthliboramphus antiquum</i>	Gaston y Powell 1989
<i>Cerorhinca monocerata</i>	Manuwal 1978
<i>Aethia pusilla</i>	Sealy 1984
<i>A. cristatella</i>	Sealy 1984

Table 2.3: (Cont.)

ESPECIE	REFERENCIA
7. Edad	
Aptenodytes forsteri	Jouventin 1975
Megadyptes antipodes	Richdale 1957
Pelecanus erythrorhynchos	Knopf 1979
Rissa tridactyla	Coulson y White 1958

turno de incubación. El agotamiento de las reservas energéticas del ave que se encuentra incubando es aparentemente el mecanismo desencadenante de la deserción del nido. Sin embargo, incluso en temporadas con alimento abundante, las aves con baja capacidad de forrajeo también podrían abandonar su nido.

2.4.2 Comportamiento

El comportamiento de un ave reproductora podría afectar los costos fisiológicos de su pareja al hacer que esta incremente su inversión en la reproducción. En varias especies de aves marinas, la deserción del nido ocurre cuando el ave que se encuentra forrajeando se retrasa en relevar a su pareja durante la incubación (Tabla 2.3). Se ha sugerido que ésta es una de las causas principales de la disminución en el éxito reproductivo de varias especies, ya que generalmente resulta en el agotamiento de las reservas energéticas del ave que se encuentra incubando y, por lo tanto, en su deserción. En el pingüino emperador (*Aptenodytes forsteri*), el abandono del macho antes que la hembra regrese de su viaje de alimentación puede ser desencadenado por un nivel crítico de proteínas corporales y/o agotamiento de lípidos (Groscolas 1990)

En forma similar, la deserción del ave que se encuentra incubando puede deberse a la muerte o la deserción de su pareja (Fisher 1967, Conover 1984, Transue y Burger 1989, ver Capítulos 4 y 6). La deserción de la pareja ha sido definida como la terminación del cuidado parental por un miembro de la pareja antes de que las crías sean capaces de sobrevivir en forma independien-

te (Fujioka 1989). En teoría, si los pichones pueden ser criados exitosamente por solamente uno de los padres, cualquiera de los padres podría entonces intentar minimizar su inversión a expensas de su pareja (Trivers 1972). En especies con cuidado parental compartido, la deserción puede llegar a ocurrir después de la etapa en la cual las crías requieren de la mayor inversión de sus padres, por lo que pueden sobrevivir con el cuidado de uno solo de ellos (Fujioka 1989). Por ejemplo, las hembras del cormorán no volador (*Nanopterus harrisi*) abandonan la reproducción antes que las crías se independicen y los machos se hacen cargo de los pichones durante los cinco a ocho meses siguientes (Tindle 1984).

Algunas especies tienen adaptaciones reproductivas que permiten que solamente uno de los padres se haga cargo exitosamente de la crianza de los pichones hasta su independencia. Los pichones de algunas especies de alcas dejan sus nidos en los acantilados antes de poder volar y aparentemente se trasladan a zonas más cercanas a las áreas de forrajeo donde son alimentados hasta su independencia por solamente el macho (Gaston 1985). Sin embargo, la mayoría de las aves marinas requieren del cuidado de ambos padres para lograr la incubación y la crianza exitosa de los pichones (Lack 1968, Hunt 1980, Conover 1984, Transue y Burger 1989; pero véase Nisbet et al. 1978). Por lo tanto, es de esperar que la mayoría de los individuos que pierden a su pareja debido a su deserción o muerte abandonen la reproducción en curso.

2.4.3 Condiciones climáticas

La condiciones climáticas extremas pueden ser también importantes en la determinación de la deserción de nidos. Estas pueden ser el resultado de altas temperaturas ambientales, precipitaciones pluviales abundantes o constantes, vientos fuertes o de la combinación de algunos de estos factores (Tabla 2.4.3). La relación entre las condiciones climáticas extremas y los costos reproductivos puede ser compleja ya que éstos pueden afectar tanto los costos ecológicos como los fisiológicos. Por ejemplo, las tormentas con vientos fuertes pueden incrementar los riesgos de heridas o muerte y de esa manera disminuir el valor del intento reproductivo en curso con relación a la eficacia biológica del adulto. La deserción de nidos luego de varias horas de vientos fuertes ha sido descrita para el albatros de Laysan (*Diomedea immutabilis*). Durante estas tormentas de viento, la arena acumulada alrededor del nido puede en ocasiones atrapar firmemente al adulto (Fisher 1971), amenazando así su supervivencia. Las condiciones climáticas extremas pueden resultar también en altos costos fisiológicos y afectar la condición física del adulto. Por ejemplo, el estrés por calor provoca la deserción en varias especies de aves marinas (Tabla 2.3).

2.4.4 Infestaciones de ectoparásitos

La ocurrencia de la deserción de nidos en respuesta a infestaciones de ectoparásitos en aves adultas o pichones ha sido también descrita para varias especies de aves marinas (Tabla 2.3). Las infestaciones de ectoparásitos pueden afectar severamente a

las aves e infligirles altos costos reproductivos. La mortalidad de pichones infestados con garrapatas ha ocurrido en varias especies (Duffy 1983a). Otros efectos de los ectoparásitos son el estrés fisiológico y la reducción en las tasas de crecimiento, pérdida de peso o empeoramiento de la condición física de los pichones (Moller et al. 1990). La deserción parece ser, por tanto, una respuesta comportamental para evitar los costos de estas infestaciones: los ectoparásitos podrían reducir las probabilidades de crianza exitosa de los pichones, mientras que los costos metabólicos de hacerlo podrían afectar negativamente a los padres. Los ectoparásitos podrían también reducir la supervivencia de los adultos o su reproducción futura.

2.4.5 Depredación

Varias especies de aves marinas abandonan sus nidos debido a la perturbación por depredadores (Tabla 2.3). Se ha argumentado que los riesgos de depredación en un tiempo ecológico pueden tener un gran efecto sobre los procesos de toma de decisiones en muchas especies (Lima y Dill 1990). Este es probablemente el caso cuando un ave que se enfrenta a un depredador tiene que decidir entre dejar el nido en busca de protección o proteger sus huevos o pichones.

La depredación ha sido un agente selectivo importante en las aves marinas. Algunas de las principales respuestas de estas especies hacia los depredadores son la reproducción colonial, la anidación en sitios inaccesibles y la deserción de nidos. Los depredadores terrestres (mamíferos), por ejemplo, pueden provocar

la deserción permanente de nidos en especies de aves marinas que anidan en nidos cueva (Boersma, in prep.). Algunas especies que anidan en la superficie suelen abandonar la colonia al ser perturbadas por la noche, lo que se cree que es una respuesta de comportamiento de los individuos adultos para evitar ser depredados (Drent 1970, Chardine y Morris 1983).

La deserción de los nidos podría ser función del tamaño del ave, la ubicación del nido (accesibilidad para el depredador), la distancia al vecino más cercano, la experiencia previa del ave con el depredador y el tipo de depredador. Las aves marinas de pequeño tamaño son más vulnerables a la depredación y debieran, por lo tanto, ser más propensas a la deserción al enfrentarse con depredadores que las especies de mayor tamaño. Se esperaría también que las especies que anidan en nidos cueva sean más propensas a la deserción que las que anidan en superficie. Aunque las cuevas proveen algo de protección, las aves en cuevas son más vulnerables al no poder detectar al depredador que se aproxima y por lo tanto pueden quedar atrapados dentro de sus nidos y ser excavadas por los depredadores.

2.4.6 Perturbaciones humanas

La deserción temporal y permanente de nidos debido a las perturbaciones humanas también ha sido descrita para muchas especies de aves marinas (Anderson y Keith 1980, Manuwall 1978, Burger 1981). El hombre ha tenido históricamente un gran impacto sobre muchas especies de aves marinas (Cline et al. 1979, Anderson y Keith 1980, Olson y James 1982) y ha sido probablemente un impor-

tante agente selectivo como depredador de aves adultas. Se esperaría que la deserción de nidos debido a las perturbaciones humanas sean más frecuentes en estas especies y en aquellas que evolucionaron bajo una presión de depredación importante. Podría cuestionarse la validez de considerar a la depredación y a las perturbaciones humanas como la misma presión selectiva. Sin embargo, en ambos casos el ave arriesga su supervivencia o se expone a sufrir heridas que podrían afectar su valor reproductivo.

2.4.7 Edad y experiencia

La deserción de nidos es aparentemente más frecuente entre los reproductores jóvenes e inexpertos (Coulson y White 1958, Richdale 1957, Knopf 1979). En muchas especies de aves marinas, el menor éxito de eclosión de los reproductores jóvenes es el resultado de la mayor frecuencia con que los huevos son dejados sin atención en el nido (Ryder 1980). Este comportamiento aparentemente inapropiado podría ser el producto de un balance hormonal inadecuado, ya que el comportamiento de incubación se encuentra parcialmente controlado por el estado fisiológico del ave (Drent 1975). Además, las aves jóvenes son aparentemente menos capaces de enfrentar los costos energéticos de la reproducción (Nelson 1988). Por lo tanto, cuando los costos reproductivos son altos, la deserción debiera ser más probable en las aves jóvenes que en las más viejas.

2.5 Discusión

Varios factores pueden incrementar los costos fisiológicos y ecológicos de un ave reproductora, resultando desde breves ausencias del nido hasta la deserción permanente. La importancia de cada uno de estos factores se ve a menudo enmascarada debido a la interacción de los mismos y a su efecto diferencial sobre la relación entre los costos y beneficios del ave reproductora. Por lo tanto, con frecuencia es difícil identificar los mecanismos proximales causantes de la deserción de nidos.

En muchos casos, la edad, experiencia y habilidad de forrajeo del ave reproductora pueden interactuar con la disponibilidad de alimento para afectar su condición física. Una mala condición física puede a su vez determinar la probabilidad que un ave abandone su nido debido al aumento en los costos fisiológicos del cuidado parental. Además, la probabilidad de fracaso reproductivo puede ser mayor cuanto peor es la condición física del ave reproductora (e.g.: Moss et al. 1975), disminuyendo entonces los beneficios potenciales del intento reproductivo en curso. En forma similar, la mala condición física podría afectar el patrón temporal o incluso la ocurrencia del relevo de un ave durante la incubación. La sincronización en los relevos debiera ser especialmente importante en las especies de aves marinas que poseen turnos de incubación relativamente largos.

Las aves jóvenes son más propensas a desertar el nido. Aunque a nivel proximal los mecanismos fisiológicos hormonales serían suficientes para explicar la deserción del nido y el desempeño

irregular en las tareas de incubación, en muchos casos estos comportamientos podrían estar afectados en última instancia por las condiciones de las fuentes alimenticias. Debido a que por lo general las aves jóvenes son menos eficientes en la obtención del alimento (Burger 1988, Wunderle 1991), se esperaría entonces que una escasez del mismo afecte con mayor probabilidad a las aves más jóvenes. Un estado nutricional pobre podría incrementar los costos fisiológicos del ave que se encuentra incubando o criando sus pichones y resultar en una reducción de su valor reproductivo. Por lo tanto, la deserción de aves jóvenes podría resultar de la interacción de factores internos y externos, como la edad o experiencia del ave y las condiciones de las fuentes de alimento.

Las condiciones climáticas y de las fuentes de alimento podrían también interactuar para determinar la deserción de nidos. Young (1963) sugirió que las deserciones de nidos observadas en el skúa del polo sur (*Catharacta maccormicki*) fueron el resultado de un aumento en la dificultad de obtención de alimento durante climas tormentosos. En forma similar, Lishman (1985) sugirió que las condiciones de los hielos antárticos impidieron a algunos pingüinos de Adelia (*Pygoscelis adeliae*) relevar a tiempo a sus parejas, resultando en la deserción de nidos y en la pérdida de las nidadas.

La decisión de una ave de desertar podría ser también el resultado de la interacción de costos ecológicos y fisiológicos. Las aves que se enfrentan con un depredador o a perturbaciones humanas debieran ser más propensas a la deserción si se encuentran en mala condición física. Por ejemplo, aquellos pingüinos

de Magallanes que abandonaron sus huevos mientras se revisaban sus nidos pesaron menos en relación a su tamaño corporal al momento de la puesta que los que no lo hicieron (ver Capítulo 4), sugiriendo que los costos fisiológicos pueden interactuar con los riesgos ecológicos aumentando la probabilidad de deserción. Por lo tanto, las causas y la frecuencia de las deserciones durante los estudios de las aves marinas podrían verse alteradas debido a los efectos de la perturbación humana sobre la decisión del ave de desertar. Para poder evaluar correctamente las causas y efectos de la deserción de nidos, se necesitan tanto estudios controlados como una interpretación cuidadosa de los resultados.

La forma en que los factores internos y externos afectan los costos reproductivos de las aves sugiere varios puntos relacionados con el manejo y conservación de estas especies. Primero, la sensibilidad y vulnerabilidad a la deserción debieran variar en forma individual y entre las especies de aves marinas. Segundo, las probabilidades de deserción podrían variar dependiendo del tamaño corporal del ave, la edad o experiencia de los individuos, la disponibilidad de alimento, la calidad del sitio de nidificación, la experiencia previa de las aves con el hombre, y la historia evolutiva de la especie con respecto a la depredación.

Las especies de aves marinas que anidan en nidos cueva muestran por lo general más adaptaciones reproductivas que permiten que los huevos soporten períodos de ausencia de los padres que las especies que anidan en superficie. Sin embargo, debido a los riesgos de depredación, estas especies son también más propensas a la deserción por perturbaciones humanas (Manuwal 1978). La

aves marinas de pequeño tamaño debieran también ser más propensas a la deserción si son molestadas por los humanos que las especies de mayor tamaño. Por ejemplo, algunas especies de gaviotines responden a las perturbaciones humanas con la deserción masiva de la colonia (Cullen 1960, Buckley y Buckley 1972). En forma similar, se esperaría que debido a su mayor historia de explotación por parte de los nativos de la región y a la evolución con depredadores terrestres, las aves marinas que anidan a altas latitudes en el hemisferio norte sean menos tolerantes a la perturbación humana que las especies de altas latitudes en el hemisferio sur.

Los efectos de las visitas también van a depender de la etapa del ciclo reproductivo, ya que se espera que los costos y beneficios cambien durante el transcurso de la temporada. Durante la defensa de las crías los padres debieran aceptar ciertos riesgos al enfrentarse con un depredador potencial y, por lo general, el comportamiento de defensa aumenta a medida que transcurre el ciclo reproductivo (Andersson et al. 1980, McLean and Rhodes 1991). En efecto, varias especies son menos propensas al abandono del nido en respuesta a la perturbación humana en las etapas tardías del ciclo reproductivo (Vaisanen 1973, Kury y Gochfeld 1975, Ellison y Cleary 1978, Anderson y Keith 1980).

Los conocimientos acerca de cómo las perturbaciones humanas afectan la duración de las ausencias del nido y las respuestas fisiológicas o ecológicas de las aves, podrían ser una herramienta importante para poder mitigar los efectos del avance continuo del hombre sobre los ambientes donde anidan las aves

marinas.

2.6. Resumen

Las ausencias del nido son costosas para el ave reproductora, ya que estas incrementan los riesgos de perder a las crías. La relación entre los beneficios y costos, tanto fisiológicos como ecológicos, van a determinar la ocurrencia, frecuencia y duración del abandono de las crías, pudiendo resultar en la deserción permanente del nido y el consiguiente fracaso reproductivo. Varios factores externos e internos pueden afectar los costos reproductivos y afectar la decisión de un ave de abandonar el nido. Se necesitan estudios que midan la interacción de estos factores con los costos reproductivos para comenzar a comprender cómo las aves toman la decisión de dejar el nido y el porqué renuncian a la reproducción en curso.

CAPITULO III

BIOLOGIA GENERAL DEL PINGÜINO DE MAGALLANES

3.1 El pingüino de Magallanes

El pingüino de Magallanes es una de las cuatro especies de pingüinos que componen el género *Spheniscus*. Este género se distribuye en zonas templadas, subtropicales y tropicales, a lo largo de las costas de Argentina, Chile, Perú, Sud Africa y las Islas Galápagos, Ecuador. El pingüino de Magallanes se distribuye en el extremo sur de Sudamérica, desde Tierra del Fuego hasta los 42° S en el Atlántico y los 29° S en el Pacífico, y en las Islas Malvinas (Harrison 1983). Se conocen aproximadamente 21 colonias de reproducción en la Patagonia, tanto sobre el territorio continental como en las islas adyacentes (Scolaro y Kovacs 1978, Scolaro y Arias de Reyna 1984a, Scolaro et al. 1980a, Capurro et al. 1988).

Distintos aspectos de la ecología del pingüino de Magallanes han sido descriptos en varias colonias de reproducción en la costa Patagónica Argentina (Boswall y MacIver 1975, Daciuk 1976, Scolaro 1978, 1980a, 1980b, 1984b, Scolaro et al. 1985, Perkins 1984, Boersma et al. 1990a). En este capítulo presento una descripción del área de estudio y un resumen del ciclo reproductivo y ecología del pingüino de Magallanes en la colonia de Punta Tombo.

3.2 Area de estudio: colonia de Punta Tombo

Punta Tombo es una península de aproximadamente 4 km de largo por 500 metros de ancho ubicada en el extremo sur de la Bahía Janssen, Provincia del Chubut (44°02' S, 65°11' O). Punta Tombo posee la mayor colonia continental del pingüino de Magallanes (Boswall and MacIver 1975), con aproximadamente 225.000 parejas reproductoras (Boersma 1988). Otras especies de aves marinas también se reproducen en la Reserva: el cormorán de ojos azules (*Phalacrocorax atriceps albiventer*)(400 parejas), el cormorán roquero (*P. magellanicus*)(70 parejas), la gaviota cocinera (*Larus dominicanus*)(5000 parejas), la gaviota austral (*Leucophaeus scoresbii*)(20-24 parejas), y el skúa (*Catharacta skua*)(8-10 parejas).

En esta reserva pueden observarse con regularidad otras especies, aunque no todas se reproducen en el área de Punta Tombo. Muchas de ellas son depredadores habituales o potenciales de los huevos y pichones del pingüino de Magallanes, ej: el petrel gigante (*Macronectes giganteus*), la paloma antártica (*Chionis alba*), el peludo (*Chaetophractus villosus*), el zorrino patagónico (*Conepatus humboldti*), el zorro gris (*Dusicyon griseus*), el hurón patagónico (*Lyncodon patagonica*) y el gato del pajonal (*Felis colocolo*).

Punta Tombo se encuentra en el Distrito Central de la Provincia fitogeográfica patagónica, recibiendo precipitaciones pluviales impredecibles con una media anual de entre 250 a 300 mm. La vegetación es mayormente arbustiva, siendo las principales es-

pecies vegetales: *Chuguiraga avellanada*, *C. erinacea*, *Lycium ameghinoi*, *Suaeda divaricata*, *Schinus molle* y *Colliguaya integerrima*.

Punta Tombo fue declarada Reserva Provincial en 1979. La reserva cubre unas 210 hectáreas, de las cuales una sección muy pequeña puede ser visitada por el turismo. Esta reserva es una de las más populares de la costa del Chubut, recibiendo un gran número de visitantes durante la temporada reproductiva del pingüino de Magallanes.

3.3 Ciclo reproductivo

El pingüino de Magallanes posee un ciclo reproductivo estacional, transcurriendo la temporada reproductiva en tierra y la invernal en vida pelágica. Las aves comienzan a regresar a la colonia a fines de agosto y comienzos de septiembre. Los machos arriban a la colonia de una semana a un mes antes que las hembras. La puesta comienza a principios de octubre, los pichones nacen a partir de la primer semana de noviembre, y los mismos se independizan a fines de enero y durante el mes de febrero.

Luego de la independencia de las crías, los adultos reproductores pasan algunas semanas en el mar, juntando las reservas necesarias para poder realizar la muda anual del plumaje. Luego regresan a la colonia, generalmente a los nidos utilizados durante esa temporada, y permanecen en tierra hasta completar la muda. Finalizada la muda, los pingüinos inician su migración

anual hacia el norte (ver sección 3.10).

El tiempo de permanencia de los individuos en la colonia depende en gran medida de su edad. Los pingüinos de un año de edad regresan a la colonia mayormente en el mes de diciembre, comienzan su muda de plumaje a fines de enero o principios de febrero, y abandonan la colonia al finalizar la misma. Los individuos subadultos comienzan a arribar a la colonia a partir de mediados de octubre, mudan en febrero y migran a fines de ese mes o a comienzos de marzo.

3.4 Selección de territorios y formación de la pareja

El pingüino de Magallanes posee una alta fidelidad al nido utilizado en temporadas reproductivas anteriores. Datos preliminares muestran que del 65 al 90% de los individuos regresan al nido utilizado durante el año anterior (Boersma, datos inéditos). Si un ave cambia el nido entre temporadas, el nuevo nido se encuentra por lo general en las cercanías del sitio original.

La fidelidad a la pareja es también relativamente alta y variable. Entre un 74 y 94% de los individuos retienen la misma pareja del año anterior (Boersma, datos inéditos). El pingüino de Magallanes es una especie monógama, compartiendo la mayoría de las actividades de cuidado parental. Ambos sexos defienden el nido, incuban los huevos y alimentan los pichones.

3.5 Nidos

El pingüino de Magallanes en Punta Tombo anida en un ambiente muy heterogéneo, existiendo una amplia variabilidad en la ubicación y densidad de los nidos (Scolaro et al. 1979, Scolaro y Arias de Reyna 1984b, Scolaro 1990). Los pingüinos anidan principalmente bajo arbustos o en cuevas excavadas por ellos mismos. También existen parejas que anidan buscando la protección de grietas en zonas rocosas, y algunas establecen sus nidos en zonas expuestas sin protección alguna. Las características del nido parecen ser importantes en la determinación del éxito reproductivo, siendo más favorables los nidos con alta cobertura (de Bary 1990).

3.6 Puesta e incubación

El tamaño de la nidada es de dos huevos, aunque es posible encontrar nidadas de uno y tres huevos; el porcentaje de hembras que ponen dos huevos por temporada varía entre el 91 y el 93 % (Boersma et al. 1990a). A pesar que la puesta se extiende desde fines de septiembre hasta noviembre, la mayoría de los huevos son puestos durante un periodo de aproximadamente 15 días (Boersma et al. 1990a). El intervalo entre la puesta del primer y segundo huevo es de 1 a 4 días. Los huevos pesan en promedio 125 gramos, aunque pueden variar entre los 100 y los 180 gramos; no existen diferencias significativas entre el peso o el volumen del primer

y segundo huevo.

Ambos sexos se alternan en la incubación, y aunque la longitud de los turnos es variable, la mayoría de las parejas siguen un patrón consistente en un par de turnos largos seguidos de hasta nueve turnos más cortos. Las hembras toman generalmente el primer turno, y los machos generalmente comienzan su primer viaje de alimentación en algún momento entre la puesta del primer y segundo huevo. Ambos ayunan durante los turnos de incubación. La longitud del período de incubación es de aproximadamente 40 días, variando de 38 a 42 días.

3.7 Pichones

Ambos sexos cuidan de los pichones, alternándose en el nido y en la búsqueda de alimento. Durante las primeras semanas de vida, uno de los padres permanece constantemente en el nido cuidando de los pichones. Los padres comienzan a dejar solos a los pichones de tres a cinco semanas luego de su eclosión. Durante esta etapa, algunos pichones pueden juntarse con otros pichones en nidos vecinos, generalmente cuevas o arbustos con mayor protección contra depredadores o la radiación solar.

3.8 Alimentación

El pingüino de Magallanes, como la mayoría de las aves marinas, depende de fuentes de alimento impredecibles en el tiempo y espacio. La dieta consiste de peces y calamares, variando su dieta de acuerdo a la ubicación geográfica de la colonia. En Punta Tombo, la dieta consiste mayormente de anchoita (*Engraulis anchoita*), merluza (*Merluccius hubbsi*), pejerrey (*Austroatherina* sp.), y calamares (*Illex* spp.) (Gosztonyi 1984). El pingüino alimenta sus pichones con estas mismas especies.

3.9 Causas de mortalidad

Al igual que la mayoría de las aves marinas, el pingüino de Magallanes posee una alta tasa de supervivencia al llegar a la etapa adulta (Scolaro 1987). La mayor mortalidad en esta especie ocurre durante los primeros años de vida, especialmente durante las etapas de huevo y pichón. Las causas principales de mortalidad son la falta de alimento, la depredación y la muerte por exposición a factores climáticos extremos (Gochfeld 1980, Boersma et al. 1990a, Scolaro 1990).

Durante la etapa adulta los pingüinos poseen pocos depredadores. Entre los depredadores de individuos adultos se encuentran el petrel gigante y, potencialmente, el lobo marino de un pelo (*Otaria flavescens*) (Conway 1971, Boswall and Prytherch 1972) y la orca (*Orcinus orca*) (Scolaro 1985). A pesar que la

mortalidad natural de los pingüinos adultos es baja, la mortalidad debida a factores humanos se encuentra actualmente en aumento (ver seccion 3.11).

3.10 Migración

Los pingüinos que se reproducen en Punta Tombo migran anualmente hacia el norte al finalizar la temporada reproductiva. Aves anilladas en Punta Tombo han sido recuperadas a lo largo de la costa del norte de Chubut, Río Negro, Buenos Aires, Uruguay y sur de Brasil (Daciuk 1976b, Scolaro 1984b, Boersma, datos.inéditos).

3.11 Conservación

A pesar que la especie posee una amplia distribución y es todavía abundante, el pingüino de Magallanes se enfrenta actualmente a factores que podrían potencialmente afectar su supervivencia. Las características de su historia de vida, como la alta variabilidad en el éxito reproductivo, baja productividad anual y la alta mortalidad durante el primer año de vida sugieren la importancia de la supervivencia de los individuos adultos en el mantenimiento del tamaño de la colonia y poblacional. Dos importantes causas de mortalidad inducida por el hombre que se encuentran actualmente en aumento en la Argentina son la contami-

nación por petróleo y la captura en redes de pesca (Perkins 1983, Jenkins 1978, Jehl 1975, Boersma 1987, Gandini et al. 1988)

CAPITULO IV

DESERCIÓN DE NIDOS DURANTE LA INCUBACIÓN EN
EL PINGÜINO DE MAGALLANES

4.1 Introducción

La deserción de nidos es un comportamiento comunmente observado en muchas especies de aves marinas (ver Capítulo 2). Entre los factores que pueden determinar la deserción de nidos se incluyen la falta de alimento (Boersma 1976, Nelson 1978, Anderson 1989), condiciones climáticas extremas (Fisher 1971, Beck y Brown 1972, Boersma 1976), infestaciones por ectoparásitos (Duffy 1983a, King et al. 1977a, b), depredación (Emlen et al. 1966, Buckley y Buckley 1972, Shealer y Kress 1991), perturbación humana (Anderson y Keith 1980), y edad del individuo desertor (Jouventin 1975).

En varias especies, la deserción de nidos es provocada por un retraso en el relevo durante la incubación, lo que resulta en un turno anormalmente largo para el individuo que se encuentra incubando y, por lo tanto, en el agotamiento de sus reservas energéticas (ver Capítulo 2). Este parece ser el principal mecanismo proximal responsable de la deserción del nido (Davis 1982, Groscolas 1990). Sin embargo, el agotamiento de las reservas energéticas podría también ocurrir durante turnos cortos si el ave que se encuentra incubando se encuentra en mala condición física al comienzo del turno de incubación. Así, las condiciones de las fuentes alimenticias podrían afectar la tasa de deserción provocando ya sea un retraso en el regreso del miembro de la pareja que está forrajeando, o afectando la condición física del ave que comienza su turno de incubación.

Se esperaría que la frecuencia de la deserción causada por la asincronía en los relevos resultante de una escasez de alimento fuera mayor en especies de aves marinas con turnos de incubación largos, condición física variable, y sujetas a una alta variabilidad en la disponibilidad de alimento. El pingüino de Magallanes posee estas características: sus turnos de incubación son de una a tres semanas (Scolaro 1984a, Boersma et al. 1990a), y en Punta Tombo, la disponibilidad de alimento parece ser altamente variable, provocando la alta variabilidad anual en el éxito reproductivo (Boersma et al. 1990a).

Scolaro (1984a, 1990) sugirió que para esta especie, la deserción de nidos debido a la asincronía en los relevos es una de las causas principales de la disminución en el éxito de eclosión. De ser así, la mayoría de los abandonos de huevos ocurriría cuando uno de los miembros de la pareja prolonga su viaje de alimentación (Hipótesis de relevo de nidos), y la deserción debería ser más frecuente en las aves que permanecen incubando por un período mayor que la duración promedio del turno para cada año. Por otro lado, si la condición física de las aves al comienzo de la incubación fuera la causante de la deserción de nidos (Hipótesis de la condición física), las aves en condición física pobre podrían desertar incluso en un período menor que el promedio del turno correspondiente, y los pingüinos que abandonan serían aquellos que se encuentran en una peor condición física al comienzo de la reproducción que aquellos que pueden completar exitosamente la incubación. Estas dos hipótesis no son mutuamente excluyentes.

La tasa de deserción del pingüino de Magallanes en Punta Tombo podría también ser afectada por otros factores, tales como condiciones las climáticas extremas y las perturbaciones humanas. Los objetivos de este estudio fueron: (1) determinar la frecuencia de la deserción de nidos durante la incubación, y (2) identificar sus causas, evaluando especialmente la importancia del alimento y la coordinación de las actividades de incubación en su determinación.

4.2 Métodos

Durante cada temporada reproductiva, desde 1983 hasta 1989, se marcó y estudió una muestra de más de 100 nidos (Area 1). En cada nido, los adultos se pesaron, midieron, y marcaron con anillos numerados de acero inoxidable. El peso de los adultos se obtuvo con balanzas a resorte de 6 kg con un error de 10 g. El largo y ancho del pico fueron medidos con calibres con una precisión de 0.1 mm; la longitud de la aleta y la pata se midieron con una regla de 1 mm de precisión. El sexo de los adultos se determinó por medio de un análisis discriminante utilizando estas medidas morfológicas (Boersma y Fowler, en prep.).

Los nidos se revisaron diariamente desde septiembre hasta enero, y en cada visita se registró la identidad del ave presente, el contenido del nido y si los huevos estaban siendo incubados o habían sido abandonados. El peso de los huevos se obtuvo con una balanza a resorte de 1 g de precisión.

4.3 Definiciones y análisis de los datos

El abandono de los huevos, incluso por breves periodos, incrementa los riesgos de que los huevos se pierdan debido a la depredación o las temperaturas subóptimas (ver Capítulo 2). Por lo tanto, se consideró que un ave había desertado cuando dejaba los huevos solos por al menos dos días consecutivos, aunque el ave eventualmente regresara al nido.

Se definió como período de ayuno al tiempo transcurrido desde que los pingüinos fueron registrados por primera vez en su nido al comienzo de la temporada reproductiva, hasta que se marcharon a su primer viaje de alimentación (en los machos), o hasta que fueron relevadas (en las hembras). Se definió como turno de incubación (excepuando el primero) al tiempo que el ave permaneció en el nido desde su arribo del viaje de alimentación hasta ser relevada por su pareja. El primer turno de incubación (Turno1) fue definido como el número de días transcurridos desde la puesta del segundo huevo hasta que el ave fué relevada por su pareja. Por lo tanto, cada viaje de alimentación de un miembro de la pareja (excepuando el primero), fue de igual longitud que el turno de incubación correspondiente tomado por el otro miembro de la pareja.

De existir un retraso en el relevo de las hembras, el Turno1 debería ser entonces más largo que el promedio. Se utilizó el Turno 1 como una aproximación de la duración del viaje de alimentación del macho, ya que no es posible medir con precisión este viaje si las hembras abandonan los nidos y los huevos se

pierden antes del regreso del macho. Además, se efectuó un segundo análisis utilizando una definición más restrictiva, considerando que un pingüino tomó un turno atípicamente largo si el tiempo de incubación se alejaba más de una desviación estándar del turno promedio. Finalmente, se utilizó el período de ayuno para determinar si las hembras que abandonaron habían permanecido en el nido por un tiempo mayor que el promedio y, por lo tanto, podrían haber agotado sus reservas energéticas.

Para evaluar la condición física de las aves se utilizó una muestra de aves desertoras ($n= 16$) y de aves que no desertaron ($n= 115$) que además habían sido medidas y pesadas durante la puesta. Se definió un índice de tamaño corporal como el primer factor extraído de un análisis de componentes principales sobre las medidas del largo y ancho del pico, aleta y pata. No todas las aves fueron pesadas el día que comenzaron la puesta. Por lo tanto, para las aves que fueron pesadas algunos días antes o después de la puesta del primer huevo, se restó o sumó el promedio de la pérdida diaria de peso para esos días al peso obtenido. Si la hembra había sido pesada después de la puesta, se sumó también el peso de los huevos.

Debido a que la captura diaria de las aves para ser pesadas podría afectar la tasa de deserción, se utilizó una muestra de aves diferente a la revisada diariamente para obtener la pérdida diaria de peso durante el período de asentamiento, puesta e incubación. Los datos climáticos se obtuvieron diariamente en la colonia utilizando un termómetro de mínimas y máximas y un pluviómetro.

Para el análisis del patrón temporal de reproducción, las aves fueron divididas en tres categorías: pico, tempranas y tardías, dependiendo de la fecha de la puesta del primer huevo con respecto a la mediana de la fecha para cada año (Boersma et al. 1990a). Se definieron como reproductores pico a las aves que pusieron el primer huevo en los tres días previos o posteriores a la mediana para cada año. De la misma forma se definió a los reproductores tempranos como las aves que pusieron el primer huevo tres o más días antes que la mediana, y a los reproductores tardíos como las aves cuya puesta ocurrió más de tres días después de la mediana para ese año.

4.4 Resultados

4.4.1 Tasa de deserción

Setenta y un individuos de 692 nidos desertaron sus huevos desde 1983 hasta 1989. En tres nidos, ambos miembros de la pareja desertaron, de manera que el número total de nidos que fueron abandonados fue de 68. La Tabla 4.4.1 muestra el número de nidos estudiados, el número de nidos abandonados, y el número de desertores para cada año del estudio. El porcentaje de nidos abandonados varió entre años, con un promedio anual del 10.95 % (d.e.= 9.20, n= 7 años).

Siete aves habían dejado solos sus huevos de 2 a 6 veces antes de abandonar definitivamente, y 14 (19.72%) de las 71 aves que desertaron regresaron al nido en menos de una semana después de

Tabla 4.4.1: Deserción de nidos durante la incubación en el pingüino de Magallanes desde 1983 hasta 1989. Se presentan el número total de nidos estudiados, el porcentaje y número (n) de nidos desertados.

Año	Total de Nidos	Nidos Desertados		Individuos Desertores
		%	(n)	
1983	73	2.74	(2)	2
1984	53	30.19	(16)	17
1985	114	10.53	(12)	12
1986	100	7.00	(7)	8
1987	124	13.71	(17)	18
1988	110	7.41	(8)	8
1989	118	5.08	(6)	6
Total	692	10.95	(68)	71

haber desertado temporalmente. De los 71 individuos que desertaron, 47 (66.20%) fueron hembras y 22 (30.98%) fueron machos. No se pudo identificar el sexo de 2 (2.82%) de los desertores.

4.4.2 Patrón temporal de deserción

De las 71 deserciones, 3 (4.22%) ocurrieron durante el período de puesta (entre la puesta del primer y segundo huevo), 44 (61.97%) durante el primer turno de incubación, 14 (19.72%) durante el segundo turno, 9 (12.68%) durante los turnos subsiguientes, y 1 (1.41%) durante un turno no identificado. Ocho de las 10 aves que desertaron después del segundo turno, lo hicieron en un tiempo mayor a la media del período de incubación (media= 52.12 días, $sd= 7.68$, $n= 8$). Exceptuando un caso, estos huevos abandonados no eran viables.

De los 68 nidos donde hubo deserciones, 18 (26.47%) pertenecían a reproductores tempranos, 24 (35.30%) a reproductores pico, 22 (32.35%) a reproductores tardíos, y 4 (5.88%) no pudieron ser clasificados. Las aves abandonaron independientemente del timing de reproducción ($X^2= 0.87$, $g.l.= 2$, $p < 0.50$).

4.4.3 Hipótesis de relevo de nidos

La Tabla 4.4.2 muestra, para cada año del estudio, la duración promedio de los primeros dos turnos de incubación y el tiempo promedio del período de ayuno de las hembras. De las 39 hembras que desertaron durante la puesta o durante el primer turno de incubación, 14 abandonaron sus huevos después de haber incubado por

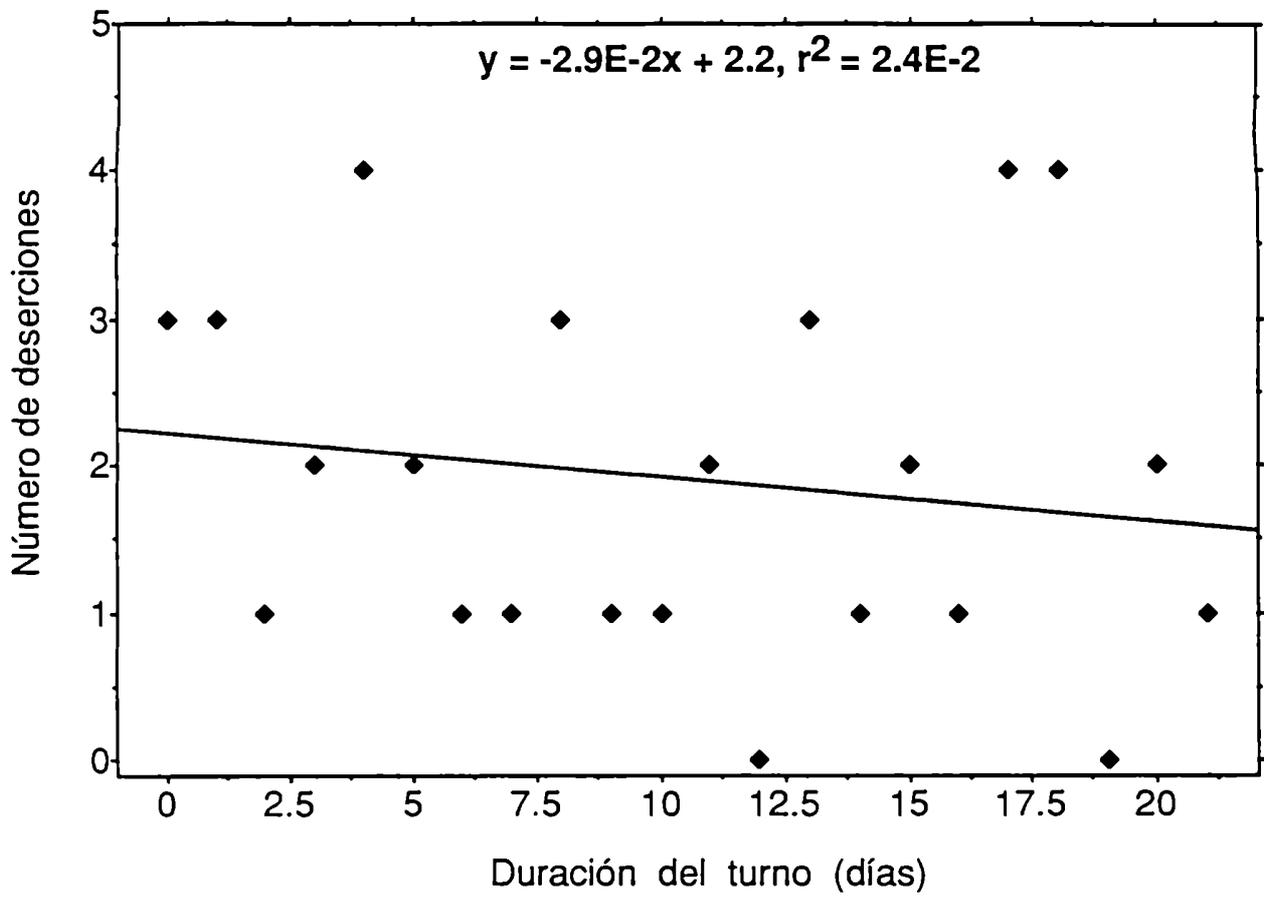
Tabla 4.4.2: Duración media (en días) de los dos primeros turnos de incubación (Turno1 y Turno2) y del período de ayuno de las hembras (Ayuno), para los siete años estudiados. Las hembras generalmente toman el primer turno de incubación, mientras que los machos toman el segundo (n= número de pingüinos).

Año	Turno1	Turno2	Ayuno
1983	13.33 (d.e.= 3.80) (n= 54)	11.11 (d.e.= 5.38) (n= 54)	
1984	15.71 (d.e.= 2.69) (n= 24)	15.36 (d.e.= 4.45) (n= 25)	28.90 (d.e.= 4.78) (n= 11)
1985	16.41 (d.e.= 3.21) (n= 69)	17.19 (d.e.= 4.30) (n= 63)	33.65 (d.e.= 3.41) (n= 20)
1986	16.48 (d.e.= 2.42) (n= 58)	18.28 (d.e.= 3.70) (n= 76)	31.56 (d.e.= 4.07) (n= 55)
1987	13.91 (d.e.= 3.87) (n= 81)	17.56 (d.e.= 4.52) (n= 81)	27.98 (d.e.= 4.90) (n= 61)
1988	16.14 (d.e.= 3.45) (n= 21)		30.20 (d.e.= 4.07) (n= 40)
1989	16.14 (d.e.= 3.45) (n= 21)	16.97 (d.e.= 4.75) (n= 60)	32.95 (d.e.= 3.93) (n= 41)

un tiempo mayor a la duración promedio del Turno1; estas hembras incubaron de 1 a 6 días más que el promedio (media= 2.93, ds= 1.69, n= 14). Tres de los 12 machos que desertaron durante el segundo turno de incubación lo hicieron después de haber incubado por más tiempo que la duración promedio del Turno2; dos de estos machos incubaron por 2 días y uno por 24 días más que el promedio. Debido a que el segundo turno de incubación es tomado generalmente por los machos, no se pudo obtener una duración promedio de ese turno para las hembras. Por lo tanto, extrapolando del primer turno, se asumió que la hembra que tomó un segundo turno de 20 días incubó por un tiempo mayor que el promedio. Combinando los machos y las hembras que desertaron en todos los turnos, solamente 18 aves (25.35%) desertaron después de haber incubado por un período de tiempo mayor a la duración del turno promedio. Solo 6 de estos pingüinos incubaron por una desviación estándar más que el turno promedio.

El número de deserciones no se correlacionó significativamente con la duración del turno de incubación ($r^2= 0.024$; Fig. 4.4.1). Trece (72%) de las 18 parejas de los desertores que incubaron por un turno mayor que el promedio, regresaron un promedio de 3.6 días (d.e.= 2.4, rango 2-8 días) después de que los huevos fueron abandonados. Cuatro de los 18 pingüinos no fueron vistos de nuevo en la temporada correspondiente: 2 fueron vistos al año siguiente y 2 no se volvieron a ver en las siguientes 5 temporadas. El ave restante no estaba anillada, por lo que no pudo ser identificada en las siguientes temporadas.

Figura 4.4.1: Distribución de las deserciones de nido en relación a la longitud del turno de incubación. En la figura se agruparon los datos para ambos sexos y para los dos primeros turnos de incubación (r^2 , $F= 0.5$, $p = 0.49$)



Se obtuvo el período de ayuno para 35 de las 40 hembras que desertaron durante la puesta o el primer turno de incubación. Contrario a la predicción, sólo 11 (31.43%) de estas 35 hembras fueron aves que abandonaron sus huevos después de haber permanecido un tiempo mayor que el tiempo promedio de ayuno para las hembras. Exceptuando una hembra, todas fueron las mismas aves que incubaron por más días que el promedio del Turno1. Sólo 2 de estas hembras permanecieron en sus nidos por una desviación estándar más que el período de ayuno promedio. Además, se supuso que los 5 machos que tomaron el primer turno de incubación ayunaron por más tiempo que el promedio. Combinando estos pingüinos con los 18 que incubaron por turnos más largos que el promedio, 24 (33.80%) aves sobre el total de 71 deserciones permanecieron ayunando en el nido por un tiempo mayor que el promedio.

4.4.4 Hipótesis de la condición física

El promedio de pérdida diaria en el peso de las hembras para el período que incluye tanto la puesta como el primer turno de incubación varió significativamente dependiendo del tiempo que transcurrió desde que arribaron a la colonia hasta la puesta (ANOVA $F= 6.34$; $gl= 2,95$; $p= 0.0026$). La pérdida promedio de peso fue de 53.45 g (d.e.= 13.82, $n= 57$) para el período antes de la puesta del primer huevo, 48.50 g (d.e.= 17.12, $n= 23$) para la primer semana de incubación después de la puesta del segundo huevo, y 40.41 g (d.e.= 6.44, $n= 18$) para la segunda semana de incubación.

Un modelo lineal mostró una relación positiva y significativa entre el tamaño corporal y el peso de las aves al momento de la puesta ($r^2 = 0.135$, ANOVA $F_{3, 127} = 6.614$, $p < 0.0003$, $n = 131$). Las pendientes de regresión para los desertores y no desertores fueron paralelas (Prueba de F parcial $F_{1, 127} = 0$; N.S.; Fig. 4.4.1). Las aves que abandonaron pesaron menos en relación a su tamaño corporal al tiempo de la puesta que las aves que no abandonaron (ANCOVA $F_{1, 128} = 7.129$, $p = 0.01$; Fig. 4.4.2).

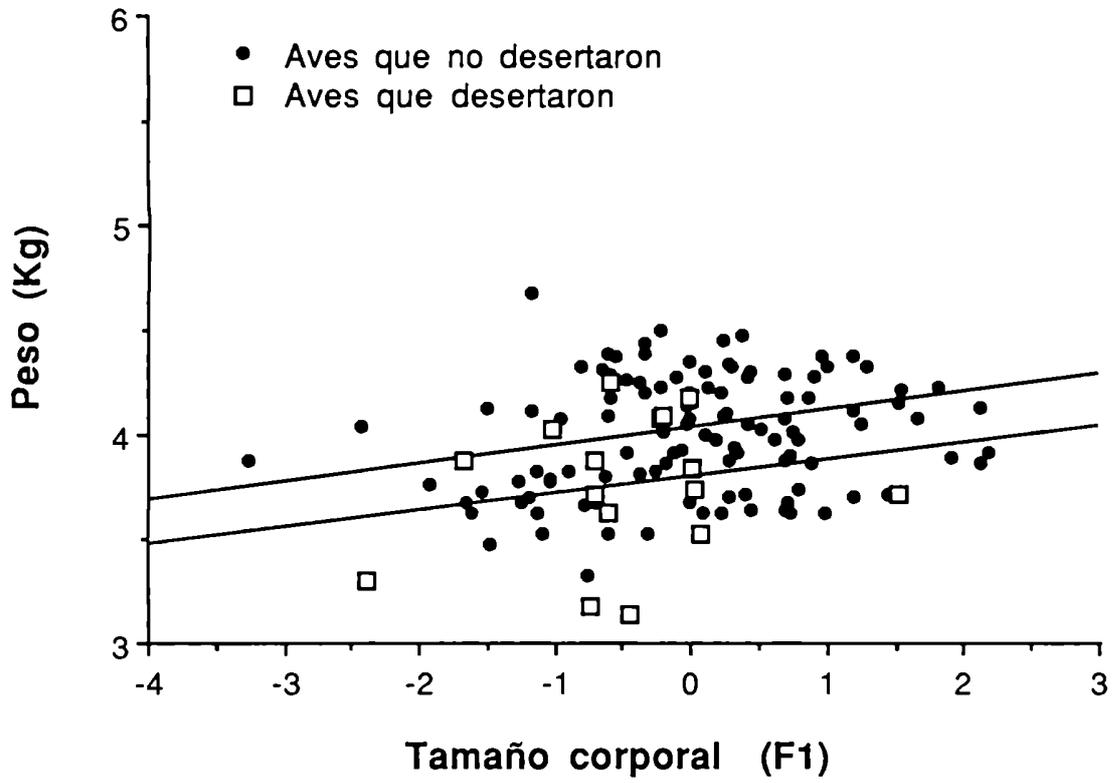
4.4.5 Factores ambientales que afectan la deserción

La precipitación pluvial en Punta Tombo es irregular y escasa, con una media anual de aproximadamente 200 a 300 mm. Algunas tormentas pueden ser severas y la precipitación diaria puede llegar a los 30 mm. En ocasiones, y después de varios días de lluvia, el agua puede acumularse en los nidos. En tres de los siete años del estudio se produjeron tormentas durante el período de incubación: en octubre de 1985 y en noviembre de 1984 y 1989. Agrupando los datos para estos tres años, de un total de 277 nidos activos al momento de las lluvias, 27 (9.75%) se inundaron y 9 fueron abandonados permanentemente (5 en 1984, 1 en 1985, y 3 en 1989). La probabilidad de ser desertados fue mayor para los nidos inundados que para los no inundados ($\chi^2 = 13.88$, $gl = 1$, $p < 0.001$). Además, 2 pingüinos desertaron cuando sus cuevas se derrumbaron durante la tormenta de 1985.

Las temperaturas máximas para octubre y noviembre fueron de 29, 27.5, 29 y 34 C° para 1984, 1985, 1986 y 1989 respectivamente y la deserción de nidos no ocurrió en los días más calurosos del

Figura 4.4.2: Diferencia en el peso, controlando el tamaño corporal, entre las hembras que desertaron y las que no lo hicieron durante el período de incubación. (F1= índice de tamaño corporal)

Aves no desertoras: peso (kg)= $4.029 + 0.086 \times F1$
Aves desertoras: peso (kg)= $3.799 + 0.086 \times F1$



período de incubación. Las temperaturas máximas en los días que ocurrieron las deserciones fueron similares a las temperaturas máximas de los días en los que no ocurrieron deserciones (Prueba de Mann-Whitney, 1984: $U = -0.20$, $n = 32,8$, N.S.; 1985: $U = -0.54$, $n = 28,7$, N.S.; 1986: $U = -0.86$, $n = 29,5$, N.S.; 1989: $U = -1.69$, $n = 33,5$, N.S.).

4.4.6 Perturbación por la investigación

Durante los siete años de monitoreos diarios de los nidos en el área de estudio, solamente siete pingüinos escaparon de sus nidos al ser revisados. Ninguno de estas aves abandonaron el nido por más de un día. Los pingüinos que abandonaron pesaban menos en relación a su tamaño corporal al tiempo de la puesta que los que no escaparon del nido ($\chi^2 = 4.79$, $gl = 1$, $p = 0.03$).

4.5 Discusión

La deserción de nidos está considerada como un factor importante en la determinación del éxito reproductivo en muchas especies de aves marinas. Sclaro (1984a) encontró que la tasa de deserción para el pingüino de Magallanes durante la temporada reproductiva de 1980 fue del 32 %. Este valor es mayor que la tasa de deserción obtenida en los siete años del presente estudio y tres veces más alto que el promedio para los siete años. Pocos otros estudios han cuantificado la tasa de deserción de nidos en especies de pingüinos. Boersma (1976) encontró que durante los

años en que se produjo el fenómeno de El Niño, el pingüino de las Galapagos (*Spheniscus mendiculus*) abandonó más del 80% de los nidos, tanto durante el período de incubación como en la etapa de pichones pequeños. Otros estudios mostraron que las tasas de deserción durante la incubación fueron del 21% en el pingüino de Adelia (Davis 1982) y del 3% en el pingüino de ojos amarillos (*Megadyptes antipodes*) (Seddon 1989).

La tasa de deserción pudo haber sido subestimada, ya que en el presente estudio se contaron como deserciones sólo aquellos casos en que los huevos fueron dejados solos por dos días consecutivos. En catorce nidos, los adultos y sus huevos desaparecieron el mismo día, y por lo tanto los huevos fueron categorizados como depredados mientras los adultos se hallaban presentes. Estos huevos pueden haber sido depredados al poco de haber sido abandonados y, por lo tanto, haber sido incorrectamente categorizados. Sin embargo, incluso cuando se consideran todos estos casos como deserciones, la tasa de deserción corregida es de sólo el 13%.

La deserción de nidos debido al retraso en el relevo del nido ha sido descripta para varias especies (Cooper 1980, Davis 1982, Lishman 1985, Groscolas 1990). Davis (1982) mostró que los retrasos en el relevo de nidos causó el 89% de las deserciones en el pingüino de Adelia, resultando mayormente del agotamiento de las reservas energéticas del ave que se hallaba incubando. En forma similar, Scolaro (1984a, 1990) sugirió que la deserción en el pingüino de Magallanes se debe principalmente a la asincronía en los relevos del nido. En una muestra de seis nidos donde

ocurrieron deserciones, encontró que 4 (67%) de ellas ocurrieron cuando el pingüino que se hallaba incubando no fue relevado a tiempo. Sin embargo, las deserciones en el presente estudio fueron causadas por diferentes factores, y sólo el 25% del total de las deserciones puede ser atribuido a aves que tuvieron turnos de incubación más largos que el promedio. Si se usa como criterio de turnos anormalmente largos a la duración del turno promedio más una desviación estándar, en vez del turno promedio usado en estudios anteriores, entonces sólo el 8.5% de las deserciones pueden ser atribuidas al retraso en el relevo del nido. Es más, casi la mitad de las deserciones ocurrieron antes de haberse cumplido la mitad de la duración promedio de los turnos correspondientes. Por lo tanto, parece improbable que el haber incubado por un tiempo demasiado largo haya sido la causa de que los pingüinos hayan agotado sus reservas energéticas. Estos resultados no concuerdan con la hipótesis del relevo de nidos. La diferencia en los resultados entre el estudio de Scolaro (1984a) y el presente puede ser debida a su reducido tamaño de muestra.

Una de las razones de que los pingüinos se vean forzados a incubar por más tiempo que el promedio es que su pareja se retrase en regresar de su viaje de alimentación. Sin embargo, turnos de incubación más largos que el promedio podrían también resultar de la deserción o muerte del otro miembro de la pareja. Cuatro de las parejas de los 18 pingüinos que desertaron después de un turno más largo que el promedio no regresaron al nido durante la correspondiente temporada reproductiva. Dos de éstas no regresaron pero fueron vistas en la colonia al año siguiente, su-

giriendo que habían desertado el intento reproductivo. Los otros dos pingüinos tampoco fueron vistos en las siguientes cinco temporadas, y dada la alta fidelidad al nido y al área de reproducción (ver Capítulo 3), se asume que la causa de que no regresaran fue su muerte.

Si la deserción de nidos estuviera causada por el agotamiento de las reservas energéticas los pingüinos deberían desertar debido a su condición física y, por lo tanto, las deserciones no deberían estar solamente limitadas a los individuos con turnos de incubación más largos que el promedio. Los resultados de este estudio confirman esto. Las deserciones ocurrieron independientemente de la longitud del turno de incubación, y las hembras que desertaron pesaron menos en relación a su tamaño corporal al momento de la puesta que las hembras que completaron exitosamente la incubación. Esto sugiere que la mala condición física al comienzo de la reproducción fué la causa de las deserciones.

La tasa de deserción de nidos fué variable entre años. En Punta Tombo, el éxito reproductivo y varios parámetros reproductivos del pingüino de Magallanes varían anualmente, aparentemente en respuesta a cambios en la disponibilidad de alimento (Boersma et al. 1990a). Tanto 1984 como 1987 fueron años de bajo éxito reproductivo, y los datos sugieren que la disponibilidad de alimento durante los mismos fue relativamente baja (Boersma et al. 1990a). Si se excluyen del análisis las deserciones debidas a las tormentas y las ocurridas luego de haberse cumplido la duración promedio del período de incubación, los años que poseen las tasas de deserción más altas son 1984 y 1987, con el 28% y el

12% de nidos desertados respectivamente, mientras que las tasas en el resto de los años no superan el 7%. Esto sugiere que los cambios en la disponibilidad de alimento pueden afectar la tasa de deserción, ya sea determinando la condición reproductiva de las aves al comienzo de la reproducción o la prolongación del viaje de alimentación en algunos individuos.

La deserción de nidos podría también ser causada por otros factores. Varios estudios describen la existencia de deserción de nidos a causa de la perturbación humana (ver revisión en Anderson y Keith 1980). En el presente estudio, algunos pingüinos abandonaron temporalmente sus huevos varias veces antes de desertar definitivamente, y otros reanudaron la incubación menos de cuatro días después de haberse ausentado (un período de tiempo aparentemente demasiado breve para reponer sus reservas energéticas). Estos casos sugieren la existencia en esta especie del abandono temporal debido a la perturbación causada por el investigador. Por otro lado, un pingüino en mala condición física podría estar más inclinado a dejar el nido al verse amenazado por la presencia humana que uno en buena condición física. Los pingüinos que escaparon del nido cuando éstos eran revisados pesaron menos en relación a su tamaño corporal al momento de la puesta que los que no lo hicieron, sugiriendo que la condición física puede interactuar con la perturbación humana y provocar la deserción del nido.

Los factores ambientales, tales como las condiciones climáticas extremas, podrían también causar la deserción de nidos (ver Capítulo 2). Sólo un porcentaje menor fue causada ya sea por la

inundación de los nidos o debido al derrumbe de las cuevas durante las tormentas. Tres de los pingüinos que abandonaron los nidos bajo estas condiciones estaban en una condición física pobre o habían estado incubando por un período de tiempo más largo que el promedio, sugiriendo la posible interacción de los diferentes factores. A pesar que los pingüinos que anidan en climas templados, subtropicales y tropicales presentan adaptaciones para hacer frente a la reproducción en ambientes calurosos (Frost et al. 1976a), se ha encontrado que el estrés térmico puede afectar el éxito reproductivo causando la deserción de nido en algunas especies, como el pingüino de las Galápagos (Boersma 1976) y el pingüino del Cabo (*Spheniscus demersus*) (La Cock 1988). Aunque en Punta Tombo las temperaturas máximas pueden ser altas y afectar a los pingüinos durante la etapa de pichones (obs.pers.), las altas temperaturas no incrementaron la tasa de deserción. Por lo tanto, es improbable que el estrés térmico haya sido un factor importante en la determinación de la deserción de nidos.

Contrariamente a lo observado por Davis (1982) en el pingüino de Adelia, la tasa de deserción en este estudio no dependió del tiempo de la temporada en que los pingüinos comenzaron la reproducción. La tasa de deserción fue similar para los reproductores tempranos y tardíos. En contraste con Sclaro (1984a), quien encontró que las deserciones ocurrieron tarde en el período de incubación, la mayoría de las deserciones en este estudio ocurrieron durante los primeros dos turnos de incubación, y principalmente durante el primero.

Los resultados presentados muestran que, contrariamente a lo observado en estudios anteriores, los pingüinos de Magallanes muestran una baja tasa de deserción durante la incubación y que la asincronía en los relevos no es la causa principal de las deserciones de nidos. La condición física al comienzo del período de incubación parece ser un importante determinante de las deserciones, y en algunos casos diferentes factores pueden interactuar para influir en la decisión de las aves de desertar.

CAPITULO V

CONSECUENCIAS DE LA DESERCIÓN Y LA FALTA DE ATENCIÓN DE LOS NIDOS
EN EL ÉXITO DE ECLOSIÓN DEL PINGÜINO DE MAGALLANES

5.1 Introducción

Una de las ventajas del cuidado parental compartido es que durante la incubación los huevos son protegidos contra los depredadores e incubados a la temperatura adecuada en todo momento (White y Kiney 1974). Sin embargo, la falta de atención en el nido y la deserción son frecuentes en muchas especies de aves (ver Capítulo 2), y pueden resultar en una disminución en el éxito reproductivo. Se ha comprobado que la deserción de nidos aumenta significativamente la pérdida de huevos en varias especies de aves marinas (Boersma 1976, Davis 1982, Johnstone y Davis 1990), y se ha sugerido que ésta es la principal causa de disminución del éxito de eclosión en el pingüino de Magallanes (Scolaro 1984a, 1990).

En el pingüino de Magallanes, algunos huevos abandonados por el ave que se encuentra incubando pueden permanecer expuestos por varios días hasta que la pareja del desertor regresa a retomar la incubación (ver Capítulo 4). Al ser abandonados, los huevos se exponen a factores que afectan su probabilidad de supervivencia, tales como las temperaturas inadecuadas (Hunt 1972, Hunter et al. 1976b, Phillips 1987) y la depredación. En Punta Tombo se encuentran varios depredadores aéreos y terrestres de huevos del pingüino de Magallanes (ver Capítulo 3, Conway 1971, Rodríguez 1983, Scolaro 1985).

Los objetivos de este estudio fueron (1) determinar y cuantificar las causas de pérdida de huevos, (2) evaluar los efectos

de la deserción sobre el éxito de eclosión y (3) determinar la importancia de la deserción sobre la depredación y mortalidad embrionaria.

5.2 Métodos

Se revisaron diariamente los nidos del Area 1 (ver Capítulo 4, sección 4.2) para monitorear la presencia de huevos y adultos, por lo que las fechas de puesta y eclosión y las pérdidas de los huevos se registraron dentro de las primeras 24 horas de su ocurrencia. Los huevos se marcaron con un número correspondiente al orden de puesta y al número de nido. Durante cada visita, se registró el estado de los huevos, indicando si estaban siendo incubados, habían sido abandonados o habían desaparecido del nido.

La pérdida de huevos se registró bajo cinco categorías: (1) depredados; (2) no viables; (3) rotos; (4) muertos durante la eclosión; o (5) rotos a causa de la investigación. Para un análisis más detallado, la categoría de depredación fue subdividida en tres categorías: (a) depredados por un ave (si las cáscaras del huevo se encontraron fuera del nido y/o con un agujero característico de un depredador aéreo); (b) depredados por peludos (si se encontraron señales de cavado dentro o alrededor del nido, o los huevos se encontraron aplastados y comidos); y (c) depredador desconocido (si los huevos desaparecieron del nido y no se encontraron señales de depredador alguno). El marcado de los huevos permitió la identificación de los restos encontrados

fuera y lejos de los nidos. Debido a que las probabilidades de ser depredados no son independientes para ambos huevos de la nidada, los resultados se expresan como pérdidas de nidos y, para fines comparativos con otros estudios, como pérdida total de huevos.

Para determinar si los embriones mostraban alguna señal de desarrollo, en cada año se abrió una muestra de huevos que no habían eclosionado de 10 a 15 días después de la fecha esperada de eclosión. Los huevos no viables se subdividieron en dos categorías: (a) aquellos donde el embrión murió después de haberse desarrollado parcialmente, y (b) huevos sin desarrollo embrionario visible. La segunda categoría incluyó los huevos infértiles y en los cuales el embrión murió en una etapa muy temprana de desarrollo sin permitir su identificación.

Para controlar el posible aumento en la pérdida de huevos debido al disturbio de la investigación, se seleccionó una muestra de 49 nidos durante 1990 en un área ubicada a 100 metros del Area1. Estos nidos (Area control) se revisaron cada cuatro días durante el período de incubación. En este área no se marcaron ni midieron a los adultos o los huevos.

Debido a que la frecuencia de revisión de nidos no permitió determinar si la ausencia del adulto era menor de un día, se consideró como **deserción** si un ave dejaba los huevos solos y sin protección por dos días consecutivos. En algunos nidos los huevos fueron dejados sin protección por solamente un día, observándose durante la siguiente visita al nido al mismo pingüino que se hallaba presente antes del abandono; estas ausencias

fueron consideradas como falta de atención y no como deserciones.

5.3 Resultados

5.3.1 Exito de eclosión

Desde 1983 hasta 1989, se perdieron en el Area 1 un total de 306 huevos de los 1346 puestos en 692 nidos. La Tabla 5.3.1 muestra para cada año del estudio el número de huevos puestos, el total de huevos perdidos, y las pérdidas para cada categoría. La proporción de huevos que se perdieron varió entre años, desde un 13.28% (n= 143) en 1983 a un 37% (n= 100) en 1984. El promedio de pérdida de huevos para los siete años del estudio fue de 23.19% (d.e.= 8.68, n= 7 años) (Tabla 5.3.1). La principal causa de pérdida fue la depredación, con un promedio para los siete años de 13.25% (d.e.= 6.28, n= 7 años). Los huevos no viables constituyeron el 5% de las pérdidas (d.e.= 3.30, n= 7 años), y las pérdidas por rotura promediaron el 4.15% (d.e.= 1.59, n= 7 años). La probabilidad de pérdida fue similar para los primeros y segundos huevos de la nidada ($X^2= 0.088$, $gl= 1$, $p > 0.75$, n= 187 nidadas).

Las pérdidas de huevos en el Area1 no difirieron significativamente de las del Area control ($X^2= 0.48$, $gl= 1$, $p > 0.25$); en 1990, el porcentaje de pérdida de huevos en el Area1 fue del 14.58%, mientras que el porcentaje en el Area control fue del 17.89%.

La contribución relativa de cada uno de los factores a la pér-

dida de huevos varió entre años. Sin embargo, la depredación fue el factor principal en todos los años del estudio (Tabla 5.3.2). Ciento catorce nidos fueron depredados durante las siete temporadas reproductivas, pudiendo identificarse la especie depredadora en 44 de los eventos de depredación. Los depredadores aéreos fueron responsables de 19 de estos casos, y los peludos de 25 casos. La gaviota cocinera fue el depredador más frecuentemente observado en el área de estudio, ya sea sobrevolando el área en busca de alimento o parada cerca de los nidos, y se la observó varias veces robando o comiendo restos de huevos en las áreas vecinas. En forma similar, se observó con regularidad a peludos en el área de estudio, ya sea circulando por la misma o ingresando en los nidos de los pingüinos, y se encontró con frecuencia señales de su actividad en y alrededor de los nidos. En cambio, los skúas no fueron vistos nunca buscando alimento en el área de estudio, aunque en algunas ocasiones robaron el alimento de las gaviotas cocineras en esta área. En ninguna ocasión se vió a las gaviotas australes buscando alimento en el área de estudio durante el período de incubación del pingüino.

Tanto la infertilidad como la mortalidad de los embriones (ambos incluidos bajo la categoría de huevos no viables) fueron, dependiendo del año, la segunda y tercer causa en importancia de pérdida de huevos (Tabla 5.3.2). De los 61 huevos que no eclosionaron y que fueron abiertos en los siete años, 34 (55.74%) contenían embriones parcialmente desarrollados, y 27 (44.26%) no presentaron desarrollo alguno.

Tabla 5.3.1: Pérdidas de huevos totales y la distribución de las pérdidas en cada categoría para el Area 1. Se presentan los porcentajes de pérdidas con respecto al total de huevos puestos para cada categoría y año del estudio (el número de huevos perdidos (n) se muestra en paréntesis).

Año	Huevos Puestos	Depredados		No Viables		Rotos		Muertos eclosionando		Invest.		Total	
		%	(n)	%	(n)	%	(n)	%	(n)	%	(n)	%	(n)
1983	143	6.99	(10)	2.10	(3)	3.50	(5)			0.70	(1)	13.28	(19)
1984	100	24.00	(24)	3.00	(3)	7.00	(7)	1.00	(1)	2.00	(2)	37.00	(37)
1985	226	10.18	(23)	8.85	(20)	4.42	(10)	0.44	(1)	----	---	23.89	(54)
1986	197	10.15	(20)	2.03	(4)	2.54	(5)					14.72	(29)
1987	236	8.05	(19)	6.78	(16)	3.81	(9)	0.42	(1)	0.42	(1)	19.49	(46)
1988	209	13.40	(28)	2.87	(6)	5.26	(11)	----	---	0.48	(1)	22.01	(46)
1989	235	18.72	(44)	10.64	(25)	2.55	(6)			----	---	1.91	(75)
Media		13.25		5.00		4.15		0.62		0.9		23.19	

Tabla 5.3.2: Contribución relativa de cada uno de los factores a la pérdida total de huevos del pingüino de Magallanes en Punta Tombo desde 1983 a 1989.

Año	Total de Pérdidas	Depredación		No Viabiles		Rotos		Muertos Eclosionando		Causas Humanas	
		Tot	%	Tot	%	Tot	%	Tot	%	Tot	%
1983	19	10	52.63	3	15.79	5	26.3			1	5.26
1984	37	24	64.86	3	8.11	7	18.92	1	2.70	2	5.41
1985	54	23	42.59	20	37.04	10	18.52	1	1.85	--	---
1986	29	20	68.97	4	13.79	5	17.24	--	----	--	---
1987	46	20	43.48	15	32.61	9	19.57	1	2.17	1	2.17
1988	46	28	63.64	6	13.04	11	23.91	--		1	2.18
1989	75	46	63.01	23	30.67	6	8.00				---
Media anual (%)			56.39		21.58		18.93		2.24		3.75

5.3.2 Deserción y pérdida de huevos

De los 692 nidos estudiados desde 1982 hasta 1989, los pingüinos abandonaron 71 nidos con 112 huevos (Tabla 5.3.3). El promedio del porcentaje anual de nidos en los cuales los huevos abandonados fueron tomados por depredadores fue del 6.27% (d.e.= 4.36, n= 7 años). El porcentaje de huevos que se perdieron luego de haber sido abandonados varió entre años, con una pérdida promedio del 5.4% (d.e.= 3.65, n= 7) de todos los huevos puestos y del 23.67% (d.e.= 9.96, n= 7) del total de pérdidas (Tabla 5.3.3).

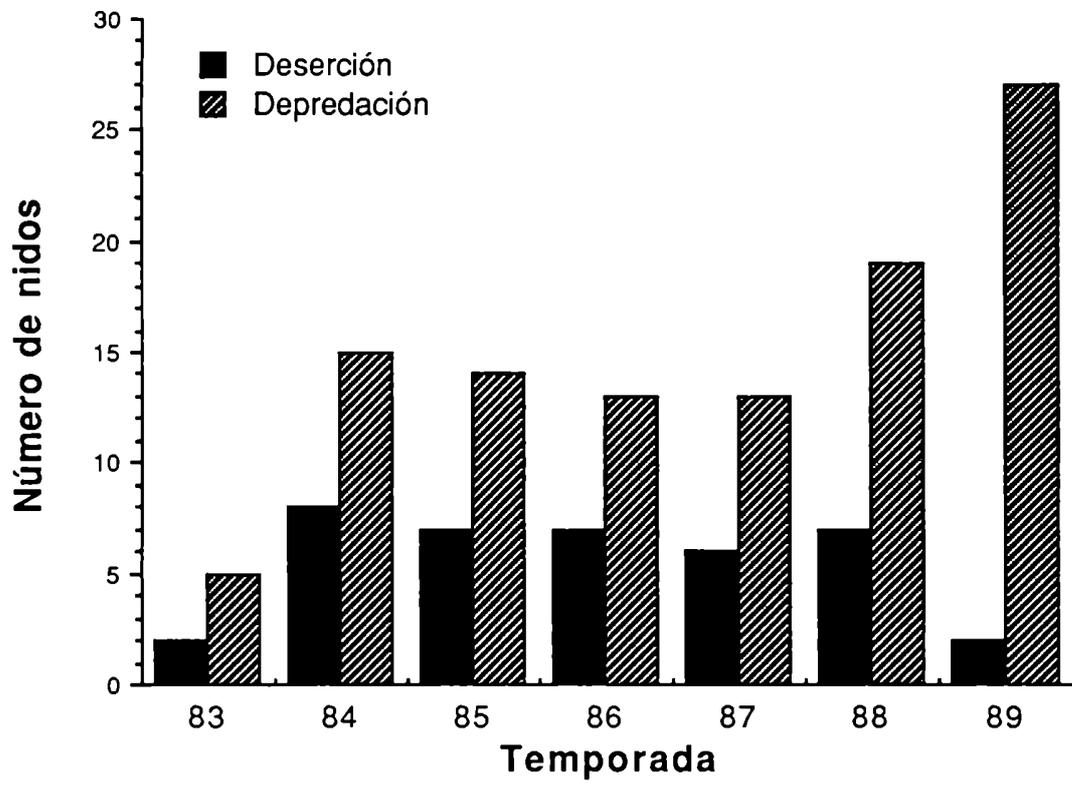
Del total de huevos depredados, 25 (14.62%) desaparecieron de nidos durante el primer día de ausencia del adulto. Como se definió como abandonados únicamente a los huevos que fueron dejados solos por dos días consecutivos, los huevos de estos 25 nidos fueron categorizados como depredados mientras un adulto se hallaba presente. Sin embargo, algunos de éstos podrían haber sido en realidad depredados al poco tiempo de ser abandonados, y por lo tanto, un máximo de 14.62% de los huevos podrían haber sido incorrectamente categorizados.

Treinta y nueve (37%) de los 106 nidos depredados en todos los años se perdieron después que los huevos fueron abandonados (Fig. 5.3.1). Los depredadores tomaron huevos de 83 nidos que contenían nidadas de dos huevos, perdiéndose la nidada completa en 54 (65%) de ellos. La probabilidad de que los depredadores obtuvieran la nidada completa fue mayor en los nidos abandonados que en los nidos en que uno de los adultos se hallaba presente ($X^2= 7.40$, $gl= 1$, $p= 0.006$).

Tabla 5.3.3: Pérdida de huevos a causa de la deserción en el Area 1 desde 1983 hasta 1989. Se presenta para cada año el porcentaje de pérdidas con respecto al número total de nidos estudiados, el número total de huevos puestos, y el número de huevos perdidos.

Año	Total de Nidos	Número Total de Huevos		Pérdidas por Deserción Nidos		Huevos		n
		Puestos	Perdidos	%	n	%	%	
1983	73	143	19	2.74	2	2.80	21.05	4
1984	53	100	37	15.09	8	13.00	35.14	13
1985	114	226	54	6.14	7	5.75	24.07	13
1986	100	197	29	7.00	7	5.08	34.48	10
1987	124	236	46	4.84	6	4.24	21.74	10
1988	110	209	46	6.36	7	5.26	23.91	11
1989	118	235	75	1.69	2	1.70	5.33	4
Media anual (%)				6.27		5.40	23.67	

Figura 5.3.1: Número de nidos abandonados en los cuales los huevos fueron depredados luego de quedar los huevos expuestos (Deserción) en relación al total de nidos depredados (Depredación).



De los 112 huevos abandonados, el 58% fue depredado mientras se encontraba expuesto. En el resto de los casos (42%), uno de los padres regresó al nido antes de que los huevos desaparecieran, y 15 de estos huevos eclosionaron. Otros ocho huevos pertenecientes a seis nidos fueron abandonados por menos de un día. La probabilidad de ser depredados fue mayor para los huevos que fueron abandonados o dejados sin atención por al menos un día que para los huevos que nunca fueron dejados solos ($X^2= 197.84$, $gl=1$, $p < 0.0001$). De los nidos en que los huevos fueron depredados cuando se encontraban expuestos y en los cuales se pudo identificar al depredador ($n= 19$), 12 (63.16%) fueron depredados por la gaviota cocinera y 7 (36.84%) por peludos. La probabilidad de que los huevos expuestos fueran depredados por gaviotas fue mayor de que lo fueran por peludos ($X^2= 5.45$, $gl= 1$, $p < 0.025$).

Nueve de los 40 huevos abandonados antes de cubrirse la duración promedio del período de incubación, y que además sobrevivieron al período de deserción, fueron identificados como no viables. Los huevos abandonados que no eclosionaron habían permanecido expuestos por un período de tiempo significativamente más largo que los huevos abandonados que eclosionaron (media= 6.33 días, rango= 1-16, d.e.= 4.5, $n= 9$ vs. media= 2.73 días, rango= 1-6, d.e.= 2.02, $n= 15$) (Mann-Whitney $U= 28$, $p = 0.015$). La probabilidad de que los huevos resultaran ser no viables fue mayor para los que habían permanecido expuestos que para los que no lo estuvieron ($X^2= 21.08$, $gl= 1$, $p < 0.001$). Por lo tanto, la deserción podría haber sido responsable de la mortalidad embrio-

naria en un máximo de 9 (12.16%) de los 74 huevos en la categoría de "no viables".

5.4 Discusión

La deserción de nidos es un factor importante en la determinación del éxito de eclosión en muchas especies de aves marinas, pudiendo resultar en algunos casos en la pérdida de hasta un tercio de los huevos (Fisher 1971, Davis y McCaffrey 1986, Johnstone y Davis 1990). El efecto de la deserción sobre el éxito de eclosión del pingüino de Magallanes es relativamente bajo, resultando en la pérdida promedio de menos del 6% de los huevos. Las pérdidas debidas a la deserción fueron menores en este estudio que las descritas para la misma especie por Scolaro (1984a, 1990), quien basándose en una muestra de 19 nidos en la colonia de Punta Tombo durante la temporada de 1980, encontró una pérdida por deserción del 16%. Las diferencias entre su estudio y el presente podrían explicarse debido a su bajo tamaño muestral y a la variabilidad anual del sistema.

Debido a la definición de deserción utilizada en el presente estudio, es posible que se hayan subestimado las pérdidas por deserción. Sin embargo, si todos los casos en los cuales las aves y los huevos desaparecieron en la misma visita al nido son consideradas como deserciones, el número total de pérdidas que podrían adjudicarse a la deserción se incrementa por menos del 2%. Por lo tanto, incluso usando esta definición menos restrictiva,

la deserción de nidos fue reponsable de no más del 8% de los huevos puestos en todos los años excepto 1984. Sin embargo, la contribución de la deserción de nidos a la pérdida anual de *huevos* puede llegar al 35%. Por lo tanto, aunque la deserción no es el principal factor determinante de la perdida de huevos, puede tener durante algunas temporadas un efecto importante sobre el éxito de eclosión en el pingüino de Magallanes.

El éxito de eclosión varió entre años, y las pérdidas de huevos fueron menores que las descritas por Scolaro (1990) para las temporadas 1976-1982. Este autor estimó para la colonia de Punta Tombo una pérdida promedio de huevos del 46%. Debido a su baja frecuencia de visita a los nidos (de 15 a 20 días), Scolaro (1990) probablemente sobrestimó la pérdida de huevos al asumir como tales a algunas pérdidas tempranas de pichones. La mortalidad temprana de pichones en Punta Tombo puede ser alta (Boersma, datos inéditos). Los resultados que Scolaro (1984a) presenta para una muestra de nidos monitoreados con más frecuencia, donde la pérdida de huevos fue del 27%, concuerdan con esta explicación.

La depredación fue la causa principal de la pérdida de huevos en todos los años del estudio. La gaviota cocinera fue responsable de la mayoría, si no de todas, las pérdidas debidas a depredadores aéreos en el área de estudio, y fue más responsables de la pérdida de huevos expuestos que los depredadores terrestres. Los huevos abandonados y dejados expuestos por un día tuvieron una mayor probabilidad de ser depredados que los huevos protegidos por los adultos, mostrando que la deserción y la

falta de atención en el nido aumentan la frecuencia de depredación. Es más, los nidos abandonados tuvieron una mayor probabilidad de perder ambos huevos que los nidos atendidos. La importancia de la ausencia de los padres del nido como factor determinante de la depredación podría, sin embargo, haber sido subestimada, ya que dada la frecuencia con que fueron revisados los nidos no pudieron ser detectadas la mayoría de las ausencias breves.

Si los huevos abandonados fueran a perderse de todas formas, ya sea debido al abandono permanente de los padres o debido a la mortalidad embrionaria durante los períodos de ausencia de los padres, los efectos de la depredación sobre los huevos expuestos como agente selectivo en el éxito reproductivo podrían ser entonces de poca importancia. Sin embargo, este estudio muestra que algunas aves que abandonan su turno de incubación pueden retomar las actividades de cuidado parental después de varios días en el mar y, si las parejas de los pingüinos desertores regresan al nido a cumplir su turno antes de que los huevos se pierdan, algunos huevos abandonados pueden sobrevivir y eclosionar. Por lo tanto, aunque varios días de exposición parecen afectar la tasa de mortalidad embrionaria, el aumento de la depredación sobre huevos expuestos sugiere que los depredadores oportunistas no sólo están removiendo huevos que no van a eclosionar de todas formas, sino que están reduciendo el éxito reproductivo del pingüino de Magallanes.

CAPITULO VI

COORDINACION DE LOS RELEVOS DURANTE LA ECLOSION
Y MORTALIDAD DE PICHONES

6.1 Introducción

En las especies de aves donde el cuidado parental es compartido por ambos sexos la supervivencia de los huevos y pichones depende de la coordinación exitosa de las actividades de incubación de ambos padres (Silver 1983). Varios estudios en las aves marinas han mostrado que un retraso en el relevo de la pareja durante la incubación resulta en la deserción de la nidada, debido por lo general al agotamiento de las reservas energéticas del ave que se encuentra incubando (ver Capítulos 2 y 4). En forma similar, un retraso en el relevo de la pareja cuando los huevos están eclosionando puede resultar en una mortalidad temprana de los pichones (Davis 1982) o en una alteración en los patrones de crecimiento de los pichones (Boersma, en prensa).

Varias especies de aves marinas poseen turnos de incubación de varios días, los cuales se acortan a medida que se acerca la fecha de eclosión (Scolaro 1984a, Boersma et al. 1990a, Davis 1982, Warham 1990). Aparentemente esta disminución en la duración del turno aumenta la probabilidad de que uno de los padres se encuentre de regreso con alimento cuando nacen los pichones. En algunas especies, sin embargo, los intervalos entre el relevo de los padres durante esta etapa puede ser todavía de varios días, y en el pingüino de Magallanes en Punta Tombo es de uno a dos días (Boersma et al 1990a). En estas especies, el relevo de la pareja debiera coincidir entonces con la eclosión de los pi-

chones, de manera de maximizar las probabilidades de supervivencia de los mismos. La recepción de alimento al poco de nacer permite que los pichones comiencen a crecer inmediatamente, mientras que la falta de alimento podría resultar en una disminución de la vitalidad y crecimiento o en la mortalidad de las crías. Por lo tanto, la correcta coordinación de los relevos en estas especies es crítica para la supervivencia de los pichones.

Los objetivos de este estudio fueron (1) cuantificar la frecuencia de deserciones debido a un retraso en el relevo durante el último turno de incubación, (2) cuantificar la mortalidad temprana de los pichones debida al fracaso de los padres en regresar al nido durante la etapa de eclosión, y (2) evaluar las causas de esta falta de coordinación de las actividades de incubación.

6.2 Métodos

Se revisaron diariamente los nidos del Area 1 durante la etapa de eclosión de las temporadas 1984 y de 1986 a 1989 (ver sección 4.2, Capítulo 4). Se obtuvo el peso de los pichones al nacer y en el día en que fueron encontrados muertos con una balanza a resorte con precisión de 1 gr. Los pichones se marcaron con una cinta de fibra con el número del nido y el orden de eclosión.

El tiempo transcurrido desde la eclosión del primer pichón y el primer relevo de los padres se determinó a partir de una muestra de nidos donde los pichones sobrevivieron al menos por dos semanas. Los cinco años del estudio estuvieron igualmente repre-

sentados en la muestra.

Se consideró que un pingüino abandonó la reproducción en curso si regresó al nido luego de más de 10 días de la eclosión del primer pichón o si no fué visto de nuevo durante la temporada en curso, pero fué visto en alguna de las siguientes temporadas. Debido a la alta fidelidad de los pingüinos al sitio de nidificación (ver Capítulo 3), se considero como muertos a los pingüinos que no fueron vistos de nuevo en o cerca de sus nidos durante la temporada en curso o en alguna de las temporadas subsiguientes.

6.3 Resultados

6.3.1 Coordinación de los relevos y mortalidad los pichones

Cuatrocientos trece de las 502 parejas estudiadas durante las cinco temporadas completaron exitosamente la incubación (Tabla 6.3.1). El porcentaje anual de nidos en los cuales la mortalidad de pichones ocurrió debido a un retraso en el regreso de los padres y la alimentación de los pichones durante la etapa de eclosión fué bajo y variable (media= 4.59%, d.e.= 3.37, n= 5; Tabla 6.3.1). Treinta y cuatro pichones de 20 nidos murieron durante la primer semana de vida en los cinco años del estudio. En tres de los 20 nidos murió solamente el primer pichón, ya que el padre regresó con alimento antes de que muriera el segundo.

Tabla 6.3.1: Número de nidos donde ocurrió mortalidad a causa de un retraso de los padres en alimentar a los pichones durante la eclosión.

Año	Nidos estudiados	Nidos con eclosiones	Nidos con mortalidad	%
1984	52	36	1	2.78
1986	99	90	9	10.00
1987	124	104	6	5.77
1988	109	88	2	2.27
1989	118	95	2	2.11
	<hr/>	<hr/>	<hr/>	<hr/>
	502	413	20	4.59

6.3.2 Causas del retraso: retraso, deserción o mortalidad?

Cinco (25%) de los 20 pingüinos que no regresaron a relevar a su pareja durante la etapa de eclosión fueron vistos de nuevo en su nido varias semanas después que naciera el primer pichón (media= 29 días, d.e.= 14.73, n= 3), o no fueron vistos por el resto de la temporada pero fueron vistos al año siguiente (n= 2). Ocho (40%) de los 20 pingüinos no fueron vistos tanto durante la temporada en curso como en las temporadas subsiguientes.

En los 7 nidos restantes (35%), el padre que se hallaba forrajeando regresó varios días después de que naciera el primer pichón (media= 5.71 días, d.e.= 2.14, n= 7). En estos nidos, el tiempo transcurrido desde la eclosión del primer pichón hasta el primer relevo difirió significativamente del de los nidos donde los pichones sobrevivieron más de dos semanas (media= 1.43 días, d.e.= 0.87, n= 100)($t= 11.12$, g.l.= 105, $p < 0.0001$). Este período de tiempo no varió significativamente entre años (Prueba de Kruskal-Wallis $X^2= 2.40$, $p > 0.5$).

Dos de las hembras que no fueron vistas de nuevo por el resto del estudio y una de las que regresó tarde a relevar a su pareja, habían abandonado su turno previo de incubación al no ser relevadas por sus parejas.

6.3.3 Causas de mortalidad de los pichones

Los pichones de nidos en los cuales los padres no efectuaron el relevo murieron después de 5.51 días de haber eclosionado (d.e.= 1.22, n= 35). Los primeros y segundos pichones sobrevivieron un número similar de días (primer pichón: media= 5.78

días, d.e.= 1.03, n= 19); segundo pichón: media= 5.19, d.e.= 1.38, n= 16) (Prueba de Mann-Whitney $U= 119$, $p > 0.25$). Los pesos de los pichones al morir fueron significativamente mas bajos que su peso al nacer (Prueba de Wilcoxon $Z= -3.72$, $n= 18$, $p= 0.0002$). Todos estos pichones perdieron peso antes de morir.

Exceptuando un caso, el pingüino que se encontraba empollando permaneció en el nido hasta después que los pichones murieran y, por lo tanto, la mortalidad de los pichones no fué debida a que fueran dejados expuestos. En el caso donde los pichones fueron abandonados, la hembra dejó el nido después de haber ayunado por 34 días. Los dos pichones en este nido ayunaron por 7 y 6 días respectivamente, y murieron a los dos días de ser abandonados pesando menos de 60 g.

6.4 Discusión

La mayoría de la parejas del pingüino de Magallanes coordinaron exitosamente los relevos durante la eclosión, de manera que uno de los padres regresó con alimento al nacer los pichones. En solamente pocos casos los pichones murieron de inanición debido a que uno de los padres no regresó al nido durante los primeros días después de la eclosión. Aunque en comparación con otras especies de aves los pichones del pingüino de Magallanes pueden soportar periodos de tiempo relativamente largos sin alimento, los pichones recién nacidos deben recibir alimento de sus padres antes de que se agoten las reservas de su saco vitelino. Ninguno

de los pichones en este estudio sobrevivió sin alimento por más de una semana después de nacer. En el pingüino de Adelia, por ejemplo, la mayoría de la mortalidad por falta de alimento ocurrió a la edad de 6 a 8 días, debido principalmente a que los padres no regresaron a tiempo para alimentarlos (Davis 1982). En esta especie los pichones pueden sobrevivir sin alimento por solamente ocho días (Reid y Bailey 1966).

La mortalidad de pichones debida a un retraso en su alimentación durante los primeros días después de la eclosión fué debida mayormente a la deserción o mortalidad del ave que se encontraba forrajeando y no a un retraso en el relevo de su pareja. Contrariamente a lo observado en las primeras semanas de incubación (ver Capítulo 4), los padres que se encuentran empollando no abandonaron el nido debido a un retraso en el relevo y permanecieron empollando hasta que ambos pichones murieron. Los pingüinos de Magallanes pueden ayunar por más de dos semanas durante la incubación (ver Capítulo 4), y los turnos al aproximarse la eclosión son de solamente pocos días (Scolaro 1984a). Por lo tanto, a no ser que se encuentre en mala condición física, un ave que no es relevada a tiempo durante la eclosión debiera poder prolongar su estadía en el nido sin sufrir altos costos reproductivos.

Tres de las aves que no regresaron a tiempo para alimentar a sus pichones habían partido a su viaje de alimentación luego de abandonar sus huevos debido al retraso de su pareja en relevarlas. El que no regresaran durante la eclosión puede haber sido resultado de la necesidad de un mayor tiempo de recuperación en

las áreas de alimentación debido al agotamiento de las reservas energéticas al prolongarse su turno previo de incubación, o a su deserción debido al deterioro de su condición física.

El retraso en el relevo del nido durante la etapa de eclosión no afecta la tasa de deserción del ave que se encuentra incubando o empollando. Sin embargo, el retraso puede ser crítico para la supervivencia de los pichones. El costo de un retraso en regresar al nido durante la etapa de eclosión se evidencia en la mortalidad de los pichones en las parejas donde el relevo ocurrió más de cuatro días después que eclosionara el primer pichón. Un retraso en la alimentación de los pichones durante la eclosión podría además resultar algunas veces en la modificación de las asimetrías en tamaño de los pichones hermanos y, por lo tanto, en la alteración de su patrón de crecimiento y la disminución del éxito reproductivo (Boersma, en prensa). Por lo tanto, la coordinación de los relevos de incubación es aparentemente de gran importancia para el éxito reproductivo de la pareja. Los resultados de este estudio indican, sin embargo, que la mortalidad de pichones debido a un retraso en los relevos es baja, mostrando que por lo general el pingüino de Magallanes coordina exitosamente los relevos durante la eclosión.

CAPITULO VII

EFFECTOS DE LA PERTURBACION HUMANA SOBRE EL COMPORTAMIENTO Y
EL EXITO REPRODUCTIVO DEL PINGUINO DE MAGALLANES

7.1 Introducción

El actual crecimiento del turismo ecológico incrementa la necesidad de comprender los efectos de las perturbaciones humanas sobre las poblaciones animales. Los efectos de las perturbaciones humanas sobre las aves coloniales, especialmente las aves marinas, varían desde el estrés hasta la deserción del nido o la colonia (ver revisión por Manuwal 1978, Anderson y Keith 1980, Burger 1981). La consecuencia más severa y de efecto más duradero es la alteración en el éxito reproductivo que resulta del abandono temporal o permanente del nido. El abandono temporal de huevos o pichones inducido por las perturbaciones humanas puede resultar en una disminución del éxito reproductivo, ya sea debido al aumento en la depredación de los huevos o pichones (Kury y Gochfeld 1975, Hockey y Hallinan 1981), aumento en la mortalidad de las crías debido a la exposición a temperaturas extremas (Hunt 1972, Boersma 1976), o a la interferencia con algunos comportamientos de cuidado parental (p.e.: alimentación de los pichones) (Hunt 1972, Robert y Ralph 1975, Veen 1977, Schreiber 1979, Hand 1980). El abandono permanente del nido inducido por la perturbación humana, en cambio, resulta siempre en el fracaso reproductivo para esa pareja.

Existen varios trabajos que describen una disminución en el éxito reproductivo en pingüinos debido a la perturbación humana, p.e: pingüino del Cabo (Frost et al. 1976b, Hockey and Hallinan 1981), pingüino de Humboldt (*Spheniscus humboldti*) (Hays 1976),

pingüino de Adelia (Thomson 1977, Muller-Schwarze 1985, Wilson et al. 1990), pingüino papua (*Pygoscelis papua*) (Croxal et al. 1984), y pingüino de ojos amarillos (Roberts and Roberts 1973). Por su parte, la vulnerabilidad del pingüino de Magallanes a las perturbaciones humanas se encuentra actualmente en aumento a lo largo de la costa Patagónica Argentina. Esta especie es una de las atracciones turísticas más importantes en algunas zonas costeras, y muchas de sus colonias son visitadas frecuentemente. Por ejemplo, más de 40.000 turistas visitan la colonia de Punta Tombo durante los siete meses que dura la temporada reproductiva de esta especie (Boersma et al. 1990b).

Para minimizar los efectos negativos de la perturbación humana, particularmente en las reservas que son frecuentemente visitadas, es necesario comprender cómo las visitas afectan el comportamiento y el éxito reproductivo de los pingüinos. En este estudio se cuantificaron los efectos de las visitas sobre el comportamiento y la reproducción del pingüino de Magallanes en Punta Tombo. En particular, se cuantificó la frecuencia de deserción de nidos debido a la perturbación humana, y las diferencias de comportamiento y éxito reproductivo entre los pingüinos que anidan en zonas de la colonia visitadas por el turismo y zonas que no reciben visitas.

7.2 Métodos

7.2.1 Perturbación y comportamiento

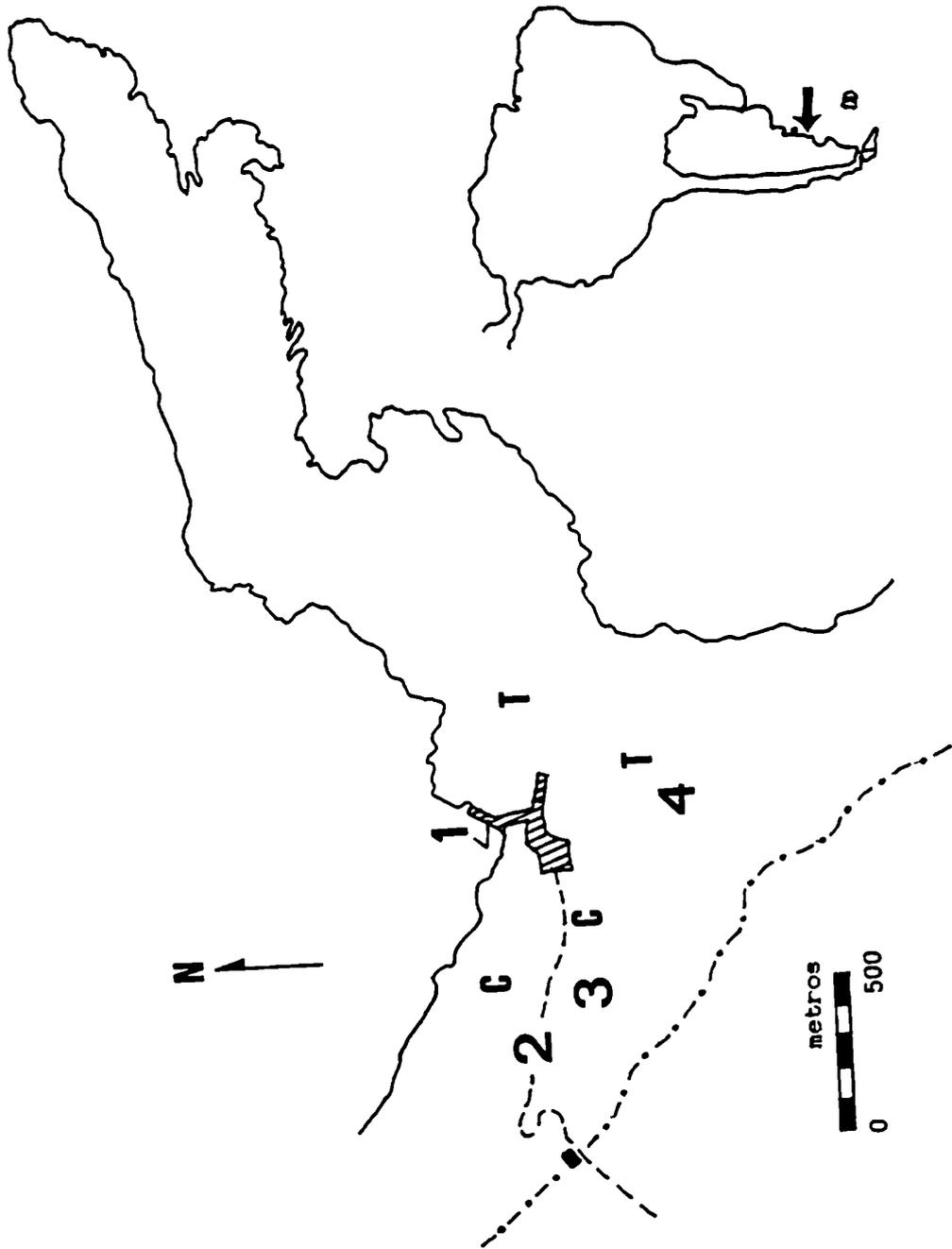
a) Experiencia 1

Durante la temporada reproductiva de 1989-90, se cuantificaron las diferencias en las respuestas de comportamiento de los pingüinos expuestos a la perturbación humana en cuatro áreas diferentes de la colonia: a) el área turística, b) un área bordeando el camino de acceso al área turística, c) un área restringida al turismo, y d) un área de estudio (Fig. 7.2.1). El área turística es un área cercada de aproximadamente 2.5 hectáreas, dentro de la cual el turista puede caminar entre los nidos de pingüinos y acercarse hasta menos de un metro de las aves. La colonia es visitada diariamente desde principios de septiembre hasta fines de marzo (Boersma et al. 1990b). Los visitantes llegan en automóvil (grupos de 1 a 6 personas), o en micros de turismo (grupos de hasta 60 personas). Las visitas duran, en promedio, 1 hora. En ocasiones varios centenares de turistas visitan el área en el mismo horario.

El camino de acceso al área turística tiene aproximadamente 1 km de largo, y conecta los edificios de la reserva y el área de visita. No está permitido que los vehículos se detengan en el camino, ni que los turistas caminen por el mismo. Se definió como área del camino a una franja de 15 m de ancho a ambos lados y a lo largo del mismo. Los pingüinos que anidan dentro de esta área se ven regularmente expuestos al paso lento de vehículos durante el horario de visita y a los guardafaunas e investigadores

Figura 7.2.1: Mapa de Punta Tombo mostrando la ubicación de las áreas utilizadas en este estudio.

- 1 Area turistica
- 2 Area del camino
- 3 Area restringida
- 4 Area de estudio
- C Areas control
- T Transectas
- Edificios de la reserva
- Estacionamiento y sendero turístico
- ///
- camino
- ...límites de la colonia



que ocasionalmente circulan a pié.

El área de estudio es una zona que se visitó diariamente durante aproximadamente una hora. En cada visita, se revisaron todos los nidos para determinar su contenido. Las visitas a cada nido duraron generalmente desde segundos hasta cinco minutos, y en la mayoría se midieron varias veces, durante el transcurso de la temporada, a adultos, huevos y pichones. Además, los investigadores caminan con regularidad a través de esta área al dirigirse a otros lugares de la reserva.

Por último, se eligió como área restringida al turismo a una zona de la colonia alejada de la influencia de las visitas, ubicada a aproximadamente 500 metros de la costa. Esta zona nunca recibe visitantes, salvo el ocasional paso de los investigadores o guardafaunas.

Se eligieron todas las áreas en ambientes arbustivos, y se muestrearon solamente nidos bajo arbustos. Se cuantificó la respuesta de los pingüinos caminando directa y lentamente hacia el nido ("acercamiento"), desde una distancia de 25 metros y hasta medio metro del nido. En cada uno de estos acercamientos, se registraron los cambios de comportamiento observados en los adultos que ocupaban los nidos. Al ocurrir un cambio en el comportamiento, se interrumpió el acercamiento por un intervalo de 10 segundos para permitir el desarrollo completo del mismo y se anotó la distancia al nido. Los comportamientos cuantificados fueron: a) alerta, b) "mirada fija alternada", c) puesta en pié, y d) abandono del nido.

Se definió como comportamiento de alerta al movimiento de la

cabeza del pingüino en dirección al investigador durante el transcurso del acercamiento. El despliegue de "mirada fija alternada" consiste en la rotación de la cabeza de lado a lado y en forma alternada e irregular, manteniéndola algunas veces brevemente hacia un lado. Este despliegue es utilizado por el pingüino de Adelia durante la defensa territorial (Spurr 1975), y está considerado como el despliegue de amenaza más frecuentemente utilizado por el pingüino del Cabo cuando otro pingüino o una persona se acercan demasiado al nido (Eggleton y Siegfried 1981). Este mismo comportamiento se observa en el pingüino de las Galapagos (Boersma 1976). Se consideró como abandono temporal debido a la perturbación humana al alejamiento del pingüino del nido al aproximarse el investigador.

Se efectuaron "acercamientos" a 20-30 nidos en cada una de las cuatro áreas durante el asentamiento (septiembre 17-20), incubación (octubre 19-22) y etapa de pichones (diciembre 6-13). Todos los nidos muestreados durante la incubación y la etapa de pichones tenían huevos o pichones respectivamente. Debido a que podrían existir diferencias en la respuesta de los individuos dependiendo del sexo, se muestreó de manera de tener en todas las áreas individuos del mismo sexo durante el asentamiento y la incubación, y una proporción igual de sexos durante la etapa de pichones.

Se determinó el sexo de las aves en base a los patrones de atención a la colonia y a las proporciones corporales. Es altamente probable que los pingüinos muestreados durante el asentamiento fueran machos, ya que se muestreó antes de la llegada de

las hembras. De la misma forma, es altamente probable que las aves muestreadas durante la incubación fueran hembras, ya que éstas toman por lo general el primer turno de incubación (Scolaro 1984a, Boersma et al. 1990a). El sexo de los pingüinos fue confirmado visualmente utilizando las proporciones de la cabeza y el pico; los machos poseen picos y cabeza proporcionalmente mayores que las hembras.

b) Experiencia 2

Para determinar la tasa de abandono de nidos que podría resultar de las visitas fuera de las áreas delimitadas para ese fin, se caminaron transectas en dos ambientes diferentes durante la primer semana de noviembre de 1990. Este tratamiento difirió de los "acercamientos" descritos anteriormente en que no se realizaron acercamientos directos a los nidos, sino que se simuló la visita de un turista caminando lentamente y sin detenerse por entre los nidos. Se caminaron seis transectas de 100 metros de largo en ambientes desprovistos de vegetación y de alta densidad de cuevas, y dos transectas de la misma extensión en ambientes arbustivos. Estas áreas fueron distintas a las utilizadas para los "acercamientos". En cada transecta, se caminó entre los nidos a velocidad lenta y constante, contando todos los nidos ocupados y ubicados a menos de 1 metro de distancia de la transecta, y tomando nota si las aves abandonaban los mismos al pasar a su lado. Se contaron sólo los nidos cuyas entradas enfrentaban la transecta y en las cuales las aves podían ver al investigador. Un segundo investigador caminó 30 metros por detrás del primero

para determinar si los pingüinos abandonaban el nido después de su paso.

7.2.2 Observaciones generales sobre comportamiento

Desde 1983 hasta 1989 se realizaron también observaciones cualitativas sobre la respuesta de los pingüinos a la gente (ya sean turistas o investigadores).

7.2.3 Éxito reproductivo

Para determinar los efectos de las visitas sobre el éxito reproductivo del pingüino, se comparó una muestra de nidos dentro del área turística con una ubicada de 5 a 20 metros fuera de la misma. Los nidos se revisaron solamente seis veces durante el transcurso de la temporada reproductiva, y en cada visita se registró la presencia de adultos, huevos o pichones. En estas áreas no se marcaron los nidos ni se midieron adultos, huevos o pichones.

Se comparó además el éxito reproductivo de los pingüinos en el área turística con dos áreas de la colonia que no reciben visitas (Áreas control). Estas áreas fueron también distintas a las muestreadas para las respuestas de comportamiento. En cada una de estas zonas se muestrearon áreas circulares de 100 m² durante tres períodos del ciclo reproductivo: después del pico de puesta (15-17 de octubre), después del pico de eclosión (14-16 de noviembre), y antes de que los pichones comenzaran a independizarse (17 de enero). En cada visita a estos nidos se registró la presencia de adultos, huevos o pichones. En estos nidos tam-

poco se midieron adultos, huevos o pichones. Se definió éxito reproductivo como el número de pichones sobrevivientes a mediados de enero por nido donde hubo puesta. Para el análisis, se agruparon los nidos de ambas áreas control.

Las visitas al área turística podrían afectar el crecimiento de los pichones debido a la interrupción de su alimentación o disminuyendo la frecuencia con que los padres les traen alimento. Para analizar este efecto, se pesaron 50 pichones en febrero 5 y 6, previo a su independencia, en el área turística y en un área cercana a las áreas control. Los pesos se obtuvieron con una balanza a resorte con una precisión de 10 gramos.

7.3 Resultados

7.3.1 Perturbación y comportamiento

a) Experiencia 1

La reacción de los pingüinos al acercamiento del investigador difirió de acuerdo al área donde anidaban. Las aves permitieron un acercamiento mayor antes de responder en el área turística que en el resto de las áreas (Figuras 7.3.1 y 7.3.2). Los pingüinos respondieron a la mayor distancia en el área restringida, siendo en todos los casos significativamente mayor que en el área turística (Tabla 7.3.1). Este mismo patrón fue observado en los tres períodos del ciclo reproductivo. La respuesta de los pingüinos tanto en el área bordeando el camino de acceso como en el área de estudio fue intermedia a las otras dos.

Figura 7.3.1: Distancia promedio a la que los pingüinos comenzaron a responder con el comportamiento de alerta en las cuatro áreas y las tres etapas del ciclo reproductivo (TU: área turística; CA: área bordeando el camino; ES: área de estudio; RE: área restringida). Las distancias difieren significativamente entre las áreas (Prueba de Kruskal-Wallis: (a) Asentamiento: $T= 41.66$, $p < 0.001$; (b) Incubación: $T= 41.57$, $p < 0.001$; (c) Etapa de pichones: $T= 64.99$, $p < 0.001$). Las líneas sobre las barras indican la desviación estándar.

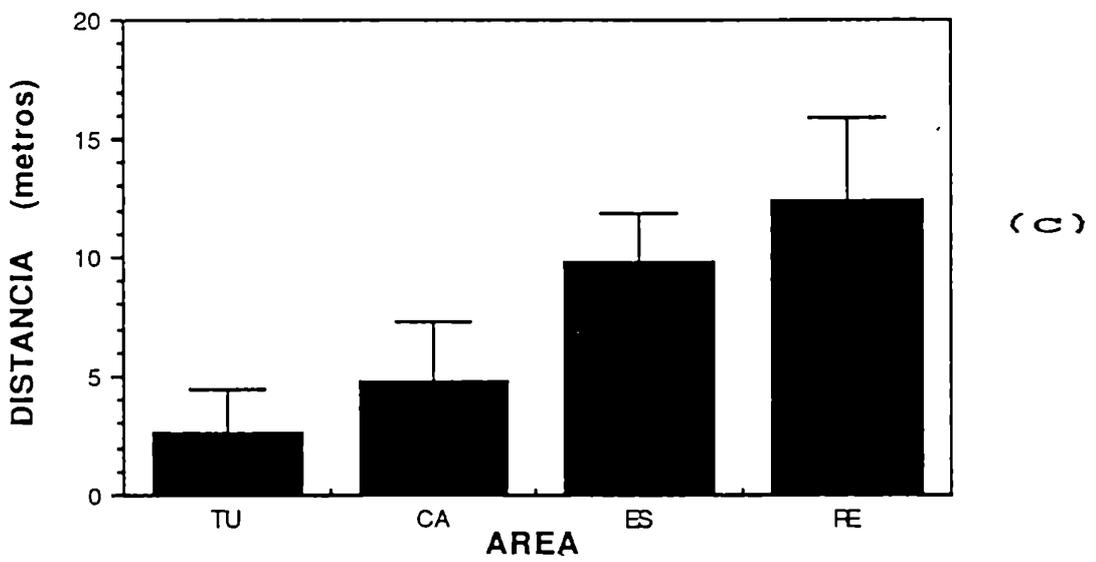
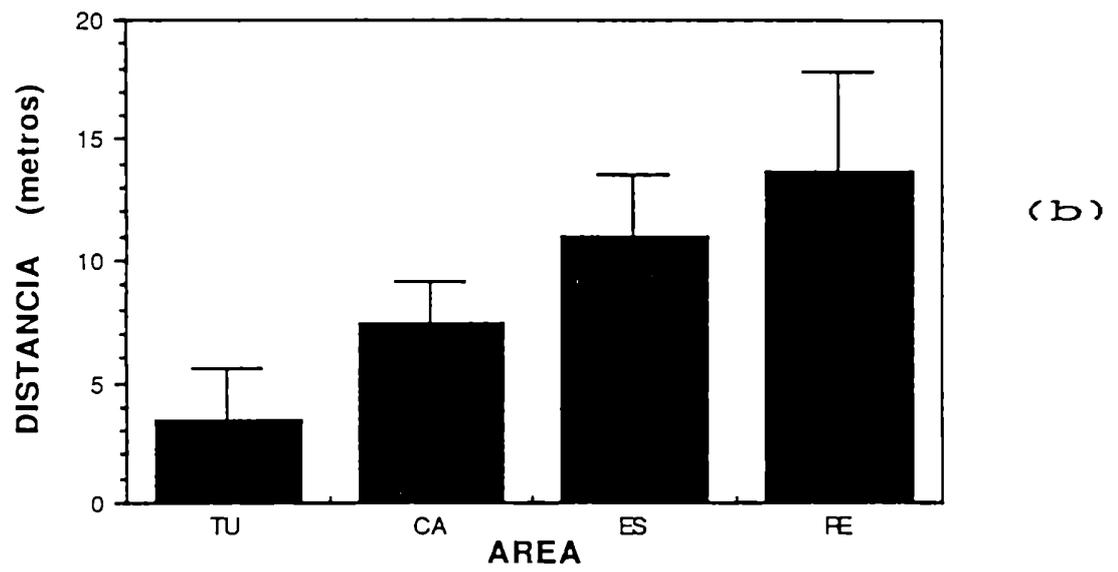
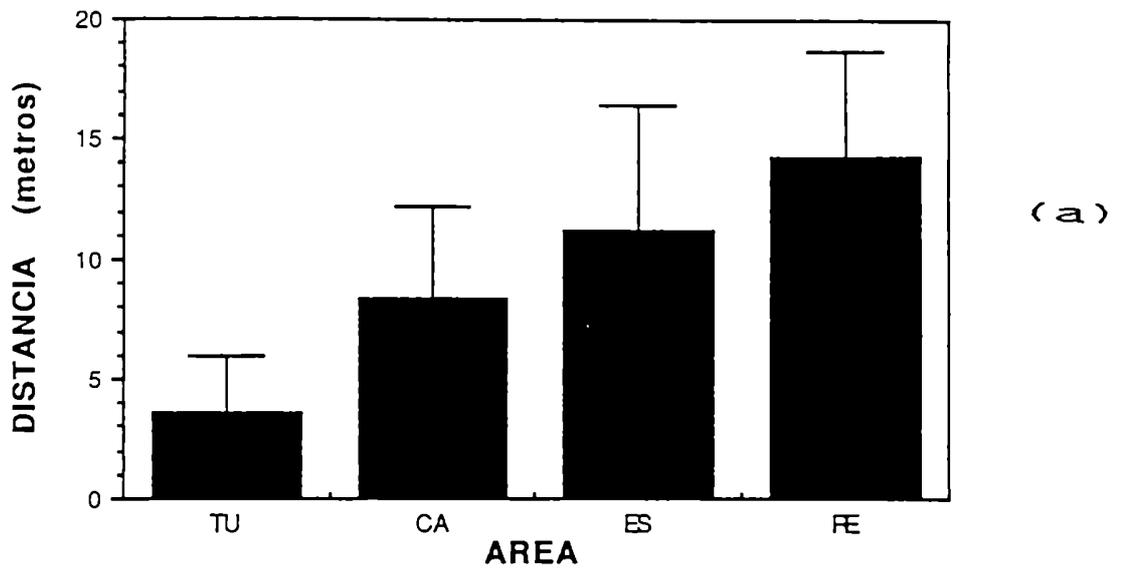


Figura 7.3.2: Distancia promedio a la que los pingüinos comenzaron a responder con el comportamiento de "mirada fija alternada" en las cuatro áreas y las tres etapas del ciclo reproductivo (TU: área turística; CA: área bordeando el camino; ES: área de estudio; RE: área restringida). Las distancias difieren significativamente entre las áreas (Prueba de Kruskal-Wallis test: (a) Asentamiento: $T= 26.02$, $p < 0.001$; (b) Incubación: $T= 27.06$, $p < 0.001$; (c) Etapa de pichones: $T= 35.43$, $p < 0.001$). Las líneas sobre las barras indican la desviación estándar.

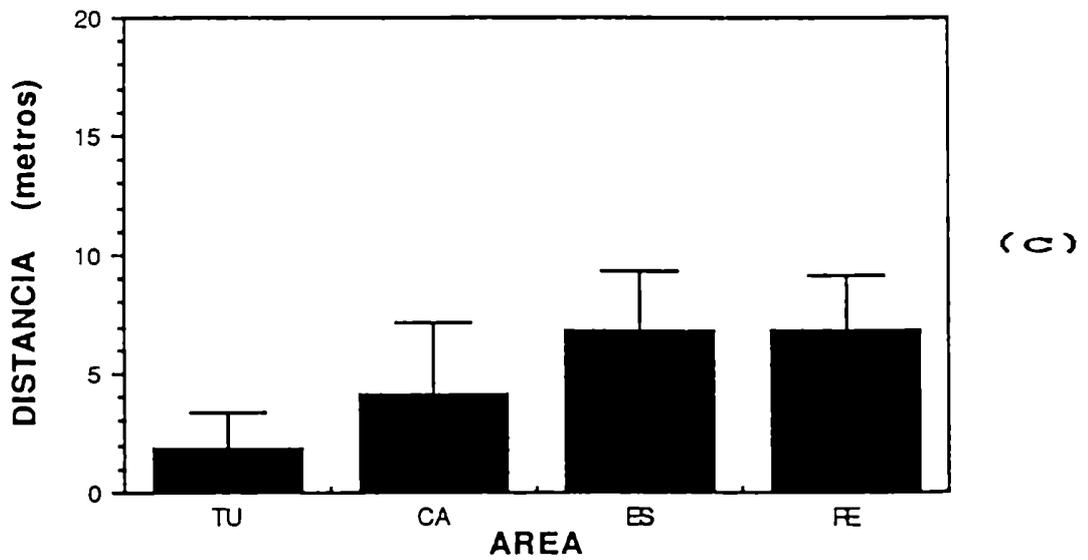
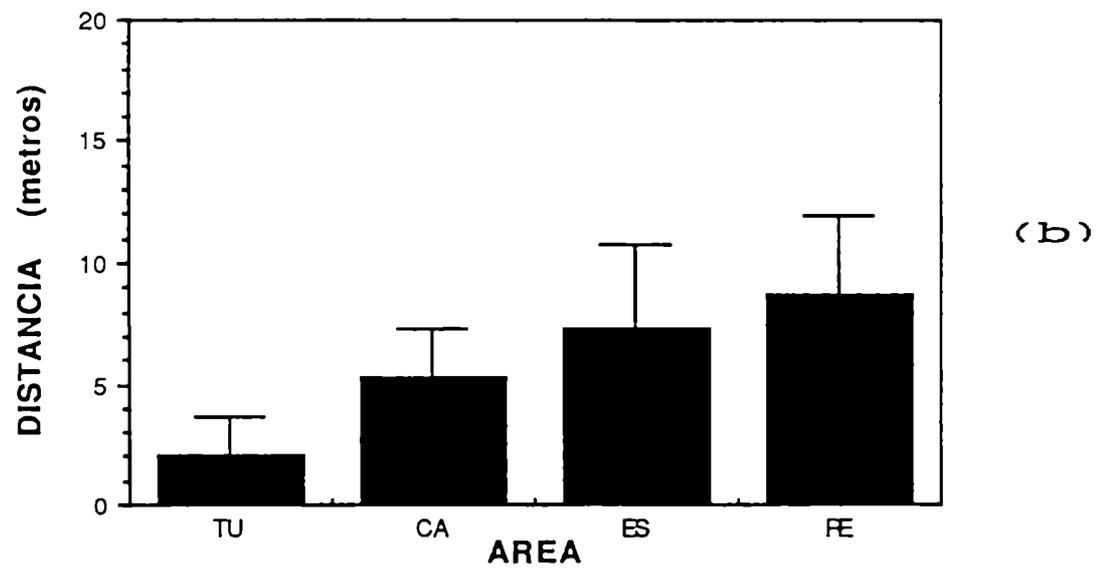
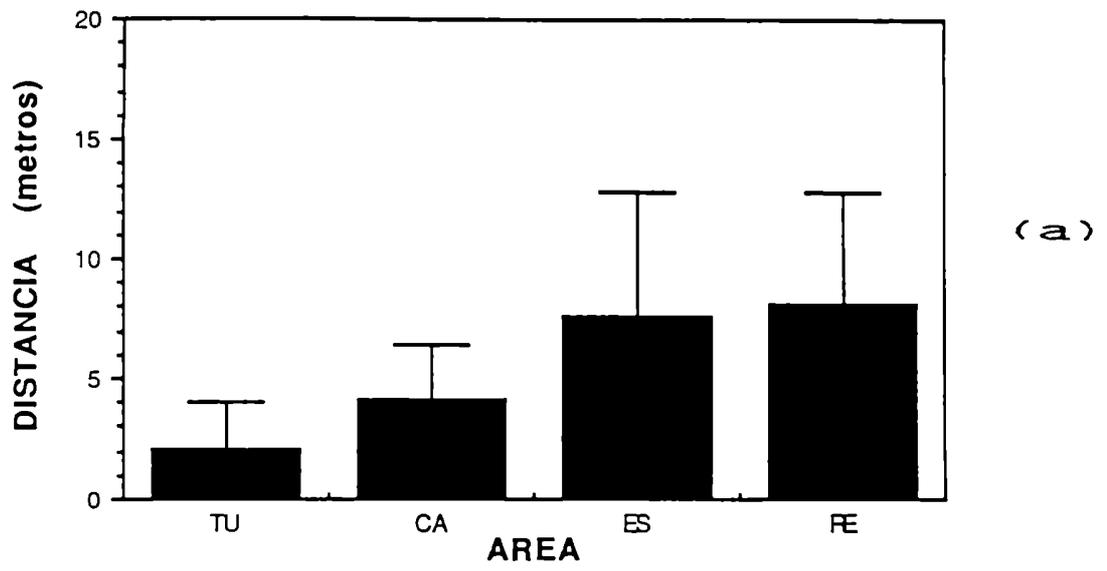


Tabla 7.3.1: Distancias (promedio \pm desviación estándar) a las cuales los pingüinos comenzaron a responder al "acercamiento" con los despliegues de alerta y "mirada fija alternada" en las áreas turística y restringida.

Despliegue	Período	Distancia (mts)		Significancia (a)
		Area Turística	Area Restringida	
Alerta	Asentamiento	3.63 \pm 2.41	14.21 \pm 4.50	U= 6.5 (15,24) **
	Incubación	3.44 \pm 2.14	13.62 \pm 4.26	U= 2.0 (16,16) **
	Pichones	2.62 \pm 1.85	12.39 \pm 3.52	U= 0.0 (21,28) **
Mirada fija alternada	Asentamiento	2.11 \pm 1.92	8.12 \pm 4.76	U= 16.5 (8,28) *
	Incubación	2.00 \pm 1.63	8.68 \pm 3.25	U= 1.08 (8,19) **
	Pichones	1.81 \pm 1.55	6.86 \pm 2.25	U= 26.5 (16,29)**

(a) Prueba de Mann-Whitney, * $p < 0.003$, ** $p < 0.001$.

Durante el asentamiento y la etapa de pichones, el porcentaje de los pingüinos que se pusieron de pié en respuesta al acercamiento fue mayor en el área restringida y menor en el área turística (Tabla 7.3.2). Durante la incubación, sin embargo, la frecuencia fue mayor en el área de estudio (Tabla 7.3.2).

De 30 aves en el área restringida y durante el período de asentamiento, 6.6% abandonaron sus nidos y 10% se movieron a su parte trasera. En cambio, en el área turística varios pingüinos no mostraron respuesta evidente al acercamiento del investigador (asentamiento: 25% (n= 28), incubación: 15% (n= 20), etapa de pichones: 19% (n= 31)).

b) Experiencia 2

Ninguno de los nidos (286 cuevas y 82 nidos bajo arbustos) en las ocho transectas caminadas durante el período de incubación fue abandonado en respuesta a la perturbación. Sin embargo, varios pingüinos a lo largo de las transectas en el ambiente arbustivo se pusieron de pié o giraron sobre los huevos durante el paso del investigador. Al estar confinados a un espacio menor, los pingüinos en la mayoría de las cuevas raramente pueden ponerse en pie o cambiar de posición.

7.3.2 Observaciones generales

Las observaciones generales muestran que los pingüinos de Magallanes tienden a reaccionar de acuerdo al comportamiento de la gente que visita la colonia. Los pingüinos que se encuentran fuera de sus nidos se muestran más nerviosos o escapan con mayor

Tabla 7.3.2: Porcentaje de las aves que se pusieron de pie al aproximarse el investigador en las áreas con distinto grado de exposición a las visitas por gente. (TU: área turística; CA: área bordeando el camino; ES: área de estudio; RE: área restringida).

	TU		CA		ES		RE	
	%	(n)	%	(n)	%	(n)	%	(n)
Asentamiento	7.14	(28)	8	(25)	16.67	(18)	50	(30)
Incubación	0	(20)	6.67	(15)	20	(20)	5	(20)
Etapas de pichones	0	(31)	0	(24)	14.29	(28)	33.33	(30)

frecuencia si la gente camina rápido o efectúa movimientos bruscos. En general, los pingüinos escapan antes y a la mayor distancia si se encuentran en ambientes sin o con baja densidad de vegetación, que en ambientes con alta densidad de arbustos.

Las aves que tienen nido tienden a introducirse en ellos al acercarse un intruso. Esto es especialmente cierto para los nidos cueva, ya que generalmente sus entradas son relativamente pequeñas (Boswall y McIver 1975, de Bary 1990) y una vez dentro de los nidos los pingüinos enfrentan la entrada. Por el contrario, los pingüinos que no poseen nido o se encuentran transitando por la colonia tienden a escapar al acercarse la gente. Por lo tanto, se observan más pingüinos escapando de la gente durante los periodos del ciclo reproductivo en que los aves no reproductoras circulan por la colonia (ej. de noviembre a enero). El efecto de la perturbación aumenta durante la época de pichones, cuando los adultos circulan de ida y vuelta al mar para alimentar a las crías. Los pingüinos que escapan tienden a amplificar el efecto de la perturbación humana, ya que ellos a su vez perturban a otras aves que se encuentran en los nidos.

En resumen, la intensidad del disturbio, la estructura del ambiente, el estado reproductivo del individuo, y el comportamiento de aves en las cercanías, influyen en la respuesta de los pingüinos a la gente. Sin embargo, existe también una gran variabilidad en la respuesta individual de estas aves tanto a la exposición a la gente como a la captura, marcado y medición. Por ejemplo, aunque se use la misma metodología de estudio con cada una de las aves, se observan diferencias en su respuesta individual.

Algunos pingüinos jóvenes (aves que fueron anillados como pichones o durante su primer año de vida) se asentaron en áreas frecuentadas por la gente al reclutar a la población de Punta Tombo. Durante 1990 se observaron 6 pingüinos jóvenes en nidos a menos de 20 metros del camino y 4 en nidos dentro del área turística; dos de estas aves se reprodujeron.

7.3.4 Exito reproductivo

El éxito reproductivo de los pingüinos en el área turística fue similar al del área por fuera de la misma ($X^2= 0.50$, $gl= 1$, $p > 0.25$) y al de las áreas control ($X^2= 0.72$, $gl= 1$, $p > 0.25$) (Tabla 7.3.3).

El peso de los pichones antes de independizarse fue similar en el área turística (media= 2.40 kg, d.e.= 0.35, $n= 50$) y en el área no visitada por la gente (media= 2.33 kg, d.e.= 0.33, $n= 50$) ($t= 0.88$, $p < 0.38$)

7.4 Discusión

La mayoría de las colonias de reproducción de las aves marinas son sensibles a las visitas de la gente, resultando por lo general en cambios en el comportamiento de las aves y en una disminución de su éxito reproductivo (Anderson y Keith 1980, Burger 1981). Para algunas especies, sin embargo, se ha demostrado que los individuos frecuentemente expuestas a la gente se vuelven más tolerantes, ya sea debido un proceso de habituación o aprendizaje

Tabla 7.3.3: Exito reproductivo en el área turística comparado con el área vecina a la misma y las áreas control. Se presentan el número de nidos activos, huevos puestos, y pichones sobrevivientes a mediados de Enero.

Area	Nidos (n)	Huevos (n)	Pichones (n)	Exito Reproductivo (Pichones/nido activo)
Turística	36	71	38	1.06
Vecina	26	51	24	0.92
Control	54	117	56	1.04

(Burger y Gochfeld 1981, 1983, Humphrey et al. 1987, Young 1990). Este estudio muestra que, a diferencia de la mayoría de las aves marinas, los pingüinos de Magallanes que nidifican en la reserva de Punta Tombo son relativamente tolerantes a la presencia de gente, y muestran, además, una respuesta de comportamiento diferente de acuerdo a su grado de exposición previa a la gente.

Los pingüinos en el área turística permitieron un acercamiento mayor antes de comenzar a responder que los pingüinos del área restringida, e incluso algunas aves continuaron descansando con los ojos cerrados después de detectar al investigador. Solamente en el área restringida los pingüinos abandonaron sus nidos o se movieron nerviosamente dentro de ellos. Esto sugiere que de ser molestados, los pingüinos no acostumbrados a la gente podrían experimentar un menor éxito reproductivo como resultado del estrés o de la exposición de sus crías.

Aunque tanto en el área de estudio como en el área turística los pingüinos están expuestos diariamente a la gente, la respuesta ocurrió a mayores distancias en el área de estudio. El número de visitantes y las actividades desarrolladas difieren entre ambas áreas, y esto pudo haber contribuido a la diferencia observada. En forma similar, la diferencia en la respuesta pudo ser debida a que los nidos en el área de estudio fueron visitados brevemente, mientras los pingüinos en el área turística se vieron expuestos a la gente durante varias horas al día.

Podría argumentarse que aunque los pingüinos del área turística muestran una respuesta al acercamiento significativamente más débil, de todas formas son afectados por la gente. Se ha de-

mostrado en otras especies que, aunque las aves no muestren cambios comportamentales evidentes frente al acercamiento de un depredador potencial, este estímulo puede resultar en un aumento significativo de la frecuencia cardíaca (Kanwisher et al. 1978, Ball y Amlaner 1980, Culik et al. 1990). Sin embargo, otros estudios han encontrado que frente al mismo estímulo, las aves mansas o habituadas muestran una frecuencia cardíaca menor (Stout y Schwab 1980, Heise 1989).

El abandono temporal o permanente de nidos no fue observado durante la incubación en el pingüino de Magallanes, y solamente unos pocos nidos fueron abandonados debido al acercamiento durante el periodo de asentamiento. Estos resultados difieren de lo esperado, ya que en la mayoría de las aves marinas las visitas a las colonias de reproducción resultan en la deserción temporal y permanente de los nidos y, por lo general, el impacto de la perturbación es mayor durante la incubación (ver revisión en Manuwal 1978, y en Anderson y Keith 1980). En algunas especies, la perturbación humana puede resultar en tasas de deserción de nidos de más del 50% (Manuwal 1978), o causar la deserción de todos los individuos de la colonia (Cullen 1960, Buckley y Buckley 1972).

Aunque no fué observado en este estudio, el abandono de nidos durante la incubación en respuesta a la perturbación por turistas ha sido anteriormente descrito para el pingüino de Magallanes en la colonia de Punta Tombo (Boswall y McIver 1975, Gochfeld 1980). Un punto a tener en cuenta es que la perturbación en este estudio fue provocada por una sola persona caminando lentamente y sin detenerse a través del área de nidificación, y sin interacción al-

guna con las aves. Perturbaciones de otro tipo e intensidad podrían, sin embargo, resultar en un incremento del abandono de nidos. Por ejemplo, las visitas grupales podrían incrementar la perturbación. Esto se ha observado en el fulmar (*Fulmarus glacialis*), donde grupos más grandes de visitantes resultan en un aumento de la perturbación y en una disminución significativa en el éxito de eclosión y reproductivo (Ollason y Dunnet 1980). En forma similar, se ha encontrado que la velocidad del acercamiento a algunas aves conduce a una reacción más acentuada y a un aumento significativo de la frecuencia cardíaca (Ball y Am- laner 1980). El caminar rápidamente a través de la colonia o a lo largo de la playa provoca con mayor frecuencia una respuesta de escape en el pingüino de Magallanes.

El abandono de nidos puede tener consecuencias negativas sobre el éxito reproductivo del pingüino de Magallanes. Las deserciones temporales durante la época de asentamiento podrían afectar la selección de nidos o la adquisición de parejas, afectando en última instancia su éxito reproductivo. Por otro lado, el abandono del nido durante la etapa de huevos podría reducir el éxito de eclosión, ya que los huevos dejados sin protección tienen una mayor probabilidad de ser tomados por depredadores oportunistas que los huevos que se encuentran protegidos por los adultos (ver capítulo 5). La perturbación humana podría también afectar los patrones de atención en los nidos y, por lo tanto, disminuir la frecuencia de alimentación de los pichones. Sin embargo, no se encontraron diferencias en el peso de los pichones al momento de la independencia entre el área turística y el área

control. Es más, el éxito reproductivo de las parejas que anidaron en el área turística fue similar al de las aves en zonas de la colonia no visitadas por la gente.

La perturbación puede también disminuir la tasa de reclutamiento de aves jóvenes al área afectada (Ainley et al. 1983, Wilson et al 1990, Croxall et al. 1990, pero véase Young 1990). Aunque algunos pingüinos jóvenes se hayan asentado en el área turística y cerca del camino, mostrando que las actividades de la gente no afectan el asentamiento de algunos individuos, el reclutamiento podría verse disminuido en las áreas frecuentadas por la gente. Por lo tanto, se necesita más información antes de poder descartar la posibilidad que las visitas afecten negativamente los patrones de asentamiento del pingüino de Magallanes.

En resumen, el pingüino de Magallanes en Punta Tombo es relativamente tolerante a las visitas por la gente. Los pingüinos en el área turística se acostumbran a que la gente camine entre sus nidos, y las visitas por el turismo parecen no afectar el éxito reproductivo ni el crecimiento de los pichones. Aunque el establecimiento de áreas turísticas pueda resultar en un impacto negativo inicial sobre los pingüinos, los patrones observados sugieren que una vez que éstas se encuentran establecidas las visitas pueden ser compatibles con la reproducción de los pingüinos si se restringen a esas áreas de la colonia y la gente camina lentamente por entre los nidos. Un manejo cuidadoso de las pingüineras podría permitir el desarrollo de la industria turística con sus beneficios económicos, recreacionales y educativos, protegiendo al mismo tiempo al pingüino de Magallanes.

CAPITULO VIII

RESUMEN Y CONCLUSIONES

8.1 Resumen y Conclusiones

Los estudios anteriores sobre el pingüino de Magallanes sugerían que la causa principal de pérdida de huevos era la deserción de nidos debida a la asincronía en los relevos durante la incubación (Scolaro 1984a, 1986). Contrariamente a lo obtenido en dichos estudios, este estudio muestra que la tasa de deserción del pingüino de Magallanes en Punta Tombo es relativamente baja, que la asincronía en los relevos no es la causa principal de la deserción de nidos, y que la deserción causada por este factor no es la determinante principal de una disminución en el éxito de eclosión.

La deserción en el pingüino de Magallanes parece estar determinada por varios factores, tanto internos como externos, y en muchos casos dichos factores pueden interactuar entre sí para determinar la decisión del ave de abandonar sus huevos. Entre los factores principales causantes de la deserción de nidos se encuentra la condición física del ave reproductora, sugiriendo la importancia de los costos fisiológicos en la determinación de la deserción. Los resultados también sugieren que la disponibilidad de alimento puede determinar la tasa de deserción afectando tanto la condición física de las aves como la asincronía en los relevos.

La asincronía en el último relevo durante la incubación tampoco tuvo un efecto importante sobre el éxito reproductivo. El retraso en regresar del viaje de alimentación no afectó la tasa

de deserción de nidos, aunque fue un factor determinante de mortalidad temprana de pichones por falta de alimento. Sin embargo, la causa principal de los retrasos en la alimentación de los pichones recientemente eclosionados no fue la aincronia en los relevos, sino la deserción o muerte del individuo que se encontraba forrajeando.

A pesar de no ser la causa principal de pérdida de huevos, la deserción puede en algunas temporadas reproductivas tener un efecto importante sobre el éxito de eclosión. Además, la deserción temporaria parece ser un factor importante en la determinación de la depredación de huevos, la cual fue la causa principal de pérdida de huevos en todos los años del estudio. Siendo los pingüinos aves de gran tamaño y picos relativamente poderosos, la depredación de huevos sobre nidos donde los adultos se hallan presentes debiera ser riesgosa. Por lo tanto, es de esperarse que los depredadores oportunistas aprovechen los nidos expuestos y tomen los huevos cuando éstos se encuentran sin protección. Por lo tanto, la deserción de nidos puede afectar la pérdida de huevos debido tanto a la terminación del intento reproductivo en curso por uno o ambos padres, o por un incremento en las probabilidades de depredación debido a la deserción temporal de los huevos.

Contrariamente a lo esperado, los pingüinos de Magallanes raramente abandonaron sus nidos durante la incubación frente a la perturbación humana. Ningún pingüino abandonó sus nidos durante el transcurso de las experiencias realizadas en el período de incubación, y durante los siete años de visitas diarias al área de

estudio solamente unos pocos pingüinos abandonaron los huevos al ser revisados sus nidos. Tanto el tamaño corporal como la falta de historia evolutiva con depredadores o la explotación humana podrían contribuir a explicar la baja respuesta del pingüino de Magallanes a la perturbación humana. Estas características probablemente influyen sobre los costos ecológicos de la reproducción, disminuyendo las probabilidades de deserción debido a los riesgos de la depredación. Los pingüinos podrían disminuir aún más esta respuesta a la gente a través de procesos de habituación o aprendizaje, como lo sugieren los resultados que muestran que los pingüinos que anidan en áreas frecuentemente visitadas por el turismo son más tolerantes a la perturbación humana que los pingüinos de áreas que nunca son visitadas por la gente.

P. De Bousma

Roberto

REFERENCIAS

- Ainley, D.G., LeResche, R.E., y Sladen, W.J.L. 1983. "Breeding Biology of the Adelie Penguin". Los Angeles: University of California Press, 240 pp.
- Ainley, D.G., Henderson, R.P., y Strong, C.S. 1990a. Leach's storm-petrel and Ashy storm-petrel, en: "Seabirds of the Farallon Islands. Ecology, Dynamics, and structure of an upwelling-system community" (D.G. Ainley y R.J. Boekelheide, eds.). Stanford University Press, pp. 128-162.
- Ainley, D.G., Boekelheide, R.J., Morrell, S.H., y Strong, C.S. 1990b. Pigeon guillemot, en: "Seabirds of the Farallon Islands. Ecology, Dynamics, and structure of an upwelling-system community" (D.G. Ainley y R.J. Boekelheide, eds.). Stanford University Press, pp. 276-305.
- Anderson, D.J. 1989. Differential responses of boobies and other seabirds in the Galapagos to the 1986-87 El Niño-Southern Oscillation event. Mar. Ecol. Progr. Ser. 52: 209-216.
- Anderson, D.J. y Fortner, S. 1988. Waved albatross egg neglect and associated mosquito ectoparasitism. Condor 90: 727-729.
- Anderson, D.W. y Keith, J.O. 1980. The human influence on seabird nesting success: conservation implications. Biol. Conserv. 18:65-80.
- Andersson, M., Wiklund, C.G. y Rundgren, H. 1980. Parental defense of offspring: a model and an example. Anim. Behav. 28: 356-542.
- Armstrong, T. y Robertson, R.J. 1988. Parental investment based

- on clutch value: Nest desertion in response to partial clutch loss in dabbling ducks. *Anim. Behav.* 36: 941-943.
- Ball, N.J. y Amlaner, C.R. Jr. 1980. Changing heart rates of Herring gulls when approached by humans, en: "A handbook on biotelemetry and radio tracking" (Amlaner, C.J. y D.W. Macdonald, eds.). Pergamon Press, Oxford, pp. 589-594.
- Barth, E.K. 1955. Egg laying, incubation and hatching of the Common Gull (*Larus canus*). *Ibis* 97:222-239.
- Beck, J.R. y Brown, D.W. 1972. The biology of Wilson's Storm Petrel, *Oceanites oceanicus* (Kuhl), at Signy Island, South Orkney Islands. *Br. Antarct. Surv. Scient. Rep.* 69: 1-54.
- Boersma, P.D. 1976. An ecological and behavioral study of the Galapagos Penguin. *Living Bird* 15: 43-93.
- Boersma, P.D. 1982. Why some birds take so long to hatch. *Am. Nat.* 120: 733-750.
- Boersma, P.D. 1986. Body temperature, torpor, and growth in chicks of Fork-tailed Storm petrels (*Oceanodroma furcata*). *Physiol. Zool.* 59: 10-19.
- Boersma, P.D. 1978. Galapagos penguins as indicators of oceanographic conditions. *Science* 200: 1481-1483.
- Boersma, P.D. 1987. Penguins oiled in Argentina. *Science* 236: 135.
- Boersma, P.D. 1988. Census of Magellanic penguins at Punta Tombo, Argentina. *Pacific Seabird Group Bull.* 15: 22 (Resumen).
- Boersma, P.D. en prensa. Asynchronous hatching and food allocation in the Magellanic penguin (*Spheniscus magellanicus*),

- en: Proc. 20th Int. Orn. Congr. (R. Ricklef, eds.). Nueva Zealanda.
- Boersma, P.D. y Wheelwright, N.T. 1979. Egg neglect in the Procellariiformes: reproductive adaptations in the fork-tailed storm-petrel. *Condor* 81:157-165.
- Boersma, P.D., Wheelwright, N.T., Nerini, M.K., y Wheelwright, E.S. 1980. The breeding biology of the Fork-tailed Storm petrel (*Oceanodroma furcata*). *Auk* 97: 268-282.
- Boersma, P.D., Stokes, D.L. y Yorio, P.M. 1990a. Reproductive variability and historical change of Magellanic penguins (*Spheniscus magellanicus*) at Punta Tombo, Argentina, en: "Penguin Biology" (Davis, L.S. y Darby, J.T., eds). Academic Press.
- Boersma, P.D., Stokes, D.L., y Conway, W. 1990b. Punta Tombo management plan. Wildlife Conservation International.
- Boswall, J. y MacIver, D. 1975. The Magellanic penguin *Spheniscus magellanicus*, en: "The Biology of Penguins" (B. Stonehouse, eds.). Macmillan, Londres. pp. 271-305.
- Boswall, J. y Prytherch, R.J. 1972. Some notes on the birds of Point Tombo, Argentina. *Bull. Br. Orn. Club* 92: 118-129.
- Braithwaite, L.W. 1982. Ecological studies of the black swan. IV. The timing and success of breeding on two nearby lakes on the southern tablelands of New South Wales. *Aust. Wildl. Res.* 9: 261-275.
- Buckley, F.G. y Buckley, P.A. 1972. The breeding ecology of Royal Terns *Sterna* (*Thalasseus*) *maxima maxima*. *Ibis* 114:344-359.
- Burger, J., 1981. Effects of human disturbance on Colonial birds,

- particularly gulls. *Colonial Waterbirds* 4:8-36.
- Burger, J. 1988. Effects of age on foraging in birds, en: *Proc. 19th Int. Orn. Congr.* (H. Ouellet, ed.), Univ. Ottawa Press, Ottawa, pp. 1127-1140.
- Burger, J. y Gochfeld, M. 1981. Discrimination of the threat of direct versus tangencial approach to the nest by incubating Herring and Great Black-backed Gulls. *J. Comp. Physiol Psychol.* 95:678-684.
- Burger, J. y Gochfeld, M. 1983. Behavioral responses to human intruders of herring gulls (*Larus argentatus*) and great black-backed gulls (*Larus marinus*) with varying exposure to human disturbance. *Behav. Processes* 8:327-344.
- Cairns, D. 1980. Nesting density, habitat structure and human disturbance as factors in Black Guillemot reproduction. *Wilson Bul.* 92:352-361.
- Calder, W.A. 1973. The timing of maternal behaviour of the Broad-tailed Humming bird preceeding nest failure. *Wilson Bull.* 85: 283-290.
- Calow, P. 1979. The cost of reproduction- a physiological approach. *Biol. Rev.* 54:23-40.
- Capurro, A., Frere, E., Gandini, M., Gandini, P., Holik, T., Lichtschein, V. y Boersma, P.D. 1988. Nest density and population size of Magellanic penguins (*Spheniscus magellanicus*) at Cabo Dos Bahías. *Auk* 105: 585-588.
- Cave, A.J. 1968. The breeding of the Kestrel, *Falco tinnunculus* L., in the reclaimed area Oostelijk Flevoland. *Neth. J. Zool* 18: 313-407.

- Chardine, J.W. y Morris, R.D. 1983. Nocturnal desertion patterns: influence on hatching synchrony in Ring-billed gulls *Larus delawarensis*. *Ibis* 125: 389-396
- Clark, L. y Gabaldon, D.J. 1979. Nest desertion by the Piñon Jay. *Auk* 96: 796-798.
- Cline, D.R., Wentworth, C. y Barry, T.W. 1979. Social and economic values of marine birds, en: "Conservation of Marine Birds of Northern North America" (Bartonek, J.C. y D.N. Nettleship, eds.). U.S. Dep. Interior, Fish. Wildl. Serv. Wildl. Res. Rep. N° 11: 173-182.
- Conover, M.R. 1984. Consequences of mate loss to incubating Ring-billed and California gulls. *Wilson Bull.* 96: 714-716.
- Conway, W.G. 1971. Predation on penguins at Punta Tombo. *Animal Kingdom* 74: 2-6.
- Cooper, J. 1980. Breeding biology of the Jackass penguin with special reference to its conservation. Proc. IV Pan-Afr. Orn. Congr. 227-231.
- Coulson, J.C. y White, E. 1958. The effects of age on the breeding biology of the kittiwake *Rissa tridactyla*. *Ibis* 100: 40-51.
- Crawford, R.J.M., Williams, A.J. y Crawford, P.B.S. 1986. *Afr. J. Mar.* 4: 119-123.
- Croxall, J.P. y Ricketts, C. 1983. Energy costs of incubation in the Wandering albatross *Diomedea exulans*. *Ibis* 125: 33-39.
- Croxall, J.P., McIness, S.J., y Prince, P.A. 1984. The status and conservation of seabirds at the Falkland Islands, en "Status and conservation of seabirds", I.C.B.P. Technical Publica-

- tion No. 2, pp. 271-291.
- Croxall, J.P., Pickering, S.P.C., y Rothery, P. 1990. Influence of the increasing fur seal population on wandering albatrosses *Diomedea exulans* breeding on Bird Island, South Georgia, en: "Antarctic Ecosystems. Ecological change and Conservation" (Kerry, K.R. y Hempel, G., eds.) Springer-Verlag Berlin, Heidelberg, pp. 237-240.
- Culik, B., Adelung, D. y Woakes, A.J. 1990. The effects of disturbance on the heart rate and behaviour of Adelie penguins (*Pygoscelis adeliae*) during the breeding season, en: "Antarctic Ecosystems. Ecological change and Conservation" (Kerry, K.R. y Hempel, G., eds.). Springer-Verlag Berlin, Heidelberg, pp. 177-182.
- Cullen, J.M. 1960. Some adaptations in the nesting behaviour of terns. Proc.Int.Orn.Congr. 12: 153-157. Helsinki: Tilgmannin Kirjapaino.
- Daciuk, J. 1976. Notas faunísticas y bioecológicas de Península Valdés y Patagonia XV. Estudio bioecológico inicial de los esfeniscidos visitantes y colonizadores de Península Valdés y costas aledañas (Provincia del Chubut, Argentina). Physis, Sec. C. 35: 43-56.
- Davis, J.W.F. y Dunn, E.K. 1976. Intraspecific predation and colonial breeding in Lesser Black-backed gulls *Larus fuscus*. Ibis 118: 65-77.
- Davis, L.S. 1982. Timing of nest relief and its effect on breeding success in Adelie Penguins (*Pygoscelis adeliae*). Condor 84: 178-183.

- Davis, L.S. y McCaffrey, F.T. 1986. Survival analysis of eggs and chicks of Adelie penguins (*Pygoscelis adeliae*). *Auk* 103: 379-388.
- de Bary Pereda, S. 1990. Influence of nest-site characteristics on the reproductive success of Magellanic penguins. M.S. Thesis. Seattle, Washington, University of Washington.
- Drent, R. 1970. Functional aspects of incubation in the Herring gull. *Behaviour*, Suppl. 17: 1-132.
- Drent, R. 1975. Incubation, en: "Avian Biology" (Farner, D.S. J.R. King, eds.). Vol. 5. Academic Press. pp. 333-420.
- Duffy, D.C. 1983a. The ecology of tick parasitism on densely nesting Peruvian seabirds. *Ecology* 64:110-119.
- Duffy, D.C. 1983b. Environmental uncertainty and commercial fishing: effects on Peruvian guano birds. *Biol. Conserv.* 26: 227-238.
- Duffy, D.C., Berruti, A., Randall, R.M. y Cooper, J. 1984. Effects of the 1982-3 warm water event on the breeding of South African seabirds. *S.Afr. J. of Science* 80: 65-69.
- Eggleton, P. y Siegfried, W.R. 1981. Displays of the Jackass Penguin. *Ostrich* 50:139-167.
- Eguchi, K. 1980. The Feeding Ecology of the Nestling Great Tit, *Parus major minor*, in the Temperate Ever-Green Broadleaved Forest II. With Reference to Breeding Ecology. *Res. Popul. Ecol.* 22: 284-300.
- Ellison, L.N. y Cleary L. 1978. Effects of human disturbance on breeding of Double-crested Cormorants. *Auk* 95:510-517.
- Emlen, J.T, Miller, D.E., Evans, R.M. y Thompson, D.H. 1966.

- Predator-induced parental neglect in a Ring-billed gull colony. *Auk* 83: 677-679.
- Evans, R.M. 1982. Colony desertion and reproductive synchrony of black-billed gulls *Larus bulleri*. *Ibis* 124: 491-501.
- Feare, C. J. 1976. Desertion and abnormal development in a colony of Sooty Terns *Sterna Fuscata* infested by virus-infected ticks. *Ibis* 118:112-115.
- Fetterolf, P.M. y Blokpoel H. 1983. Reproductive performance of Caspian Terns at a new colony on Lake Ontario, 1979-1981. *J. Field Ornithol* 54:170-186.
- Fisher, H.I. 1967. Body weights in Laysan albatrosses *Diomedea immutabilis*. *Ibis* 109: 373-382.
- Fisher, H.I. 1971. The Laysan Albatross: its incubation, hatching, and associated behaviors. *Living Bird* 10: 19-78.
- Frost, P.G.H., Siegfried, W.R. y Burger, A.E. 1976a. Behavioral adaptations of the Jackass Penguin *Spheniscus demersus* to a hot, arid environment. *Journal of Zoology (London)* 179: 165-187.
- Frost, P.G.H., Siegfried, W.R. y Cooper, J. 1976b. Conservation of the Jackass penguin (*Spheniscus demersus* (L.)). *Biol. Conserv.* 9: 79:99.
- Fujioka, M. 1989. Mate and nestling desertion in colonial little egrets. *Auk* 106:292-302.
- Gandini, P., Frere, E., Gandini, M., Holik, T., Capurro, A. y Lichtschein, V. 1989. Mortalidad por petróleo en el pingüino patagónico en las costas de Chubut. XIV Reunión Argentina de Ecología, Univ.Nac. de Jujuy.

- Gardner, A.S., Duck, C.D. y Greig, S. 1985. Breeding of the Trindade Petrel *Pterodroma arminjoniana* on Round Island, Mauritius. *Ibis* 127: 517-522.
- Gaston, A.J. 1985. Development of the young in the Atlantic alcidæ, en: "The Atlantic Alcidae" (Nettleship, D.N. y Birkhead, T.R., eds.). Academic Press, 574 pp.
- Gaston, A.J. y D.W. Powell. 1989. Natural incubation, egg neglect, and hatchability in the Ancient murrelet. *Auk* 106: 433-438.
- Gochfeld, M. 1980. Timing of breeding and chick mortality in central and peripheral nests of Magellanic penguins. *Auk* 97: 191-193.
- Gosztonyi, A.E. 1984. La alimentación del pingüino Magallánico (*Spheniscus magellanicus*) en las adyacencias de Punta Tombo, Chubut, Argentina. *Cent. Nac. Patag., Contrib. Nro 95*: 1-19.
- Groscolas, R. 1990. Metabolic adaptations to fasting in Emperor and King penguins, en: "Penguin Biology" (L.S. Davis and J.T. Darby, eds.). Academic Press, pp. 269-296.
- Hand, J.L. 1980. Human disturbance in western gull *Larus occidentalis* colonies and possible amplification by intraspecific predation. *Biol. Conserv.* 18:59-64.
- Hand, J.L., Hunt, G.L., y Warner, M. 1981. Thermal stress and predation: influences on the structure of a gull colony and possibly on breeding distributions. *Condor* 83: 193-203.
- Harris, M.P. 1969. Food as a factor controlling the breeding of *Ruffinus lherminieri*. *Ibis* 111: 139-156.
- Harrison, P. 1983. *Seabirds. An identification guide.* Houghton

- Mifflin Company, Boston.
- Hatch, S.A. 1990. Incubation rhythm in the Fulmar *Fulmarus glacialis*: annual variation and sex roles. *Ibis* 132: 515-524.
- Hays, C. 1986. Effects of the 1982-83 El Nino on Humboldt penguin colonies in Peru. *Biol. Conserv.* 36: 169-180.
- Heise, M. 1989. Human-induced tachycardia in wild and tame Mallard (*Anas platyrhynchos*). *Comp. Biochem. Physiol.* 92A: 125-128.
- Hockey, P.A.R. y J. Hallinan. 1981. Effect of human disturbance on the breeding behavior of Jackass Penguins *Spheniscus demersus*. *S. Afr. J. Wildl. Res.* 11:59-62.
- Howell, T.R. y G.A. Bartholomew. 1962. Temperature regulation in the Red-tailed tropicbird and the Red-footed booby. *Condor* 64: 6-12.
- Howell, T.R., Araya, B. y Milie, W.R. 1974. Breeding biology of the Gray Gull, *Larus modestus*. *Univ. Calif. Publ. Zool.* 104: 1-57.
- Humphrey, P.S., Livezey, B.C. y Siegel-Causey, D. 1987. Tameness of birds of the Falkland Islands: an index and preliminary results. *Bird Behavior* 7: 67-72.
- Hunt, G.L. 1972. Influence on food distribution and human disturbance on the reproductive success of herring gulls. *Ecology* 53:1051-1061.
- Hunt, G.L. 1980. Mate selection and mating systems in seabirds, en: "Behavior of marine animals. Vol. 4: Marine birds" (Burger, J., B.L. Olla y H.E. Winn, eds). Plenum Press. pp.

- 113-151.
- Hunter, R.A. y R.D. Morris. 1976a. Nocturnal predation by a Black-crowned Night heron at a Common tern colony. *Auk* 93:629-633.
- Hunter, R.A., Ross, H.A., y Ball, A.J.S. 1976bb. A laboratory simulation of predator-induced incubation interruption using ring-billed gull eggs. *Can. J. Zool.* 54: 628-633.
- Imber, M.J. 1976. Breeding biology of the Grey-faced Petrel *Pterodroma macroptera gouldi*. *Ibis* 118: 51-64.
- Jehl, J.R. 1975. Mortality of Magellanic Penguins in Argentina. *Auk* 92: 596-598.
- Jenkins, S.H. 1978. Oil pollution in Argentina. *Mar.Pollut.Bull.* 9: 146-147.
- Johnson, R.A. 1938. Predation of gulls in murre colonies. *Wilson Bull* 50: 161-170.
- Johnstone, R.M. y Davis, L.S. 1990. Incubation routines and foraging-trip regulation in the Grey-faced Petrel *Pterodroma macroptera gouldi*. *Ibis* 132: 14-20.
- Jouventin, P. 1975. Mortality parameters in emperor penguins *Aptenodytes forsteri*, en: "The Biology of Penguins" (B. Stonehouse, eds.). Macmillan, London, pp. 435-446.
- Jouventin, P., Mougín, J.L., Stahl, J.C. y Weimerskirch, H. 1985. Comparative biology of the burrowing petrels of the Crozet Islands. *Notornis* 32: 157-220.
- Kahl, M.P. 1964. Food ecology of the wood stork (*Mycteria americana*) in Florida. *Ecological Monographs* 34: 97-117.
- Kanwisher, J.W. Williams, T.C. Teal, J.M., y Lawson, K.O. 1978.

- Radiotelemetry of heart rates from free ranging gulls. *Auk* 95: 288-293.
- King, K.A., D.R. Blankinship, y R.T. Paul. 1977a. Ticks as a factor in the 1975 nesting failure of Texas Brown Pelicans. *Wilson Bull.* 89: 157-158.
- King, K.A., J.O. Keithe, y G.A. Mitchell. 1977b. Ticks as a factor in nest desertion of California Brown Pelicans. *Condor* 79:507-509.
- Knopf, F.L. 1979. Spatial and temporal aspects of colonial nesting of white pelicans. *Condor* 81: 353-363.
- Kury, C.R. y Gochfeld, M. 1975. Human interference and gull predation in cormorant colonies. *Biol. Conserv.* 8:23-34.
- Lack, D. 1968. Ecological adaptations for breeding in birds. Methuen.
- La Cock, G.D. 1988. Effect of substrate and ambient temperature on burrowing African Penguins. *Wilson Bulletin* 100: 131-132.
- Lima, L.S. y Dill, L.M. 1990. Behavioral decisions made under the risk of predation: a review and prospectus. *Can. J. Zool.* 68: 619-640.
- Lishman, G.S. 1985. The comparative breeding biology of Adelie and Chinstrap penguins *Pygoscelis adeliae* and *P. antarctica* at Signy Island, South Orkney Islands. *Ibis* 127: 84-99.
- MacInnes, C.D., Davis, R.G., Jones, R.N., Lieff, B.C. y Pakulak, A.H. 1974. Reproductive efficiency of McConnel River small Canada geese. *J. Wildl.Mgmt.* 38: 686-707.
- Manuwal, D.A. 1978. Effects of man on marine birds: a review, en: "Wildlife and People", Purdue Univ. Press, Indiana, pp. 140-

- 160.
- Marshall, N. 1942. Night desertion by Common Terns. *Wilson Bull.* 54:25-31.
- Martin, T.E. 1987. Food as a limit on breeding birds: a life-history perspective. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 18: 453-487.
- Matthews 1954. *Ibis* 96: 432-440.
- McLean, I.G. y Rhodes, G. 1991. Enemy recognition and response in birds, en: "Current Ornithology", Vol. 8. (D.M. Power, eds.) Plenum Press, pp 173-211.
- Miller, R.S. 1973. The brood size of cranes. *Wilson Bulletin* 85: 436-441.
- Mock, D.W. 1984. Infanticide, siblicide, and avian nestling mortality, en: "Infanticide. Comparative and evolutionary Perspectives" (Hausfater, G. y Hrdy, S.B., eds.). Aldine, New York.
- Moller, A.P., Allander, K., y Dufva, R. 1990. Fitness effects of parasites on passerine birds: a review, en: "Population biology of Passerine birds. An integrated approach" (Blondel, J., Gosler, G., Lebreton, J.-D., y McCleery, R., eds.). NATO ASI Series, Vol. G24. Springer-Verlag, Berlin, Heidelberg, pp. 269-280.
- Moss, R., Watson, A. y Parr, R. 1975. Maternal nutrition and breeding success in Red Grouse (*Lagopus lagopus scoticus*). *J. Anim. Ecol.* 44: 233-244.
- Muller-Schwarze, D. 1985. Possible human impact on penguin populations in the Antarctic Peninsula area. *Antarct. J. U.S.* 19:158-159.

- Murray, K.G., K. Winnet-Murray, Z.A. Eppley, G.C. Hunt, y D.B. Schwartz. 1983. Breeding biology of the Xantus' murrelet. *Condor* 85:12-21.
- Nelson, J.B. 1969. The breeding ecology of the Red-footed booby in the Galapagos. *J. Anim. Ecol.* 38: 181-198.
- Nelson, J.B. 1978. *The Sulidae: Gannets and Boobies*. Oxford University Press.
- Nelson, J.B. 1988. Age and breeding in seabirds. in: *Proc. 19th Int. Orn. Congr* (H. Ouellet, eds.), Univ. Ottawa Press, Ottawa, pp. 1127-1140.
- Nisbet, I.C.T. 1975. Selective effects of predation in a tern colony. *Condor* 77:221-226.
- Nisbet, I.C.T. y M.J. Welton. 1984. Seasonal variations in breeding success of Common terns: consequences of predation. *Condor* 86:53-60.
- Nisbet, I.C.T., K.J. Wilson, y W.A. Broad. 1978. Common terns raise young after death of their mates. *Condor* 80: 106-109.
- Nuechterlein, G.L. y Johnson, A. 1981. The downy young of the hooded grebe. *Living Bird* 19: 69-71.
- Nur, N. 1990. The costs of reproduction in birds: evaluating the evidence from manipulative and non-manipulative studies, en: "Population biology of Passerine birds. An integrated approach" (Blondel, J., Gosler, G., Lebreton, J.-D., y McCleery, R., eds.). NATO ASI Series, Vol. G24. Springer-Verlag, Berlin, Heidelberg, pp. 281-296.
- O'Connor, R.J. 1984. *The growth and development of birds*. John Wiley & Sons, 315 pp.

- Ollason, J.C. y Dunnet, G.M. 1980. Nest failures in the fulmar: the effect of observers. *J. Field Ornithol.* 51:39-54.
- Olson, S.L. y H.F. James. 1982. Fossil birds from the Hawaiian Islands: evidence for wholesale extinction by man before western contact. *Science* 217: 633-635.
- Oring, L.W. Avian mating systems, en: "Avian Biology", Vol. 6 (D.S. Farner, King, J. y Parkes, K.C., eds.). New York, Academic Press, pp. 1-92.
- Perkins, J.S. 1983. Oiled Magellanic penguins in Golfo San José, Argentina. *Mar.Pollut.Bull.* 14: 383-387.
- Perkins, J.S. 1984. Breeding ecology of Magellanic penguins *Spheniscus magellanicus* at Caleta Valdes, Argentina. *Cormorant* 12: 3-13.
- Phillips, 1987. The breeding biology of White-tailed tropicbirds *P. lepturus*. *Ibis* 129: 10-24.
- Pierce, D.J. y Simons, T.R. 1986. The influence of human disturbance on tufted puffin breeding success. *Auk* 103:214-216.
- Reid, B. y Bailey, C. 1966. The value of the yolk reserve in Adelie penguin chicks. *Rec. Dom. Mus. (Wellington)* 5: 185-193.
- Richdale, L.E. 1957. A population study of penguins. London: Oxford University Press.
- Robert, H.C. y Ralph, C.J. 1975. Effects of human disturbance on the breeding success of gulls. *Condor* 77:485-490.
- Roberts, C.L. y Roberts, S.L. 1973. Survival rate of yellow-eyed penguin eggs and chicks on the Otago peninsula. *Notornis* 20: 1-5.

- Rodriguez, E.N. 1983. Estructura de la jerarquización en la predación de huevos y pichones en *Spheniscus magellanicus*. Donana, Acta Vertebrata 10 (1): 210-212.
- Ryder, J.P. 1980. The influence of age on the breeding biology of colonial nesting seabirds, en: "Behavior of marine animals. Vol. 4: Marine birds" (Burger, J., B.L. Olla y H.E. Winn, eds.). Plenum Press. pp. 153-168.
- Safina, C. y Burger, J. 1983. Effects of human disturbance on reproductive success in the Black Skimmer. Condor 85:164-171.
- Schreiber, R.W. 1979. Reproductive performance of the Eastern Brown Pelican *Pelecanus occidentalis*. Nat. Hist. Mus. Los Ang. Cty. Contrib. Sci.317: 1-43.
- Schreiber, R.W. y Schreiber, E.A. 1983. Reproductive failure of marine birds on Christmas Island, Fall 1982. Trop. Ocean-Atm. Newsl. 16: 10-12.
- Scolaro, J.A. 1978. El pingüino de Magallanes (*Spheniscus magellanicus*) IV. Notas biológicas y de comportamiento. Pub.Ocas.Inst.Biol.Animal, Mendoza, Serie Científica Nro 10: 1-6.
- Scolaro, J.A. 1980a. El pingüino de Magallanes (*Spheniscus magellanicus*) VI. Dinámica de la población de juveniles. Historia Natural 1: 173-176.
- Scolaro, J.A. 1980b. Estado actual de las investigaciones del pingüino de Magallanes (*Spheniscus magellanicus*) y otras aves marinas. Actas de la II Reunión Nacional sobre Recursos Costeros de la República Argentina. Pub. Sec.Estado Ciencia

y Tecnología: 121-127.

- Scolaro, J.A. 1984a. Timing of nets relief during incubation and guard stage period of chicks in Magellanic Penguin (*Spheniscus magellanicus*) (Aves: Spheniscidae). *Historia Natural* 4:281-284.
- Scolaro, J.A. 1984b. Revisión sobre biología de la reproducción del pingüino de Magallanes (*Spheniscus magellanicus*). El ciclo biológico anual. *Cent.Nac.Patag.*, Contribución Nro 91: 1-26.
- Scolaro, J.A. 1985. Vertebrate species associated to breeding sites in a colony of Magellanic penguins (*Spheniscus magellanicus*) (Aves: Spheniscidae). *Historia Natural* 5: 23-24.
- Scolaro, J.A. 1986. La conservación del pingüino de Magallanes: un problema de conflicto e intereses que requiere de argumentos científicos. *An. Mus. Hist. Nat. Valparaíso* 17: 113-119.
- Scolaro, J.A. 1987. A model life table for Magellanic penguins (*Spheniscus magellanicus*) at Punta Tombo, Argentina. *J.Field Ornithol.* 58: 432-441.
- Scolaro, J.A. 1990. Effects of nest density on breeding success in a colony of Magellanic Penguins (*Spheniscus magellanicus*). *Colonial Waterbirds* 13: 41-49.
- Scolaro, J.A. y Kovacs, O. 1978. El pingüino de Magallanes (*Spheniscus magellanicus*) III. Nota sobre una nueva colonia de reproducción. *Pub. Ocas.Inst.Biol.Animal, Mendoza, Serie Científica* Nro 19: 10-16.
- Scolaro, J.A. y Arias de Reyna, L.M. 1984a. Distribución espacial

- actualizada de la nidificación y tamaño poblacional de *Spheniscus magellanicus* en Punta Tombo, Chubut, Argentina. (Aves: Spheniscidae). Historia Natural 4: 249-256.
- Scolaro, J.A. y Arias de Reyna, L.M. 1984b. Principales factores ecológicos que afectan la nidificación del Pingüino de Magallanes (*Spheniscus magellanicus*) en la colonia de Punta Tombo. Cent.Nac.Patag., Contribución Nro 97: 1-14.
- Scolaro, J.A., Rodriguez, E.N. y Monochio, A.A. 1980a. El pingüino de Magallanes (*Spheniscus magellanicus*) V. Distribución de las colonias de reproducción en el territorio continental Argentino. Cent.Nac.Patag., Contribución Nro 33: III + 18 pp.
- Scolaro, J.A., Hall, M.A., Ximenez, I.M. y Kovacs, O. 1979. El pingüino de Magallanes (*Spheniscus magellanicus*) I. Evaluación y estratificación de densidades de su población en Punta Tombo, Chubut, Argentina. Rev. Mus. Arg. Cs. Nat. B. Rivadavia, Serie Ecología II (4):89-102.
- Scolaro, J.A., Hall, M.A., Ximenez, I.M. y Kovacs, O. 1980b. El pingüino de Magallanes (*Spheniscus magellanicus*) II. Biología y desarrollo de la incubación en la colonia de Punta Tombo, Chubut, Argentina. Rev. Mus. Arg. Cs. Nat. B. Rivadavia, Serie Ecología II (5):104-110.
- Scolaro, J.A., Badano, L., Upton, J. y Beloso, C. 1985. El pingüino de Magallanes: ecología de la nidificación en la colonia Punta Lobería (Chubut). Cent.Nac.Pat.Cont. 103.
- Sealy, S.G. 1984. Interruptions extend incubation by Ancient murrelets, Crested auklets, and Least auklets. Murrelet 65: 53-

56.

- Seddon, P. 1989. Patterns of nest relief during incubation, and incubation period variability in the yellow-eyed penguin (*Megadyptes antipodes*). *New Zealand J. of Zoology* 16: 393-400.
- Seddon, P.J. y Davis, L.S. 1989. Nest site selection by yellow-eyed penguins. *Condor* 91: 653-659.
- Shealer, D.A. y Kress, S.W. 1991. Nocturnal abandonment response to Black-crowned night-heron disturbance in a Common tern colony. *Colonial Waterbirds* 14: 51-56.
- Shine, R. 1980. "Costs" of reproduction in reptiles. *Oecologia* 46:92-100.
- Silver, R. 1983. Biparental care: hormonal and nonhormonal control mechanisms, en: "Symbiosis in parent-offspring interactions" (L.A. Rosenblum y Moltz, H., eds.). New York: Plenum Press, pp. 145-172.
- Snyder, N.F.R.; Heissinger, S.R. y Chandler, R.E. 1989. Reproduction and demography of the Florida Everglade (snail) kite. *Condor* 91: 300-316.
- Southern, H.N. 1970. The natural control of a population of tawny owls (*Strix aluco*). *Journal of Zoology (London)*. 162: 197-285.
- Southern, L.K. y Southern W.E. 1978. Absence of nocturnal predator defense mechanisms in breeding gulls. *Proc. Colonial Waterbird Group* : 157-162.
- Spurr, E.B. 1975. Communication in the Adélie penguin, en: "The Biology of Penguins" (B. Stonehouse, eds.). Macmillan, Lon-

- dres, pp. 449-501.
- Stearns, S.C. 1976. Life history tactics: a review of the ideas. Q. Rev. Biol. 51:3-47.
- Stout, J.F. y Schwab, E.R. 1980. Telemetry of heart rate as a measure of the effectiveness of dispersal inducing stimuli in seagulls, en: "A handbook on biotelemetry and radio tracking" (Amlaner, C.J. y D.W. Macdonald, eds.). Pergamon Press, Oxford, pp. 603-610.
- Tallamy, D.W. y Denno, R.F. 1982. Life history trade-offs in *Georgia solani* (Hemiptera: Tingidae): the cost of reproduction. Ecology 63:616-620.
- Tenaza, R. 1971. Behavior and nesting success relative to nest location in Adelie penguins (*Pigoscelis adeliae*). Condor 73:81-92.
- Tindle, R. 1984. The evolution of breeding strategies in the flightless cormorant (*Nannopterum harrisi*) of the Galapagos, en: "Evolution in the Galapagos Islands" (R.J. Berry, eds.). Academic Press. pp 157-164.
- Thomson, R.B. 1977. Effects of human disturbance on an Adelie Penguin rookery and measures of control, en: "Adaptations within Antarctic Ecosystems" (G.A. Llano, eds.). Houston, Gulf Publishing Co.
- Transue, G.J. y J. Burger. 1989. Responses to mate loss by Herring gulls *Larus argentatus* and Great black-backed gulls *L. marinus*. Ornis Scand. 20: 53-58.
- Trivelpiece, W.Z., Trivelpiece, S.G., Volkman, N.J., y Ware, S.H. 1983. Breeding and feeding ecologies of pygoscelid penguins.

- Antarct. J. U.S. 18: 209-210.
- Trivers, R.L. 1972. Parental investment and sexual selection, en: "Sexual selection and the descent of man" (B. Campbell, eds.). Chicago, Aldine-Atherton, pp. 136-179
- Ueda, K. 1987. Brood desertion in the fan-tailed warbler *Cisticola juncidis*. Jap. J. Ornithol. 36: 13-17.
- Vaisanen, R.A. 1973. Establishment of colonies of Caspian terns *Hydropogone caspia* by deserting flights in the northern gulf of Bothnia. Ornis Scand. 4: 47-53.
- Veen, J. 1977. Functional and causal aspects of nest distribution in colonies of the sandwich tern. Behaviour Suppl. XX:1-193.
- Village, A. 1981. The diet and breeding of long-eared owls in relation to vole numbers. Bird Study 28: 215-224.
- Warham, J. 1990. The petrels: their ecology and breeding systems. Academic Press, 440 pp.
- Warham, J., Keelly, B.R. and Wilson, G.J. 1977. Breeding of the Mottled petrel. Auk 94: 1-17.
- Werschkul, D.F. 1979. Nestling mortality and the adaptive significance of early locomotion in the little blue heron. Auk 96: 116-130.
- White, F.N. y Kiney, J.L. 1974. Avian incubation. Science 186: 107-115.
- Williams, G.C. 1966. Natural selection, the cost of reproduction, and a refinement of Lack's principle. Am. Nat. 100:687-690.
- Wilson, K-J., Taylor, R.H., y Barton, K.J. 1990. The impact of man on Adélie penguins at Cape Hallet, Antarctica, en: "Antarctic Ecosystems. Ecological change and Conservation."

- (Kerry, K.R. y Hempel, G., eds.). Springer-Verlag Berlin, Heidelberg, pp. 183-190.
- Winfield, I.J. y Townsend, C.R. 1983. The cost of copepod reproduction: increased susceptibility to fish predation. *Oecologia* 60:406-411.
- Wittemberger, J.F. 1979. The evolution of mating systems in birds and mammals, en: "Handbook of behavioral neurobiology, Vol. 3; Social behavior and communication" (P. Marler y Vandenberg, J. G., eds.). New York, Plenum Press, pp. 271-349.
- Wunderle, J.M. 1991. Age-specific foraging proficiency in birds, en: "Current Ornithology". Vol. 8. (Power, D.M., eds.). Plenum Press, pp. 273-324
- Young, E.C. 1963. The breeding behaviour of the South Polar Skua, *Catharacta maccormicki*. *Ibis* 105: 203-233.
- Young, E.C. 1990. Long-term stability and human impact in Antarctic skuas and Adélie penguins, en: "Antarctic Ecosystems. Ecological change and Conservation." (Kerry, K.R. y Hempel, G., eds.). Springer-Verlag Berlin, Heidelberg, pp. 231-236.