



UNIVERSIDAD DE BUENOS AIRES

FACULTAD DE CIENCIAS EXACTAS Y NATURALES

Costos y beneficios de diferentes estrategias reproductivas en el Pingüino de Magallanes “*Spheniscus magellanicus*”. Padres y crías en conflicto: un enfoque experimental.

Tesis presentada para optar al título de Doctor de la Universidad de Buenos Aires en el área
de Ciencias Biológicas

Lic. Nahuel Matias Marchisio.

Defensa: 31 de Julio de 2024

Director de Tesis: Dr. Esteban Frere.

Directora adjunta: Dra. Melina Barrionuevo.

Consejero de estudios: Dr. Javier López de Casenave.

Lugar de trabajo: Centro de Investigaciones de Puerto Deseado, Universidad Nacional de la Patagonia Austral.



Resumen

El pingüino de Magallanes (*Spheniscus magellanicus*) es una especie con cuidado biparental, es decir que ambos padres se encargan de proteger a la nidada, incubar los dos huevos y alimentar a los dos pichones. Las asimetrías de tamaño entre los pichones hermanos pueden establecer jerarquías de tamaño dentro de la nidada. Estas jerarquías pueden influir en el crecimiento y la mortalidad de ciertos pichones dentro de la nidada. En este trabajo se estudiaron durante las temporadas 2018 a 2021 algunas estrategias reproductivas del pingüino de Magallanes en la Isla Quiroga, Santa Cruz, Argentina (47°45' S, 65°53' W). Se investigaron primero las causas, y luego las consecuencias en la performance reproductiva de diferentes asimetrías iniciales dentro de la nidada. Además, se evaluó cómo se resuelven los conflictos intrafamiliares en función de estas asimetrías iniciales. Se encontró que la asincronía de eclosión fue altamente variable entre los diferentes escenarios ambientales de disponibilidad de alimento (evaluados como diferentes temporadas reproductivas). Se logró establecer que la asincronía de eclosión junto a variables como el dimorfismo del volumen de los huevos y la disponibilidad de alimento durante el periodo de eclosión de los huevos, son los que determinan la asimetría inicial intranidada. Para evaluar las consecuencias de las asimetrías iniciales en el desempeño de las nidadas se realizó un experimento de cría cruzada de pichones en donde se generaron nidadas con diferentes grados de asimetría y, por lo tanto, se disociaron los posibles efectos parentales en la cría de pichones. Se encontró que la asimetría inicial determina la asimetría presente en la nidada a lo largo de todo el periodo de cría de los pichones. Este efecto fue más notorio en la temporada de éxito reproductivo intermedio/malo. Sumado a esto, durante esa misma temporada se observó una mortalidad diferencial de los pichones, en donde los segundos pichones de nidadas más asimétricas murieron más que las simétricas. Este efecto no fue encontrado en las temporadas de éxito reproductivo bueno o muy malo. Esto tiene sentido en el contexto de reducción de nidada, en donde, si el alimento es escaso, los pichones con una desventaja producida por la

asimetría morirán más rápido que aquellos en una situación de simetría. Por otro lado, se encontró que durante la temporada de éxito reproductivo intermedio/malo, los padres entregaron alimento más frecuentemente, pero no fue acompañado de una ganancia de peso, indicando un mayor costo parental durante esta temporada comparado con las otras. Los resultados encontrados en este trabajo, sugerirían una escasa o nula intervención parental en la resolución del conflicto entre hermanos, ya que son las asimetrías las que determinan el alimento recibido por los pichones, como así también su mortalidad. Al evaluar los viajes de forrajeo, si bien no se encontró un efecto de la asimetría intranidada en la inversión que realizan los machos y hembras, se encontró, por primera vez para la especie, diferencias sexuales en los viajes. Mientras que las hembras realizan viajes cortos y cercanos, los machos realizan viajes más lejanos, de mayor duración y utilizan superficies mayores. Esto podría indicar una complementación entre machos y hembras en la estrategia de alimentación de los pichones de esta especie con cuidado biparental; mientras que las hembras entregarían alimento más frecuentemente pero menor cantidad, dada las características de los viajes, los machos entregarían mayores cantidades de alimento de manera más esporádica. Así, las hembras mantendrían la subsistencia de la nidada y los machos permitirían el crecimiento de los pichones.

Palabras clave: asimetría inicial; inversión parental; reducción de nidada; pingüino de Magallanes; *Spheniscus magellanicus*; estrategias reproductivas; conflictos intrafamiliares.

**Cost and benefits of different reproductive strategies in the magellanic penguin
(*Spheniscus magellanicus*). Parents and chicks in conflict: an experimental
approach**

Abstract

The Magellanic Penguin (*Spheniscus magellanicus*) is a species with biparental care, meaning both parents are involved in protecting the brood, incubating the two eggs, and feeding the chicks. Size asymmetries among siblings can establish size hierarchies within the brood, which can influence the growth and mortality of certain chicks. This study investigated reproductive strategies of the Magellanic Penguin on Quiroga Island, Santa Cruz, Argentina (47°45'S, 65°53'W) during the 2018 to 2021 breeding seasons. Firstly, the causes and then the consequences of different initial asymmetries within the brood were examined in terms of reproductive performance. Additionally, the resolution of family conflicts based on these initial asymmetries was evaluated. It was found that hatching asynchrony was highly variable among different environmental scenarios of food availability (assessed across different breeding seasons). Hatching asynchrony, egg volume dimorphism, and food availability during the hatching period were identified as determinants of initial intra-brood asymmetry. To assess the consequences of initial asymmetries on brood performance, a cross-fostering experiment was conducted, generating broods with varying degrees of asymmetry, and thus dissociating potential parental effects on chick rearing. It was found that initial asymmetry determines the asymmetry present in the brood throughout the entire chick-rearing period, with this effect being more pronounced in seasons of intermediate/poor reproductive success. Additionally, during this same season, there was differential chick mortality, with second-born chicks from more asymmetric broods experiencing higher mortality compared to symmetric broods. This effect was not observed in seasons of good or very poor reproductive success. This aligns with the context of brood reduction, where, in times of scarce food, chicks disadvantaged by asymmetry are likely to

die faster than those in symmetric situations. Furthermore, it was observed that during seasons of intermediate/poor reproductive success, parents delivered food more frequently, although resulting in no weight gain, indicating higher parental costs during this season compared to others. The results suggest minimal or no parental intervention in sibling conflict resolution, as asymmetries determine the food received by chicks and their mortality. While no effect of intra-brood asymmetry on foraging trips was found in terms of investment by males and females, differences in foraging trips between sexes were observed for the first time in this species. Females undertook shorter, closer trips, while males traveled farther, for longer and over larger areas. This may indicate a complementation between males and females in chick-feeding strategy; females would provide food more frequently but in smaller quantities due to trip characteristics, while males would deliver larger amounts of food more sporadically. Thus, females would sustain the brood's subsistence while males would facilitate chick growth.

Key words: hatching asynchrony; parental investment; brood reduction; magellanic penguin; *Spheniscus magellanicus*; breeding strategies; family conflict.



Familia del pingüino de Magallanes en la colonia de la Isla Quiroga

Agradecimientos

En primer lugar, le agradezco a mis directores Esteban Frere y Melina Barrionuevo. Junto a su sabiduría y compañía, sumado a las jornadas de trabajo conjunto aprendí tanto del mundo académico como del mundo de los pingüinos. Sin su paciencia y ayuda esta tesis no hubiera sido posible.

A mi consejero de estudio, Javier López de Casenave, por estar siempre atento a mis consultas y enviarme información de cursos que podrían interesarme.

También quiero agradecerles a todas las personas que me ayudaron con su trabajo y tiempo en el trabajo de campo. Agustín Brizuela, María Eugenia Orrego, Macarena Salgado, Paula Dufour, Mariana Sueldo y Melisa Lera quienes participaron principalmente en la manipulación experimental. Además, no puede faltar la Fundación Conociendo Nuestra Casa, principalmente a Eduardo Carnota quién siempre estuvo dispuesto a ayudarme (e intentar enseñarme) a reparar el kayak.

A la Universidad Nacional de la Patagonia Austral, por brindarme fondos y un espacio con todas las comodidades que se podrían necesitar. Asimismo, agradezco a Wildlife Conservation Society y Panamerican Energy por los fondos entregados a Esteban Frere para la compra de elementos indispensables para esta tesis.

A los integrantes del Centro de Investigaciones Puerto Deseado Ale y Titina por su colaboración y compañía tanto dentro como fuera del centro de investigaciones. A Diego Procopio, gran compañero de oficina con quién compartí charlas y asados desde el primer momento en que llegué a Deseado. Ana y Annick quienes además de dejarme participar de sus salidas por la Ría, me ayudaron en el campo.

A Darwin expediciones quienes me brindaron consejos de cómo cruzar a la isla y cuando fue necesario rescatarme, a mí o al kayak.

Al Consejo Agrario Provincial, especialmente en los tiempos de pandemia quienes me permitieron acceder a la Isla Quiroga.

Al CONICET quién me brindó la oportunidad de poder trabajar de lo que elegí. Brindándome un sueldo a partir de una beca doctoral.

A la Universidad de Buenos Aires que me dio el privilegio de recibir una educación de altísima calidad y gratuita.

A mi familia quienes sin saber muy bien qué es lo que hago, y pese a la distancia, me apoyan incondicionalmente. Ya sea viniendo de visita, o encontrándonos en aventuras por la Patagonia.

A Nieves, mi compañera de vida con quien siempre transformamos ideas simples en proyectos que se nos van de las manos muy rápidamente.

A Roxana Goronas, maestra pizzera, pero por sobre todo mi gran amiga en Deseado.

A Latte, quien sin saberlo me ayudó en los tiempos de mayor estrés.

A Alexandra Elbakyan, su labor ha sido fundamental para facilitar el acceso a la información científica, lo que ha sido de gran ayuda para el desarrollo de esta investigación.

Principalmente quiero agradecer esta tesis a la Isla Quiroga y a sus peculiares habitantes quienes me acogieron y permitieron integrarme como un habitante más. Durante mis visitas a la isla, cada momento compartido fue una experiencia enriquecedora, ya sea trabajando o simplemente tomando mates observando a estos singulares "pájaros" que no pueden volar.

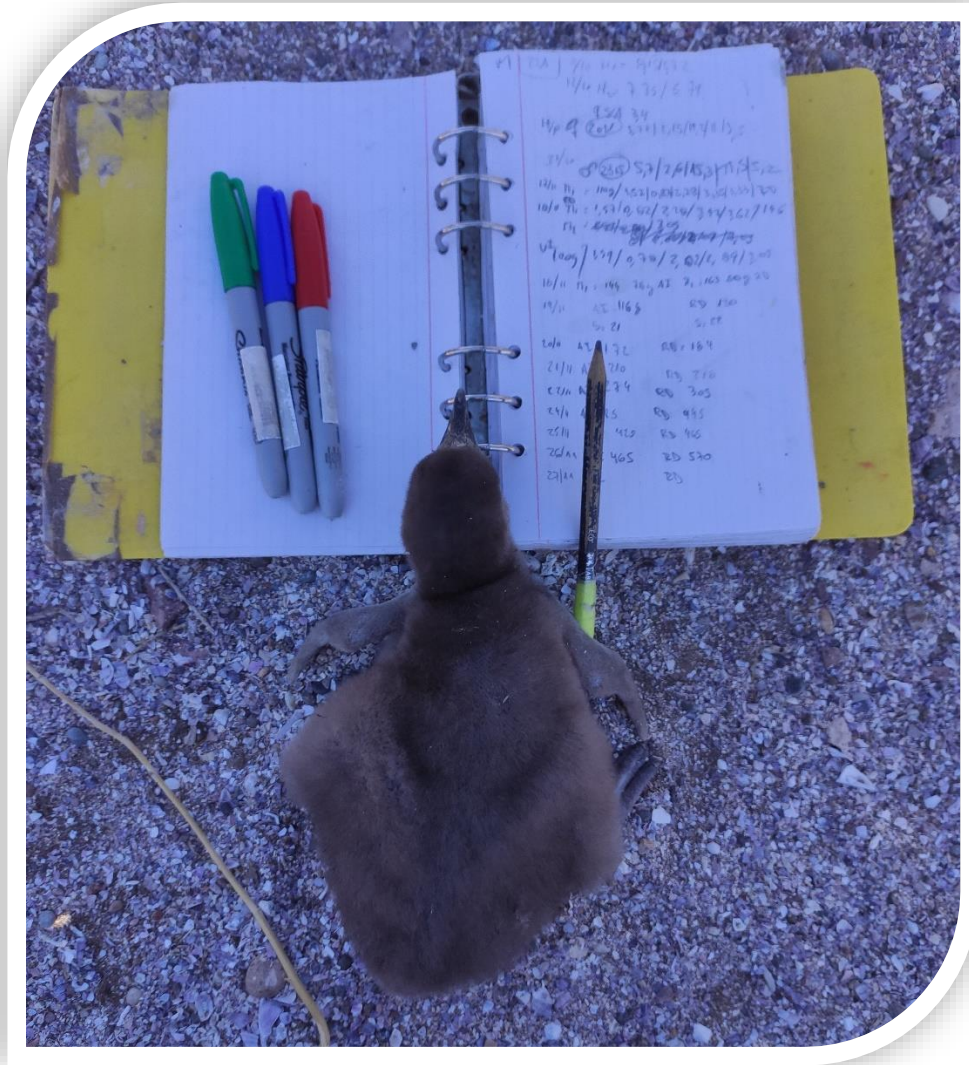
Índice

Organización de la tesis.....	11
Capítulo 1. Introducción general	12
1.1 Introducción	13
1.2 Especie en estudio.....	16
1.3 Objetivos	19
1.4 Hipótesis.....	19
1.5 Metodología	20
1.5.1 Sitio de estudio	20
1.5.2 Metodología general.....	22
1.5.3 Translocación de pichones.....	26
Capítulo 2. Variación natural en la asimetría inicial dentro de la nidada	28
2.1 Resumen.....	29
2.2 Introducción	30
2.3 Objetivos	32
2.4 Metodología	33
2.5 Resultados	35
2.6 Discusión	45
Capítulo 3. El rol de la asimetría inicial dentro de la nidada	49
3.1 Resumen.....	50
3.2 Introducción	51
3.3 Objetivos	54
3.4 Metodología y análisis estadísticos	55
3.5 Resultados	59
3.6 Discusión y conclusión.....	84
Capítulo 4. Costos para los padres: viajes de forrajeo e inversión parental.....	90
4.1 Resumen.....	91
4.2 Introducción	92
4.3 Objetivos	95
4.4 Metodología y análisis estadístico	96
4.5 Resultados	101
4.6 Discusión	140
Capítulo 5. Consideraciones finales.....	145
Literatura citada	152

Organización de la tesis

La presente tesis se estructura en cinco capítulos distintos. En el primero, se establece el marco teórico, se presenta el sitio de estudio, la especie bajo estudio, la metodología básica que guiará el desarrollo de la tesis y se exponen los objetivos del trabajo. Los capítulos subsiguientes siguen una estructura similar, comenzando con una introducción que detalla los objetivos específicos del capítulo, seguida por una sección de metodología que incluye análisis estadísticos detallados, y se detalla la metodología utilizada que va más allá de la descrita en el capítulo uno, y finalmente se presentan los resultados y se discuten en relación con las conclusiones respectivas. En el segundo capítulo, se valida la metodología de translocación de pichones y se evalúan las causas naturales de la asimetría inicial, así como el éxito reproductivo en cada temporada. En el tercero, se examina el efecto de la asimetría inicial dentro de la nidada en el crecimiento y supervivencia de los pichones, además de la influencia de la asimetría en la alimentación diaria durante tres etapas del periodo de crecimiento, categorizando a los pichones en pequeños, medianos y grandes. El cuarto capítulo profundiza en la inversión de los padres en los viajes de forrajeo durante dos etapas del periodo de crecimiento de los pichones, específicamente cuando estos se encuentran en edades intermedias y avanzadas. Finalmente, el quinto capítulo discute globalmente los resultados obtenidos, integrando todas las conclusiones de la tesis para ofrecer una visión comprehensiva del estudio.

Capítulo 1. Introducción general



Pichón del pingüino de Magallanes junto a los elementos de trabajo en la colonia de Isla Quiroga.

1.1 Introducción

En aves las hembras ponen una cantidad de huevos mayor al número de crías que podrían llegar a criar hasta la independencia (Lack 1947, 1954; Charnov y Krebs 1974, Temme y Charnov 1987, Forbes 1990). Luego, la disminución en el número de crías puede deberse a causas extrínsecas como la depredación de pichones o la disponibilidad de alimento, pero también a causas intrínsecas como la dinámica familiar intranidada (Mock y Forbes 1995, Mock y Parker 1997) o la inversión que realizan los padres. La inversión parental fue definida por Trivers (1972) como “cualquier inversión realizada por los padres a su descendencia que aumenta sus chances de sobrevivir, pero que, a la vez, genera un costo en la reproducción futura y/o supervivencia de los padres” (Moreno y Sanz 1994, Reid *et al.* 2002). De acuerdo con esto, la reproducción implica un costo para los padres (Clutton-Brock 1991, Martin 2002, Hanssen *et al.* 2005) que incluye tanto a la producción (Godfray *et al.* 1991, Heeb *et al.* 1998, Christians 2002, Gil *et al.* 2003, Saino *et al.* 2004) e incubación de huevos (Prince *et al.* 1981, Chaurand y Weimerskirch 1994, Reid *et al.* 2002, Tinbergen y Williams 2002, DuRant *et al.* 2013) como el cuidado y alimentación de los pichones (Brockelman 1975). Por otro lado, la dinámica de una familia está sujeta a conflictos y cooperaciones. En biología se pueden definir tres tipos de conflictos familiares que resultan de la etapa de crianza de las crías: los conflictos entre los padres, los conflictos entre los hermanos y los conflictos entre los padres y los hijos (Mock y Parker 1998, Parker *et al.* 2002, Royle *et al.* 2004). Estos conflictos surgen principalmente porque en cada intento reproductivo, los padres realizan una determinada inversión mediante el cuidado parental ejercido, pero la energía destinada a la reproducción es limitada. Entonces, dentro de una misma nidada, los padres pueden distribuir la inversión parental de manera asimétrica, ya que los pichones pueden tener distinto valor para ellos (Magrath *et al.* 2003, Müller *et al.* 2005, Wittingham 2007, Guidici *et al.* 2017), dando origen a conflictos entre hermanos. Las hembras, por ejemplo, pueden invertir de manera diferencial en los huevos según el orden de puesta, tanto en el tamaño como en las

hormonas depositadas (Styrsky *et al.* 2002, Hargitai *et al.* 2005, Whittingham *et al.* 2007). Esto afecta el desempeño de los pichones según su orden de puesta (Slagsvold *et al.* 1984, Pelayo y Clark 2003). Pero incluso la inversión que realiza cada uno de los padres puede ser distinta (Clutton-Brock 1991, Royle *et al.* 2012) y un mismo individuo puede invertir de manera diferencial de acuerdo a su propia condición física e incluso su experiencia en reproducciones anteriores (Reid y Boersma 1990) generando así conflictos entre los propios padres.

En aves altriciales a semi-altriciales suele suceder que, como, por lo general, la incubación de los huevos comienza antes de que finalice la puesta de todos los huevos de la nidada (Clark y Wilson 1981), se genera una asincronía de eclosión en la cual los primeros pichones nacidos tienen un día, o más de vida que el que nace último. Esto produce una asimetría inicial, entendida como una diferencia de tamaño y peso entre los hermanos. Una de las explicaciones adaptativas de este comportamiento es la llamada “hipótesis de reducción de nidada, propuesta por Lack (1947, 1948, 1954). Bajo esta mirada, la asincronía de eclosión puede estructurar jerárquicamente por tamaño a los pichones y es una desventaja para los pichones más tardíos en la competencia entre hermanos (Mock y Parker 1997, Glassey y Forbes 2002). Debido a su menor tamaño los pichones más jóvenes son competitivamente inferiores y fallan en la monopolización del alimento recibido por parte de los padres (Glassey y Forbes 2002). Esto es adaptativo ya que, bajo condiciones de escaso alimento, si el pichón más pequeño falla repetidamente en la recepción de alimento, muere por inanición. Sin embargo, se proponen numerosas hipótesis alternativas para explicar el significado adaptativo de la asincronía de eclosión (Stoleson y Beissinger 1995) entre ellas la hipótesis de viabilidad de los huevos (Arnold *et al.* 1987), de protección de los huevos (Dunlop 1910), de oportunidades limitadas de cría (Beissinger y Waltman 1991) y de parasitismo de cría (Wiley y Wiley 1980, Kendra *et al.* 1988, Lombardo *et al.* 1989, Romagnano *et al.* 1990).

Una vez establecida la jerarquía inicial dentro de la nidada, mediante la asincronía de eclosión, sus efectos podrían ser influenciados por los padres. La distribución del alimento puede estar monopolizada por los pichones quitándoles a los padres la oportunidad de repartirlo (Kacelnik *et al.* 1995, Mock y Parker 1997) o bien, los padres pueden tener el control y distribuir el alimento dentro de la nidada (Krebs y Magrath 2000). De esta manera, los padres decidirían cuales de las crías sobrevivirán o bien, les darían una mayor chance a unos pichones que a otros. Ya sea por competencia entre los hermanos o porque los progenitores asignan diferencialmente el alimento entre los individuos de una nidada, esto generaría un **conflicto entre los hermanos**. Estos conflictos podrían acentuarse en función de la disponibilidad de alimento. Justamente, la entrega de alimento por parte de los padres depende de la cantidad (y calidad) de alimento disponible y de la cantidad de pichones dentro de la nidada (Smith y Fretwell, 1974, Ricklefs, 1990). En condiciones de escasez de alimento, los padres pueden preferir alimentar al pichón más viejo, y por lo tanto más grande, antes que al más pequeño y con menos chances de sobrevivir (Price *et al.* 1996, Parker *et al.* 2002). Incluso, cuando las condiciones ambientales cambian durante la temporada reproductiva, los adultos pueden ajustar la inversión realizada (Shizuka y Lyon, 2013). Por otra parte, como la inversión realizada por los padres tiene un costo para ellos, en su propia supervivencia y en la inversión que realizarán en futuras reproducciones, estos deben decidir cómo distribuir los recursos entre ellos mismos y su descendencia. Si la temporada reproductiva es de escasez de alimento, los padres podrían priorizar su propia supervivencia a la de sus crías, entonces, se generará un **conflicto entre padres y crías**. Pero a su vez, cada miembro de la pareja puede invertir diferenciadamente de acuerdo a su beneficio más allá que el cuidado sea biparental (Trivers 1972, Royle *et al.* 2002). Las diferencias en los costos y beneficios relativos de la inversión parental pueden generar un **conflicto entre padres** (Trivers 1972, Parker *et al.* 2002, Houston *et al.* 2005). Estas variaciones en los costos del cuidado pueden surgir debido a asimetrías en las reservas de energía disponibles en cada uno de los padres, ya que el cuidado

de la cría suele ser energéticamente exigente (Golet y Irons 1999, Horak *et al.* 1999), reduciendo así el valor reproductivo residual de un progenitor que brinda cuidado (Daan *et al.* 1990).

1.2 Especie en estudio

El pingüino de Magallanes se distribuye durante la época reproductiva a lo largo del océano Atlántico desde el centro de la provincia de Río Negro, Islote Redondo, hasta el sur de Argentina en el Canal Beagle (Isla Martillo), incluyendo las Islas Malvinas; y a lo largo del Pacífico desde el Cabo de Hornos hasta la Isla de Algarrobo en Chile (Schiavini *et al.* 2005). En las costas de la Patagonia Argentina (excluyendo a las Islas Malvinas) se han relevado 1.100.000 parejas reproductivas y globalmente la tendencia poblacional es estable (Garcia-Borboroglu *et al.* 2022, Millones *et al.* 2021).

El pingüino de Magallanes es una especie que presenta dimorfismo sexual, siendo los machos de mayor tamaño que las hembras (Agnew y Kerry 1995). Los machos tienen un pico más robusto (más ancho y largo), mayor tamaño del ala, y son más pesados que las hembras (Scolaro *et al.* 1983). Además, también se encontraron diferencias de tamaño de acuerdo a las colonias (Gandini *et al.* 1992).

El pingüino de Magallanes nidifica en sitios de climas templados-cálidos hasta climas sub-antárticos. Esta especie realiza sus nidos debajo de arbustos o en cuevas en el suelo, pero también nidifica sobre suelos sin cobertura (Boswall y MacIver 1975). El tipo de nido *per se*, no afecta a la depredación de huevos ni a la supervivencia de los pichones; sin embargo, entre los que nidifican bajo arbustos se ha visto que nidos con mayor cobertura tienen un mejor éxito reproductivo (Frere *et al.* 1992). El éxito reproductivo también depende de la localización de los nidos en la colonia, teniendo los periféricos menor éxito que los del centro de la colonia (Frere *et al.* 1992). En la colonia en estudio la mayoría de los nidos son bajo arbustos siendo los nidos dentro de cuevas o sin ningún tipo de vegetación muy escasos (Marchisio, obs. pers.).

El pingüino de Magallanes presenta cuidado biparental y su ciclo reproductivo se extiende desde septiembre hasta abril. En septiembre los machos arriban a los sitios reproductivos y defienden y acondicionan los nidos antes de la llegada de las hembras (Boersma *et al.* 1990). A principios de octubre las hembras realizan la puesta de los primeros huevos, la puesta dentro de cada colonia es mayormente sincrónica, prolongándose por dos o tres semanas (Boersma *et al.* 1990, Frere *et al.* 1996, Yorio *et al.* 2001). Las nidadas constan mayoritariamente de dos huevos (98% de las nidadas) (Boersma *et al.* 1990, Frere *et al.* 1998, Yorio *et al.* 2001) y el intervalo de puesta es de 4 días (rango 3-4 días) (Boersma *et al.* 1990, Barrionuevo 2015). El período de incubación (definido como los días transcurridos entre la puesta y la eclosión de los huevos) dura unos 41 días para los primeros huevos y 39 días para los segundos huevos puestos (Rebstock y Boersma 2011, Barrionuevo 2015). Por lo general, durante el intervalo de puesta los machos cuidan el primer huevo (Boersma 1990), pero ambos padres están presentes en los nidos. Los dos adultos incuban los huevos, mayormente las hembras toman el primer turno de incubación que dura 15 días (desde que finaliza la puesta), luego, los machos incuban los huevos por 17 días y finalmente se turnan en turnos cortos hasta la eclosión (Boersma *et al.* 1990, Yorio y Boersma 1994a). Las principales causas de pérdida de huevos son la depredación (Frere *et al.* 1998) y la deserción debido a las condiciones climáticas (Frere *et al.* 1998) o a la condición física de los padres (Yorio y Boersma 1994a). Tanto los primeros como los segundos huevos puestos tienen igual probabilidad de ser perdidos (Yorio y Boersma 1994b). Los huevos eclosionan con una asincronía de -1 a 4 días (i.e. tiempo transcurrido entre la eclosión del primer huevo puesto y del segundo) (Boersma *et al.* 1990) siendo la asincronía de dos días la más frecuente. Los pichones son cuidados y alimentados por los padres por un lapso de 90 días en promedio en colonias del norte (Boersma *et al.* 1990) y 69 días en promedio en colonias del sur (Frere *et al.* 1996). La principal causa de mortalidad de los pichones es la falta de alimento, pero en algunas colonias la depredación también es importante (Boersma *et al.* 1990). Además, bajo condiciones climáticas adversas también se registraron altas tasas de mortalidad (Frere *et al.* 1998, Boersma

y Rebstock 2014, Holt y Boersma 2022). El éxito reproductivo, definido como la cantidad de pichones vivos al final de la temporada reproductiva, depende de las colonias y de los años de estudio, por ejemplo, puede variar entre 0.19 – 0.83 pichones/nido en la misma colonia (Frere 1993), y se reportaron valores tan bajos como de 0.02 pichones/nido en Punta Tombo (Boersma *et al.* 1990). En la colonia de estudio este valor es, en promedio, de 0.9 pichones/nido (rango: 0.6 - 1.22, 21 años de registros tomados hasta diciembre, es decir un mes antes de la finalización de la temporada; Frere no publicado). Esta especie de pingüino tiene reducción de nidada facultativa, es decir presenta mortalidad de algunos pichones de su nidada bajo condiciones ecológicas desfavorables (Lamey 1990).

La alimentación en la época de cría varía en función de la distribución latitudinal de las colonias estudiadas (Frere *et al.* 1996, Ciancio *et al.* 2021). Principalmente consumen anchoíta (*Engraulis anchoíta*), merluza común (*Merluccius hubbsi*), calamar (*Loligo spp.*), sardina fuegina (*Spattus fuegensis*), pejerrey (*Austroatherina spp*) y róbalo (*Eleginops maclovinus*). Dentro de una misma colonia, la calidad energética de las presas se relaciona con el éxito reproductivo (Barrionuevo *et al.* 2018). Los viajes de forrajeo son más largos durante la incubación que en la etapa de pichones. Durante la etapa de pichones, en cuanto al tiempo de viaje, distancia recorrida y superficie utilizada, no se encontraron diferencias entre sexos y se relacionan con el éxito del nido: cuanto más cerca de la colonia forrajea, mayor cantidad de pichones crían (Boersma y Rebstock 2009). Además, los viajes de forrajeo se relacionan con el éxito reproductivo de la colonia y del tamaño del individuo, individuos de mayor tamaño realizaron viajes más largos que los de menor tamaño corporal (Walker y Boersma 2003). La migración comienza aproximadamente en abril y se ha visto que la migración es mayormente en dirección norte sobre la costa de Argentina (Yamamoto *et al.* 2019, Barrionuevo *et al.* 2020, Dodino *et al.* 2021), llegando incluso hasta las costas del sur de Brasil.

1.3 Objetivos

1.3.1 Objetivo general

Estudiar el conflicto de intereses familiares que genera la asimetría inicial de los pichones hermanos en el período de crianza de los pichones del Pingüino de Magallanes (*Spheniscus magellanicus*).

1.3.2 Objetivos específicos

1. Estudiar la variabilidad natural en la asimetría inicial de la nidada durante diferentes escenarios ambientales.
2. Evaluar el efecto de la asimetría inicial en el crecimiento y la supervivencia de los pichones del pingüino de Magallanes.
3. Estudiar el efecto de la asimetría de los pichones del pingüino de Magallanes en la cantidad y distribución del alimento dentro de la nidada.
4. Evaluar el efecto de la intervención parental en la dinámica de las asimetrías iniciales dentro de la nidada.
5. Analizar si las diferentes asimetrías iniciales entre hermanos generan diferencias en la inversión realizada por los progenitores durante los viajes de forrajeo.

1.4 Hipótesis

La asimetría inicial dentro de la nidada del pingüino de Magallanes influye en el destino de cada pichón y los padres regulan este efecto de acuerdo a las diferentes condiciones ambientales durante el periodo de cría.

La asimetría inicial natural dentro de la nidada varía según las diferentes condiciones ambientales a través de la condición física de los padres.

El crecimiento y la supervivencia de los pichones hermanos está determinado por la asimetría inicial dentro de la nidada.

La asimetría inicial influye en la entrega de alimento recibida por los pichones, siendo los pichones más grandes los que reciben más cantidad de alimento.

Los progenitores intervienen en las interacciones entre los pichones hermanos, a través de su condición física.

Los adultos del pingüino de Magallanes invierten más en los viajes de forrajeo (tendrán mayor costo) al tener nidadas más simétricas.

1.5 Metodología

1.5.1 Sitio de estudio

Este trabajo se llevó a cabo en la Isla Quiroga, IQ, ubicada en la localidad de Puerto Deseado, provincia de Santa Cruz, Argentina (47°45'S, 65°53'W) (Fig. 1). La Isla Quiroga está ubicada dentro de la Ría Deseado, perteneciente a la Reserva Provincial Ría Deseado, en la ecorregión Estepa Patagónica. Esta isla está separada del continente por un canal de 80 m en bajamar (la Ría cuenta con una amplitud promedio de 4 m) y tiene una longitud máxima de 500 m (oeste-este) y 98 m (norte-sur) (Bogetti 2009). La zona se caracteriza por un clima templado-frío y árido de meseta, con una temperatura media anual de 16°C, y una mínima en el mes de julio de 3°C. En el mes de octubre, la temperatura mínima es de 4.4°C y su máxima promedio es de 15.7°C; mientras que en el mes de diciembre la mínima es de 8.6°C y la máxima es de 20.7°C. La precipitación anual es de 200 mm. Toda la zona está afectada por la presencia de fuertes vientos predominantemente del oeste (Torlaschi y Cedrola 2013). La Isla Quiroga cuenta con una colonia de pingüino de Magallanes (*Spheniscus magellanicus*) de aproximadamente 1500 parejas reproductivas (Millones *et al.* 2021). Esta Isla no posee fauna terrestre estable pero sí gran

cantidad de aves que nidifican: gaviota cocinera (*Larus dominicanus*), gaviotín sudamericano (*Sterna hirundinacea*), pato crestón (*Anas specularioides*), ostrero negro (*Haematopus ater*), bandurria común (*Theristicus caudatus*) y pato vapor volador (*Tachyeres patachonicus*). Las últimas cinco especies se reproducen esporádicamente en la isla, mientras que la colonia de gaviotas se encuentra bien establecida con gran cantidad de nidos (aproximadamente 1000 nidos) (Marchisio, obs. pers.). De estas aves solamente la gaviota cocinera es un depredador de huevos y pichones del pingüino de Magallanes (Yorio y Boersma 1994a) también se han encontrado ocasionalmente indicios de la presencia del zorro colorado (*Lycalopex culpaeus*) y se ha registrado el ingreso ocasional de perros asilvestrados que mataron gran cantidad de individuos en 2015 (Morgenthaler *et al.* 2022). En la isla las especies vegetales predominantes son las zampas (*Atriplex sagittifolia*) y jumes (*Suaeda divaricata*) debajo de los cuales los pingüinos realizan sus nidos.

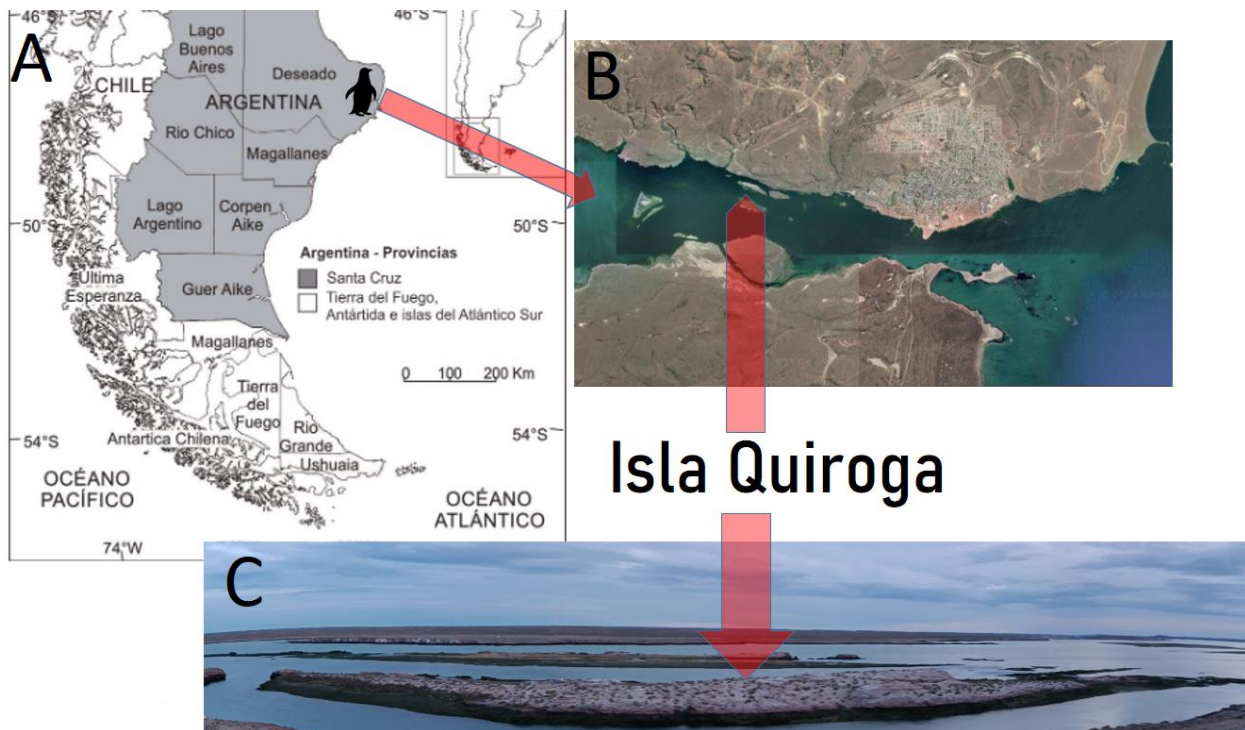


Figura 1: A. Mapa de la provincia de Santa Cruz, marcando la ubicación de Puerto Deseado con la Figura de un pingüino. B. Imagen satelital de Google con la ubicación de la Isla Quiroga dentro de la Ría Deseado y C. fotografía de la Isla Quiroga.

1.5.2 Metodología general

Este trabajo se realizó durante cuatro temporadas reproductivas desde 2018 a 2021. Cada temporada abarca desde septiembre del año con el que se nombra a esa temporada hasta febrero del siguiente año. En los siguientes capítulos se utilizarán nidos a los que se les realizó el procedimiento que se describirá a continuación.

En cada temporada, a principios de octubre, se eligieron al azar aproximadamente 400 nidos, con un adulto en su interior, pero sin huevos. Dadas las características geomorfológicas de la isla, solamente se utilizaron nidos de la zona central de la colonia, ya que los periféricos sufren inundaciones durante mareas extraordinarios (Marchisio obs. Personal). Los nidos fueron identificados con una cinta de señalización no adhesiva (Tapebrothers, Longwood, FL) y la cinta fue marcada con un marcador indeleble con el número único de nido. Para evitar la pseudorreplicación de las unidades experimentales, se evitó utilizar dos años consecutivos el mismo nido, debido a la alta fidelidad de nido durante las temporadas reproductivas (Boersma *et al.* 1990). En todos los años se trabajó con un número considerablemente menor que los 400 nidos inicialmente marcados. Se descartaron el resto de los nidos marcados una vez que se alcanzó un número adecuado de nidos (logísticamente posible de trabajar durante toda una temporada), o bien también aquellos nidos que no contaron con dos huevos, ya sea porque no completaron la puesta o los mismos fueron depredados durante el periodo de puesta (Marchisio, obs. pers.). Los nidos fueron revisados diariamente para conocer la fecha de puesta de cada huevo (± 1 día). En el día de puesta de cada huevo, este fue numerado con marcador indeleble según orden de puesta (H1: primer huevo puesto, H2: segundo huevo puesto) y medido

22

siguiendo lo establecido en Boersma y Rebstock (2010) para el cálculo del volumen de los huevos del pingüino de Magallanes, utilizando una fórmula diferente para cada huevo (H1 y H2):

$$\text{Volumen del primer huevo puesto} = 1.6996 + (0.4967 \times L \times A2)$$

$$\text{Volumen del segundo huevo puesto} = 8.2723 + (0.4758 \times L \times A2).$$

Para estimar la condición física de los adultos, se capturó a la hembra en el día de puesta del segundo huevo, mientras que los machos fueron capturados cuando regresaron de forrajear para tomar su primer turno de incubación. Los individuos fueron capturados cuando estaban dentro del nido, sujetándolos del tarso con un gancho de hierro de 1 metro de largo y arrastrándolos por fuera del nido hasta tomarlos por el cráneo. Luego, se les midió, con el calibre (± 0.1 mm), el largo del pico (desde el punto donde la mandíbula superior emerge de las plumas hasta la punta del pico) (Fig. 2.a) y el ancho del pico (a la altura de las narinas) (Fig. 2.b). También se les midió con una regla (± 1 mm) el ala derecha (de la articulación entre el húmero y el radio-cúbito a la punta del ala) (Fig. 2.c) y la pata derecha (desde la curva del tarso hasta la uña del dedo medio) (Fig. 2.d). Por último, se los pesó con una balanza de resorte (± 25 g, Pesola AG, Baar, Suiza) (Fig. 2.e). Para ello se los rodeó por debajo de las aletas con una cinta de tela resistente a la cual se le enlazó la balanza, por lo tanto, los individuos colgaban verticalmente de la misma. Con las medidas corporales se realizó un análisis de componentes principales (PCA), uno para machos y otro para hembras, y luego se hizo una regresión simple entre el primer componente principal del PCA (variable predictora) y el peso de los adultos (variable dependiente). Los residuales de esta regresión fueron utilizados como valores estimados de la condición corporal (Yorio *et al.* 2001) y el componente principal como índice del tamaño corporal. Cuando se capturaron a los adultos para estimar su condición física, estos también fueron anillados con un número único de individuo. Esto se realizó con anillos del tipo “etiqueta” de acero inoxidable de 2 X 10 mm (National Band and Tag Company, Newport, KY) los cuales fueron colocados en la membrana interdigital externa de la pata.

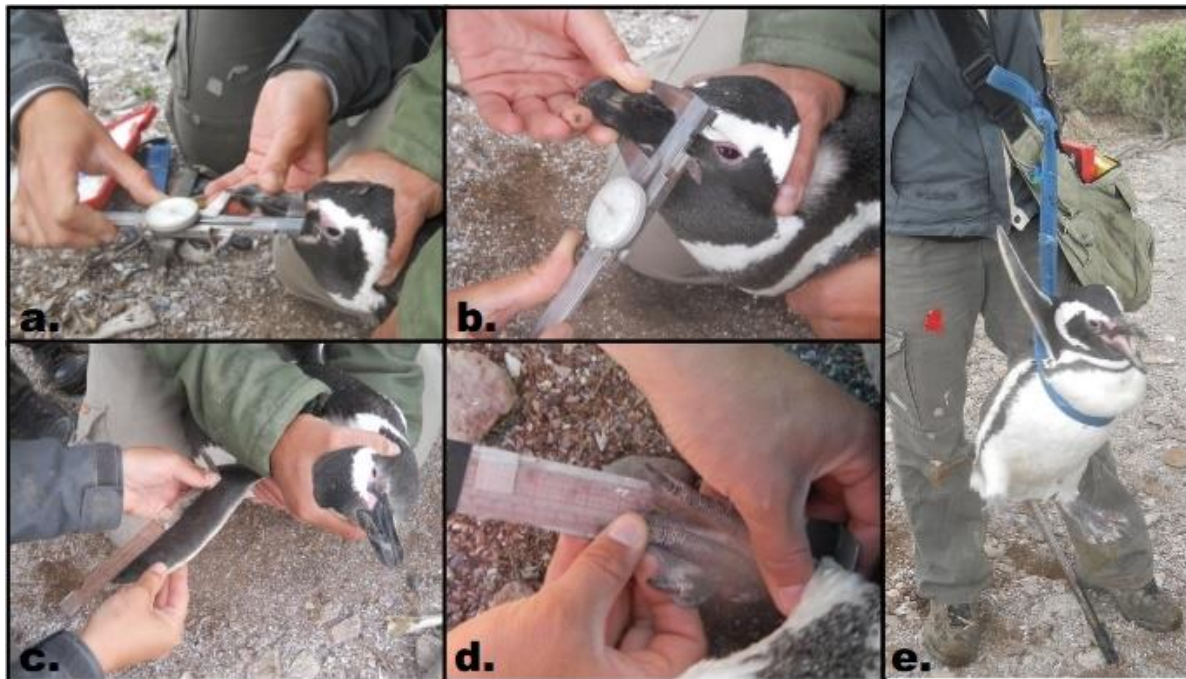


Figura 2: Toma de medidas y pesaje de los adultos del pingüino de Magallanes. a) largo del pico, b) ancho del pico, c) largo del ala, d) largo de la pata y e) peso.

A partir de los 35 días de puesta del primer huevo, los nidos fueron revisados diariamente hasta la eclosión de ambos huevos. En los casos en los que no fue posible establecer si el pichón provenía de un H1 o de un H2, el nido fue descartado. En el día del nacimiento del primer pichón, este fue pesado con balanza de resorte, ± 2 g (Fig. 3) y marcados utilizando marcador indeleble, se pintó la cara interna del ala y la pata utilizando diferentes lados, izquierdo o derecho y diferentes colores, rojo, verde y azul para diferenciar entre individuos cercanos. En día del nacimiento del segundo pichón, se realizó el mismo procedimiento sobre este pichón, pero evitando que coincidiera el color del marcador con el de su hermano, y además se pesó al primer pichón nacido. A partir de ese momento se revisaron los nidos cada 3 días para pesar a los pichones hasta aproximadamente los 50 días de edad. A medida que los pichones crecieron se

cambió la precisión de las balanzas: $< 300 \text{ g}: \pm 2 \text{ g}$, $301 < 500 \text{ g}: \pm 5 \text{ g}$, $501 < 1000 \text{ g}: \pm 10 \text{ g}$, $> 1001 \text{ g}: \pm 25 \text{ g}$ (todas balanzas de resorte Pesolas). Se asumió que un pichón se independiza si a la edad de 52 días pesaba más de 1900 g y había comenzado a mudar las plumas (Reid y Boersma 1990).



Figura 3: Pesaje de pichones del pingüino de Magallanes. Foto de Martín Brogger.

La repetición de la metodología a lo largo de las temporadas reproductivas es importante porque permite registrar la variación del comportamiento en diferentes escenarios. El año es utilizado como un indicador de las variables ambientales que experimentan los pingüinos durante cada temporada reproductiva (Boersma 2008). Años “malos” son de bajo éxito reproductivo y años “buenos” de alto éxito reproductivo. Para estimar el éxito reproductivo de la colonia, se utilizaron en cada temporada 35 nidadas control, en las que no se realizó ningún tipo de manipulación, más allá de la obtención de la condición física de los adultos y del pesaje de los pichones.

1.5.3 Translocación de pichones

A las nidadas seleccionadas al azar como manipuladas, es decir que no fueron controles, utilizando una submuestra de las 400 nidadas seleccionadas al comienzo, se les realizó el protocolo detallado a continuación, con el objetivo de generar nidadas con distintas asimetrías iniciales de peso entre los hermanos e independizadas de sus padres biológicos.

En el día de nacimiento del segundo pichón, se pesaron ambos pichones de la nidada, y posteriormente fueron regresados a sus nidos. Entre los grupos de nidadas que eclosionaron los segundos huevos el mismo día, se realizaron los cruzamientos de pichones, translocándolos para generar nidadas con distintas asimetrías iniciales controladas. En todos los casos se respetó el orden de eclosión de los huevos, por lo que el primer pichón fue siempre de mayor edad que el segundo pichón, y se tuvo especial cuidado en evitar que los pichones hermanos compartan la nidada o sean criados por alguno de sus padres biológicos. Las translocaciones fueron realizadas entre el mismo día y hasta un día posterior del nacimiento del segundo pichón. De esta manera se generaron nidadas con diferentes tipos de jerarquías de peso. Para facilitar y ordenar el armado experimental, se armaron tres categorías de asimetría de nidadas pero posteriormente, para los análisis estadísticos, la asimetría inicial se utilizó como una variable continua. Las categorías establecidas fueron: a) nidadas con ambos pichones de peso similar (i.e.: segundos pichones que pesaron como mínimo un 98% del peso de su hermano adoptivo),

b) nidadas con segundos pichones menores que el primer pichón (i.e.: segundos pichones con un peso entre el 80% y 97% del peso de su hermano adoptivo), y c) nidadas con valores de diferencia de peso más extremos que los naturales para esta colonia (i.e.: segundos pichones con un peso menor al 80% del peso de su hermano adoptivo, alcanzando valores de hasta 60%). Estas asimetrías iniciales fueron realizadas entendiendo a la asimetría inicial como un cociente de pesos (CP) (i.e. el cociente entre el peso del segundo pichón y el peso del primer pichón)

quedando el CP determinado de la siguiente manera:
$$CP = \frac{\text{Peso del segundo pichón}}{\text{Peso del primer pichón}}$$

Capítulo 2. Variación natural en la asimetría inicial dentro de la nidada



Dos pichones hermanos del pingüino de Magallanes dentro su nidada.

2.1 Resumen

La asincronía de eclosión desempeña un papel crucial al establecer jerarquías entre los pichones dentro de la nidada. Esta le otorga una ventaja al primer pichón en nacer cuando las condiciones ambientales son adversas para criar a todos los descendientes. Sin embargo, este efecto puede ser contrarrestado por el dimorfismo en el volumen de los huevos, ya que pichones que nacen de huevos más grandes suelen ser de mayor tamaño al nacer. Los objetivos de este capítulo se centraron en investigar las causas de la asimetría inicial en las nidadas y validar la manipulación experimental realizada en esta tesis, además de evaluar el éxito reproductivo en cada temporada estudiada. Se observó que, aunque la manipulación experimental no tuvo un impacto directo en el éxito reproductivo, este último variaba significativamente entre las diferentes temporadas estudiadas. Por otro lado, la asimetría inicial disminuyó con el aumento del dimorfismo en el volumen de los huevos (2dos huevos > 1eros huevos) favoreciendo al segundo huevo; esta asimetría entre hermanos fue mayor en las temporadas clasificadas como "buena" e "intermedia/buena" en comparación con las "mala" e "intermedia/mala". Si bien la condición física de los progenitores no determinó la asimetría inicial por sí sola, sí influyó en el dimorfismo del volumen de los huevos, sugiriendo que este último es el mecanismo mediante el cual las hembras pueden influir en la asimetría inicial. Además, se encontró que la temporada con el menor éxito reproductivo presentó una mayor cantidad de nidadas asincrónicas, pero también fue la temporada con nidadas más simétricas. Esto subraya la probable influencia de la abundancia de alimento durante la eclosión de los huevos (ya que determina si el primer pichón es alimentado o no antes que nazca el segundo), que sumada a la asincronía de eclosión y al dimorfismo de los huevos impactaría directamente en la asimetría inicial establecida entre los pichones de una nidada. Estas asimetrías naturales serán objeto de estudio en los capítulos siguientes para comprender mejor su impacto en el éxito reproductivo y la dinámica intranidada del pingüino de Magallanes.

2.2 Introducción

La hipótesis de reducción de nidada predice que, ante condiciones ambientales impredecibles, cuando hay baja disponibilidad de alimento, la asincronía de eclosión ayuda a reducir la cantidad de pichones dentro de la nidada mediante la muerte del pichón de peor condición (el último en nacer). En cambio, si las condiciones ambientales son buenas, los padres podrán criar a toda la nidada (Lack 1947, 1954). Se ha propuesto que el orden de eclosión y la asincronía de eclosión tienen un rol fundamental en el crecimiento y en la supervivencia de los pichones al establecer jerarquías de tamaño dentro de la nidada (Podlas y Richner 2013, Merklings *et al.* 2014, MacLeod *et al.* 2016). Boersma y Stokes (1995) reportaron en el pingüino de Magallanes que, además de la asincronía de eclosión, la abundancia de alimento junto a la capacidad de los padres de entregar el alimento en el periodo entre el nacimiento de un pichón y su hermano son lo que determina la jerarquía inicial de tamaño dentro de la nidada.

En aves marinas, se suele utilizar al éxito reproductivo como indicador de la abundancia y calidad del alimento disponible. Esto es debido a que, por un lado, la estimación de la abundancia de alimento en el océano puede ser muy compleja. Por otro lado, se sabe que las variaciones en las condiciones oceanográficas pueden influenciar el desempeño reproductivo de los depredadores tope marinos (Croxall 1992, Croxall *et al.* 1999, Cury *et al.* 2011, Inchausti *et al.* 2003, Weimerskirch *et al.* 2003). Así, las condiciones oceanográficas pueden interferir con los rasgos reproductivos intrínsecos a la especie, como la condición física parental y la asincronía de eclosión, en el caso de las aves marinas (Furness 1983, Lequette y Weimerskirch 1990, Reid y Boersma 1990). De hecho, existe una relación entre altas concentraciones de clorofila-a y sitios de forrajeo de adultos de pingüino de Magallanes que alimentan a pichones, en donde los adultos forrajean más frecuentemente en las zonas de alta concentración de clorofila (Boersma *et al.* 2009). Más allá de la abundancia de alimento, otro factor importante que influye en la

30

reproducción es el valor energético de los ítems consumidos, ya que se observó una relación entre alta cantidad de consumo de ítems de bajo valor energético y un bajo éxito reproductivo (Wanless *et al.* 2005). Pero, además, es importante la digestión de las presas. O bien, por ejemplo, se encontró que en el pingüino africano (*Spheniscus demersus*) el calamar fue más costoso de digerir que el pescado (Wilson *et al.* 1985). Sin embargo, el éxito reproductivo de una colonia no está exclusivamente vinculado a las condiciones en el océano y consecuentemente a la abundancia/calidad del alimento. También se ha reportado que las condiciones climáticas en tierra inciden en este aspecto. Las fuertes lluvias, por ejemplo, se correlacionan con una elevada mortalidad de pichones al mojar a aquellos de menor tamaño, desprovistos de termorregulación (Schreiber 2001), e incluso al inundar los nidos (Frere *et al.* 1998, Boersma y Rebstock 2014, Ropert-Coudert *et al.* 2015). En algunas colonias, especialmente las terrestres, la depredación suele ser un factor muy importante en la determinación del éxito reproductivo, ya que, no solo tienen a los depredadores aéreos, como gaviotas o skúas (*Stercorarius maccormicki*), sino también depredadores terrestres de huevos, pichones e incluso adultos (Frere *et al.* 1998, Boersma y Rebstock 2014, Entriger Jr. *et al.* 2023).

El desempeño reproductivo de los progenitores se relaciona también con su condición física (Hamer *et al.* 2001, Ferrer *et al.* 2017). Los padres con una mejor condición física pueden ser más eficientes en el forrajeo, y por lo tanto en la entrega de alimento a los pichones (Tveraa *et al.* 1998). En el caso de las aves marinas, se ha encontrado que, en temporadas de baja disponibilidad de alimento de alta calidad, los padres intentan mitigar esto aumentando el esfuerzo reproductivo, en los viajes de forrajeo y en la alimentación de los pichones, sin afectar su propia condición física (Navarro y González-Solís 2007, Bijleveld y Mullers 2009, Regular *et al.* 2014, Kadin *et al.* 2016).

En el pingüino de Magallanes y en la colonia de estudio propuesta en esta tesis, se encontró que en años de baja disponibilidad de alimento de alta calidad hay una mayor mortalidad de los

pichones sin importar su asincronía u orden de nacimiento con respecto a años de mejor calidad (Barrionuevo *et al.* 2018). Sin embargo, cuando se manipuló la asincronía de eclosión, se observó que en las nidadas con más asimetría morían antes los pichones más jóvenes que en nidadas sincrónicas y que las nidadas asincrónicas independizaban pichones de mejor condición que las sincrónicas (Barrionuevo y Frere 2017). Esto demuestra que quizás, la asincronía genera una ventaja para los padres en términos reproductivos. Sumado a esto, se ha reportado que hembras en mejor condición física y en años mejores realizan puestas con mayores dimorfismos de tamaño a favor del segundo huevo (Barrionuevo 2015). En otro estudio, se encontró que la asincronía de eclosión se veía compensada por el dimorfismo de los huevos a favor del último huevo generando una mayor supervivencia del segundo pichón (Marchisio *et al.* 2021). Por lo tanto, la evidencia previa pareciera sugerir que la asincronía de eclosión determina, en parte, a la asimetría inicial de los pichones (Boersma y Stokes 1995) y genera beneficios para los padres en términos de éxito reproductivo e intenta ser compensada con el dimorfismo de los huevos cuando las condiciones son favorables.

2.3 Objetivos

Los objetivos de este capítulo son:

- a) Evaluar la asimetría inicial natural dentro de la nidada del pingüino de Magallanes, las causas de esta asimetría y su variación según los diferentes escenarios de condiciones ambientales.
- b) Validar la manipulación, mediante la evaluación del éxito reproductivo entre nidadas naturales (controles) y manipuladas, para así evaluar si existe un efecto de la manipulación realizada sobre las nidadas. Luego, teniendo en cuenta ambos tipos de nidada (manipuladas y controles) establecer el éxito reproductivo de cada temporada bajo estudio para categorizar cada año y así poder enmarcar en un escenario ambiental los resultados obtenidos en esta tesis.

Hipótesis:

1. La asimetría natural dentro de la nidada depende del dimorfismo del tamaño de los huevos y de la condición física parental.
2. La manipulación realizada sobre las nidadas no tiene un efecto en la supervivencia de los pichones del pingüino de Magallanes.

2.4 Metodología

2.4.1 Metodología

Para la evaluación de la asimetría natural dentro de la nidada (objetivo a), se utilizaron todas las nidadas a las que se les realizó un seguimiento, tanto nidadas control como manipuladas. Esto fue posible ya que se utilizó la asimetría en el día de eclosión del segundo huevo, es decir, previo a la translocación de los pichones. Para la validación de la manipulación (objetivo b) se utilizaron tanto a las nidadas control como las nidadas que sufrieron translocación de pichones (capítulo 1).

Para este capítulo se utilizó a la asimetría inicial dentro de la nidada entendida como un cociente de pesos (CPI) (i.e. el cociente entre el peso del segundo pichón y el peso del primer pichón, en el día de nacimiento del segundo pichón) quedando el CPI determinado de la siguiente manera:
$$CPI = \frac{\text{Peso del segundo pichón}}{\text{Peso del primer pichón}}$$

2.4.2 Análisis estadístico

Para evaluar las causas del CPI se usó un modelo lineal utilizando el CPI como variable respuesta y las variables predictivas fueron: índice de condición física de la hembra (ICFH), índice de condición física del macho (ICFM), el dimorfismo del volumen de los huevos (DVH)

(ingresada al modelo como una variable continua; DVH = Volumen H2 – Volumen H1), la temporada bajo estudio (ingresada al modelo como un factor de 4 niveles), la asincronía de eclosión, i.e. tiempo (días) entre el nacimiento del primer pichón y el nacimiento del segundo pichón (ingresada al modelo como un factor de 3 niveles: 0, 1 y >2) y la doble interacción entre DVH y la temporada bajo estudio. Para este análisis se utilizaron todas las nidadas incluidas en el trabajo en las que hayan eclosionado los dos huevos. Previo al análisis del CPI, se corroboró la existencia de un dimorfismo de volumen de los huevos (DVH). Para ello, se realizó una prueba t pareada a dos colas utilizando el volumen de cada huevo de cada nidada. Por otra parte, se encontró, mediante la evaluación de Factores de Inflación de la Varianza (VIF) una dependencia de la asincronía de eclosión con la temporada en estudio. Dado esto, para corroborar esta dependencia, se decidió realizar una prueba de X^2 entre ambas variables y retirar del modelo a la asincronía de eclosión.

Tanto para la validación de la manipulación como la categorización de las temporadas en función del éxito reproductivo, se usaron tres modelos lineales generalizados (GLM), uno para cada categoría de asimetría generada (nidadas simétricas, asimétricas y asimétricas más extremas). Se utilizó una distribución de Poisson truncado. La variable respuesta fue la cantidad de pichones vivos por nido al finalizar la temporada. Las variables predictivas fueron la temporada bajo estudio y el tratamiento (“control” o “manipulado”) y la interacción entre ambas. Para este análisis se utilizaron todas las nidadas, manipuladas y control.

Para la evaluación de la relación entre el éxito reproductivo de la colonia y la productividad en el frente marino al Sur del Golfo San Jorge, se usó una correlación entre el éxito reproductivo de la colonia (utilizando datos de una base de datos 2010 – 2018 y los datos del éxito reproductivo del presente trabajo) y a la concentración de clorofila-a en las coordenadas (65°30'W – 47°15'S), extraído mediante el sitio Copernicus (Global Ocean Biogeochemistry Hindcast).

Para la prueba de X^2 se utilizó el p-valor para determinar una relación entre ambas variables evaluadas. Para el modelo lineal se utilizó el paquete “glmmTMB” (Brooks *et al.* 2017), mientras que para el poisson truncado se utilizó la función “vglm” del paquete “VGAM”. para el desarrollo de los modelos. La selección de modelos se realizó considerando todas las posibles combinaciones de variables explicativas mediante un enfoque de inferencia de modelos múltiples basado en el Criterio de Información de Akaike (AIC) más bajo utilizando la función “dredge” en el paquete “MuMin” (Versión de R 4.2.0 R Development Core Team 2023). El criterio para elegir los mejores modelos fue una variación del AIC (ΔAIC) menor a 4 (Symonds y Moussalli 2011, Harrison *et al.* 2018). Las estimaciones promediadas del modelo de los coeficientes variables se calcularon con el conjunto de los mejores modelos utilizando la función “model.avg” del paquete “MuMin” siguiendo las recomendaciones de Nakagawa y Freckleton (2010). Se utilizó el método cero (modelo completo) para obtener las estimaciones de los parámetros (Grueber *et al.* 2011). Las variables predictoras cuyo intervalo de confianza incluía cero, se categorizaron como no informativas y aquellas que no incluían cero se consideraron importantes para explicar la varianza en la variable respuesta (Grueber *et al.* 2011). Para la verificación de los supuestos de los modelos realizados, se utilizó la prueba de “Shapiro-Wilk” (hipótesis nula: distribución normal de los datos) y el método gráfico “qq-plot” para evaluar la normalidad de los residuos. Mientras que se utilizó el método gráfico “residuos vs valores ajustados” para detectar patrones que indiquen una falta de homoscedasticidad de los datos (Crawley 2007). Las variables significativas fueron contrastadas a posteriori mediante una prueba de Tukey (HSD) (Crawley 2007).

2.5 Resultados

2.5.1 Cociente de pesos inicial

Para la evaluación del DVH se utilizaron 296 nidos (2018: 85 nidadas; 2019: 41 nidadas; 2020: 86 nidadas y 2021: 84 nidadas). Se encontró una diferencia de volumen entre ambos huevos (t

= -6.644, $p < 0.001$) siendo la diferencia de 1.56% en favor del segundo huevo (media del volumen del primer huevo puesto = 112.53 cm³; media del segundo huevo puesto = 114.29 cm³). La asincronía de eclosión se relacionó con la temporada bajo estudio ($X^2 = 21.185$, $p = 0.037$, Fig. 2.1).

En la evaluación del cociente de pesos inicial (CPI), si bien los modelos más importantes incluyeron a las variables DVH, temporada bajo estudio, ICFH e ICFM (Tabla 2.1), solamente el DVH y la temporada bajo estudio excluyeron al cero en sus intervalos de confianza (Tabla 2.2). Nidadas con mayor DVH tuvieron un mayor CPI que aquellas nidadas con menor DVH (Tabla 2.2, Fig. 2.2). En cuanto a la relación entre el CPI y la temporada de estudio, se encontró que el CPI fue menor durante las temporadas 2020 y 2021 comparado con las temporadas 2018 y 2019, pero no se encontraron diferencias entre las temporadas 2018 y 2019 ni entre las temporadas 2020 y 2021 (Tabla 2.2, Fig. 2.3).

Tabla 2.1: Modelos Lineales seleccionados con un ΔAIC menor a 4 para el cociente de pesos inicial para nidadas del pingüino de Magallanes (N = 296 nidadas).

Modelo	k	$\Delta AICc$	peso	logLik
DVH + Temporada	3	0.00	0.342	31.364
DVH + ICFM + Temporada	4	0.85	0.224	32.024
DVH + ICFH + Temporada	4	2.14	0.117	31.376
DVH + ICFH + ICFM + Temporada	5	3.02	0.075	32.031
Temporada	2	3.18	0.070	28.702
ICFM + Temporada	2	3.44	0.061	29.644

Tabla 2.2: Intervalos de confianza de las variables utilizadas para evaluar el cociente de pesos inicial en el pingüino de Magallanes. En negrita se muestran las variables que fueron importantes para el modelo, ya que su intervalo de confianza no incluyó al cero.

Variable	Estimado	E.E.	L.I.2.5%	L.S.97.5%
Intercepto (2018)	1.005	0.037	0.932	1.078
DVH	0.003	0.005	0.001	0.013
Temporada 2019	-0.079	0.055	-0.189	0.030
Temporada 2020	-0.315	0.053	-0.420	-0.209
Temporada 2021	-0.274	0.044	-0.362	-0.187
ICFH	0.011	0.074	-0.136	0.157
ICFM	0.035	0.033	-0.029	0.101
Intercepto (2019)	0.926	0.041	0.843	1.008
Temporada 2020	-0.235	0.057	-0.348	-0.123
Temporada 2021	-0.195	0.048	-0.290	-0.099
Intercepto (2020)	0.690	0.038	0.614	0.766
Temporada 2021	0.040	0.046	-0.050	0.131

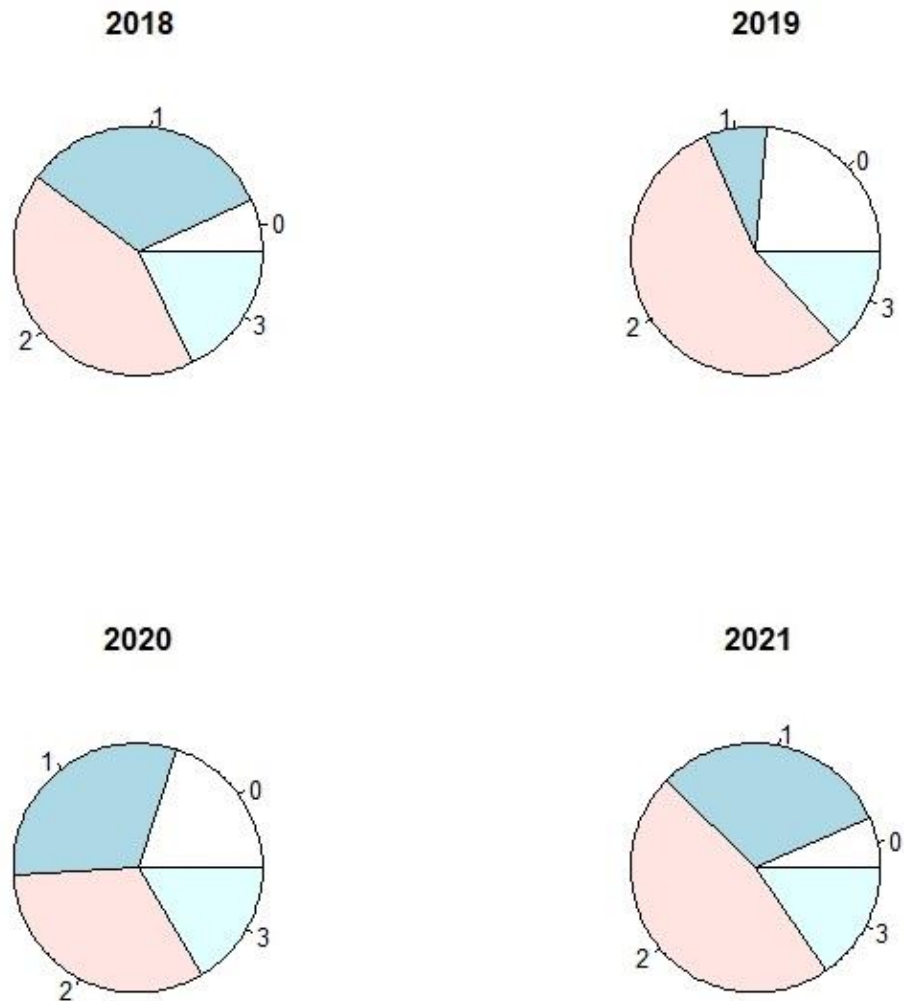


Figura 2.1: Distribución de frecuencias de la asincronía de eclosión para cada temporada reproductiva del pingüino de Magallanes, de 2018 a 2021. 0 representa a las nidadas sincrónicas, mientras que 1, 2 y 3 representa a las nidadas con asincronías de eclosión de 1, 2 y 3 días respectivamente.

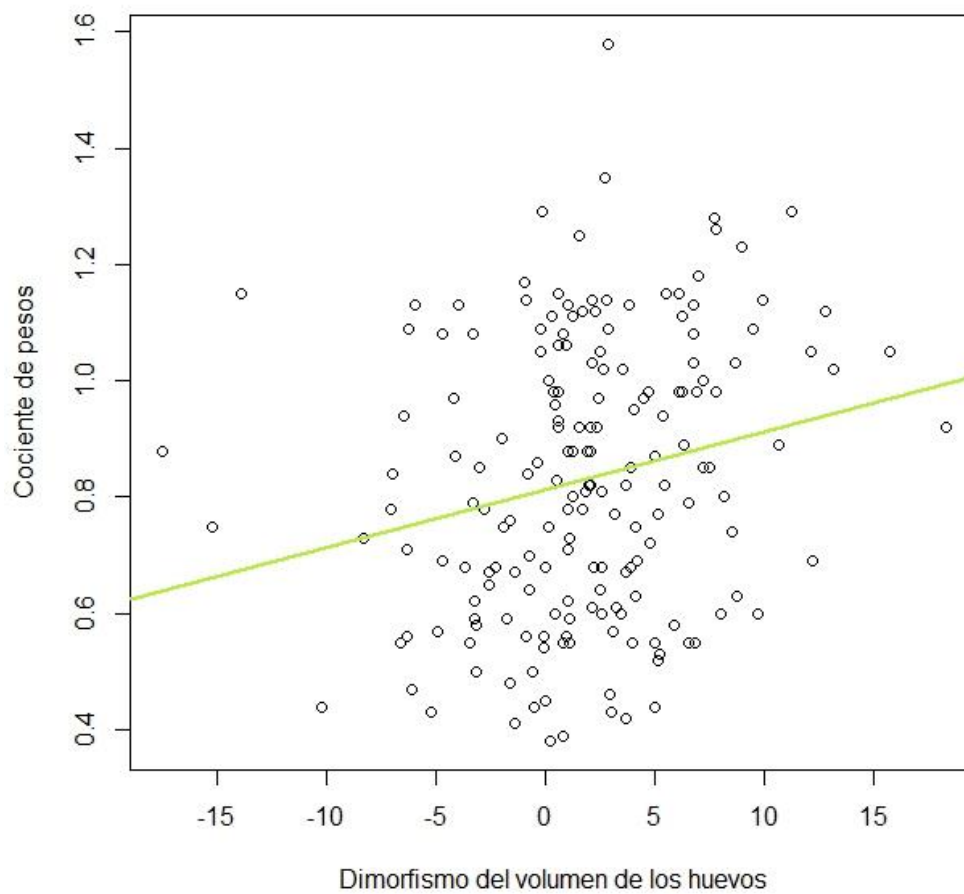


Figura 2.2: Relación entre el cociente de pesos inicial (CPI) y el dimorfismo de volumen de los huevos dentro de la nidada (DVH) durante cuatro temporadas consecutivas en nidadas naturales del pingüino de Magallanes (N = 296 nidadas).

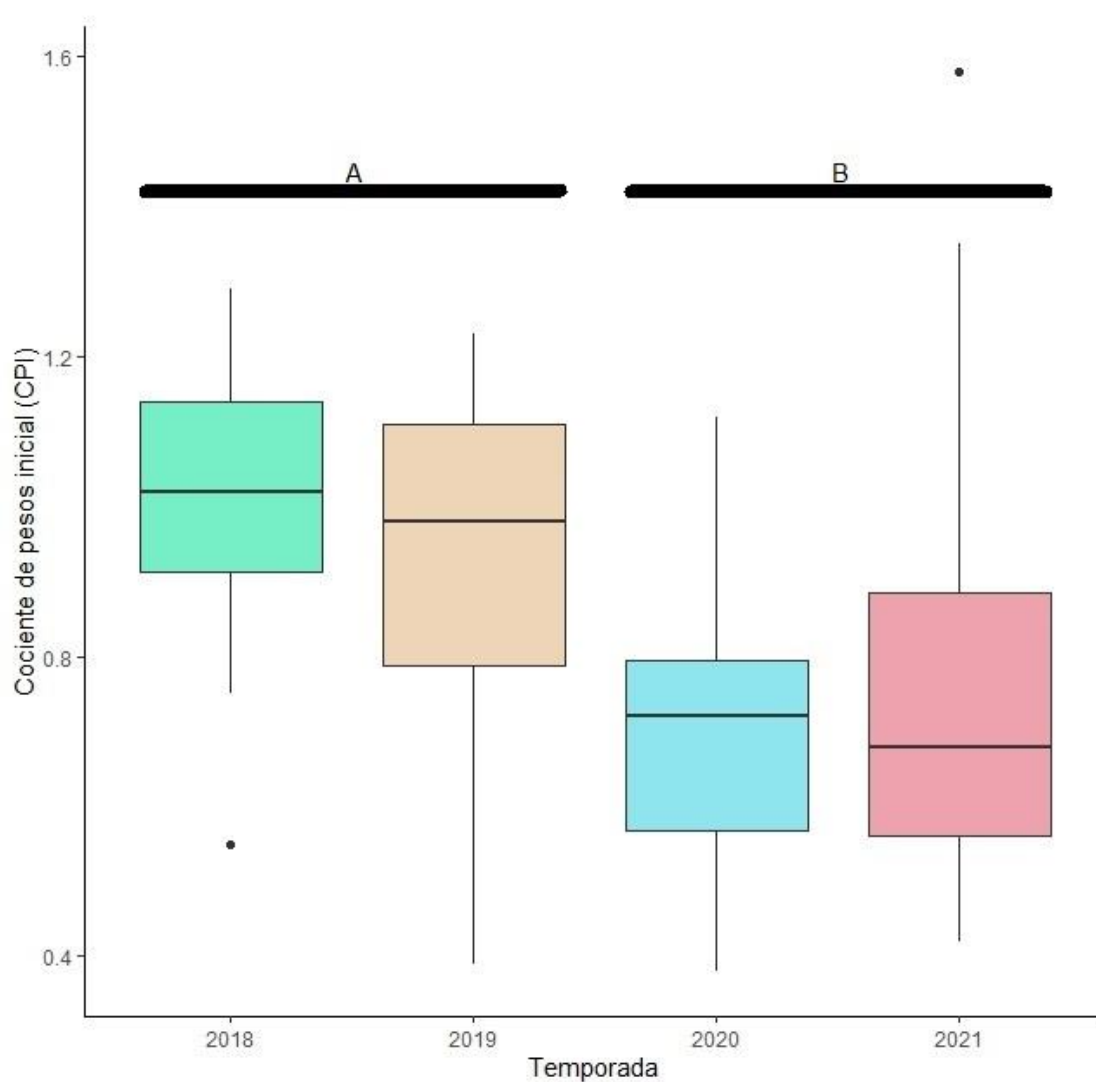


Figura 2.3: Cociente de pesos para las cuatro temporadas reproductivas del pingüino de Magallanes. La línea horizontal muestra las medianas para cada temporada. Las cajas indican el 1^{er} y 3^{er} cuartil y las líneas verticales indican el error estándar. Las diferentes letras muestran las diferencias significativas (N = 296 nidadas).

2.5.2 Validación de la manipulación

Si bien la manipulación (translocación de pichones) formó parte de los modelos más importantes que explican la variación del éxito reproductivo de la nidada, no se ha encontrado un efecto de

éste, ya que su intervalo de confianza incluyó al cero. Esto ha ocurrido para las tres categorías de asimetrías evaluadas (Tabla 2.3, Tabla 2.4).

En cuanto al éxito reproductivo de las nidadas, la temporada bajo estudio formó parte del modelo más importante (Tabla 2.5, Tabla 2.6). Todas las temporadas reproductivas tuvieron diferentes medias (Tabla 2.7). La temporada 2019 (0.18 ± 0.30 pichones/nidada) fue la de menor éxito reproductivo, mientras que la temporada 2020 (1.37 ± 0.80 pichones/nidada) fue la de mayor éxito. Las temporadas 2018 (0.48 ± 0.62 pichones/nidada) y 2021 (0.97 ± 0.76 pichones/nidada) tuvieron un éxito reproductivo medio/bajo y medio/alto, respectivamente (Figura 2.4).

Tabla 2.3: Selección de Modelos Lineales Generalizados para la validación de la manipulación en cada categoría de asimetría para los diferentes tratamientos (nidadas “control” o “manipuladas”) para cada temporada y la interacción entre ambas. En negrita se muestran las variables con un ΔAIC menor a 4.

Asimetría	Modelo	k	$\Delta AICc$	peso	logLik
Nidadas simétricas (CPI entre 1.02% y 98%)	Temporada	2	0.000	0.697	-130.322
	Temporada + manipulación	3	1.867	0.274	-130.175
	Temporada + manipulación + temporadaXmanipulación	4	6.354	0.029	-129.079
	Nulo	1	39.173	<0.001	-153.047
	Manipulación	2	41.021	<0.001	-152.940
Nidadas asimétricas (CPI entre 80% y 97%)	Temporada	2	0.000	0.734	-144.521
	Temporada + manipulación	3	2.142	0.252	-144.511
	Temporada + manipulación + temporadaXmanipulación	4	7.946	0.014	-144.076
	Nulo	1	27.823	<0.001	-161.572
	Manipulación	2	29.828	<0.001	-161.539
Nidadas con mayor asimetría (CPI > 80%)	Temporada	2	0.000	0.714	-128.354
	Temporada + manipulación	3	2.123	0.248	-128.334
	Temporada + manipulación + temporadaXmanipulación	4	5.881	0.038	-126.877
	Nulo	1	28.429	<0.001	-145.700
	Manipulación	2	30.484	<0.001	-144.523

Tabla 2.4: Intervalos de confianza para las variables utilizadas para determinar la validación de la manipulación en cada categoría de asimetría para los diferentes tratamientos (nidadas “control” o “manipuladas”) para cada temporada y la interacción entre ambas. En negrita se muestran las variables cuyos intervalos no incluyen al cero.

Asimetría	Variable	Estimado	E.E.	L.I.2.5%	L.S.97.5%
Nidadas simétricas (CPI entre 1.02% y 98%)	Intercepto (2018, control)	-0.811	0.500	-1.123	-0.026
	Temporada 2019	-1.642	-1.130	-2.362	-0.036
	Temporada 2020	1.321	0.562	0.635	1.896
	Temporada 2021	0.810	0.600	0.023	1.532
	Manipulación	-0.049	0.583	-0.635	0.512
	Manipulación X temporada 2019	1.550	1.131	-0.896	2.263
	Manipulación X temporada 2020	-0.164	0.660	-0.803	0.569
	Manipulación X temporada 2021	-0.093	0.700	-0.763	0.689
	Intercepto (2019, control)	0.173	0.131	0.002	0.203
	Temporada 2020	1.783	0.131	1.569	1.998
	Temporada 2021	1.302	0.128	1.247	1.501
	Manipulación X temporada 2020	-0.156	0.131	-0.269	0.125
	Manipulación X temporada 2021	-0.132	0.113	-0.259	0.201
	Intercepto (2020, control)	0.510	0.258	0.276	0.803
	Temporada 2021	-0.510	0.421	-1.101	-0.025
	Manipulación X temporada 2021	0.070	0.494	-0.236	0.526
Nidadas asimétricas (CPI entre 80% y 97%)	Intercepto (2018, control)	0.921	0.32	0.613	1.177
	Temporada 2019	-0.486	0.73	-1.843	-0.145
	Temporada 2020	0.788	0.539	0.222	1.943
	Temporada 2021	0.526	0.489	0.019	1.036
	Manipulación	-0.102	0.526	-1.08	1.031
	Manipulación X temporada 2019	-1.68	0.967	-2.158	1.463
	Manipulación X temporada 2020	0.322	0.626	-0.971	1.525
	Manipulación X temporada 2021	0.026	0.258	-1.207	1.301
	Intercepto (2019, control)	-0.847	0.577	-2.238	-0.105
	Temporada 2020	1.548	0.652	1.115	2.534
	Temporada 2021	0.365	0.098	0.115	0.534
	Manipulación X temporada 2020	0.704	0.805	-0.994	2.265
	Manipulación X temporada 2021	0.475	0.808	-1.228	2.041
	Intercepto (2020, control)	0.201	0.198	0.454	0.738
	Temporada 2021	-0.05	0.048	-0.847	-0.018
	Manipulación X temporada 2021	-0.297	0.484	-1.188	0.728
	Intercepto (2018, control)	-1.098	0.577	-2.409	-0.146

Nidadas con mayor asimetría (CPI > 80%)	Temporada 2019	-1.687	0.912	-2.314	-1.509
	Temporada 2020	1.299	0.651	0.135	2.785
	Temporada 2021	1.098	0.666	0.113	2.604
	Manipulación	0.055	0.632	-0.560	2.011
	Manipulación X temporada 2019	-2.052	1.378	-5.324	0.556
	Manipulación X temporada 2020	-0.518	0.721	-2.105	0.808
	Manipulación X temporada 2021	-0.824	0.746	-2.448	0.562
	Intercepto (2019, control)	-1.386	0.707	-3.182	-0.259
	Temporada 2020	1.587	0.768	0.272	3.456
	Temporada 2021	1.386	0.781	0.032	3.267
	Manipulación X temporada 2020	1.533	1.272	-0.899	4.659
	Manipulación X temporada 2021	1.227	1.286	-1.231	4.371
	Intercepto (2020, control)	0.201	0.302	-0.454	0.738
	Temporada 2021	-0.204	0.045	-0.609	-0.081
	Manipulación X temporada 2021	-0.306	0.526	-1.340	0.742

Tabla 2.5: Selección de Modelos Lineales Generalizados para el éxito reproductivo para cada temporada. En negrita se muestran las variables con un ΔAIC menor a 4.

Modelo	<i>k</i>	$\Delta AICc$	peso	logLik
Temporada	2	0.000	>0.999	-406.998
Nulo	1	104.21	<0.001	-462.147

Tabla 2.6: Intervalos de confianza para cada nivel de la variable temporada reproductiva. En negrita se muestran las variables cuyos intervalos no incluyen al cero.

Variable	Estimado	E.E.	L.I.2.5%	L.S.97.5%
Intercepto (2018)	-0.722	0.140	-1.009	-0.046
Temporada 2019	-0.995	0.301	-1.625	-0.432
Temporada 2020	1.039	0.162	0.728	1.367
Temporada 2021	0.695	0.168	0.370	1.034
Intercepto (2019)	-1.717	0.267	-2.291	-1.235
Temporada 2020	2.035	0.279	1.524	2.629
Temporada 2021	1.691	0.283	1.171	2.291
Intercepto (2020)	0.317	0.082	0.151	0.475
Temporada 2021	-0.344	0.125	-0.591	-0.099

Tabla 2.7: Contrastes entre el éxito reproductivo de cada temporada del éxito reproductivo de nidadas del pingüino de Magallanes. En negrita se muestran las variables cuyos intervalos de confianza no incluyeron al cero.

Contraste	Estimado	E.E.	L.I.2.5%	L.S.97.5%
2018 - 2019	2.706	0.816	1.247	5.874
2018 - 2020	0.354	0.058	0.233	0.537
2018 - 2021	0.499	0.084	0.323	0.770
2019 - 2020	0.131	0.037	0.064	0.268
2019 - 2021	0.184	0.052	0.089	0.382
2020 - 2021	1.411	0.177	1.022	1.947

Para la correlación entre el éxito reproductivo de la colonia con la producción en la zona del frente costero al Sur del Golfo San Jorge se encontraron altamente correlacionados ($r = 0.67$) (Fig. 2.4). Una mayor productividad en el frente, se correlacionó con un mayor éxito reproductivo en la colonia.

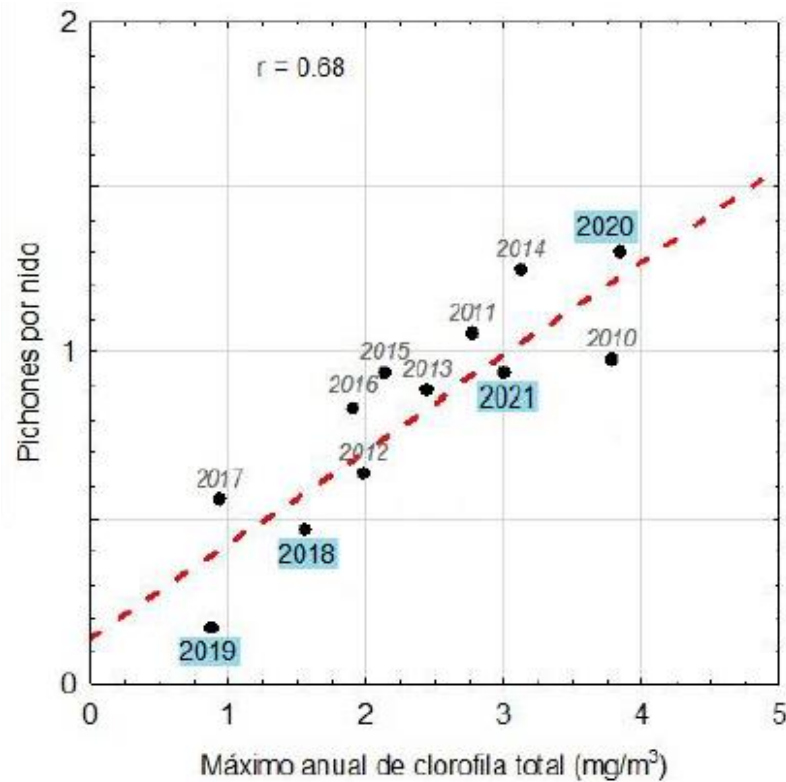


Figura 2.4: Máximo anual de clorofila en el frente al Sur del Golfo San Jorge y el éxito reproductivo (pichones por nido al finalizar la temporada reproductiva) para el pingüino de Magallanes. La línea es representativa de la tendencia de los datos. Se muestran resultados para las temporadas reproductivas obtenidas de una base datos (2010-2017) y las temporadas utilizadas en el estudio (2018-2021), estas últimas resaltadas en el gráfico.

2.6 Discusión

La realización de este trabajo manipulativo no tuvo un efecto sobre el éxito reproductivo de cada nidada. Esto nos permite tener una confianza que los resultados que veremos en los próximos capítulos no se encuentran sesgados por alguna cuestión manipulativa.

En cuanto a las diferentes temporadas reproductivas, se encontró que el éxito fue muy variable entre las mismas. Esta variación del éxito reproductivo dentro de una misma colonia entre temporadas consecutivas suele reportarse en diferentes colonias de la misma especie (Boersma

et al. 1990; Frere, 1993). La temporada 2019 tuvo un éxito reproductivo menor, tanto dentro de este estudio, como menor al valor mínimo histórico observado para esta colonia (menor valor informado: 0.6 pichones por nido; Frere, no publ.), mientras que la temporada 2020 tuvo el mayor valor dentro del estudio. Tanto estos valores máximos y mínimos como los de las otras temporadas coincidieron con el éxito reproductivo de otras colonias dentro de la ría Deseado (Millones, obs. pers.). Además, al ser la colonia de gaviotas, el único depredador de huevos y pichones chicos, muy estable entre años, parecería que esta gran diferencia entre temporadas se debe a variaciones en las condiciones oceánicas. Es decir, por la disponibilidad de alimento durante el periodo reproductivo. Más aún, no hemos registrado en esos años mortalidades por grandes lluvias u olas de calor (Marchisio obs. pers.). Debido a la gran variación del éxito reproductivo entre temporadas, y que cada una difirió del resto, cada temporada fue categorizada de manera relativa a estos cuatro años de estudio. Se clasificaron como: una temporada de mejores condiciones oceanográficas (2020) “buena”, una temporada favorable (2021) “buena/intermedia”, una temporada desfavorable (2018) “intermedia/mala” y una temporada completamente desfavorable (2019) “mala”.

La jerarquía de los pichones dentro de una nidada es un factor importante a la hora de competir por el alimento (Mock y Parker 1997) y resulta muchas veces determinante del éxito reproductivo de una pareja (Amundsen y Slagsvold 1991; Giudici *et al.* 2017). Si bien se ha reportado que la asincronía de eclosión no es el único determinante de las jerarquías intranidada (Boersma y Stokes 1995), encontramos que sí dependió de cada temporada bajo estudio. En los modelos evaluados no se ha incorporado la asincronía por su fuerte dependencia con la temporada reproductiva. Esta variación en la asincronía de eclosión entre temporadas no tiene una explicación clara más allá de observar que en la temporada 2019 (temporada “mala”) se registró la mayor cantidad de nidadas asincrónicas, es decir, la mayoría de las nidadas tuvieron asincronías de dos y tres días. Mientras que en la temporada 2020 (temporada “buena”) se encontró una distribución más equitativa de la asincronía de eclosión, teniendo similar número

de nidadas sincrónicas (cero y un día) y asincrónicas (dos y tres días). Barrionuevo y Frere (2016) han reportado que la asincronía de eclosión depende de la temperatura de incubación del primer huevo y del crecimiento del parche de incubación durante el periodo de puesta. Como el parche de incubación está controlado hormonalmente (Jones 1971, Lea y Klandorf 2002), parecería actuar como un predictor de la temporada reproductiva, ya que, en temporadas de bajo recurso alimenticio, se esperaría que una rápida reducción de la nidada le dé una ventaja al pichón sobreviviente (Mock y Parker 1997, Glassey y Forbes 2002). Pero, contrariamente a la mayor cantidad de nidadas asincrónicas halladas en el año “malo”, se encontró que el cociente de pesos inicial fue mayor en los años malos, con lo cual las nidadas fueron más simétricas que durante los años “bueno” y “bueno/intermedio”. Es decir que a pesar que en el peor año (2019) hubo más nidos asincrónicos las nidadas tuvieron una mayor simetría inicial que en años buenos. Esto refuerza lo propuesto por Boersma y Stokes (1995) en donde la asimetría no depende exclusivamente de la asincronía de eclosión, sino que actúan otros factores como la abundancia de alimento. La abundancia excepcional de recursos en 2020 condujo a que los primeros pichones fueran alimentados de manera significativa incluso antes del nacimiento del segundo pichón, lo que resultó en una diferencia de pesos más evidente entre ellos. En contraste, durante la temporada 2019, la escasez de alimentos llevó a que los primeros pichones recibieran escaso o nulo alimento antes del nacimiento del segundo pichón. Como resultado, al momento de nacer el segundo pichón en esa temporada, ambos hermanos presentaban un peso similar. Estos resultados fueron concordantes con los niveles de productividad observados durante las temporadas evaluadas. El nivel más bajo observado fue durante la temporada 2019, mientras que el más alto fue durante la temporada 2020, mientras que 2018 y 2021 tuvieron valores de productividad primaria intermedios, siendo 2021 mayor que 2018.

Por otra parte, al aumentar el volumen del segundo huevo, disminuyó la asimetría inicial dentro de la nidada (un CPI más cercano a 1). Se ha encontrado en la misma colonia que hembras en una mejor condición física ponen segundos huevos más grandes y tienen nidadas más exitosas

(Barrionuevo 2015). Además, se ha reportado que los pichones provenientes de segundos huevos más grandes tienen una mayor chance de sobrevivir que pichones provenientes de segundos huevos más pequeños (Marchisio *et al.* 2021). Con lo encontrado en el actual trabajo, más los resultados previos, parecería que el dimorfismo del volumen de los huevos es el mecanismo por el cual las hembras del pingüino de Magallanes regulan la asimetría inicial dentro de la nidada en función de su condición física.

Por otra parte, no se encontró una relación entre la condición física de ambos padres y el establecimiento de estas jerarquías coincidiendo con lo reportado por Barrionuevo *et al.* (2018) que, si bien encontró una dependencia entre la dieta de los machos con la dieta de los pichones, no se encontró relación con la supervivencia de los pichones.

En este capítulo hemos encontrado que en las nidadas sin manipular (naturales/controles) las nidadas más simétricas provienen de nidadas más dimórficas (con segundos huevos más grandes que los primeros), mostrando la importancia del dimorfismo de huevos en los pichones. Además, hemos encontrado que a pesar que en el año malo hay nidadas más asincrónicas también las nidadas son más simétricas, demostrando el posible rol de la asincronía en resguardar la nidada en los comienzos de la crianza. A lo largo de esta tesis se pretende estudiar las consecuencias que tienen estas asimetrías iniciales a lo largo del periodo de cría del pingüino de Magallanes, tanto para los padres como para los pichones.

Capítulo 3. El rol de la asimetría inicial dentro de la nidada



Dos pichones hermanos junto a su padre (macho) dentro de una nidada manipulada, i.e. con translocación de pichones.

3.1 Resumen

Dentro de una misma nidada, los huevos pueden eclosionar de manera asincrónica, y los padres pueden alimentar al primer pichón en nacer antes que al resto, creando así una jerarquía de tamaño entre los hermanos. Si el alimento es escaso, esta asimetría puede favorecer la mortalidad de los pichones que se encuentran en desventaja a la hora de competir por el alimento. Además, los padres pueden intervenir en esta relación modulando la cantidad de alimento entregado a cada pichón. El objetivo de este capítulo es evaluar un posible efecto de las asimetrías iniciales en la relación de los pichones hermanos del pingüino de Magallanes y cómo los padres pueden intervenir en estas relaciones. La asimetría inicial tuvo un efecto en la asimetría observada a lo largo de todo el periodo de cría de pichones. Durante la temporada con éxito reproductivo intermedio/malo, la mortalidad de los segundos pichones fue mayor en las nidadas asimétricas que en las simétricas. Por otro lado, los segundos pichones de nidadas más simétricas alcanzaron un mayor peso en la independencia que segundos pichones de nidadas más asimétricas. Al comienzo del periodo de cría de pichones, tanto la frecuencia de alimentación como la cantidad de alimento entregado por parte de los padres está relacionado a la abundancia de alimento en el océano. Sin embargo, con los pichones grandes, durante la temporada de éxito intermedio/malo, hubo una mayor frecuencia de entrega de alimento, pero sin observarse un aumento en la cantidad de alimento entregado indicando un mayor costo parental. Dado estos resultados, parecería que los padres intervienen en el establecimiento de una asimetría inicial, mientras que, es esta asimetría inicial es la que determina el destino de los pichones evitando, o aumentando, el grado de monopolización del alimento entre los hermanos, con baja o nula intervención de los padres durante el periodo de cría.

3.2 Introducción

En aves, huevos de una misma nidada pueden eclosionar de manera asincrónica (Lack 1947, 1954, Clark y Wilson 1981, Stoleson y Beissinger 1995, Sockman *et al.* 2006), en muchos casos porque los padres comienzan a incubar antes de finalizar la puesta (Clark y Wilson 1981). En algunas especies, la asimetría inicial dentro de la nidada, i.e. la diferencia en el tamaño de los pichones en las primeras etapas del crecimiento de los mismos, se relaciona con la asincronía de eclosión (Haydock y Ligon 1986, Slagsvold 1986, Magrath 1989). En cambio, en otras especies la asimetría inicial no se relaciona directamente con la asincronía de eclosión (Boersma y Stokes 1995). Esto se debe a que los padres pueden alimentar al primer pichón cuando nace, antes de la eclosión del resto de los huevos de la nidada, lo cual crea una jerarquía de tamaños dentro de la nidada. De hecho, algunos autores proponen que la asincronía de eclosión puede actuar junto a la abundancia de alimento y la capacidad de los padres para entregarlo, en el establecimiento de las jerarquías iniciales (Boersma y Stokes 1995). Otros autores han propuesto que estas asimetrías iniciales son una adaptación ante ambientes variables e impredecibles. En aquellas temporadas en las que el alimento disponible no es suficiente para criar a todos los pichones de la nidada, la asimetría inicial facilita la mortalidad de los últimos pichones en nacer debido a que favorece en la competencia entre hermanos al pichón más grande (Forbes y Ankney 1987, Price *et al.* 1996, Ostreiher 1997, Parker *et al.* 2002). Así, en nidadas asimétricas, en temporadas desfavorables, pichones más grandes reciben mayor cantidad de alimento que sus hermanos más pequeños, causando la muerte temprana de estos últimos. De esta manera, los pichones restantes reciben una cantidad suficiente de alimento para sobrevivir. En nidadas en las que todos los pichones son de tamaño similar (nidadas simétricas), la competencia entre hermanos es mayor que en nidadas asimétricas, entonces bajo condiciones ambientales desfavorables, todos los pichones reciben la misma cantidad de alimento a un mayor costo, pero insuficiente, reduciendo el éxito de la nidada. Por el contrario, en años de alta disponibilidad de alimento, los

padres pueden alimentar a todos los pichones, de nidadas asimétricas y simétricas, y no ocurriría una reducción de la nidada (Temme y Charnov 1987).

En especies iteróparas, durante un evento reproductivo, se espera un balance en la distribución de recursos limitantes entre los descendientes (Royle *et al.* 2002, 2004). La distribución óptima de recursos en la descendencia, depende no solamente del compromiso entre el tamaño de la descendencia y el número de descendientes (Smith y Fretwell 1974, Rogowitz y McClure 1995, Rogowitz 1996), sino también de la condición parental (Tveraa *et al.* 1998) y factores externos tales como disponibilidad de recursos y competencia intraespecífica (Lack 1947). Estos factores, en especies con más de un descendiente por evento reproductivo, dan resultado a conflictos familiares. El conflicto entre padres e hijos puede afectar esta distribución, ya que los padres y sus descendientes pueden tener diferentes óptimos en la distribución de los recursos (Trivers 1974). Si el recurso a distribuir es escaso, los padres pueden invertir más en el pichón más grande y con más chances de sobrevivir por las ventajas de edad y tamaño (Parker *et al.* 2002, Price *et al.* 1996). Por el contrario, bajo mejores condiciones de alimento, los padres pueden invertir en el pichón más pequeño, y por lo tanto darle una mayor ventaja pese a su menor edad y tamaño (Godfray 1991, Price *et al.* 1996, Mock *et al.* 2011). No obstante, en algunos casos, el efecto de la competencia entre hermanos puede superar al efecto parental. Por ejemplo, en la gaviota tridáctila (*Rissa tridactyla*) el conflicto entre hermanos puede ir desde ataques del hermano mayor hacia el menor cuando el menor comienza el acto de “begging” solicitando alimento al padre, hasta matar al hermano arrojándolo por fuera del nido (Dickins 2021). Sumado a los conflictos familiares, la asincronía de eclosión puede interferir en estas relaciones entre padres e hijos y entre hermanos. Se ha reportado que al aumentar la asincronía de eclosión disminuye la intensidad de la agresividad entre los hermanos, pero aumentando la mortalidad del pichón más pequeño. Los padres, a su vez, pueden modular la rivalidad entre hermanos, por ejemplo, entregando alimento más activamente en nidadas sincrónicas que asincrónicas (Merkling *et al.* 2014). Pero también los padres pueden compensar el efecto de la asincronía de

eclosión invirtiendo más en el segundo pichón, ya sea mediante el volumen del huevo y/o la frecuencia de alimentación a pichones (Robertson *et al.* 2016, Marchisio *et al.* 2021).

Por otro lado, la inversión diferencial dentro de la nidada que realizan los padres puede cambiar a lo largo de la temporada. Esto puede deberse, por ejemplo, a un cambio en la demanda de energía de los pichones (Ricklefs *et al.* 1985; Bertram *et al.* 1991). En aves marinas se ha reportado que los padres reducen la presencia en la nidada al aumentar la demanda de alimento de los pichones y así disminuir el riesgo de depredación de los mismos (Gaston y Nettleship 1982, Davies y McCaffrey 1986, Coulson y Johnson 1993, Cadiou y Monnat 1996, Chiaradia y Kerry 1999). Esto se debe a que la capacidad de los adultos para buscar alimento y entregarlo está determinada por las necesidades energéticas de los pichones (Weimerskirch *et al.* 1993, Guinet *et al.* 1997, Beauplet *et al.* 2004, Lescroël y Bost 2005, Phalan *et al.* 2007). Al inicio de la etapa de cría de los pichones, éstos tienen una capacidad de almacenamiento baja y requieren la presencia constante de los padres en el nido para protección y termorregulación. Esto resulta en una menor cantidad de alimento entregado, pero con una frecuencia mayor que en etapas posteriores con pichones más grandes (Walker y Boersma 2003). No obstante, el tiempo en que los padres comienzan a dejar solos a los pichones depende de la disponibilidad de alimento durante la temporada reproductiva (Hamer *et al.* 1993); si es escasa esto sucede más temprano que en las temporadas de mayor disponibilidad de alimento. Por otro lado, los padres pueden verse beneficiados si alimentan preferentemente a uno u otro pichón de la nidada pero los beneficios de esa inversión diferencial pueden cambiar rápidamente a lo largo de una temporada. Los padres, entonces, podrían tener distintas estrategias. Si la asincronía de eclosión es amplia, de días, el pico de mayor demanda de energía de los pichones varía según el orden de eclosión, en especial en aves con crianza de pichones corta (Drent y Daan 1980, Mock y Schwagmeyer 1990). Por otro lado, el valor reproductivo aumenta con la edad de los pichones (Redondo y Carranza 1989); por lo que los padres suelen incrementar la cantidad de alimento entregada a los pichones más pequeños de la nidada a medida que avanza la temporada reproductiva

(Kloskowski 2001, Shizuka y Lyon 2010). De esta manera favorecerían al pichón más grande al comienzo de la temporada de cría de pichones y a los más pequeños al final (Mock *et al.* 2011). En el pingüino de Magallanes (*Spheniscus magellanicus*), Wagner y Boersma (2019) han reportado que los adultos no tienen una preferencia al alimentar a los pichones, ya que alimentan a sus dos pichones por igual, tanto en el peso del alimento recibido como en la cantidad de veces que fueron alimentados. Esto sugiere que no hay una preferencia en la entrega de alimento y que la asimetría dentro de la nidada no tiene un rol fundamental en la distribución de alimento dentro de la nidada. Por el contrario, en la misma colonia, Blanco *et al.* (1996) han reportado que la cantidad de alimento recibida por los pichones es inversamente proporcional a la asimetría dentro de la nidada, indicando que la cantidad de alimento recibida por los pichones depende de la asimetría dentro de la nidada más que de los padres. Si bien estos dos trabajos fueron realizados en la misma colonia y durante la misma etapa del periodo de cría de pichones, estas diferencias pueden deberse a las condiciones de disponibilidad de alimento, ya que en el trabajo de Wagner y Boersma (2019) las temporadas tuvieron un éxito reproductivo superior al promedio de la colonia.

3.3 Objetivos

El objetivo de este capítulo es estudiar cómo el efecto de la asimetría inicial dentro de la nidada influye en el conflicto familiar dentro de la nidada del pingüino de Magallanes. Este estudio amplía nuestra comprensión de la asimetría inicial mediante un experimento de cría cruzada. Se busca entender cómo esta asimetría afecta la dinámica dentro de la nidada a lo largo de la temporada, así como su relación con el crecimiento y la supervivencia de los pichones, independientemente de la condición física de los padres. Además, se profundiza en la comprensión de la distribución de alimento dentro de la nidada. Este estudio abarca cuatro temporadas consecutivas en las que las condiciones de disponibilidad de alimento y el éxito reproductivo difieren entre cada una.

Hipótesis

1. La asimetría inicial tiene un efecto en las asimetrías presentes en la nidada a lo largo de toda la temporada reproductiva y este efecto es variable entre temporadas reproductivas con diferentes disponibilidades de alimento.
2. La asimetría inicial tiene un efecto en el crecimiento y la mortalidad de los pichones dentro de la nidada del pingüino de Magallanes.
3. La asimetría dentro de la nidada determina el éxito de alimentación de los pichones afectando la frecuencia con la que reciben alimento y la ganancia de peso de cada uno de ellos.
4. El efecto de la asimetría dentro de la nidada en la alimentación de los pichones cambia a lo largo de la temporada reproductiva y entre diferentes temporadas reproductivas con diferente disponibilidad de alimento.
5. Los padres intervienen en la resolución del conflicto entre hermanos dependiendo de los diferentes escenarios de éxito reproductivo.

3.4 Metodología y análisis estadísticos

3.4.1 Metodología

En este capítulo se utilizaron datos de las temporadas reproductivas 2018, 2019, 2020 y 2021, pero se dejaron fuera de los siguientes análisis aquellas nidadas clasificadas como control utilizando únicamente las nidadas manipuladas. En cada temporada se realizó la metodología general y se siguió el crecimiento y mortalidad de pichones como se describe en el capítulo 1.

Para el estudio de la alimentación diferencial dentro de la nidada por parte de los padres se dividió a la temporada reproductiva en tres periodos: pichones chicos (el día posterior de la translocación), pichones de mediana edad (a los 20 días del nacimiento del primer pichón) y

pichones grandes (a los 40 días del nacimiento del primer pichón). Al inicio de cada periodo, durante una semana se pesaron ambos pichones de la nidada de manera diaria.

3.4.2a Análisis estadístico

Crecimiento y mortalidad de pichones

Cociente de pesos observado (asimetría entre hermanos)

Para este capítulo se utilizó a la asimetría dentro de la nidada entendida como un cociente de pesos (CP) (i.e. el cociente entre el peso del segundo pichón y el peso del primer pichón) quedando el CP determinado de la siguiente manera: $CP = \frac{\text{Peso del segundo pichón}}{\text{Peso del primer pichón}}$

Cabe destacar que un CP más cercano a 1 indica un segundo pichón con un peso más similar al primero. Mientras que, un CP menor a 1 indica mayor diferencia de peso entre los pichones hermanos, o sea mayor asimetría.

Para evaluar el efecto del cociente de pesos inicial (CPI) sobre el cociente de pesos observado dentro de la nidada a lo largo del periodo de crecimiento de los pichones (CPO), se usó un Modelo Lineal Mixto utilizando al CPO como variable respuesta. Las variables predictivas fueron la edad de la nidada, entendida como la edad del primer pichón en nacer, el índice de condición física del macho (ICFM), el índice de condición física de la hembra (ICFH), CPI, la temporada bajo estudio, y la doble interacción entre la edad de los pichones con todas las variables. La nidada fue utilizada como variable aleatoria. Para este análisis se tuvieron en cuenta las nidadas con dos pichones vivos en cada edad evaluada. La temporada 2019 no fue tomada en cuenta por la falta de nidadas con dos pichones vivos después de los 25 días de edad.

Mortalidad de pichones

Para evaluar la mortalidad de los pichones se usó un modelo mixto de riesgo proporcional de COX (Cox Proportional-Hazards Mixed Model) utilizando la mortalidad de los pichones (ingresado al modelo como 1 = pichón muerto al final de la temporada; 0 = pichón vivo al final de la

temporada) y la fecha de muerte del pichón. Las variables predictivas fueron: ICFM, ICFH, orden de eclosión del huevo de procedencia (OE) (ingresada al modelo como un factor con dos niveles), CPI (ingresada al modelo como una variable continua), temporada en estudio (agregada al modelo como un factor de cuatro niveles) y la interacción triple entre la temporada, el orden de eclosión y CPI. Para esto se utilizaron todas las nidadas manipuladas, utilizando la identidad de cada nidada como variable aleatoria.

Crecimiento de pichones

Para estudiar el efecto del CPI en el crecimiento de los pichones dentro de la nidada del pingüino de Magallanes, se usó un modelo mixto no lineal con una regresión de Gompertz (Barrionuevo 2015). Los tres parámetros de la ecuación se corresponden con las siguientes estimaciones del crecimiento: valor asintótico (a) (máximo peso estimado (g)), tasa de cambio (b) (tasa de crecimiento (g/días)) y punto de inflexión (c) (días hasta la máxima tasa de cambio (días)). La variable respuesta fue el crecimiento en peso. Las variables predictivas fueron ICFH, ICFM, OE, CPI, la temporada en estudio (ingresada al modelo como un factor de 3 niveles), la doble interacción entre todas las variables y la interacción triple entre OE, CPI y la temporada. La identidad del nido y de cada pichón, anidado en el nido, fueron las variables aleatorias. Se utilizaron nidadas con dos pichones vivos al finalizar la temporada. La temporada 2019 no fue utilizada en este análisis por la escasez de nidadas con dos pichones al finalizar la temporada.

3.4.2b Alimentación de pichones

Para evaluar la alimentación de los pichones se separó a la temporada reproductiva en tres etapas diferentes: pichones chicos, pichones de mediana edad y pichones grandes. Como el objetivo de esta sección es evaluar el efecto de la asimetría dentro de la nidada, solamente se utilizaron nidadas con dos pichones vivos al comienzo de la etapa de pesajes diarios. Debido a esto, la temporada 2019 solamente fue utilizada para las evaluaciones de la etapa temprana del

periodo de cría de pichones (pichones con 0-10 días de edad). Existieron algunos nidos donde algunos de los pichones se murieron durante este pesaje diario y entonces la nidada igualmente fue tomada en cuenta.

Frecuencia de alimentación

Para la evaluación de la frecuencia diaria de alimentación de cada pichón, se pesaron a los pichones diariamente durante una semana, y se estableció un criterio de que un pichón tuvo éxito (i.e. comió) si pesó lo mismo o más que el pesaje anterior, mientras que se consideró un fracaso (i.e. no comió) si pesó menos que el día anterior (Frere 1993). Se corrieron tres modelos lineales generalizados mixtos (MLGM) con distribución “binomial”, uno para cada etapa de pesaje diario (temprana, media y tardía). La variable respuesta fue el éxito a la hora de recibir alimento de cada pichón (comió = 1, no comió = 0). Las variables predictoras fueron ICFH, ICFM, el cociente de pesos al inicio de la etapa (CP), OE, la temporada de estudio, y las dobles interacciones entre CP con OE, CP con la temporada y OE con la temporada. la identidad de cada pichón, anidado dentro de la nidada fueron las variables aleatorias.

Ganancia semanal de peso

Para evaluar la ganancia semanal de peso de los pichones, se corrieron tres modelos lineales mixtos (MLM), uno para cada etapa de cría de pichones (temprana, media y tardía). La variable respuesta fue la ganancia de peso a lo largo de la etapa (diferencia de peso entre el último y el primer día de seguimiento diario). Las variables predictoras fueron ICFH, ICFM, CP, OE, la temporada de estudio, y las dobles interacciones entre CP con OE, CP con la temporada y OE con la temporada. La nidada fue considerada como variable aleatoria.

Todos los análisis fueron realizados con el software R ver. 4.2.0 (Development Core Team 2023). Para los Modelos Lineales y Modelos Lineales Mixtos se utilizó el paquete ‘glmmTMB’. Para los análisis de mortalidad se utilizó el paquete ‘coxme’ (Therneau 2022). Para el Modelo No Lineal se utilizó el paquete ‘nlsv’. Cuando correspondió se analizaron los efectos aleatorios comparando

el modelo con y sin los efectos aleatorios con un likelihood ratio test (Zuur *et al.* 2009). La selección de Modelos Lineales y Mixtos, se realizó considerando todas las posibles combinaciones de variables explicativas mediante un enfoque de inferencia de modelos múltiples basado en el Criterio de Información de Akaike (AIC) más bajo utilizando la función “dredge” en el paquete “MuMin” (Versión de R 4.2.0 R Development Core Team 2010). El criterio para elegir los mejores modelos fue una variación del AIC (ΔAIC) menor a 4 (Symonds y Moussalli 2011, Harrison *et al.* 2018). Las estimaciones promediadas del modelo de los coeficientes variables se calcularon con el conjunto de los mejores modelos utilizando la función “model.avg” del paquete “MuMin” siguiendo las recomendaciones de Nakagawa y Freckleton (2010). Se utilizó el método cero (modelo completo) para obtener las estimaciones de los parámetros (Grueber *et al.* 2011). Las variables predictoras cuyo intervalo de confianza incluía cero, se categorizaron como no informativas y aquellas que no incluían cero se consideraron importantes para explicar la varianza en la variable respuesta (Grueber *et al.* 2011). Tanto para el Modelo No Lineal como el modelo de COX se utilizó la selección de modelos “hacia atrás” (“Backwards Analysis”, Crawley 2007). Para la verificación de los supuestos de los modelos realizados, se utilizó la prueba de “Shapiro-Wilk” (hipótesis nula: distribución normal de los datos) y el método gráfico “qq-plot” para evaluar la normalidad de los residuos. Mientras que se utilizó el método gráfico “residuos vs valores ajustados” para detectar patrones que indiquen una falta de homoscedasticidad de los datos (Crawley 2007). Las variables significativas fueron contrastadas a posteriori mediante una prueba de Tukey (HSD) (Crawley 2007).

3.5 Resultados

3.5a Crecimiento y mortalidad de pichones

Cociente de pesos observado (asimetría entre hermanos)

Al evaluar el cociente de pesos observado (CPO), los modelos más importantes incluyeron al CPI, la temporada, la edad, las condiciones parentales (ICFH e ICFM) y la interacción entre la temporada y la edad (Tabla 3.1). Sin embargo, tanto ICFH como ICFM incluyeron al cero en sus intervalos de confianza (Tabla 3.2). El cociente de peso observado (CPO) durante el crecimiento de los pichones está influenciado por el cociente de peso inicial (CPI) y por la interacción entre la edad de la nidada y la temporada bajo estudio (Tabla 3.1 y 3.2). Durante el período de crecimiento, se encontró un aumento en el CPO a medida que aumentaba el CPI (Tabla 3.2, Fig. 3.1). Además, el CPO aumentó a medida que avanzaba la edad de los pichones dependiendo de las temporadas estudiadas. Durante la temporada 2018 se registró el mayor cambio en el CPO con la edad, lo cual difirió de lo encontrado en las temporadas 2020 y 2021. Sin embargo, en ambos casos se observó un aumento en el CPO a medida que aumentaba la edad de los pichones, aunque este incremento fue menor que el encontrado durante la temporada 2018 (Tabla 3.2, Fig. 3.2).

Tabla 3.1: Selección de Modelos Lineales Mixto para el cociente de pesos observados a lo largo de la temporada reproductiva. Debido a la cantidad de modelos, solo se muestran los primeros cinco modelos en orden de $\Delta AICc$ creciente. En negrita se muestra el modelo más importante.

Modelo	k	$\Delta AICc$	peso	logLik
CPI + Temporada + edad + Temporada x edad	5	0.000	0.861	-1459.466
CPI + Temporada + edad + ICFH + Temporada x edad	6	5.230	0.063	-1461.074
CPI + edad	3	6.180	0.039	-1466.579
CPI + Temporada + edad + ICFM + Temporada x edad	6	6.790	0.029	-1461.856
CPI + edad + ICFH	4	11.510	0.003	-1461.856

Tabla 3.2: Intervalos de confianza de las variables utilizadas para evaluar el cociente de pesos observado en el pingüino de Magallanes. En negrita se muestran las variables que fueron importantes para el modelo, ya que su intervalo de confianza no incluyó al cero.

Variable	Estimado	E.E.	L.I.2.5%	L.S.97.5%
Intercepto (2018)	0.038	0.065	0.088	0.165
ICFH	0.013	0.084	-0.150	0.177
ICFM	-0.002	0.038	-0.077	0.078
edad	0.012	0.001	0.009	0.016
CPI	0.862	0.070	0.725	1.000
Temporada 2020	0.097	0.051	-0.002	0.197
Temporada 2021	0.088	0.044	0.002	0.175
Temporada 2020 x edad	-0.009	0.001	-0.012	-0.006
Temporada 2021 x edad	-0.006	0.001	-0.009	-0.003
Intercepto (2020)	0.136	0.066	0.007	0.264
Temporada 2021	0.008	0.005	-0.105	0.088
Temporada 2021 x edad	0.003	0.001	-0.001	0.005

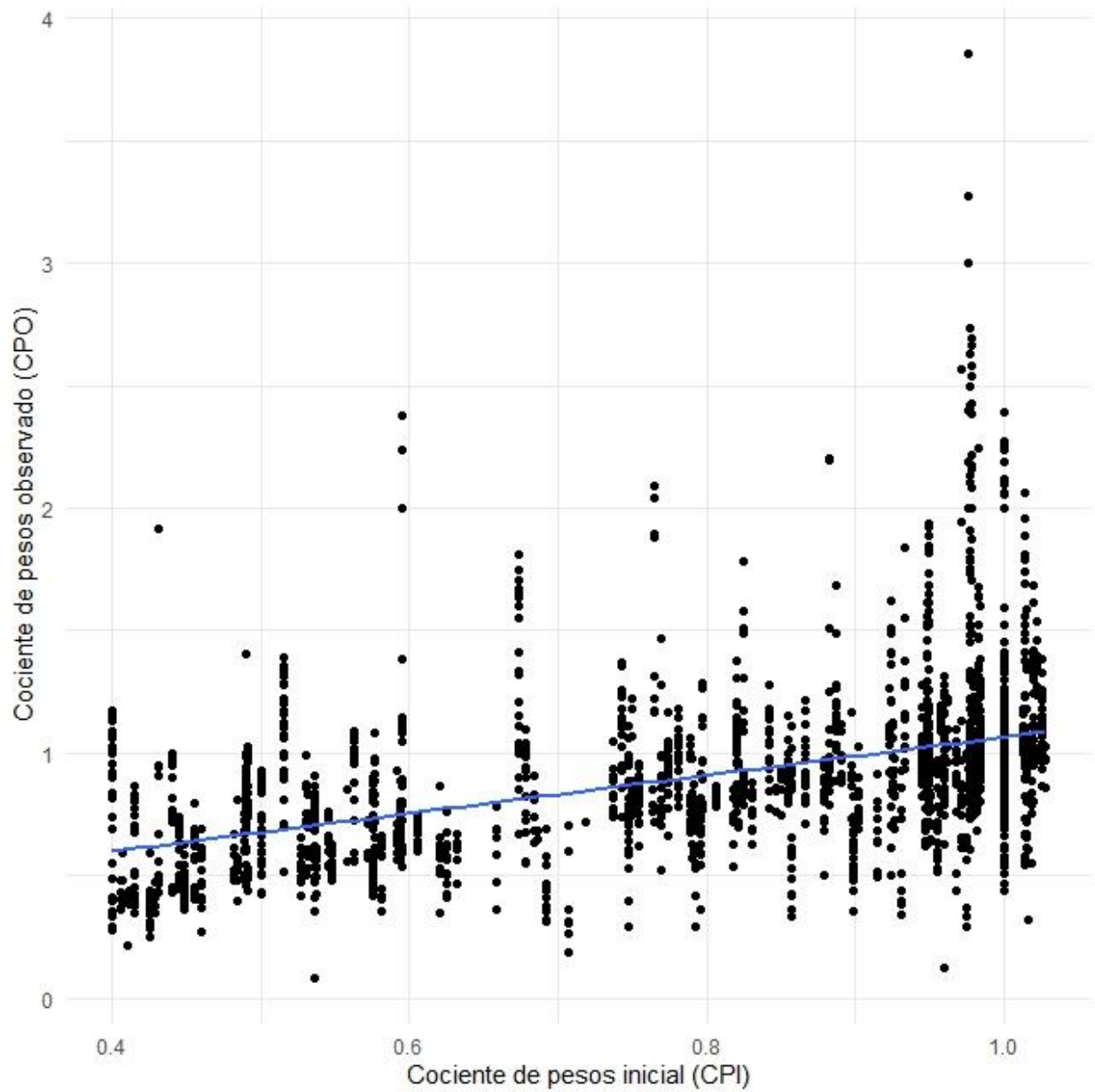


Figura 3.1: Relación entre el cociente de pesos observado (CPO) y el cociente de pesos inicial (CPI) a lo largo del periodo de crecimiento del pingüino de Magallanes. En azul se muestra la línea de tendencia de la relación entre ambas variables.

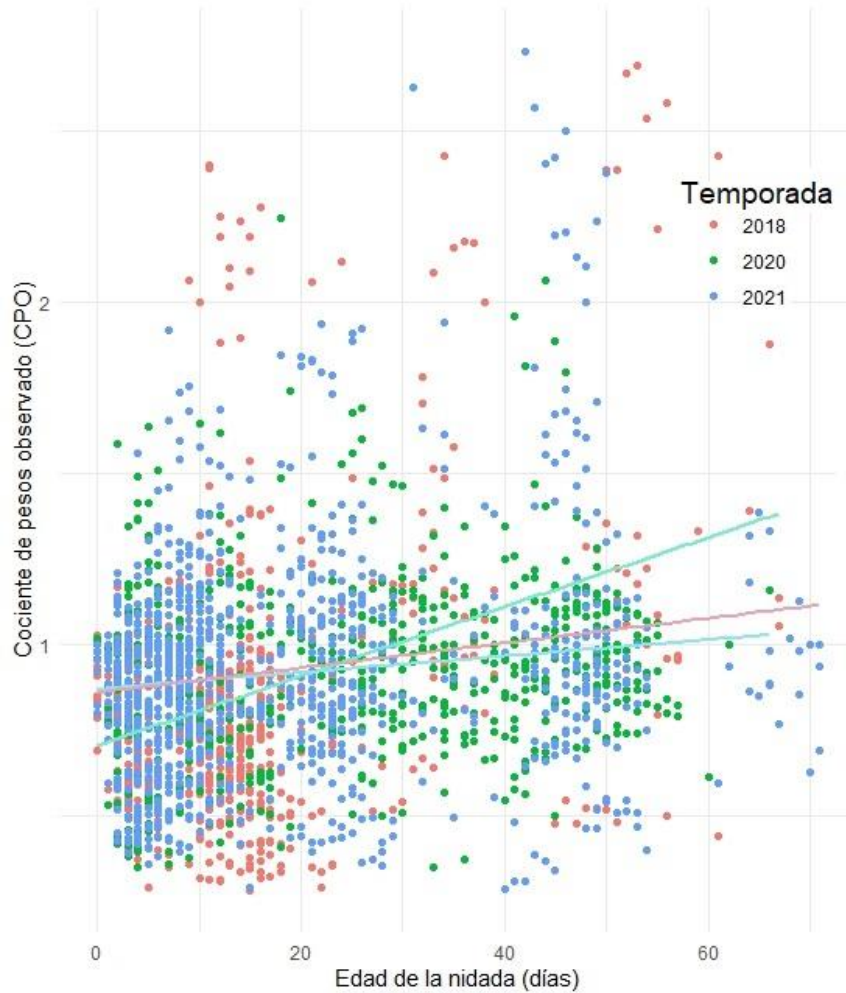


Figura 3.2: Relación entre el cociente de pesos observado (CPO) y la edad de la nidada para cada una de las temporadas reproductivas evaluadas para el pingüino de Magallanes.

Mortalidad de pichones

La mortalidad de los pichones dependió de la interacción entre la temporada bajo estudio, el orden de eclosión y el CPI (Tabla 3.3). Al evaluar los contrastes de interacción, se encontró que segundos pichones provenientes de nidadas con un CPI mayor tuvieron menos riesgo de mortalidad (Coeficiente = -0.022 ± 0.007 ; $z = -3.260$; $p = 0.001$). Además, segundos pichones provenientes de la temporada 2018 tuvieron mayor probabilidad de mortalidad que segundos pichones provenientes de las temporadas 2019, 2020 y 2021 (2018-2019: Coeficiente = $-2.282 \pm$

0.604, $z = -3.870$; $p < 0.001$; 2018-2020: Coeficiente = -1.199 ± 0.647 , $z = 1.850$; $p = 0.006$; 2018-2021 = -1.968 ± 0.610 , $z = 3.250$; $p = 0.001$; el resto de los contrastes no fueron significativos) (Fig. 3.3). Por otro lado, la condición física de los padres no tuvo un efecto significativo en la mortalidad de los pichones (Tabla 3.4).

Tabla 3.3: Variables significativas para el modelo de efectos mixtos de riegos de COX. Para estos modelos se utilizaron todas las nidadas manipuladas de cada temporada en las que se conoció la fecha de muerte ($N_{\text{total}} = 616$ pichones; 2018: 160 pichones, 2019: 120 pichones; 2020: 160 pichones; 2021: 176 pichones), utilizando la mortalidad (muerte = 1, sobrevive = 0) y la edad de cada pichón. La variable aleatoria fue el ID de cada nido. Se muestran las variables predictivas, los contrastes, el coeficiente con su desvío estándar, el riesgo de mortalidad ($\exp(\text{Coeficiente})$), el valor Z y el p -valor de cada caso.

Contraste	Variable predictora	Coeficiente	D.E. Coeficiente	$\exp(\text{Coeficiente})$	Z-valor	p -valor
2018 - OE1	2019 X OE2 X CPI	-2.082	0.902	0.125	-2.31	0.021
	2020 X OE2 X CPI	-4.136	1.338	0.016	-3.09	0.002
	2021 X OE2 X CPI	-2.370	0.909	0.093	-2.61	0.009
2019 - OE1	2020 X OE2 X CPI	-2.054	1.612	0.128	-1.27	0.200
	2021 X OE2 X CPI	-0.288	1.280	0.749	-0.22	0.820
2020 - OE1	2021 X OE2 X CPI	1.766	1.617	5.846	1.09	0.270

Tabla 3.4: Variables no significativas para el modelo de efectos mixtos de riegos de COX. Para estos modelos se utilizaron todas las nidadas manipuladas de cada temporada en las que se

conoció la fecha de muerte (N = 616 pichones; 2018: 160 pichones, 2019: 120 pichones; 2020: 160 pichones; 2021: 176 pichones), utilizando la mortalidad (muerte = 1, sobrevive = 0) y la edad de cada pichón. La variable aleatoria fue el ID de cada nido. Se muestran las variables predictivas, los contrastes, el coeficiente con su desvío estándar, el riesgo de mortalidad ($\exp(\text{Coeficiente})$), el valor Z y el p-valor de cada caso.

Temporada	Variable predictora	Coeficiente	D.E. coeficiente	$\exp(\text{Coeficiente})$	valor-z	p-valor
2018	ICFM	0.367	1.444	1.477	0.250	0.800
	ICFH	0.009	1.009	2.275	1.350	0.120
	ICFM X OE-2	-0.192	0.825	0.696	-0.400	0.690
	ICFM X CPI	-0.004	0.996	0.017	-0.240	0.810
	ICFH X OE-2	-0.002	0.998	0.979	-0.670	0.075
	ICFH X CPI	-0.006	0.994	0.028	-0.230	0.823
2019	ICFM	-5.680	2.356	0.411	-2.410	0.160
	ICFH	23.227	10.994	1.223	2.110	0.350
	ICFM X OE-2	-0.193	0.498	8.244	-0.390	0.700
	ICFM X CPI	5.690	2.465	2.960	2.310	0.216
	ICFH X OE-2	-0.962	1.863	3.822	-0.520	0.610
	ICFH X CPI	-23.211	12.011	8.309	-1.930	0.053
2020	ICFM	-2.494	1.576	0.083	-1.580	0.110
	ICFH	0.517	2.785	1.677	0.190	0.850
	ICFM X OE-2	-0.986	0.721	0.373	-1.370	0.171
	ICFM X CPI	3.580	1.619	35.891	2.210	0.273
	ICFH X OE-2	0.202	1.377	1.224	0.150	0.880
	ICFH X CPI	-2.125	3.047	0.119	-0.700	0.490
2021	ICFM	-1.996	1.337	0.136	-1.490	0.140
	ICFH	-1.695	2.519	0.184	-0.670	0.500
	ICFM X OE-2	0.360	0.488	1.433	0.740	0.460
	ICFM X CPI	2.340	1.471	10.382	1.590	0.110
	ICFH X OE-2	0.978	1.014	2.658	0.960	0.340
	ICFH X CPI	1.750	2.892	5.755	0.610	0.550

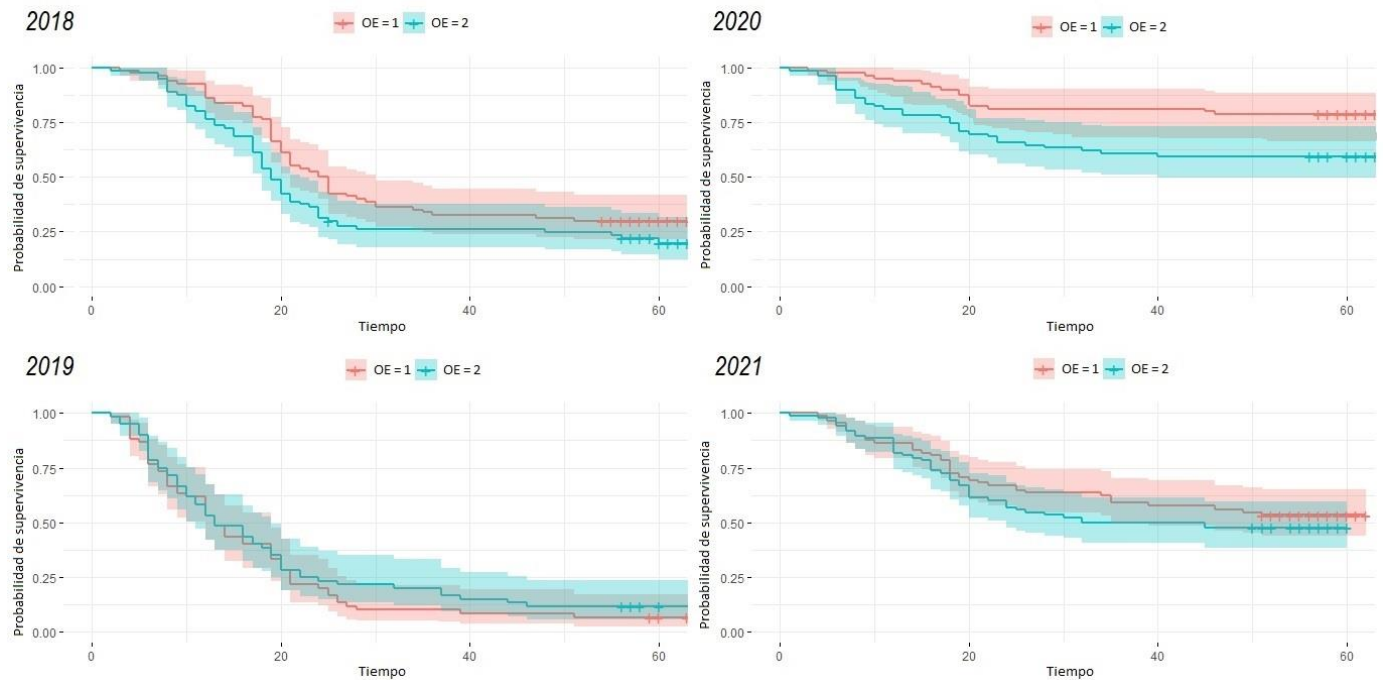


Figura 3.3: Probabilidad de supervivencia de los pichones de nidadas manipuladas en el pingüino de Magallanes para todas las temporadas reproductivas evaluadas. En rojo se muestra el pichón 1 y en azul el pichón 2.

Crecimiento de pichones

Con respecto al crecimiento de los pichones, se encontró que el *peso asintótico estimado* dependió de la interacción entre el CPI y la temporada bajo estudio y de la interacción entre el orden de eclosión y la temporada bajo estudio (Tabla 3.5). En la temporada 2020 los pichones provenientes de nidadas con un mayor CPI (i.e. nidadas más simétricas) tuvieron un mayor peso asintótico estimado que en aquellas nidadas más asimétricas (Tabla 3.5, Fig. 3.4). Por otro lado, los segundos pichones de las temporadas 2020 y 2021 tuvieron mayor peso asintótico que los primeros pichones de la temporada 2018 (Tabla 3.5).

En cuanto a la *tasa de crecimiento* de los pichones, se encontró que esta depende de la interacción entre la condición física del macho y la temporada en estudio, la interacción entre la

condición física del macho y el orden de eclosión, y de la interacción entre el CPI y el orden de eclosión (Tabla 3.5). En la temporada 2020 pichones criados por machos en una mejor condición física tuvieron una tasa de crecimiento mayor que aquellos pichones de la temporada 2018. De manera similar, segundos pichones provenientes de nidadas con machos con una mejor condición física tuvieron una mayor tasa de crecimiento. Por otro lado, segundos pichones provenientes de nidadas con un mayor CPI (i.e. nidadas más simétricas) tuvieron una menor tasa de crecimiento (Tabla 3.5). El resto de las variables evaluadas, como la interacción triple entre OE, CPI y temporada no fueron significativas.

El punto de inflexión de la curva de crecimiento dependió de la interacción entre la condición física de la hembra y la temporada de estudio, de la condición física de la hembra y el orden de eclosión y de la interacción entre el CPI y el orden de eclosión (Tabla 3.5). Durante la temporada 2018 aquellas nidadas con hembras en una mejor condición física alcanzaron antes el punto de inflexión de la curva de crecimiento que aquellas nidadas con hembras en peor condición. Mientras que no se encontraron diferencias entre las temporadas 2020 y 2021 (Tabla 3.5). Además, segundos pichones criados por hembras en una mejor condición física alcanzaron antes el punto de inflexión que aquellos segundos pichones criados por hembras en peor condición (Tabla 3.5). Sumado a esto, segundos pichones provenientes de nidadas más simétricas alcanzaron el punto de inflexión de curva antes que aquellos segundos pichones de nidadas con menor CPI (Tabla 3.5)

Tabla 3.5: Variables significativas de los modelos mixtos no lineales con regresión de Gompertz. Se utilizaron nidadas con dos pichones vivos al final de la temporada reproductiva. Se excluyó de este análisis a la temporada 2019 debido a la falta de nidadas con dos pichones vivos al finalizar la temporada. Se muestran los parámetros pertenecientes a la curva de crecimiento, la variable predictora, el valor estimado, el desvío estándar, los grados de libertad y los estadísticos t y p . (N = 120 pichones; 2018: 16 pichones; 2020: 58 pichones; 2021: 46 pichones).

Parámetro	Variable predictora	Valor	D.E. Valor	G.L.	t -valor	p -valor
<i>a</i>	Intercepto (2018, OE1)	2248.243	395.923	2858	5.678	<0.001
	CPI X 2020	1264.662	590.223	2858	2.143	0.032
	CPI X 2021	-74.796	565.374	2858	-0.132	0.894
	OE2 X 2020	-633.932	301.361	2858	-2.103	0.036
	OE2 X 2021	-744.637	319.410	2858	-2.331	0.019
	Intercepto (2020, OE1)	2772.569	312.639	2858	8.868	<0.001
	CPI X 2021	-1157.973	392.967	2858	-2.946	0.003
	OE2 X 2021	-110.704	195.371	2858	-0.566	0.571
	Intercepto (2018, OE1)	12.613	1.910	2858	6.602	<0.001
	ICFM x 2020	4.569	2.100	2858	2.175	0.029
<i>b</i>	ICFM x 2021	2.330	2.069	2858	1.126	0.260
	ICFM X OE2	4.864	1.502	2858	3.237	0.001
	CPI X OE2	5.906	2.573	2858	2.295	0.022
	Intercepto (2020, OE1)	10.077	1.517	2858	6.642	<0.001
	ICFM x 2021	-2.240	1.144	2858	-1.957	0.050
<i>c</i>	Intercepto (2018, OE1)	9.079	2.100	2858	4.322	<0.001
	ICFH X 2020	-16.507	6.311	2858	-2.616	0.009
	ICFH X 2021	-15.172	6.826	2858	-2.223	0.026
	ICFM X OE2	-5.073	1.570	2858	-3.231	0.001
	CPI X OE2	-11.018	2.772	2858	-3.975	<0.001
	Intercepto (2020, OE1)	9.807	1.643	2858	5.970	<0.001
	ICFH X 2021	1.335	3.769	2858	0.354	0.723

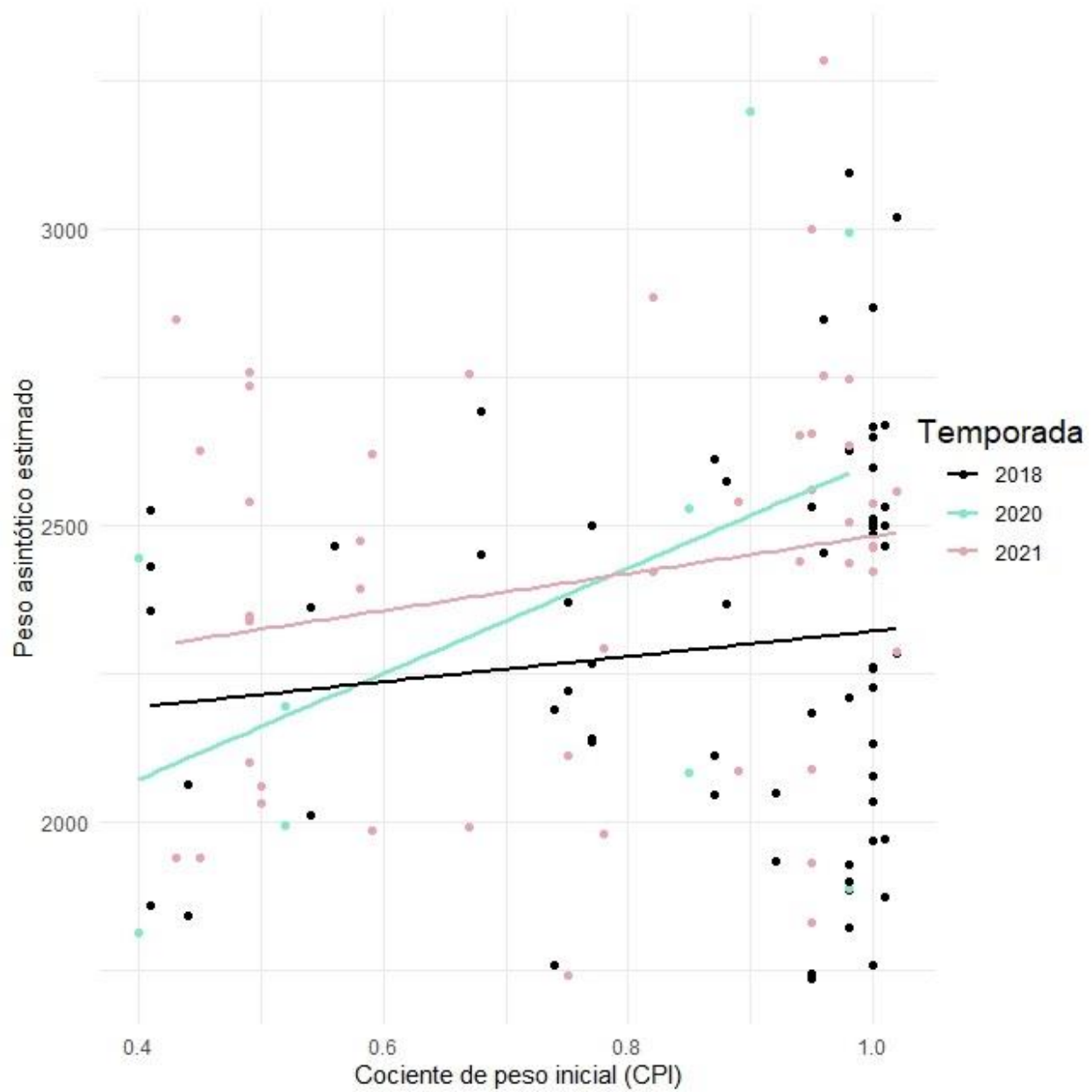


Figura 3.4: Variación del peso asintótico estimado con el cociente de pesos inicial (CPI) para pichones del pingüino de Magallanes.

3.5.2b Alimentación de pichones

Frecuencia diaria de alimentación

Durante la *etapa temprana*, con pichones entre 0 y 7 días de edad, se encontró que los modelos más importantes incluyeron al CP, ICFH, ICFM, Temporada, OE (Tabla 3.6). Sin embargo, solamente la temporada bajo estudio no incluyó al cero en su intervalo de confianza (Tabla 3.7). Los pichones fueron alimentados con mayor frecuencia durante la temporada 2020 y 2021 (temporadas buena y buena/intermedia respectivamente) que los pichones de la temporada 2018 y 2019 (temporada intermedia/mala y mala respectivamente) (Tablas 3.6 y 3.7, Fig. 3.5). Durante la *etapa media* del periodo de cría de pichones, los modelos más importantes incluyeron al CP, OE, ICFH, ICFM y la temporada bajo estudio (Tabla 3.8). Ninguna de estas variables incluyó al cero en su intervalo de confianza (Tabla 3.9). Para la *etapa tardía* de cría de los pichones, los modelos más importantes incluyeron a las variables CP, OE, ICFH, ICFM y la temporada bajo estudio (Tabla 3.10). Sin embargo, el CP y la temporada bajo estudio no incluyeron al cero en sus respectivos intervalos de confianza (Tabla 3.11). Los pichones de nidadas más simétricas tuvieron mayor éxito en la obtención de alimento que aquellos pichones de nidadas asimétricas (Tablas 3.10 y 3.11, Fig. 3.6). Por otro lado, durante la temporada 2018 ambos pichones de las nidadas fueron más exitosos en la obtención de alimento que aquellos pichones de las temporadas 2020 y 2021 (Tablas 3.10 y 3.11, Fig. 3.7).

Tabla 3.6: Selección de Modelos Lineales Mixtos para la frecuencia de éxito de alimentación durante la etapa temprana del periodo de crecimiento de pichones del pingüino de Magallanes.

Se muestran los modelos cuyo $\Delta AICc$ es menor a 4

Modelo	k	$\Delta AICc$	peso	logLik
CP + Temporada	3	0.000	0.147	-949.590
CP + OE	3	0.500	0.115	-948.830
CP + ICFM + Temporada	4	0.821	0.098	-948.990
Temporada	2	0.853	0.097	-951.021
CP + ICFM + OE + Temporada	5	1.336	0.076	-948.235
OE + Temporada	3	1.412	0.073	-950.293
CP + ICFH + Temporada	4	1.778	0.061	-949.463
ICFM + Temporada	3	1.802	0.060	-950.489
CP + ICFH + OE + Temporada	5	2.275	0.047	-948.706
ICFM + OE + Temporada	4	2.370	0.045	-949.765
ICFH + Temporada	3	2.612	0.040	-950.896
CP + ICFH + ICFM + Temporada	5	2.660	0.039	-948.901
CP + ICFH + ICFM + OE + Temporada	6	3.180	0.030	-948.148
ICFH + OE + Temporada	4	3.182	0.030	-950.171
ICFH + ICFM + Temporada	4	3.640	0.024	-950.399

Tabla 3.7: Intervalos de confianza de las variables utilizadas para la frecuencia de éxitos de alimentación durante la *etapa temprana* del crecimiento de pichones del pingüino de Magallanes. En negrita se muestran las variables que fueron importantes para el modelo, ya que su intervalo de confianza no incluyó al cero.

Variable	Estimado	E.E.	L.I.2.5%	L.S.97.5%
Intercepto	-0.139	0.193	-1.653	-0.036
ICFM	0.126	0.119	-1.360	0.786
ICFH	0.102	0.244	-0.789	0.896
OE(2)	-0.137	0.112	-0.562	0.003
CP	0.356	0.203	-0.056	0.965
Temporada 2019	0.194	0.172	-0.632	0.236
Temporada 2020	1.752	0.149	0.569	3.002
Temporada 2021	0.155	0.167	0.002	0.963
Intercepto (2019)	0.054	0.241	0.001	0.125
Temporada 2020	1.558	0.200	0.986	2.965
Temporada 2021	1.357	0.214	0.006	2.652
Intercepto (2020)	1.613	203.000	0.965	2.698
Temporada 2021	-0.201	0.194	-1.036	0.986

Tabla 3.8: Selección de Modelos Lineales Mixtos para la frecuencia de éxitos de alimentación durante la *etapa media* del periodo de crecimiento de pichones del pingüino de Magallanes. Se muestran los modelos cuyo $\Delta AICc$ fue menor a 4.

Modelo	k	$\Delta AICc$	peso	logLik
Cp	2	0.000	0.071	-543.874
Modelo nulo	1	0.040	0.069	-544.906
CP + Temporada	3	0.050	0.069	-540.853
Temporada	2	0.130	0.066	-541.910
CP + ICFH	3	1.160	0.040	-543.444
OE	2	1.550	0.033	-544.648
ICFH + ICFM	3	1.860	0.028	-543.793
CP + ICFM + Temporada	4	2.040	0.026	-540.828
ICFH + OE	3	2.040	0.025	-543.884
ICFH + ICFM + Temporada	4	2.120	0.025	-540.868
ICFM + OE	3	2.560	0.020	-544.142
CP + ICFH + OE + Temporada	5	2.660	0.019	-540.115
CP + ICFH + OE	4	2.840	0.017	-543.265
CP + ICFH + ICFM	4	2.970	0.016	-543.331
CP + ICFH + ICFM + Temporada	5	3.070	0.015	-540.318
ICFM + OE + Temporada	4	3.110	0.015	-541.362
CP + ICFM	4	3.330	0.013	-543.510
ICFH + ICFM + OE +	4	3.400	0.013	-543.547
CP + ICFM + OE + Temporada	5	3.610	0.012	-540.590
ICFH + ICFM + OE + Temporada	5	3.630	0.012	-540.597

Tabla 3.9: Intervalos de confianza de las variables utilizadas para la frecuencia de éxitos de alimentación durante la *etapa media* del crecimiento de pichones del pingüino de Magallanes.

Variable	Estimado	E.E.	L.I.2.5%	L.S.97.5%
Intercepto (2018, OE(1))	0.125	0.301	-0.003	0.211
ICFM	-0.028	0.158	-0.047	0.001
ICFH	0.330	0.334	-0.008	0.558
OE(2)	0.096	0.145	-0.002	0.162
CP	0.278	0.278	-0.007	0.470
Temporada 2020	-0.077	0.211	-0.130	0.064
Temporada 2021	-0.380	0.218	-0.642	0.010
Intercepto (2020)	0.047	0.243	-0.092	0.001
Temporada 2021	-0.302	0.162	-0.589	0.009

Tabla 3.10: Selección de Modelos Lineales Mixtos para la frecuencia de éxitos de alimentación durante la *etapa tardía* del periodo de crecimiento de pichones del pingüino de Magallanes. Se muestran los modelos cuyo $\Delta AICc$ fue menor a 4.

Modelo	k	$\Delta AICc$	peso	logLik
CP + Temporada	3	0.000	0.315	-403.791
CP+ OE + Temporada	4	1.510	0.148	-403.519
CP + ICFM + Temporada	4	2.010	0.115	-403.770
CP + ICFH + Temporada	4	2.050	0.113	-403.789
CP + ICFM + OE + Temporada	5	3.540	0.054	-403.505
CP + ICFH + OE + Temporada	5	3.550	0.053	-403.511
Temporada	2	3.900	0.045	-406.762

Tabla 3.11: Intervalos de confianza de las variables utilizadas para la frecuencia de éxitos de alimentación durante la *etapa tardía* del crecimiento de pichones del pingüino de Magallanes. En negrita se muestran las variables que fueron importantes para el modelo, ya que su intervalo de confianza no incluyó al cero.

Variable	Estimado	E.E.	L.I.2.5%	L.S.97.5%
Intercepto	0.521	0.355	0.013	1.029
ICFM	0.025	0.174	-0.001	0.049
ICFH	0.038	0.409	-0.001	0.075
OE(2)	0.126	0.175	-0.003	0.249
CP	0.747	0.319	0.019	1.475
Temporada 2020	-1.073	0.291	0.027	2.119
Temporada 2021	-0.886	0.290	0.022	1.750
Intercepto (2020)	0.552	0.286	0.014	1.090
Temporada 2021	0.187	0.185	-0.005	0.369

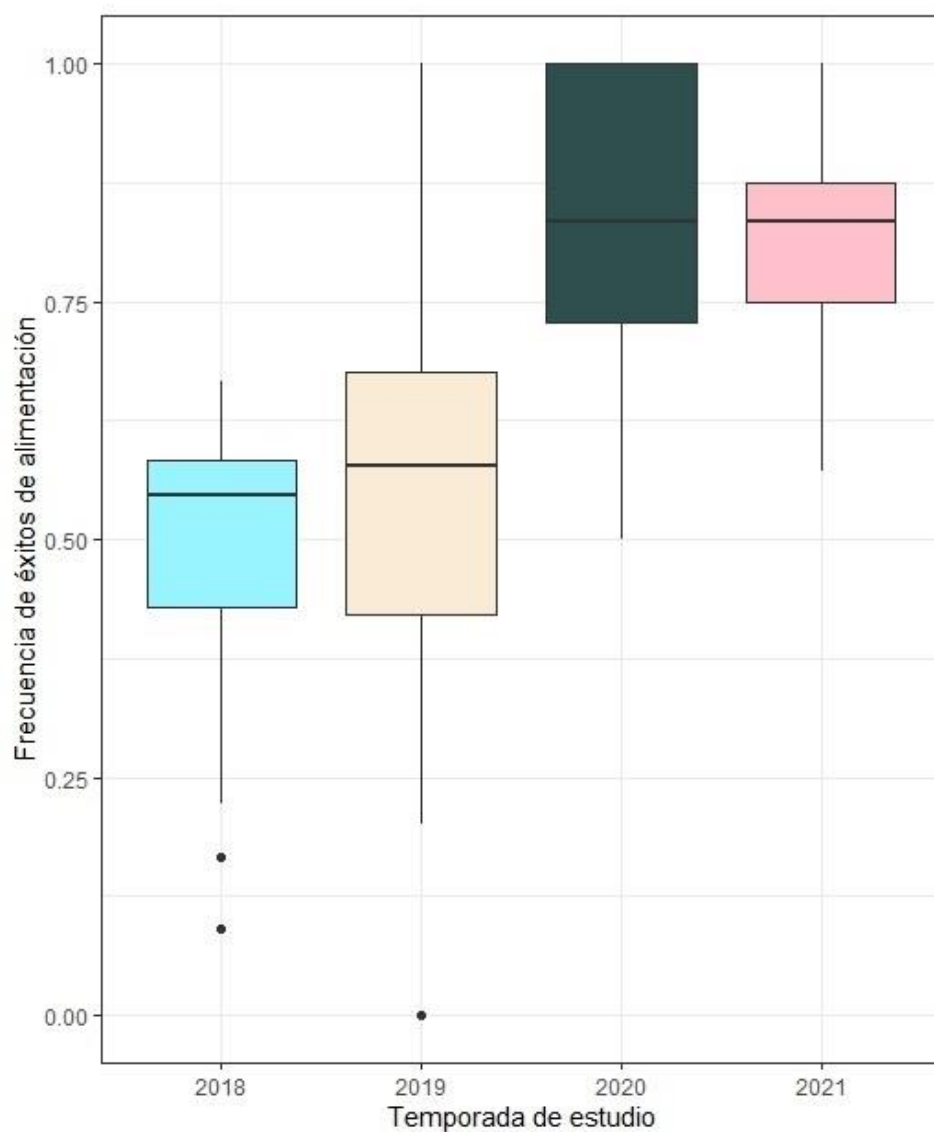


Figura 3.5: Frecuencia de éxitos de alimentación durante la etapa temprana del periodo de cría de pichones del pingüino de Magallanes para cada temporada bajo estudio. Las cajas representan el 50% de los datos, la línea horizontal la mediana y las líneas verticales representan el rango intercuartil de los datos.

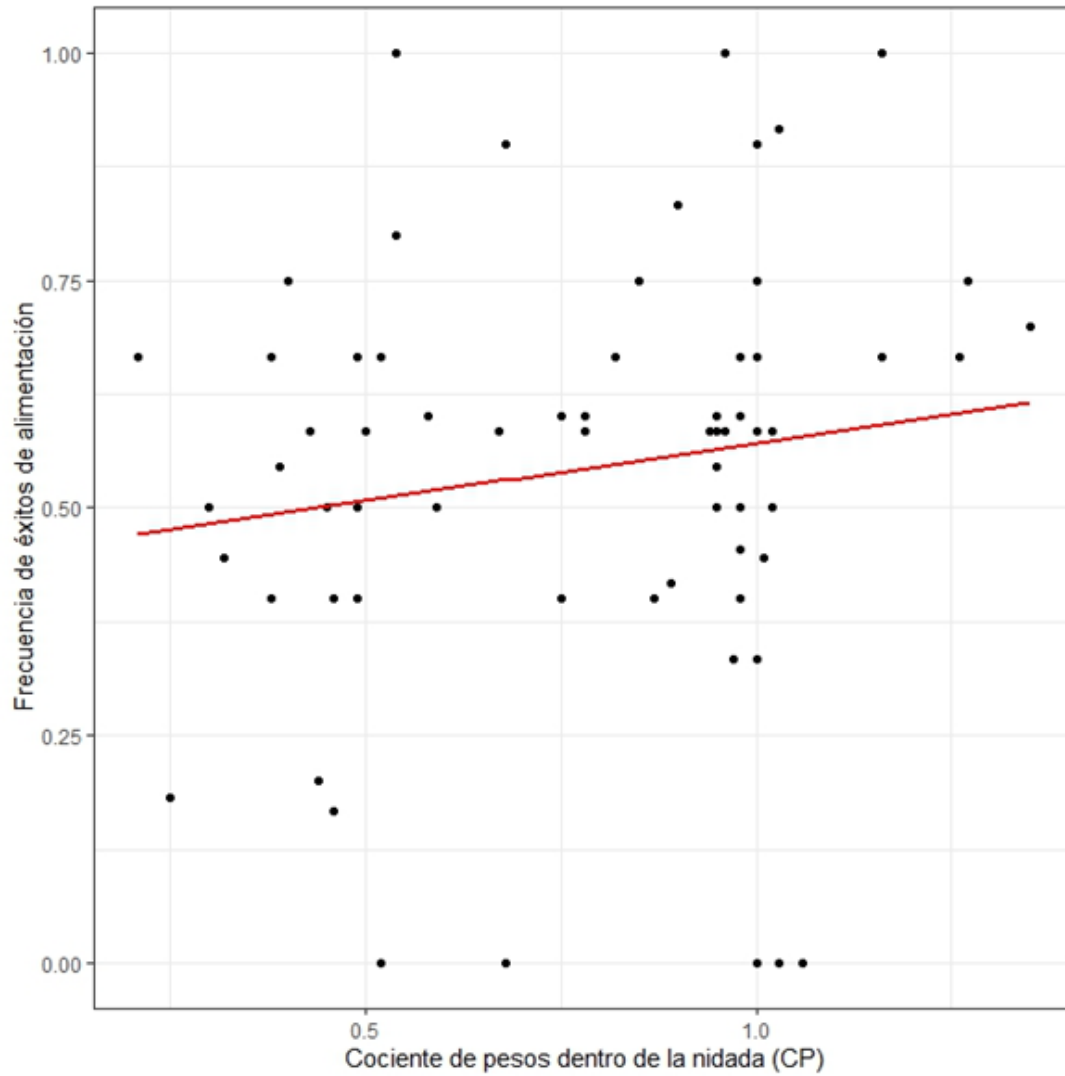


Figura 3.6: Frecuencia de éxitos de alimentación durante la etapa tardía del periodo de crecimiento de pichones del pingüino de Magallanes en función del cociente de pesos dentro de la nidada. La línea roja representa la tendencia.

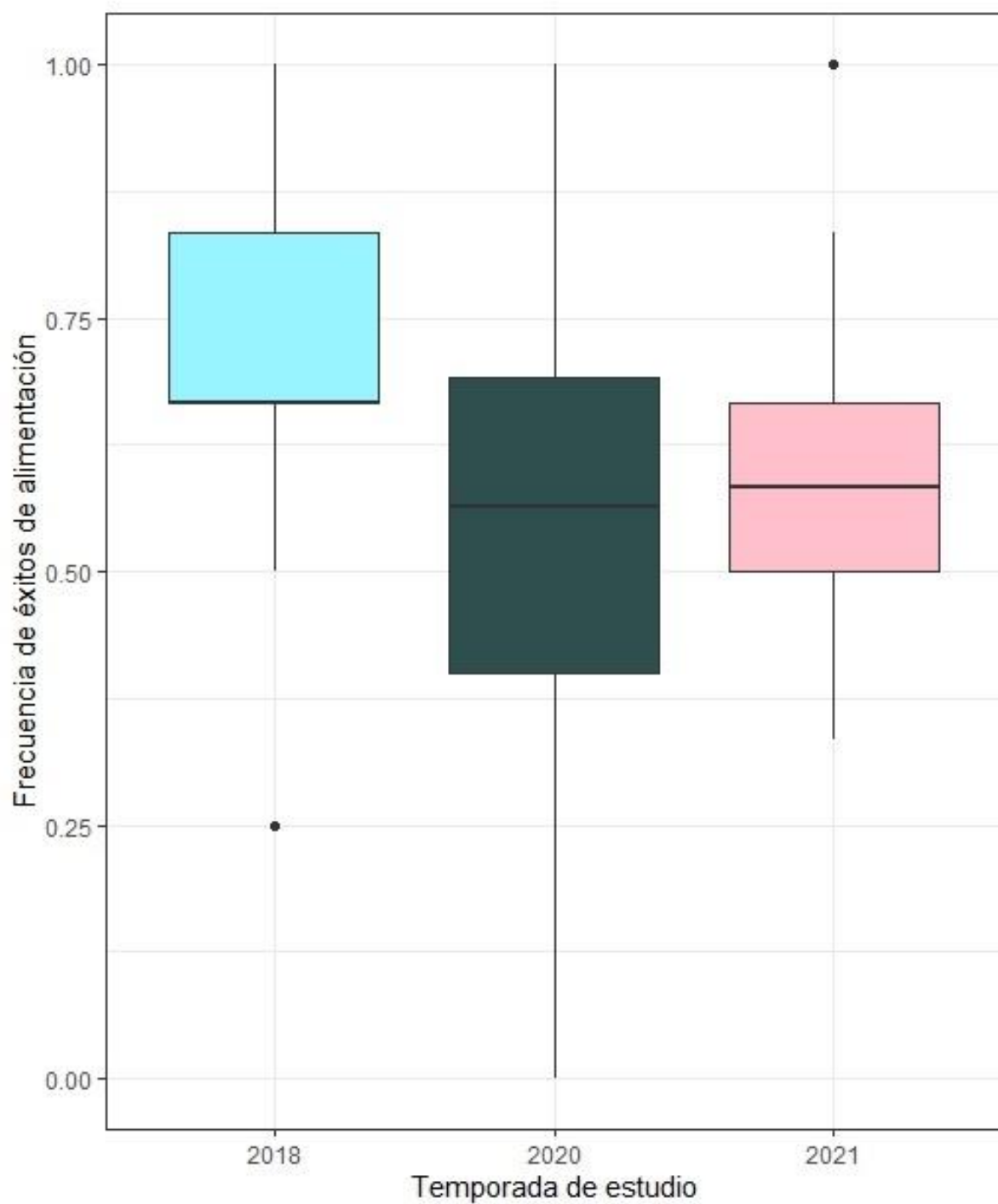


Figura 3.7: Frecuencia de éxitos de alimentación de pichones del pingüino de Magallanes durante la etapa tardía del periodo de cría de pichones. Las cajas representan el 50% de los datos, la línea horizontal la mediana y las líneas verticales representan el rango intercuartil de los datos.

Ganancia semanal de peso

Al evaluar la ganancia semanal de peso, se encontró que el único modelo con un $\Delta AICc$ menor a 4 es el que incluyó a las variables CP, OE, ICFH, ICFM, la temporada bajo estudio y la interacción entre CP y OE (Tabla 3.12). Sin embargo, las variables ICFH e ICFM incluyeron al cero en sus respectivos intervalos de confianza (Tabla 3.13). Los pichones de la temporada 2019 tuvieron una ganancia semanal de peso menor que los pichones de todos los otros años. A su vez los pichones de 2018 tuvieron una ganancia semanal de peso menor que las temporadas 2020 y 2021, mientras que entre las temporadas 2020 y 2021 no hubo diferencias (Tablas 3.12 y 3.13, Fig. 3.8). Por otro lado, segundos pichones tuvieron una ganancia de peso semanal mayor al provenir de nidadas con un mayor CP (más asimétricas en favor del segundo pichón) que los primeros pichones (Tablas 3.12 y 3.131, Fig. 3.9). Durante la *etapa media* del periodo de cría de pichones, el modelo más importante incluyó a las variables CP, OE, ICFH, ICFM, la temporada bajo estudio y la interacción entre CP y la temporada bajo estudio (Tabla 3.14). De estas variables, tanto OE, como ICFH e ICFM incluyeron al cero en sus intervalos de confianza por lo que no fueron tenidas en cuenta (Tabla 3.15). Durante las temporadas 2020 y 2021 los pichones de nidadas con un mayor CP tuvieron mayor ganancia semanal de peso que los pichones de la temporada 2018; pero no se encontró una relación al comparar entre las temporadas 2020 y 2021 (Tablas 3.14 y 3.15). Para la etapa tardía se encontró que el modelo más importante fue el que incluyó a las variables CP, OE, ICFH e ICFM (Tabla 3.16). Sin embargo, todas estas variables incluyeron al cero en sus intervalos de confianza. (Tabla 3.17).

Tabla 3.12: Selección de Modelos Lineales Mixto para la ganancia semanal de peso durante la etapa temprana del periodo de crecimiento de pichones del pingüino de Magallanes. Solo se muestra el modelo cuyo $\Delta AICc$ fue menor a 4.

Modelo	k	$\Delta AICc$	peso	logLik
CP + ICFH + ICFM + OE + Temporada + CP x OE	7	0	0.915	-2275.814

Tabla 3.13: Intervalos de confianza de las variables utilizadas para la ganancia semanal de peso durante la etapa temprana del crecimiento de pichones del pingüino de Magallanes. En negrita se muestran las variables que fueron importantes para el modelo, ya que su intervalo de confianza no incluyó al cero.

Variable	Estimado	E.E.	L.I.2.5%	L.S.97.5%
Intercepto (2018, OE(1))	192.69	33.749	103.596	241.203
ICFM	6.672	17.659	-29.458	38.753
ICFH	-8.126	37.592	-82.155	63.182
Temporada 2019	-84.31	24.534	-127.187	-32.057
Temporada 2020	136.109	80.149	14.483	294.817
Temporada 2021	42.971	19.153	17.682	98.674
CP	-39.389	38.232	-118.52	29.456
OE(2)	-123.413	33.232	-194.646	-64.504
CP x OE(2)	135.036	38.857	66.117	218.359
Intercepto (219)	108.38	38.932	79.675	110.924
Temporada 2020	220.419	81.41	62.714	378.109
Temporada 2021	127.281	23.795	81.22	173.341
Intercepto (2020)	328.799	85.164	79.675	110.924
Temporada 2021	-93.138	79.906	-247.919	61.656

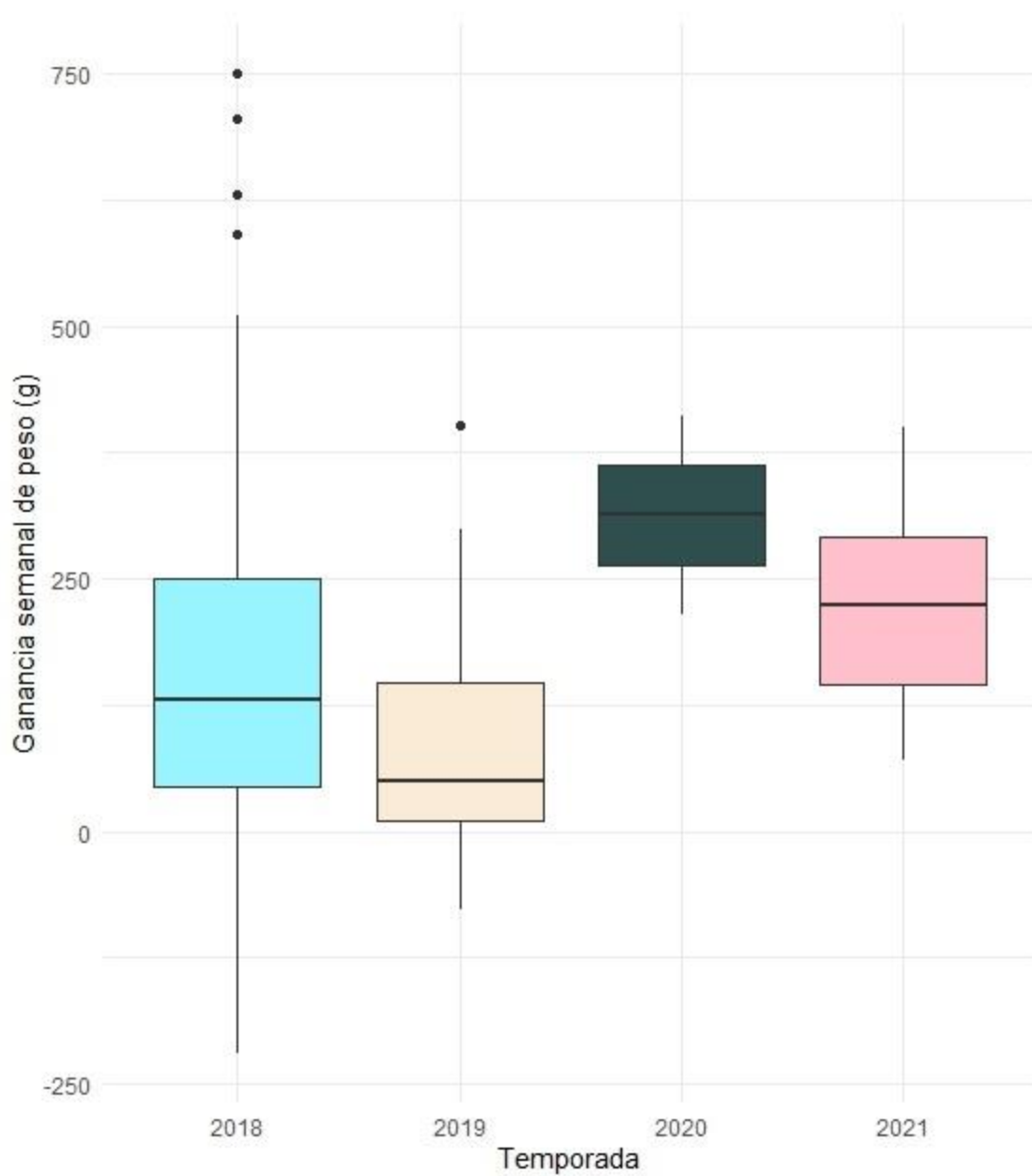


Figura 3.8: Ganancia semanal de peso durante la etapa temprana del periodo de cría de pichones del pingüino de Magallanes para cada temporada de estudio. Las cajas representan el 50% de los datos, la línea horizontal la mediana y las líneas verticales representan el rango intercuartil de los datos.

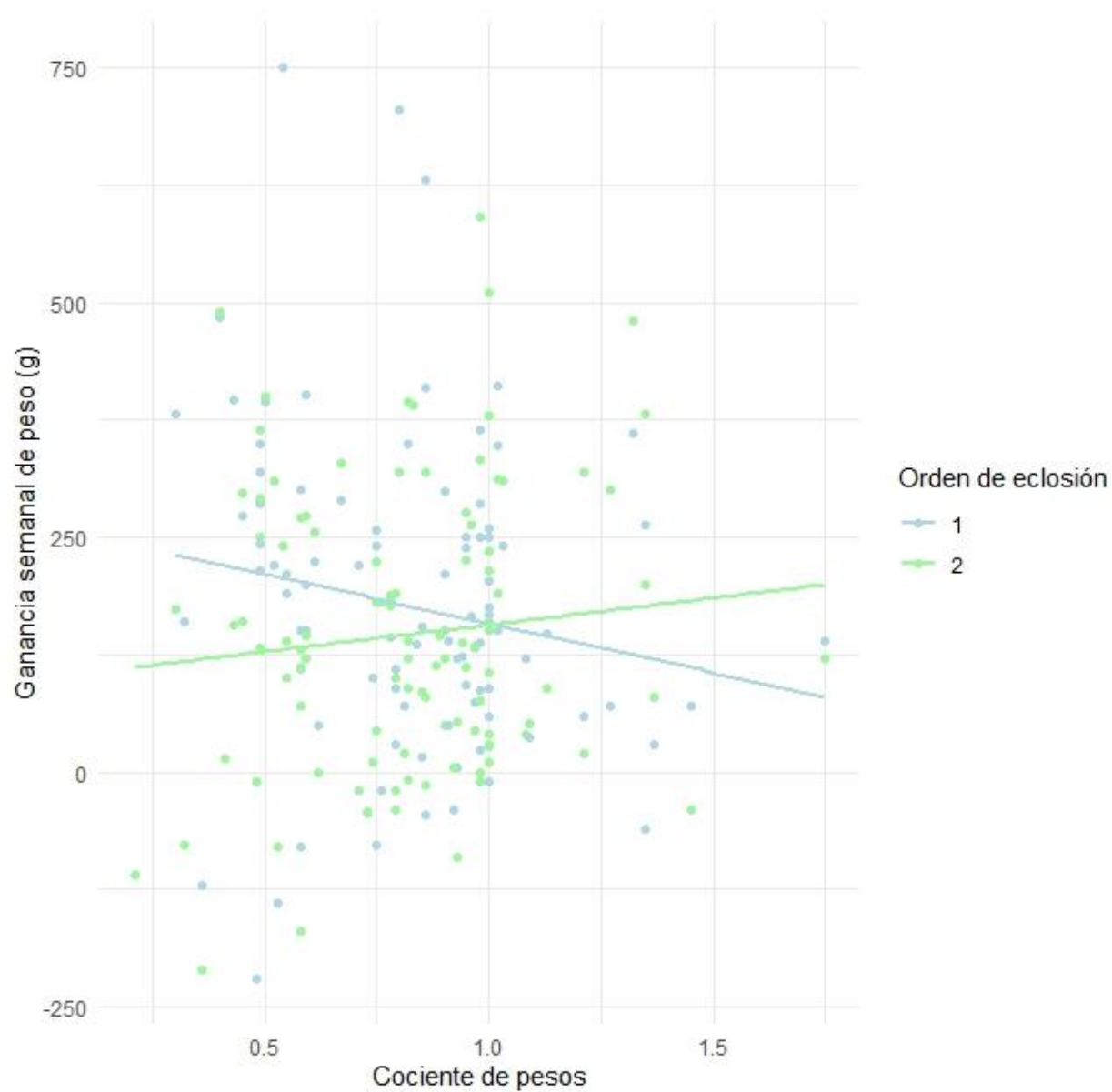


Figura 3.9: Ganancia semanal de peso durante la etapa temprana del periodo de crecimiento de pichones del pingüino de Magallanes en función del CPI. En celeste para los primeros pichones, mientras que en verde se muestran los segundos pichones en nacer.

Tabla 3.14: Selección de Modelos Lineales Mixto para la ganancia semanal de peso durante la etapa media del periodo de crecimiento de pichones del pingüino de Magallanes. Solo se muestra el modelo cuyo $\Delta AICc$ fue menor a 4.

Modelo	k	$\Delta AICc$	peso	logLik
CP + ICFH + ICFM + OE + Temporada + CP x Temporada	7	0.000	0.973	-1174.487

Tabla 3.15: Intervalos de confianza de las variables utilizadas para la ganancia semanal de peso durante la etapa media del crecimiento de pichones del pingüino de Magallanes. En negrita se muestran las variables que fueron importantes para el modelo, ya que su intervalo de confianza no incluyó al cero.

Variable	Estimado	E.E.	L.I.2.5%	L.S.97.5%
Intercepto (2018, OE(2))	656.980	129.300	411.179	902.902
ICFM	41.150	43.800	-41.440	124.452
ICFH	78.770	96.200	-102.742	260.869
Temporada 2020	-271.260	275.820	-791.552	-249.071
Temporada 2021	-571.095	162.889	-880.701	-261.222
CP	-461.800	158.583	-767.031	-159.201
OE(2)	122.370	177.763	-217.455	460.419
CP x Temporada 2020	105.160	334.880	26.508	736.557
CP x Temporada 2021	675.050	201.270	291.423	1059.949
Intercepto (2020)	676.052	119.062	100.256	222.094
CP x Temporada 2021	628.136	167.982	308.061	949.017

Tabla 3.16: Selección de Modelos Lineales Mixto para la ganancia semanal de peso durante la etapa tardía del periodo de crecimiento de pichones del pingüino de Magallanes. Solo se muestra el modelo cuyo $\Delta AICc$ fue menor a 4.

Modelo	k	$\Delta AICc$	peso	logLik
CP + ICFH + ICFM + OE	5	0.000	0.956	-837.056

Tabla 3.17: Intervalos de confianza de las variables utilizadas para la ganancia semanal de peso durante la etapa tardía del crecimiento de pichones del pingüino de Magallanes.

Variable	Estimado	E.E.	L.I.2.5%	L.S.97.5%
Intercepto (OE(1))	107.730	174.760	-224.105	440.244
ICFM	-26.140	55.140	-130.669	79.272
ICFM	-178.620	125.380	-416.439	59.938
CP	333.870	237.070	-119.918	785.551
OE(2)	16.380	249.882	-446.514	490.101

3.6 Discusión y conclusión

La asimetría inicial influyó en la asimetría presente a lo largo de la temporada reproductiva, sin embargo, esta asimetría no tiene el mismo efecto en todas las temporadas reproductivas. El efecto fue más notorio durante la temporada de éxito reproductivo intermedio/bajo en donde la asimetría disminuyó durante la temporada reproductiva, llegando incluso a revertirse ($CP > 1$). Además de determinar la asimetría observada, los resultados muestran que la asimetría inicial tiene un efecto durante toda la temporada de cría de los pichones. Por otro lado, sorpresivamente, la condición física de los progenitores, en especial los machos, solamente tuvo un efecto en el crecimiento de los pichones.

Cociente de pesos observados (asimetría entre hermanos)

Al manipular la asimetría inicial dentro de la nidada generando nidadas con ambos pichones de similar peso (nidadas simétricas) y nidadas con el primer pichón más grande que el segundo (nidadas asimétricas), se encontró que la asimetría a lo largo del crecimiento de los pichones tiene una dependencia con la asimetría inicial. Esto es contrario a lo reportado para la misma especie, pero en otra colonia (Punta Tombo), en donde la relación entre la asimetría inicial y la asimetría presente en la nidada se diluye luego de los primeros días de crecimiento, llegando a desaparecer la relación al final de la temporada (Boersma y Stokes 1995). En esa misma colonia, se ha reportado que, en el pingüino de Magallanes, en estadios medios/tardíos del crecimiento

de los pichones, los padres entregan igual cantidad de alimento a ambos pichones, entonces es esperable que las diferencias de peso entre los hermanos se diluyan (Wagner y Boersma 2019). Contrariamente a esto, Blanco *et al.* (1996) reportaron que el pichón más grande recibió mayor cantidad de alimento. Nuestros resultados concuerdan en parte con Wagner y Boersma (2019), en referencia a que no hemos observado ninguna evidencia que muestre una preferencia en la entrega de alimento a alguno de los hermanos, si bien si observamos que se mantiene la asimetría inicial a lo largo del crecimiento. Sin embargo, durante la temporada de éxito reproductivo intermedio/malo (2018), se encontró que la asimetría disminuyó, e incluso se revirtió cerca del día 23 (Figura 3.2, CPO ~ 1). Esta reversión coincide con el final del primer periodo de mortalidad de los pichones para esta temporada, en especial los segundos pichones (Figura 3.3). Esto es el resultado de una mayor mortalidad de los segundos pichones de nidadas más asimétricas en la temporada intermedia/mala, quedando mayormente con dos pichones las nidadas más simétricas o con segundos pichones más grandes que los primeros.

Mortalidad de pichones

La mortalidad de los segundos pichones se vio afectada por la asimetría inicial dentro de la nidada en la temporada de éxito reproductivo medio/bajo (muriendo menos si provenían de nidadas más simétricas), pero no así en las temporadas con un éxito reproductivo alto, o muy bajo. En la misma colonia, Barrionuevo (2015) encontró que en los años de bajo éxito reproductivo ambos pichones mueren por igual, no encontrándose diferencias en la mortalidad entre los primeros o segundos pichones en nacer. Esto mismo se observó en el presente trabajo durante las temporadas 2019, el año con el éxito más bajo. De manera similar, para las temporadas de alto éxito reproductivo no se espera una mortalidad diferenciada, ya que la cantidad de alimento es suficiente para criar a ambos pichones y, no se esperaría que ocurra una reducción de nidada (Temme y Charnov 1987). En la temporada 2018, como ya fue mencionado, se encontró que los segundos pichones tuvieron una mayor mortalidad, aunque los

segundos pichones provenientes de nidadas más simétricas tuvieron una mayor probabilidad de supervivencia. Esto coincide con lo propuesto por Davis y McCffrey (1989) quienes reportaron que la distribución de alimento dentro de la nidada en el pingüino Adelia (*Pygoscelis adeliae*) es dependiente de la competencia entre los hermanos. De esta manera, al no haber una gran diferencia de tamaño entre los hermanos se evita la monopolización del alimento por parte del pichón más grande, quien podría obtener más alimento del que necesita, si la diferencia en tamaño fuera elevada.

Crecimiento de pichones

En cuanto al crecimiento de pichones, se encontró que pichones de nidadas más simétricas tuvieron un mayor peso en la independencia en el año de éxito reproductivo alto, comparado con las temporadas de éxito reproductivo medio/alto y medio/bajo. Esto es contrario a lo reportado por Boersma y Stokes (1995) quienes no encontraron relación entre la asimetría inicial y el peso de los pichones al finalizar la temporada reproductiva. Además, se ha reportado que, en el pingüino de Magallanes, la asimetría entre los hermanos no influye en la cantidad de alimento recibido por los pichones en las temporadas de alto éxito reproductivo (Wagner y Boersma 2019), pero sí fue reportado para temporadas de bajo éxito reproductivo (Blanco *et al.* 1996).

En la misma colonia de este estudio, se ha reportado previamente que el efecto parental puede ser diferencial, a través del dimorfismo de los huevos, entre los hermanos (Marchisio *et al.* 2021). Coincidiendo con esto, se encontró que los machos tuvieron un efecto positivo en la tasa de crecimiento de los segundos pichones. Esto también coincide con lo reportado para la misma colonia, en donde la condición física del macho tiene un efecto mayor sobre la condición de los pichones (Barrionuevo *et al.* 2018). Además, se encontró que segundos pichones provenientes de nidadas más simétricas tuvieron mayor tasa de crecimiento. Esto puede deberse a que en nidadas más simétricas los segundos pichones tuvieron mayores chances de recibir alimento durante la competencia entre los hermanos por el alimento (Davis y McCffrey 1989). Es decir que

hubo una distribución más equitativa del alimento aportado por los padres, evitando que uno de los hermanos monopolice el alimento más de lo que necesita, por lo tanto, ambos hermanos consiguen un alto peso a la independencia, en lugar de producir un pichón con un alto peso y otro con un peso menor.

Alimentación de pichones

Hemos estudiado la frecuencia de alimentación y la ganancia de peso a lo largo de la temporada en las nidadas en las cuales manipulamos la asimetría de tamaño inicial de los pichones. De esta manera pudimos evaluar si la asimetría influye en la decisión de alimentar o no a uno u otro pichón de la nidada en función del avance de la temporada y entre diferentes temporadas. Encontramos que la asimetría dentro de la nidada tiene un efecto en la alimentación de los pichones a lo largo de toda la temporada de cría, que varía a lo largo de una misma temporada y entre las diferentes temporadas bajo estudio. Mientras que, la condición física de los padres no tuvo un efecto en la entrega de alimento (ni en la frecuencia ni en la cantidad de alimento recibido).

Las fluctuaciones en el éxito reproductivo de la colonia en las diferentes temporadas reproductivas están asociadas a cambios en las condiciones ambientales de los sitios de forrajeo, y por lo tanto de la abundancia y calidad de presas para alimentar a los pichones (Ciancio *et al.* 2018, Barrionuevo *et al.* 2018). En el presente trabajo, la variación en la entrega de alimento a los pichones durante las diferentes temporadas reproductivas, parecería no estar vinculada a la condición física de los padres. Además, se encontró que durante las etapas tempranas de la crianza de pichones en las temporadas de éxito reproductivo bueno y medio/bueno, (i.e. mejores condiciones ambientales), los pichones recibieron alimento más frecuentemente, y en mayor cantidad que en los años de bajo éxito reproductivo. Esto concuerda con lo reportado previamente para otras especies de aves marinas, en donde el aprovisionamiento de los pichones fue dependiente de las condiciones ambientales, sugiriendo una limitación ambiental

en la cría de pichones (Schew y Ricklefs 1998, Visser y Lessells 2001). Sin embargo, y contrario a los resultados de las etapas tempranas, en las etapas tardías de crianza encontramos que en el año intermedio/malo (2018) la frecuencia de alimentación fue mayor que en los años buenos. Vale la pena remarcar que esta mayor frecuencia no determinó una mayor ganancia de peso por parte de los pichones. Esto sugiere que, en temporadas de baja disponibilidad de alimento, un mayor esfuerzo por parte de los padres no conlleva necesariamente una mayor ganancia para los pichones, sugiriendo un mayor costo para los padres.

Que segundos pichones de nidadas más simétricas tengan una ganancia semanal de peso mayor que los provenientes de nidadas más asimétricas, en edades tempranas, es una evidencia de la baja intervención parental, dado que, al comienzo de la temporada, si no hay un favoritismo parental, el efecto de la asimetría, y la jerarquía asociada, es mayor, por lo que el primer pichón ganaría la competencia por el alimento en nidadas más asimétricas (Mock 1984; Drummond *et al.* 1986; Ploger y Mock 1986; Cotton *et al.* 1999) y no así en las simétricas. Siguiendo con esto, para la misma colonia, se encontró que segundos pichones provenientes de segundos huevos más grandes (i.e. nidadas más simétricas inicialmente) tuvieron una ventaja con respecto a su hermano mayor, los segundos huevos, generalmente mayores, compensarían la diferencia generada en la asincronía de eclosión (Marchisio *et al.* 2021).

Wagner y Boersma (2019) reportaron para la misma especie, pero en otra colonia y en un estudio observacional, que la asimetría no tiene un rol en la distribución de alimento dentro de la nidada. Contrariamente a esto en este trabajo se encontró que la asimetría sí tiene un efecto en la obtención de alimento por parte de los pichones, y que este varía a lo largo de la temporada reproductiva e incluso de acuerdo al orden de eclosión de los pichones. Además, en la temporada de éxito reproductivo medio/bajo, la asimetría de las nidadas fue disminuyendo, incluso hasta llegar a revertirse ($CPO > 1$), Esto, sumado a la mortalidad diferencial de los pichones especialmente antes de los 23 días, sugiere que es la asimetría dentro de la nidada, más que la

intervención parental, lo que conduce el destino de los pichones. Ahora bien, no se descarta por completo la intervención parental en la distribución del alimento dentro de la nidada, pero sí que esta distribución no es un reflejo de la condición física parental y que al menos, no es muy determinante.

Debido a que la mortalidad, el crecimiento, la asimetría a lo largo del periodo de cría y la alimentación (ganancia en peso) de los pichones fue dependiente de la asimetría inicial dentro de la nidada, parecería que esta tiene un rol fundamental en el destino de los pichones del pingüino de Magallanes en nuestra colonia de estudio. Por otro lado, los resultados encontrados parecen evidenciar que los padres (machos y hembras) pueden influir fundamentalmente en el establecimiento de una asimetría inicial y posteriormente la competencia entre hermanos es la que determina el destino de la nidada, que dependerá de las condiciones ambientales de la temporada en cuestión. Esta asimetría, influenciada por los padres, puede ser vía dimorfismo de los huevos o mediante la asincronía de eclosión, al manipular la temperatura de incubación del primer huevo durante la puesta (Barrionuevo y Frere 2016). De este modo, los padres intervendrían principalmente en el destino de sus pichones a través de las asimetrías iniciales de acuerdo a sus propios intereses y a la disponibilidad y calidad del alimento al inicio de la temporada reproductiva.

Capítulo 4. Costos para los padres: viajes de forrajeo e inversión parental



Bandada de adultos del pingüino de Magallanes alimentándose dentro de la Ría Deseado.

4.1 Resumen

Durante la alimentación de los pichones, al igual que en la reproducción, los padres deben decidir cuánto invertir en una reproducción actual, con los costos que esto conlleva en futuras reproducciones e incluso en su propia supervivencia. Sumado a esto, las aves marinas buceadoras tienen un costo extra al comenzar a digerir el alimento antes de llegar a su nidada. Al tener cuidado biparental, se puede generar un conflicto sexual dentro de la pareja si realizan distintas inversiones, lo que puede llevar a que presenten diferentes estrategias reproductivas. Por otra parte, la demanda de alimento por parte de la nidada depende tanto de la cantidad de pichones dentro de la nidada, como la asimetría de estos pichones y de la edad de los mismos. Por lo que la inversión parental en los viajes de forrajeo puede cambiar a lo largo de la temporada reproductiva. Debido a la escasa información disponible para la especie en esta zona de estudio, los objetivos de este capítulo fueron, por un lado, describir los viajes de forrajeo para la colonia en estudio, y, por otro lado, evaluar el efecto de las asimetrías presentes en la nidada en los viajes de forrajeo. En este trabajo, por primera vez para la especie se encontraron diferencias sexuales en los viajes de forrajeo. Los machos alcanzaron mayores distancias, utilizando superficies mayores, y sus viajes tuvieron una duración mayor que los viajes de las hembras. Por otro lado, se encontró que adultos de nidadas con dos pichones realizaron viajes más cortos y de menor distancia que adultos de nidadas con un solo pichón. La asimetría presente en la nidada solo afectó la superficie de forrajeo, en donde adultos de nidadas más simétricas utilizaron superficies más grandes, pero no se encontró un efecto en ninguna de las otras variables estudiadas. Con este trabajo hemos establecido que hembras y machos tienen diferentes estrategias de forrajeo durante la cría de pichones que se complementan entre sí. Mientras las hembras realizan viajes cortos y cercanos para mantener a la nidada, los machos realizan viajes

más largos y recorren mayores distancias entregando el alimento suficiente para el crecimiento de los pichones.

4.2 Introducción

Alimentar a los pichones es una de las actividades que genera mayores costos en la reproducción de las aves ya que requiere un gran esfuerzo parental (Daan *et al.* 1996, Pettifor *et al.* 1998, Sanz y Tinbergen 1999). Debido a su alto costo, en especies iteróparas esto puede ser una variable que se ajuste según el beneficio actual y el impacto de este costo en futuras reproducciones e incluso en la propia supervivencia del adulto (Bryant 1988, Wegmann *et al.* 2015). El aprovisionamiento de los pichones por parte de los progenitores puede depender de diversos factores como ser el tamaño de la nidada, la condición física de los padres, la abundancia de alimento durante la temporada, la demanda por parte de los pichones entre otros (Drent y Dann 1980, Clutton-Brock 1991, Wright *et al.* 1998).

Cuando las aves alimentan a sus pichones, durante la estación reproductiva, se vuelven forrajeadores de lugar central, es decir especies que parten y regresan a su colonia, en donde tienen su nidada que debe ser cuidada y alimentada (Orians y Pearson, 1979). Según la forma en la que transportan sus presas pueden ser transportadores externos (i.e. llevan a las presas en su pico) o transportadores internos (i.e. en sus estómagos). Además, también pueden variar según el tipo de movimiento (i.e. voladoras o nadadoras). En el caso de las aves marinas nadadoras, como los pingüinos, los costos de transportar alimento son bajos, ya que el peso extra puede ser compensado por la flotabilidad interna (Wilson y Zimmer 2004 Staniland *et al.* 2007). En estas aves la localización del parche de alimentación con respecto a la colonia es clave (Boersma y Rebstock 2009). En el escenario óptimo deberían abandonar el parche de alimentación cuando su estómago está repleto (Charnov 1976, Ropert-Coudert *et al.* 2004), ya que el transporte de presas para los pichones tiene un costo extra al comenzar a digerir el alimento antes de llegar a entregarlo a sus pichones (Wilson *et al.* 1989). Por ello, mientras más

lejos está el parche de alimentación, más tiempo tardará el adulto en regresar a su nidada, y por lo tanto menor será el valor nutricional de lo entregado a sus pichones, generando un crecimiento más lento y un menor peso a la independencia de los pichones (Kitaysky *et al.* 2000, Davoren y Montevecchi 2003). Además, viajes más largos implican un mayor gasto de energía para el adulto, lo cual afectará su condición física (Arnould *et al.* 1996).

En el caso de las aves marinas con cuidado biparental, mayor tiempo invertido en los viajes de forrajeo tendrá consecuencias en la pareja que toma el turno de cuidar la nidada (incubación o etapa temprana de pichones), llegando a provocar el abandono de la nidada si la pareja tarda mucho en retornar (Yorio y Boersma 1994a, Numata *et al.* 2000, Tveraa y Christensen 2002). Esto podría generar un conflicto sexual dentro de la pareja (Trivers 1972). Pero, además, el esfuerzo realizado por los progenitores hacia la nidada podría ser diferente a lo largo de la etapa reproductiva (Low *et al.* 2012). Incluso ajustando su inversión en función de lo invertido por la pareja (Houston y Davies 1985, McNamara *et al.* 1999). Esto se debe a que el aprovisionamiento de los pichones depende tanto de la abundancia de alimento en el ambiente como de la demanda de energía por parte de los pichones (Drent y Dann 1980, Clutton-Brock 1991, Wright *et al.* 1998). Los pichones más grandes tienen mayor requerimiento de energía, pero una mayor capacidad de almacenar alimento que pichones más pequeños (Walker y Boersma 2003), lo que permite a los adultos invertir más tiempo en los viajes de forrajeo.

En aves marinas, el esfuerzo parental en el forrajeo está relacionado al éxito reproductivo (Pugesek 1995). Además, padres con una mayor entrega de alimento a los pichones produce nidadas más grandes y más simétricas (Hillström 1995, Wendeln y Becker 1999). En pingüinos, la evidencia de la relación entre la asimetría dentro de la nidada y el esfuerzo parental durante la alimentación de los pichones es contradictoria y escasa. Por un lado, se ha encontrado que no hay relación entre la inversión parental en los viajes de forrajeo y la asimetría entre los hermanos dentro de la nidada. Takahashi y colaboradores (2003) en pingüinos Adelia (*Pygoscelis adeliae*)

encontraron que la distribución de alimentos por parte de los padres, más que el esfuerzo realizado durante los viajes de forrajeo (medido como tiempo buceando) es la que explica las diferencias entre los hermanos. Por otra parte, se ha encontrado una relación entre el esfuerzo parental en los viajes de forrajeo y la asimetría dentro de la nidada. Ferrer y colaboradores. (2013) reportaron para el pingüino de barbijo (*Pygoscelis antarctica*) que la asimetría dentro de la nidada se relaciona con la inversión realizada por los padres en los viajes de forrajeo, evaluando esta inversión mediante el cambio en el estado nutricional parental. Y que, los padres que realizaron una menor inversión tuvieron nidadas más asimétricas.

En el pingüino de Magallanes se ha estudiado en muchas colonias el comportamiento de forrajeo y su vinculación con el éxito reproductivo (Boersma *et al.* 2009, Scioscia *et al.* 2010, Raya Rey *et al.* 2012). Se ha encontrado que la distancia y la duración de los viajes varía entre las diferentes etapas del periodo reproductivo, entre temporadas y colonias (Walker y Boersma 2003, Boersma *et al.* 2009, Sala *et al.* 2014). Boersma y Rebstock (2009) reportaron, para la colonia de Punta Tombo, que las distancias de los viajes de forrajeo del adulto se relacionan inversamente con el éxito reproductivo de la nidada (i.e. a mayor distancia alcanzada por los adultos, menor es la cantidad de pichones independizados). Para esta especie no se han reportado diferencias en los viajes de forrajeo durante la etapa de cría de pichones entre sexos (Boersma y Rebstock 2009, Raya Rey *et al.* 2010). Pero sí se ha reportado una diferencia en los viajes de forrajeo durante la etapa de incubación de los huevos, en donde las hembras realizan viajes de mayor duración que los machos (Scioscia *et al.* 2010). En la zona del presente estudio, Ría Deseado, se han realizado estudios ocasionales donde se ha seguido a adultos durante la etapa temprana de pichones (Boersma *et al.* 2009 (6 individuos equipados), Sala *et al.* 2012 (4 individuos equipados)). En estos estudios se ha encontrado que la mayoría de los adultos forrajean en los frentes oceánicos localizados al norte de la colonia, mientras que otros lo hacen mar adentro (Boersma *et al.* 2009, Sala *et al.* 2012). Por otro lado, se ha encontrado un aporte diferencial en la cría de pichones entre machos y hembras (Ciancio *et al.* 2018), en donde la composición de la dieta de los

pichones es más parecida a la del macho que a la de la hembra. Una hipótesis subyacente (en este capítulo) es que en esta colonia sí se encontrarán diferencias entre sexos en los viajes de forrajeo. Finalmente, como fue reportado en el capítulo 3, hemos encontrado que la asimetría influye en la frecuencia de alimentación y ganancia en peso de los pichones dependiendo del orden de eclosión y de la temporada. Segundos pichones de nidadas más simétricas recibieron mayor cantidad de alimento que segundos pichones de nidadas más asimétricas, y durante la temporada de éxito reproductivo intermedio/malo, pichones de nidadas más simétricas recibieron más cantidad de alimento que los pichones provenientes de nidadas asimétricas. Por lo tanto, es probable que esa entrega de alimento variable de acuerdo a la asimetría de la nidada se vea reflejada en el esfuerzo de alimentación de los padres a los pichones.

Este trabajo aporta por primera vez un completo estudio de los viajes de forrajeo de la especie. Durante 4 temporadas diferentes se equiparon casi 100 adultos reproductivos en distintas etapas de cría de los pichones. Este estudio permitió hacer un minucioso análisis de la inversión parental en relación al tamaño de las nidadas, asimetrías de los pichones y entre sexos (tanto machos como hembras).

4.3 Objetivos

Este capítulo se dividirá en dos secciones:

El objetivo de la primera sección es profundizar en el conocimiento de los viajes de forrajeo para la alimentación de pichones del pingüino de Magallanes. Para ello se cuenta con un gran set de datos registrados en la Isla Quiroga que permite comparar ciertos parámetros de los viajes de forrajeo entre sexos, etapas de la crianza de pichones, cantidad de pichones en el nido y las temporadas reproductivas, utilizada como una variable que representa distintos escenarios ambientales.

El objetivo de la segunda sección es evaluar, para cada sexo, los costos parentales que generan las distintas asimetrías de tamaño de los pichones de una misma nidada. Los costos se evaluarán a través de distintos parámetros extraídos de los viajes de forrajeo en la etapa de pichones, como medida de inversión realizada en los viajes. Además, como ya fue expresado en los capítulos 2 y 3, la asimetría de tamaño inicial fue manipulada forzando diferentes asimetrías iniciales de tal manera de independizarnos de la condición física de los padres.

Hipótesis:

- 1) La asimetría dentro de la nidada se relaciona con los viajes de forrajeo de los padres a lo largo del período de cría de los pichones afectando la superficie de forrajeo, la distancia máxima alcanzada, el tiempo invertido en el viaje y la distancia total recorrida.

Predicciones:

- 1) Los padres utilizarán superficies de forrajeo mayor, alcanzarán una mayor distancia máxima, invertirán más tiempo en los viajes y recorrerán una mayor distancia total en las nidadas más simétricas que en las asimétricas.

4.4 Metodología y análisis estadístico

Instrumentación de los adultos

En este capítulo se utilizaron nidadas de las temporadas 2018, 2019, 2020 y 2021. En cada temporada se utilizaron nidadas al azar, dentro del grupo de las nidadas manipuladas según el capítulo 1 y con al menos un pichón vivo dentro de la nidada. Se equiparon adultos con dispositivos GPS (i-Gotu gt130 (MobileAction) para las temporadas 2018, 2019 y 2020; Axytrak (SmartTech) para la temporada 2021). Para esto se capturaron 187 adultos (2018: 45 adultos; 2019: 44 adultos; 2020: 49 adultos; 2021: 49 adultos) dentro del nido, se le cubrieron los ojos con una capucha de tela negra para disminuir el estrés y a continuación se le colocó el dispositivo

GPS. Para esto, en la espalda y a la altura de la segunda vértebra, después de la zona cervical, se imbricó entre las plumas trozos de 1cm x 15cm de cinta Tesa Tape negra (Wilson y Wilson 1989). Se puso el dispositivo sobre estas plumas y se utilizó la cinta imbricada para envolver al dispositivo (Fig. 4.1 a - c). Una vez sujetado el dispositivo, se sellaron las uniones de la cinta con pegamento de acrilato (“La gotita” Poxypol). Finalizado esto, se liberó al adulto dentro de su nido (Fig. 4.1 d - e). A partir de los dos días posteriores de colocado el dispositivo, la nidada fue revisada entre tres y cuatro veces al día para recapturar al adulto y recuperar el dispositivo. La colocación de los GPS se realizó durante dos etapas del periodo de cría de los pichones, a mediados de diciembre (etapa media con pichones de aproximadamente 15-20 días de edad) y a mediados de enero (etapa tardía con pichones con aproximadamente 40-45 días de edad). En ambos casos los dispositivos fueron configurados para registrar una localización cada 5 minutos.



Figura 4.1: Colocación del dispositivo i-Gotu gt130 en un adulto de pingüino de Magallanes. a) Colocación de la cinta imbricada en las plumas; b) colocación del dispositivo sobre las plumas y c) sellado del dispositivo con la cinta. d) y e) liberación del individuo dentro del nido.

Análisis de datos

Estimación de las variables de los viajes de forrajeo

En este trabajo se definió como un viaje exitoso a aquel viaje con al menos un “loop” de alimentación (Wilson *et al.* 1995), es decir, cambios drásticos en su dirección y velocidad horizontal, lo que implica mayor movimiento vertical indicando que el adulto se está alimentando (Raya Rey *et al.* 2010). Para establecer la **distancia máxima** en cada viaje, se utilizó el software QGIS Development Team (2022). Para esto se evaluó cada caso de manera individual debido a que no fue posible establecer la distancia máxima con una línea recta desde la colonia hasta el registro más alejado debido a las condiciones geomorfológicas costeras de la Ría Deseado (Fig. 4.2). Entonces, para cada caso se estableció la distancia máxima como la unión de la menor cantidad de rectas posibles desde el primer registro en la ría hasta el punto más alejado del viaje teniendo en cuenta la presencia de obstáculos tales como islotes o la misma boca de la ría (Fig. 4.2). Se estableció como **superficie de forrajeo** al área total dentro de los contornos de Kernel del 50% (Calenge 2011). En los modelos, esta variable fue transformada logarítmicamente para cumplir el supuesto de normalidad. Para la evaluación de la inversión en tiempo neto de los padres dentro del área de forrajeo, se estableció la variable **inversión en el parche**. Esta variable se obtuvo del cociente entre el tiempo transcurrido dentro de la superficie de forrajeo (i.e. la diferencia entre la hora del último registro dentro de la superficie de forrajeo y la hora del primer registro dentro del área de forrajeo) y la superficie de forrajeo. Por otro lado, se utilizó la variable **tiempo total** entendida como el tiempo transcurrido entre el primer punto en el agua y el último. Además, se utilizó la variable **distancia total** que es la sumatoria de todas las distancias entre un registro del GPS y el registro consecutivo.



Figura 4.2: Ejemplo de la obtención de la distancia máxima alcanzada por un adulto del pingüino de Magallanes utilizando el registro del GPS en el agua (puntos verdes) con la generación de la menor cantidad de rectas posibles (rojo) respetando la geomorfología de la Ría Deseado.

Objetivo 1: Descripción de los viajes de forrajeo

Para estudiar las diferencias en los viajes de forrajeo durante la etapa de pichones de acuerdo a ciertas variables claves se realizaron modelos lineales. Las variables predictivas fueron, en todos los casos, la temporada bajo estudio (factor de 4 niveles), el sexo del adulto (factor de 2 niveles), la etapa del crecimiento de pichones (factor de dos niveles), la cantidad de pichones en el nido (factor de dos niveles) y la interacción entre el sexo del adulto con todas las otras variables. Las variables respuesta fueron para cada modelo la distancia máxima, la superficie de forrajeo, la inversión en el parche, el tiempo total y la distancia total recorrida. Las variables distancia total y

tiempo total fueron transformadas con raíz cuadrada y logarítmicamente, respectivamente, para cumplir con los supuestos de normalidad.

4.4d Objetivo 2: Evaluación del efecto de la asimetría inicial en los viajes de forrajeo.

Para entender el efecto de la asimetría dentro de la nidada sobre los viajes de forrajeo, se utilizaron solamente nidadas con 2 pichones vivos al momento de la colocación del dispositivo GPS. Se utilizó el cociente de peso (CP) descrito en el capítulo 2 como medida de asimetría actual al momento de colocar los dispositivos GPS, por lo que un CP próximo a 1 significa un peso similar entre los pichones hermanos, mientras que un CP menor a uno significa mayor diferencia entre los hermanos en favor del primer pichón y por el contrario mayor a uno a favor del segundo pichón.

Para evaluar el efecto de la asimetría dentro de la nidada en las variables de forrajeo establecidas, se corrieron cinco modelos lineales utilizando en cada uno a la distancia máxima, la superficie de forrajeo, la inversión en el parche, el tiempo total y la distancia total recorrida como variables respuesta. En todos los casos las variables predictivas fueron el CP del momento en el que se colocaron los GPS dentro de la nidada (variable continua), temporada bajo estudio (factor de 3 niveles), sexo del adulto (factor 2 niveles), y la interacción entre la asimetría dentro de la nidada y el resto de las variables. Para estos análisis solamente se utilizaron los viajes realizados durante la etapa más temprana del periodo de cría de los pichones (~ 20 días de edad), por la falta de viajes completos en la etapa tardía durante las temporadas 2018 y 2019.

Todos los análisis, excepto la obtención de la distancia máxima, fueron realizados con el software R ver. 4.2.0 (<www.r-project.org>). Para la obtención de las variables de superficie de forrajeo e inversión se utilizaron las librerías de 'adehabitatHR' y 'sp' utilizando función 'kernelUD', con los parámetros $h=3000$ y $grid=1000$, mientras que, para la obtención de la distancia total se utilizó la librería 'geosphere'. La distancia máxima alcanzada fue realizada mediante el software QGIS (Development Team 2022). Para los Modelos Lineales se utilizó el paquete 'glmmTMB'. La

selección de Modelos Lineales, se realizó considerando todas las posibles combinaciones de variables explicativas mediante un enfoque de inferencia de modelos múltiples basado en el Criterio de Información de Akaike (AIC) más bajo utilizando la función “dredge” en el paquete “MuMin” (Versión de R 4.0.3 R Development Core Team 2010). El criterio para elegir los mejores modelos fue una variación del AIC (ΔAIC) menor a 4 (Symonds y Moussalli 2011; Harrison *et al.* 2018). Las estimaciones promediadas del modelo de los coeficientes variables se calcularon con el conjunto de los mejores modelos utilizando la función “model.avg” del paquete “MuMin” siguiendo las recomendaciones de Nakagawa y Freckleton (2010). Se utilizó el método cero (modelo completo) para obtener las estimaciones de los parámetros (Grueber *et al.* 2011). Las variables predictoras cuyo intervalo de confianza incluía cero, se categorizaron como no informativas y aquellas que no incluían cero se consideraron importantes para explicar la varianza en la variable respuesta (Grueber *et al.* 2011). Para la verificación de los supuestos de los modelos realizados, se utilizó la prueba de “Shapiro-Wilk” (hipótesis nula: distribución normal de los datos) y el método gráfico “qq-plot” para evaluar la normalidad de los residuos. Mientras que se utilizó el método gráfico “residuos vs valores ajustados” para detectar patrones que indiquen una falta de homoscedasticidad de los datos (Crawley 2007). Las variables significativas fueron contrastadas a posteriori mediante una prueba de Tukey (HSD) (Crawley 2007).

4.5 Resultados

Se obtuvieron en total 94 viajes de forrajeo exitosos con al menos un “loop” de alimentación. De los cuales 17 corresponden a la temporada 2018, 15 a la temporada 2019, 16 a la temporada 2020, y 46 a la temporada 2021 (Tabla 4.1).

Tabla 4.1: Viajes exitosos de adultos del pingüino de Magallanes durante la crianza de pichones separados por la temporada de estudio, la etapa en la que se colocó el GPS y el sexo del adulto.

a) Nidadas totales (uno y dos pichones vivos al momento de colocación del dispositivo); y b) nidadas con dos pichones vivos al momento de colocación del dispositivo.

a)

Temporada	Etapas	Hembras	Machos	Total
2018	Media	3	9	12
	Tardía	3	2	5
2019	Media	4	5	9
	Tardía	4	2	6
2020	Media	3	3	6
	Tardía	4	6	10
2021	Media	10	13	23
	Tardía	13	10	23
Total		44	50	94

b)

Temporada	Etapas	Hembra	Macho	Total
2018	Media	2	3	5
	Tardía	0	1	1
2019	Media	3	3	6
	Tardía	0	0	0
2020	Media	3	3	6
	Tardía	3	2	5
2021	Media	7	7	14
	Tardía	5	5	10
Total		23	24	47

Objetivo 1. Ecología de forrajeo del pingüino de Magallanes en la Isla Quiroga

Las áreas de forrajeo utilizadas por el pingüino de Magallanes se diferenciaron en dos zonas bien marcadas. Una a 100 km al este de la localidad de Puerto Deseado y otra zona, a 89 km al norte de Puerto Deseado. Para los machos se observa un parche mayor y más costero al norte de la colonia compartido con las hembras, y otra zona al este de la colonia localizada en mar abierto y fragmentada. El área utilizada por las hembras se encuentra al norte de la colonia, presenta fragmentación en parches y también es costera (Fig. 4.3).

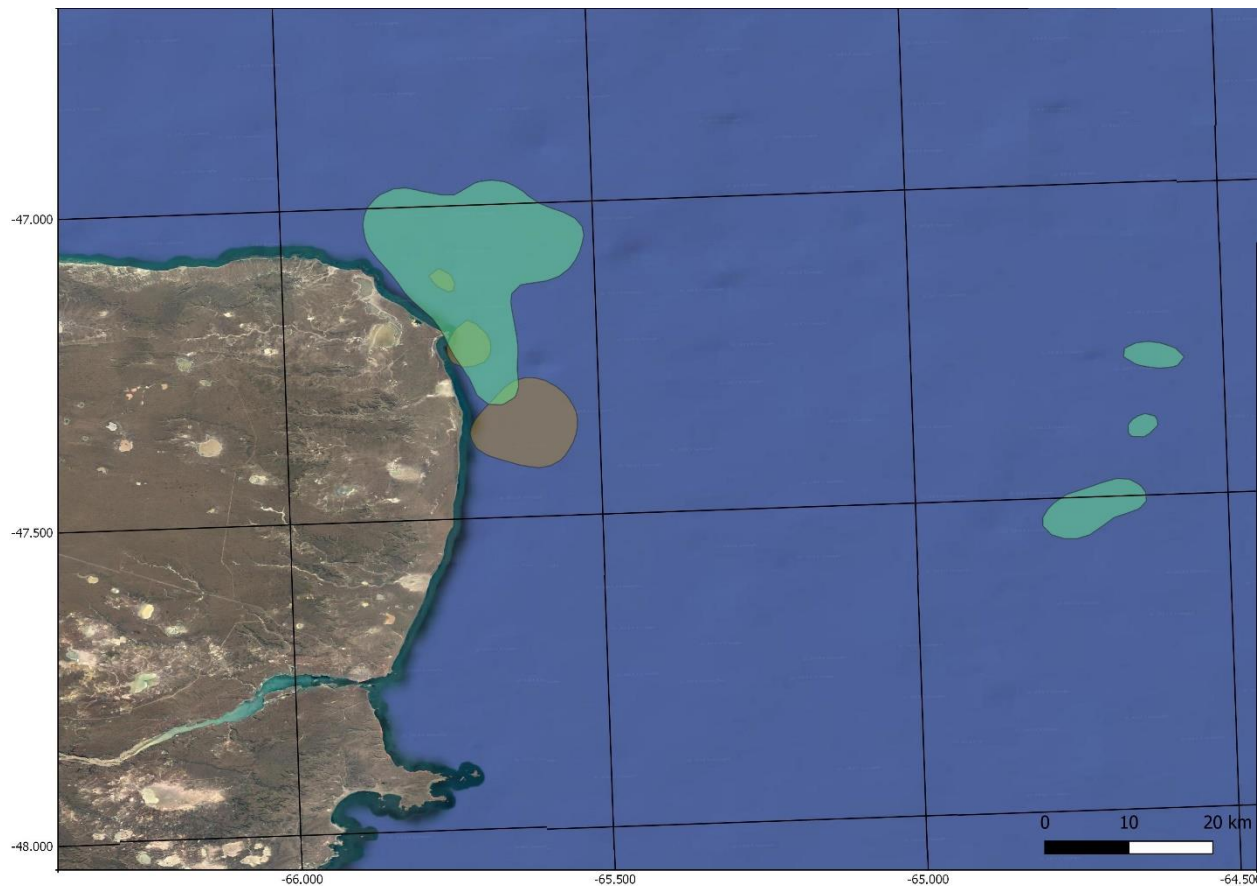


Figura 4.3: Áreas de forrajeo utilizadas por los adultos del pingüino de Magallanes. En verde se marcan las zonas utilizadas por machos y en marrón las utilizadas por las hembras. En la imagen se encuentran todas las temporadas y etapas de la crianza de pichones estudiadas.

Los modelos más importantes en la evaluación de la **distancia máxima** alcanzada por los adultos incluyeron a las variables: etapa del periodo de cría, cantidad de pichones dentro de la nidada, sexo del adulto, temporada bajo estudio, interacción entre la etapa de estudio con el sexo del adulto, la cantidad de pichones dentro de la nidada con sexo del adulto, y entre sexo del adulto con la temporada bajo estudio (Tabla 4.2). Sin embargo, las variables que no incluyeron al cero en sus intervalos de confianza fueron: etapa del periodo de cría de pichones, la cantidad de pichones dentro de la nidada y la interacción entre el sexo del adulto y la temporada bajo estudio (Tabla 4.3). Durante la etapa media de pichones los adultos alcanzaron mayor distancia

que en la etapa tardía (Tabla 4.2 y 4.3, Fig 4.4). Además, adultos con nidadas de dos pichones utilizaron zonas de forrajeo más cercanas a la colonia que aquellos adultos con un solo pichón dentro de la nidada (Tabla 4.2 y 4.3, Fig. 4.5). Por otra parte, los machos de la temporada 2020 tuvieron viajes de forrajeo con una distancia máxima menor que machos de la temporada 2018 (Tukey HSD, Machos2020-Machos2018: diferencia: -43.402; Int. sup. = -83.063; Int. sup. = -3.735; $p = 0.021$) (tabla 4.2 y 4.3, Fig 4.6).

Tabla 4.2: Selección de Modelos Lineales para la distancia máxima alcanzada por adultos del pingüino de Magallanes. Debido a la cantidad de modelos, solo se muestran los primeros cinco modelos en orden de AIC creciente. En negrita se muestran las variables con un ΔAIC menor a 4.

Modelo	k	$\Delta AICc$	peso	logLik
Etapas + Cant. de pichones + Sexo	4	0	0.43	-430.313
Etapas + Cant. de Pichones + Sexo + EtapasSexo	5	2.19	0.144	-430.26
Etapas + Cant. de pichones + Sexo + Cant. de pichones x Sexo	5	2.23	0.141	-430.284
Etapas + Cant. de pichones + Sexo + Temporada + Sexo x Temporada	6	3.64	0.07	-428.614
Etapas + Cant. De pichones + Sexo + Temporada	4	4.28	0.05	-425.154

Tabla 4.3: Intervalos de confianza de las variables utilizadas para evaluar la distancia máxima alcanzada por adultos del pingüino de Magallanes. En negrita se muestran las variables que fueron importantes para el modelo, ya que su intervalo de confianza no incluyó al cero.

Variable	Estimado	E.E.	L.I.2.5%	L.S.97.5%
Intercepto (2018, Sexo(H), Etapa (tardía), Un pichón)	47.779	12.719	22.468	73.09
Temporada 2019	-2.093	15.141	-32.223	28.037
Temporada 2020	14.207	16.908	-19.441	47.855
Temporada 2021	-4.142	13.541	-31.089	22.805
Sexo (M)	42.345	16.598	9.314	75.375
Etapa (temprana)	18.419	8.888	0.73	36.106
Pichones (2)	-24.636	9.488	-43.518	-5.753
Sexo(M) x Pichones (2)	8.615	12.26	-15.714	32.945
Temporada 2019 x Sexo(M)	-16.581	19.939	-56.26	23.099
Temporada 2020x Sexo(M)	-48.901	21.203	-91.095	-6.706
Temporada 2021 x Sexo(M)	-11.407	16.963	-45.164	22.35
Sexo(M) x Etapa (temprana)	-5.099	12.091	-29.161	18.962
Intercepto (2019, Sexo(H), Etapa (tardía), Un pichón)	45.686	10.276	25.235	66.137
Temporada 2020	16.3	14.448	-12.452	45.052
Temporada 2021	-2.048	10.923	-23.785	19.688
Temporada 2020 x Sexo(M)	-32.321	19.901	-71.924	7.283
Temporada 2021 x Sexo (M)	5.174	15.822	-26.313	36.661
Intercepto (2020, Sexo(H), Etapa (tardía), Un pichón)	61.986	12.393	37.327	86.648
Temporada 2021	-18.348	11.789	-41.808	5.111
Temporada 2021 x Sexo (M)	37.495	15.799	-6.053	68.936

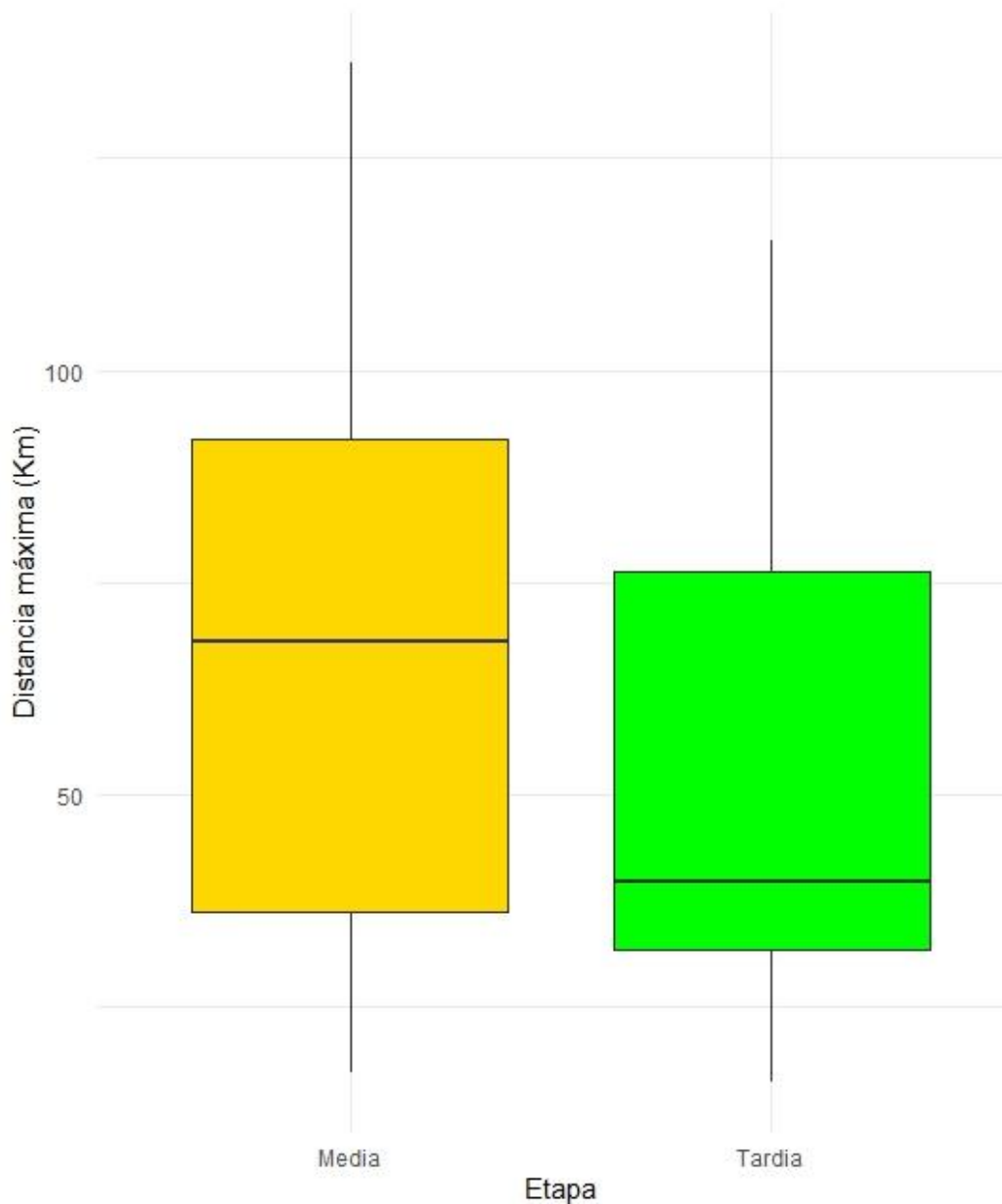


Figura 4.4: El gráfico de cajas representa la distancia máxima alcanzada por los adultos del pingüino de Magallanes en sus viajes de forrajeo en función de la etapa del periodo de cría de pichones. “Etapa media” se refiere a pichones de aproximadamente 25 días de edad, mientras que “Etapa tardía” se refiere a pichones de aproximadamente 50 días de edad. Las cajas representan el 50% de los datos, la línea horizontal la mediana y las líneas verticales representan el rango intercuartil de los datos.

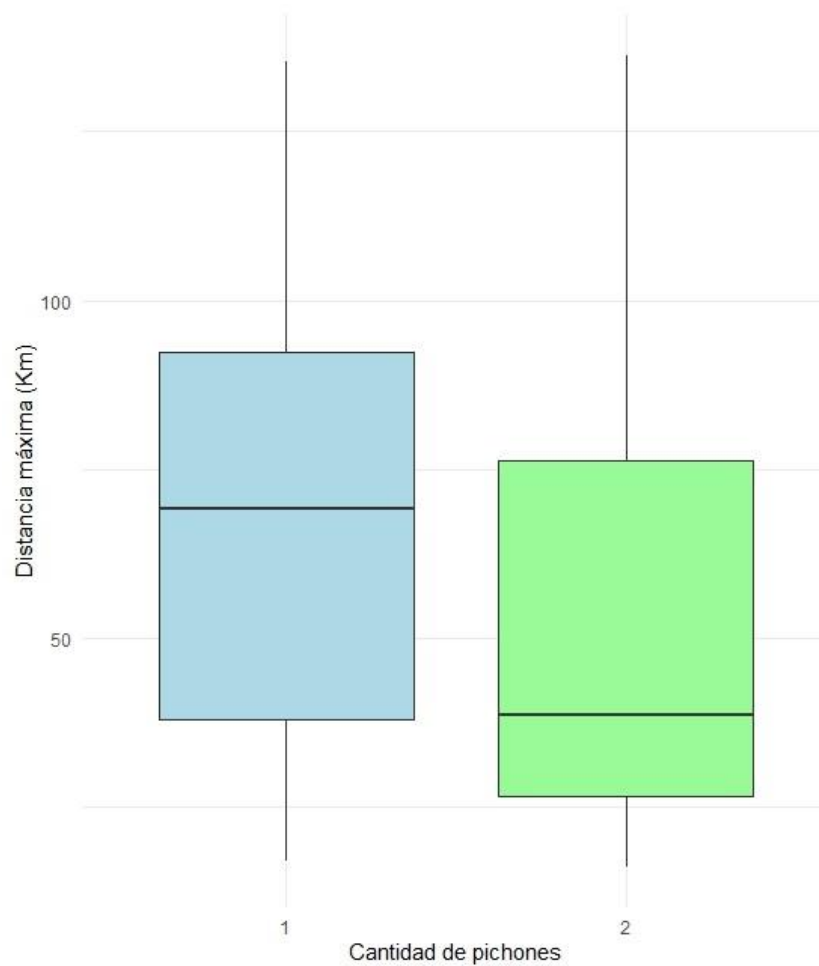


Figura 4.5: El gráfico de cajas representa la distancia máxima alcanzada por los adultos del pingüino de Magallanes en función de la cantidad de pichones en la nidada. Las cajas representan el 50% de los datos, la línea horizontal la mediana y las líneas verticales representan el rango intercuartil de los datos.

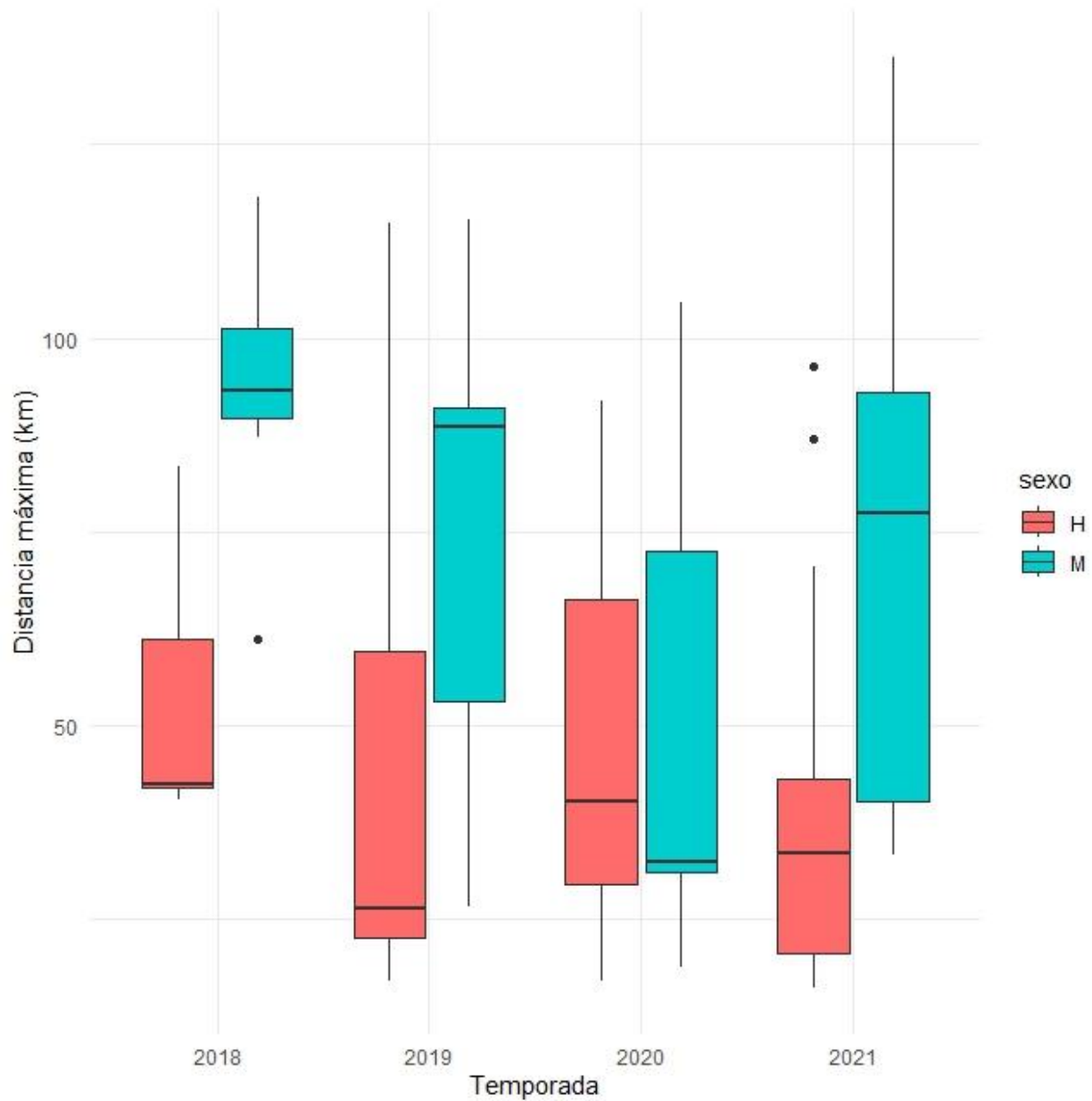


Figura 4.6: Distancia máxima alcanzada por los adultos del pingüino de Magallanes en cada temporada evaluada, separadas por sexo. Las cajas representan el 50% de los datos, la línea horizontal la mediana y las líneas verticales representan el rango intercuartil de los datos. Los puntos representan los datos que superan el rango intercuartil.

Al evaluar la **superficie de forrajeo** utilizada por los adultos, se encontró que los modelos más importantes incluyeron las variables: cantidad de pichones dentro de la nidada, sexo del adulto, etapa del período de cría, temporada bajo estudio, interacción entre la cantidad de pichones dentro de la nidada con el sexo del adulto y entre la etapa del periodo de cría con el sexo del adulto (Tabla 4.4). Sin embargo, solamente el sexo del adulto y la cantidad de pichones dentro de la nidada no incluyeron al cero en sus intervalos de confianza (Tabla 4.5). Los machos utilizaron superficies de forrajeo mayores que las hembras (Tabla 4.4 y 4.5, Fig. 4.7). Por otro lado, adultos con dos pichones vivos en la nidada forrajearon en superficies menores que aquellos adultos con un pichón dentro de la nidada (Tabla 4.4 y 4.5, Fig. 4.8).

Tabla 4.4: Selección de Modelos Lineales para la superficie de forrajeo utilizada por adultos del pingüino de Magallanes. Se muestran los modelos cuyo $\Delta AICc$ fue menor a 4.

Modelo	k	$\Delta AICc$	peso	logLik
Cant. De pichones + Sexo	3	0	0.269	-556.3
Cant. De pichones + Sexo + Cant. De pichones x Sexo	4	0.78	0.182	-555.571
Etapas + Cant. De pichones + Sexo	4	1.92	0.103	-556.146
Etapas + Cant. De pichones + Sexo + Etapas x Sexo	5	2.12	0.093	-555.097
Cant. De pichones + Sexo + Temporada	4	2.49	0.077	-554.111
Etapas + Cant. De pichones + Sexo + Cant. De pichones x Sexo	5	2.58	0.074	-555.327
Etapas + Cant. De pichones + Sexo + Etapas x Sexo + Cant. De pichones x Sexo	6	3.58	0.045	-554.654
Cant. De pichones + Sexo + Temporada + Cant. De pichones x Sexo	5	3.68	0.043	-553.502

Tabla 4.5: Intervalos de confianza de las variables utilizadas para evaluar la superficie de forrajeo utilizada por adultos del pingüino de Magallanes. En negrita se muestran las variables que fueron importantes para el modelo, ya que su intervalo de confianza no incluyó al cero.

Variable	Estimado	E.E.	L.I.2.5%	L.S.97.5%
Intercepto (2018, Sexo(H), Etapa (Tardía), Pichones(1))	183.24	49.648	84.436	282.044
Temporada 2019	-10.98	59.103	-128.598	106.638
Temporada 2020	76.132	66.003	-55.218	207.482
Temporada 2021	-9.414	52.859	-114.606	95.778
Sexo(M)	130.307	64.791	1.368	259.246
Etapa(Temprana)	21.89	34.694	-47.153	90.904
Pichones(2)	-79.537	37.038	-153.245	-5.828
Pichones(2) x Sexo(M)	-14.606	47.724	-109.579	80.368
Etapa(Temprana)xSexo(M)	-68.727	47.199	-162.655	25.022
Intercepto (2019, Sexo(H), Etapa (Tardía), Pichones(1))	172.261	40.115	92.429	252.092
Temporada 2020	87.112	56.399	-25.125	199.348
Temporada 2021	1.565	42.638	-83.287	86.417
Intercepto (2020, Sexo(H), Etapa (Tardía), Pichones(1))	259.37	48.38	163.099	355.645
Temporada 2021	-85.55	46.02	-177.125	6.032

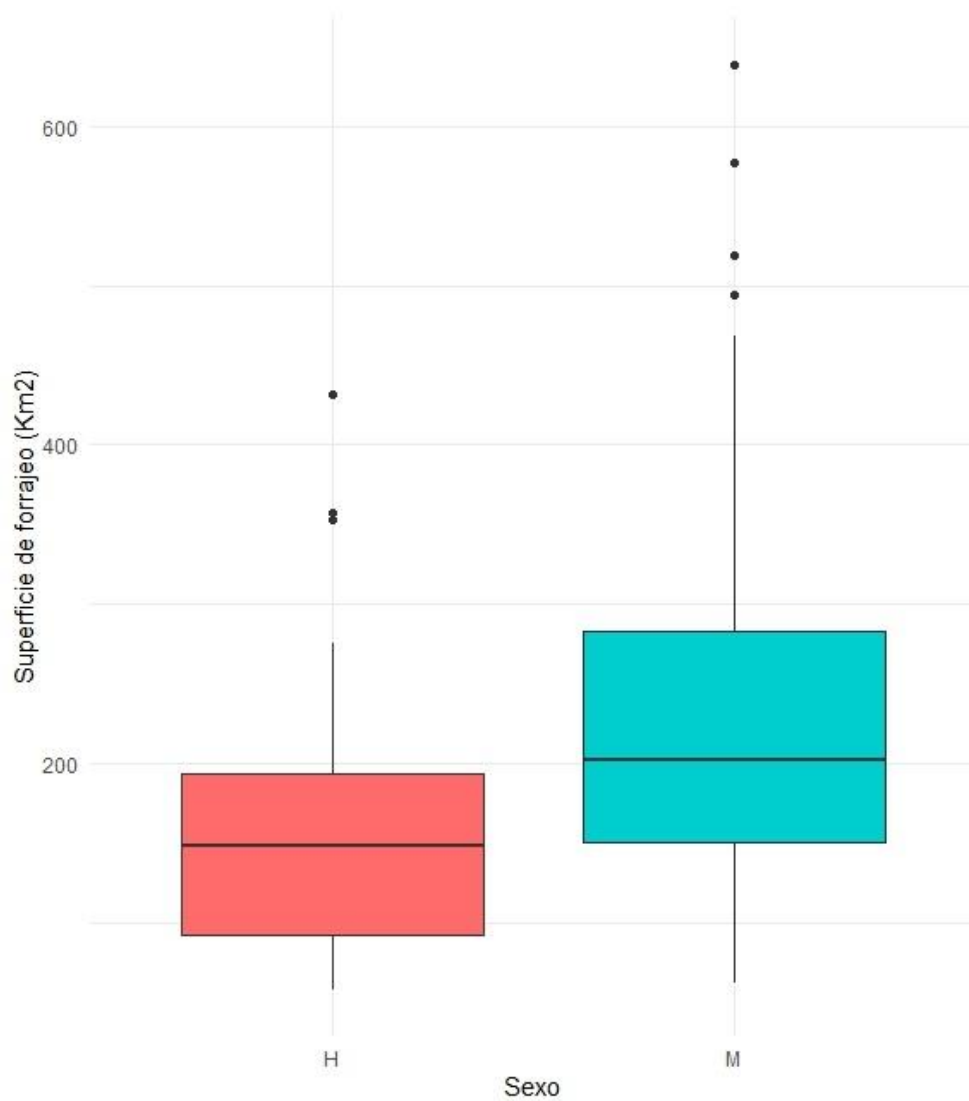


Figura 4.7: Superficie de forrajeo utilizada por los adultos del pingüino de Magallanes separado por sexo. Las cajas representan el 50% de los datos, la línea horizontal la mediana y las líneas verticales representan el rango intercuartil de los datos. Los puntos representan los datos que superan el rango intercuartil.

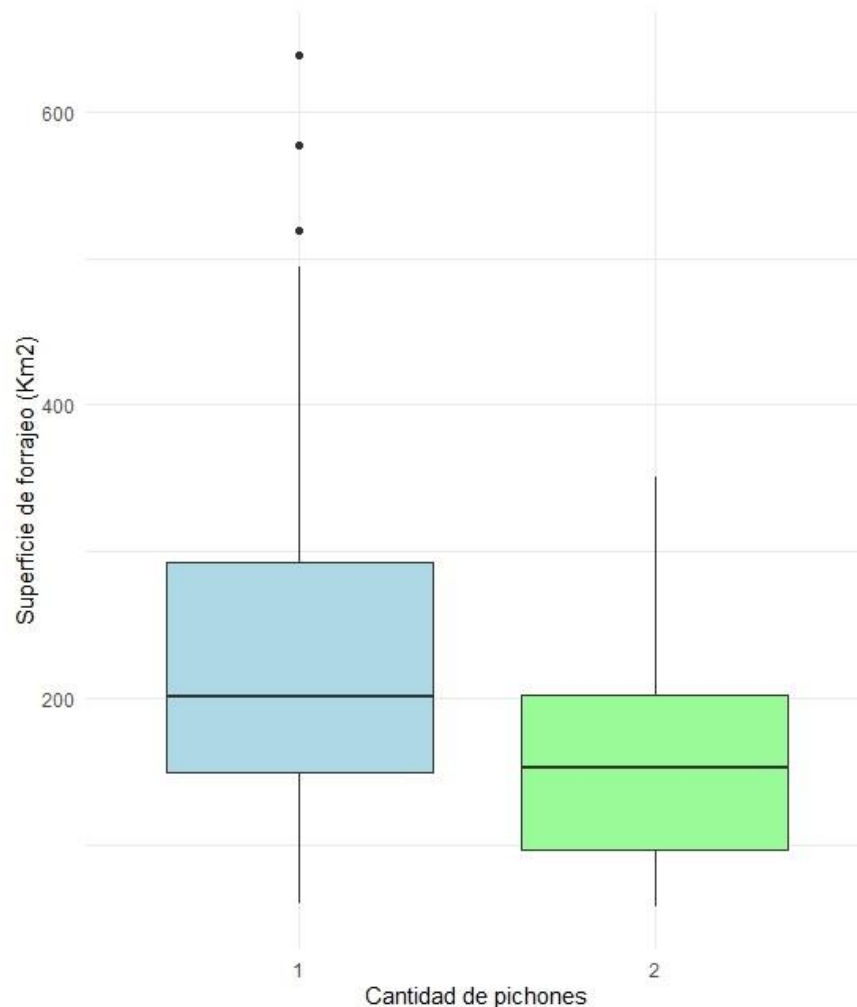


Figura 4.8: Superficie de forrajeo de los adultos del pingüino de Magallanes en función de la cantidad de pichones vivos dentro de la nidada. Las cajas representan el 50% de los datos, la línea horizontal la mediana y las líneas verticales representan el rango intercuartil de los datos. Los puntos representan los datos que superan el rango intercuartil.

En cuanto a la **inversión realizada en el parche de forrajeo**, los modelos más importantes incluyeron: cantidad de pichones dentro de la nidada, sexo del adulto, etapa del periodo de cría de pichones, la interacción entre la cantidad de pichones con sexo del adulto y la etapa del periodo de cría con el sexo de los pichones (Tabla 4.6). Sin embargo, las variables que excluyeron al cero fueron sexo del adulto y cantidad de pichones dentro de la nidada (Tabla 4.7).

Los machos utilizaron menos tiempo en los parches de alimentación que las hembras (Tabla 4.6 y 4.7, Fig. 4.9). Los adultos con dos pichones vivos dentro de la nidada invirtieron más tiempo por unidad de superficie en el parche que aquellos provenientes de nidadas con un pichón vivo (Tabla 4.6 y 4.7, Fig. 4.10).

Tabla 4.6: Selección de Modelos Lineales para la inversión realizada en superficie de forrajeo por adultos del pingüino de Magallanes. Solo se muestran los modelos cuyos ΔAIC son menores a 4.

Modelo	<i>k</i>	$\Delta AICc$	peso	logLik
Cant. De pichones + Sexo	3	0	0.298	-696.471
Cant. De pichones + Sexo + Cant. De pichones x Sexo	4	0.73	0.207	-695.716
Etapas + Cant. De pichones + Sexo	4	1.84	0.119	-696.272
Etapas + Cant. De pichones + Sexo + Cant. De pichones x Sexo	5	2.76	0.075	-695.57
Etapas + Cant. De pichones + Sexo + Etapas x Sexo	5	3.25	0.059	-695.829
Cant. De pichones	2	3.47	0.053	-699.298

Tabla 4.7: Intervalos de confianza de las variables utilizadas para evaluar la inversión realizada en superficie de forrajeo por adultos del pingüino de Magallanes. En negrita se muestran las variables que fueron importantes para el modelo, ya que su intervalo de confianza no incluyó al cero.

Variable	Estimado	E.E.	L.I.2.5%	L.S.97.5%
Intercepto (Sexo(H), Pichones(1), Etapas (temprana))	477.93	230.71	18.804	937.062
Sexo(M)	-36.31	11.02	-63.469	-2.855
Etapas(Temprana)	61.57	161.22	-259.272	382.403
Pichones(2)	494.23	172.11	151.709	836.741
Etapas(Temprana) x Sexo(M)	-70.02	219.33	-506.501	366.453
Pichones(2) x Sexo(M)	-326.13	221.77	-767.468	115.201

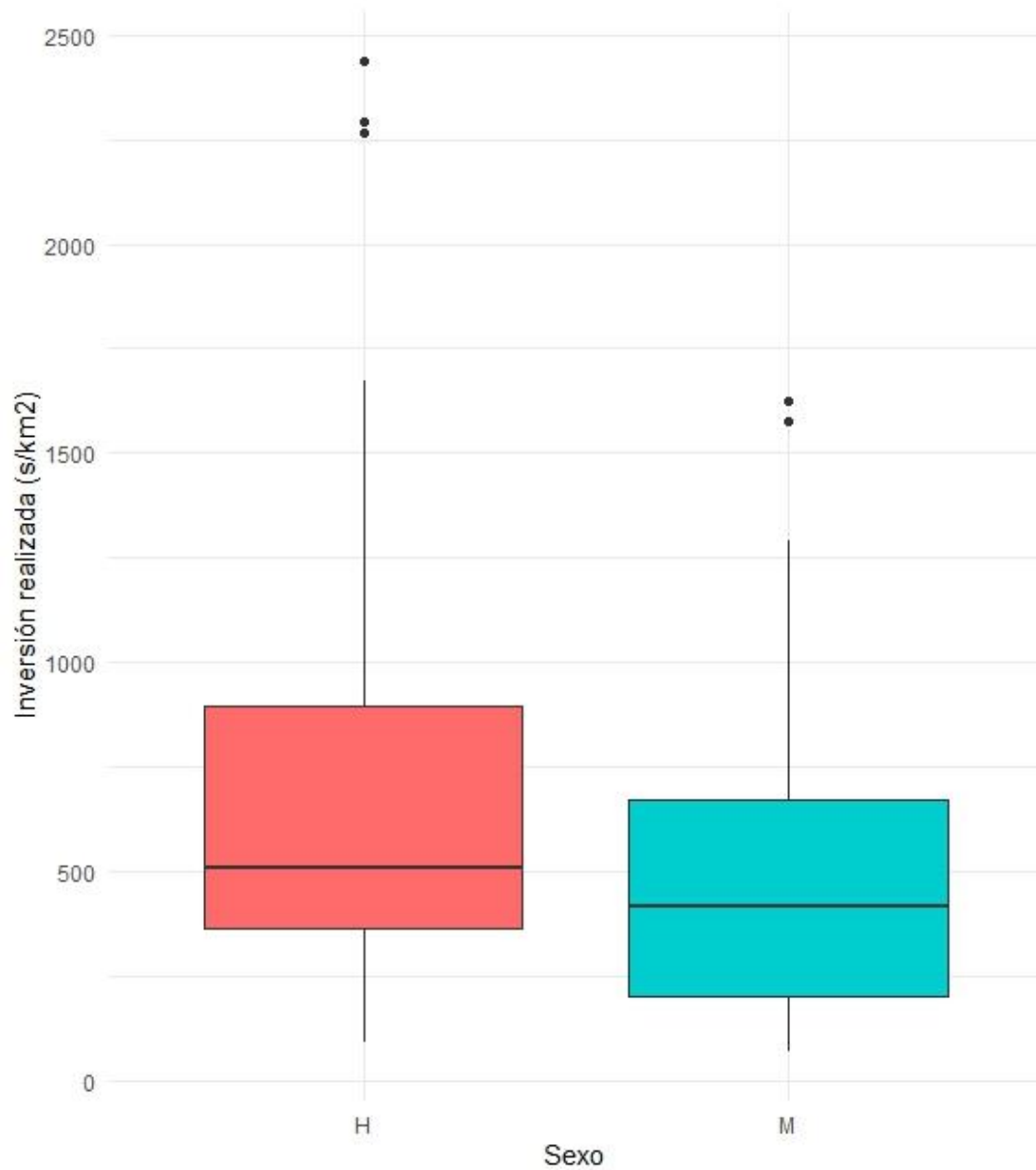


Figura 4.9: Inversión realizada en el parche de forrajeo por adultos, expresada en seg/km^2 , para los sexos del pingüino de Magallanes. Las cajas representan el 50% de los datos, la línea horizontal la mediana y las líneas verticales representan el rango intercuartil de los datos. Los puntos representan los datos que superan el rango intercuartil.

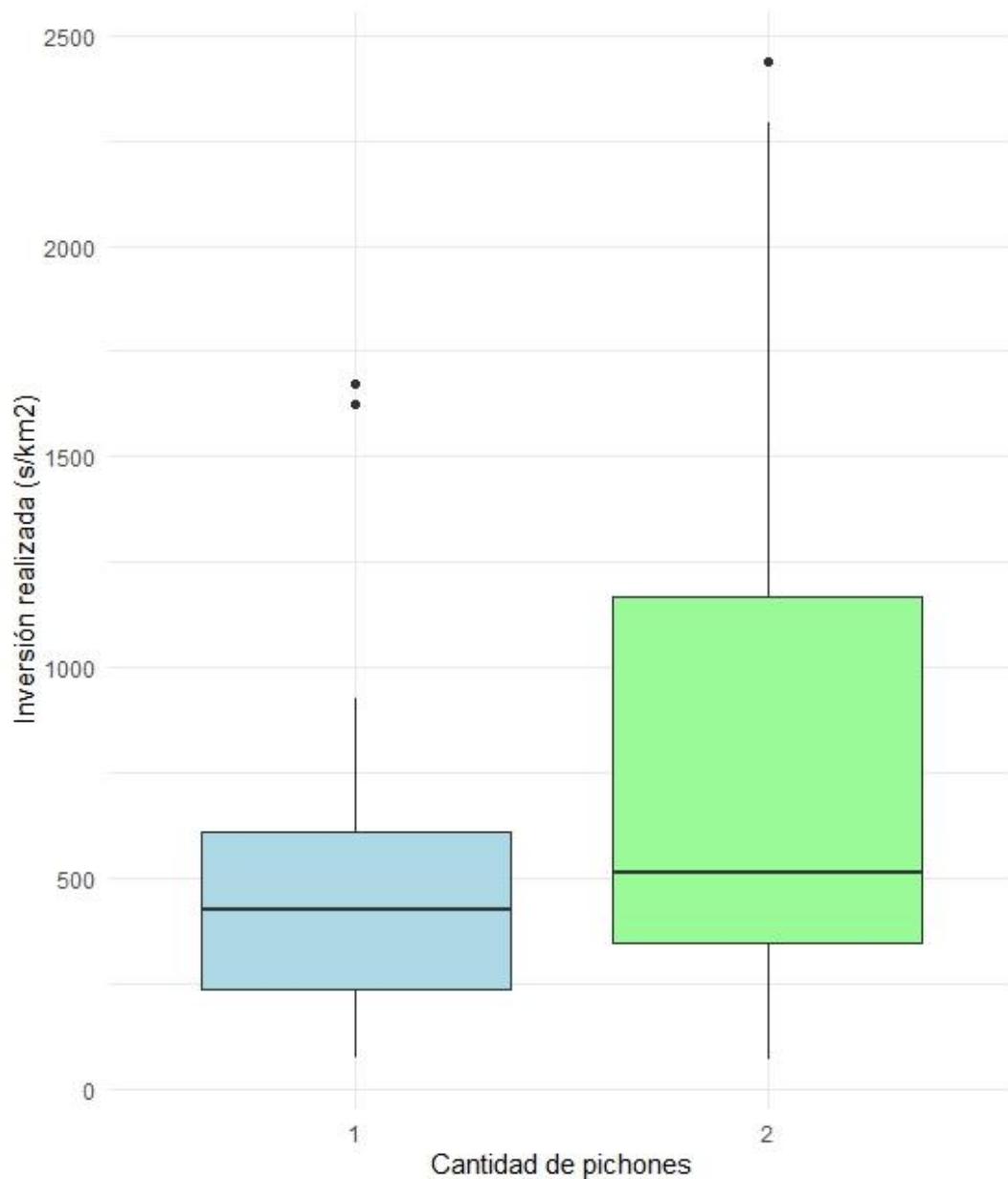


Figura 4.10: Inversión realizada en el parche de forrajeo por los adultos del pingüino de Magallanes, expresada en s/km², en función de la cantidad de pichones vivos dentro de la nidada. Las cajas representan el 50% de los datos, la línea horizontal la mediana y las líneas verticales representan el rango intercuartil de los datos. Los puntos representan los datos que superan el rango intercuartil.

En la evaluación del **tiempo total** invertido en los viajes de forrajeo, se encontró que los modelos más importantes incluyeron a las variables: cantidad de pichones dentro de la nidada, sexo del adulto, temporada bajo estudio, etapa del periodo de cría de pichones, y a las interacciones entre la etapa del periodo de cría con el sexo del adulto, la cantidad de pichones con el sexo del adulto y la temporada bajo estudio con el sexo del adulto (Tabla 4.8). Sin embargo, las variables que no incluyeron al cero en sus intervalos de confianza fueron el sexo del adulto, la cantidad de pichones dentro de la nidada, las interacciones entre la temporada bajo estudio con el sexo del adulto y el sexo del adulto con la etapa del periodo de cría de los pichones (Tabla 4.9). Adultos con dos pichones dentro de la nidada realizaron viajes más cortos que aquellos adultos de nidadas con un pichón (Tabla 4.8 y 4.9, Fig. 4.11). Machos de la temporada 2018 realizaron viajes más largos que las hembras y que los machos de la temporada 2021 (Tukey HSD: Machos2018-Hembras2021: diferencia = 214.16, inf = 79.445, sup = 348.876, $p < 0.001$; Machos2018-Machos2021: diferencia = 156.175, inf. = 21.463, sup = 290.892, $p = 0.011$) (Tabla 4.8, Fig. 4.12). Por otro lado, los machos durante la etapa tardía del crecimiento de pichones realizan viajes más largos que hembras en las etapas temprana y tardía (Tukey HSD: Machos(tardía)-Hembras(Temprana): diferencia = 119.128, inf. = 19.491, sup = 218.874, $p = 0.012$; Machos(Tardía)-Hembras(Tardía): diferencia = 128.723, inf. = 32.337, sup = 225.109, $p = 0.004$) (Tabla 4.8, Fig. 4.13).

Tabla 4.8: Selección de Modelos Lineales para el tiempo total utilizado para los viajes de forrajeo por adultos del pingüino de Magallanes. Debido a la cantidad de modelos, solo se muestran los modelos cuyos ΔAIC son menores a 4.

Modelo	k	ΔAIC_c	peso	logLik
Cant. De pichones + Sexo + Temporada	4	0	0.286	-559.663
Etapa + Cant. De pichones + Sexo + Temporada + Etapa x Sexo	6	1.16	0.16	-557.813
Etapa + Cant. De pichones + Sexo + Temporada	5	1.9	0.111	-559.411
Cant. De pichones + Sexo + Temporada + Cant. De Pichones x Sexo	5	2.39	0.087	-559.655
Etapa + Cant. De Pichones + Sexo + Temporada + Etapa x Sexo + Temporada x Sexo	7	2.91	0.067	-554.809
Cant. De pichones + Sexo + Temporada + Temporada x Sexo	5	3.47	0.051	-557.705
Etapa + Cant. De pichones + Sexo + Temporda + Etapa x Sexo + Cant. De pichones x Sexo	7	3.63	0.047	-557.789

Tabla 4.9: Intervalos de confianza de las variables utilizadas para el tiempo total utilizado para los viajes de forrajeo por adultos del pingüino de Magallanes. En negrita se muestran las variables que fueron importantes para el modelo, ya que su intervalo de confianza no incluyó al cero.

Variable	Estimado	E.E.	L.I.2.5%	L.S.97.5%
Intercepto (2018, Etapa(Tardía), Pichones(1), Sexo(H))	341.9	51.94	238.548	445.206
Temporada 2019	15.89	61.83	-107.144	138.93
Temporada 2020	74.73	69.047	-62.671	212.131
Temporada 2021	-11.53	55.29	-121.57	98.507
Sexo(M)	248.03	67.78	113.146	382.904
Etapa(Temprana)	45.1	36.29	-27.128	117.32
Pichones(2)	-99.2	38.74	-176.302	-22.093
Sexo(M) x Pichones (2)	47.88	49.92	-51.473	147.226
Temporada 2019 X Sexo(M)	-82.46	81.42	-244.965	79.57
Temporada 2020 X Sexo(M)	-188.22	86.58	-360.516	-15.917
Temporada 2021 X Sexo(M)	-155.13	69.27	-292.398	-17.286
Sexo(M) x Etapa(Temprana)	-116.37	49.37	-214.623	-18.11
Intercepto (2019, Etapa(Tardía), Pichones(1), Sexo(H))	357.8	41.96	274.288	441.907
Temporada 2020	58.84	59	-58.571	176.24
Temporada 2021	-27.42	44.6	-116.185	61.337
Temporada 2020 X Sexo(M)	-105.76	81.26	-267.476	55.96
Temporada 2021 X Sexo(M)	-72.67	64.61	-201.249	55.907
Intercepto (2020, Etapa(Tardía), Pichones(1), Sexo(H))	416.63	50.61	315.926	517.342
Temporada 2021	-86.26	48.14	-182.059	9.536
Temporada 2021 X Sexo(M)	33.08	64.52	-95.304	161.473

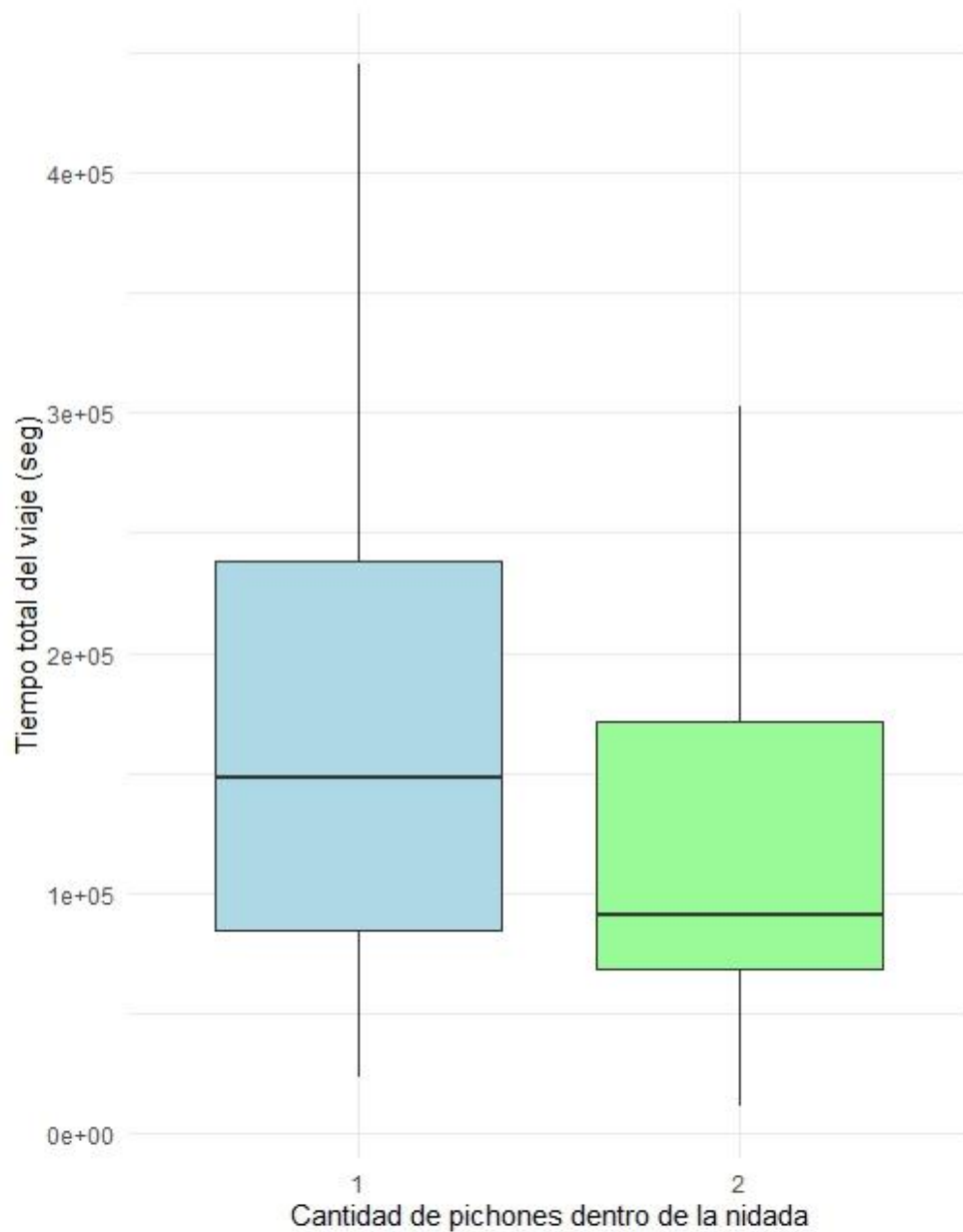


Figura 4.11: Tiempo total de los viajes de forrajeo de adultos del pingüino de Magallanes en función de la cantidad de pichones vivos dentro de la nidada. Las cajas representan el 50% de los datos, la línea horizontal la mediana y las líneas verticales representan el rango intercuartil de los datos. Los puntos representan los datos que superan el rango intercuartil.

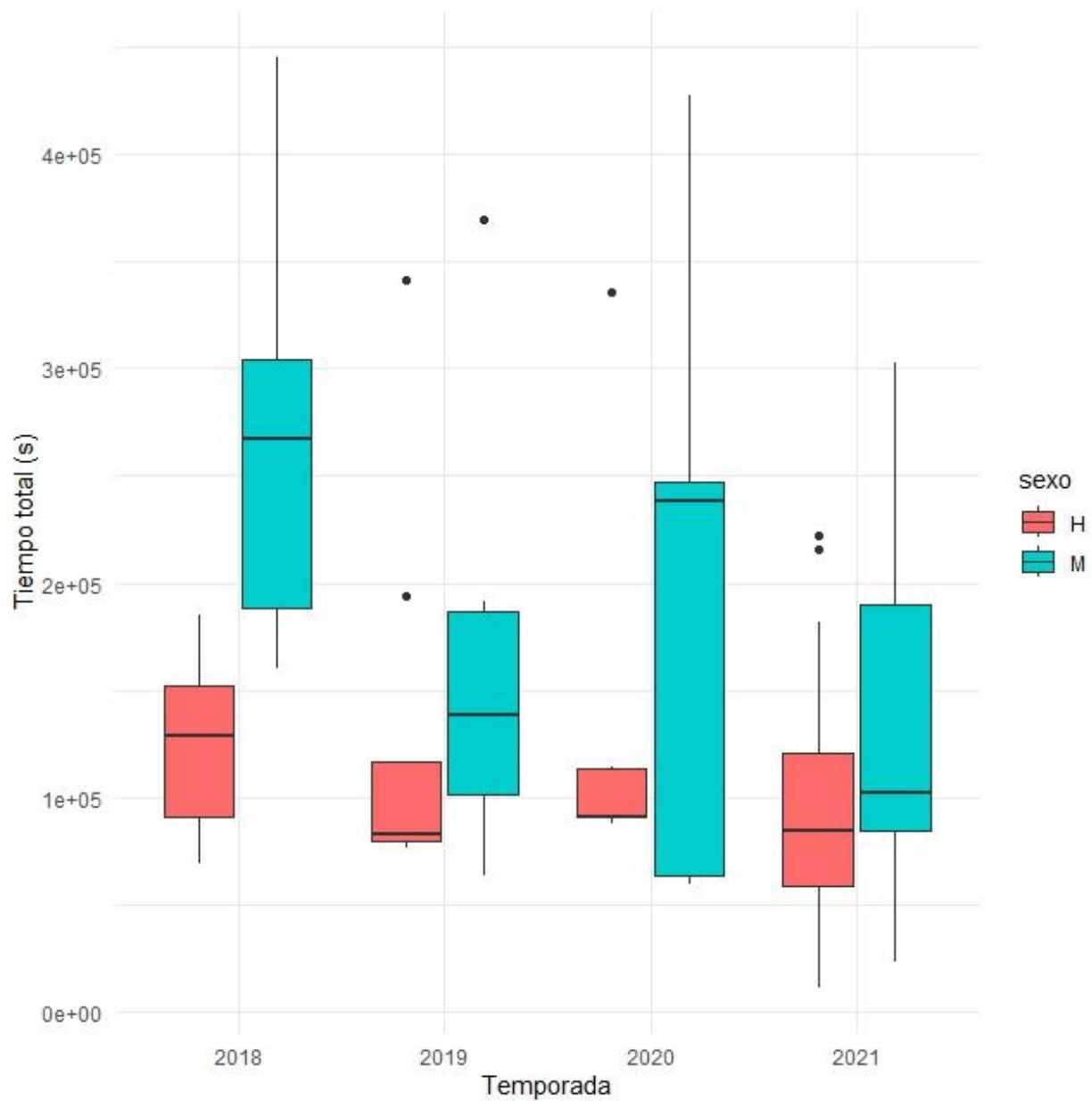


Figura 4.12: Tiempo total de los viajes de forrajeo de adultos del pingüino de Magallanes para cada temporada bajo estudio, separado por el sexo del adulto. Las cajas representan el 50% de los datos, la línea horizontal la mediana y las líneas verticales representan el rango intercuartil de los datos. Los puntos representan los datos que superan el rango intercuartil.

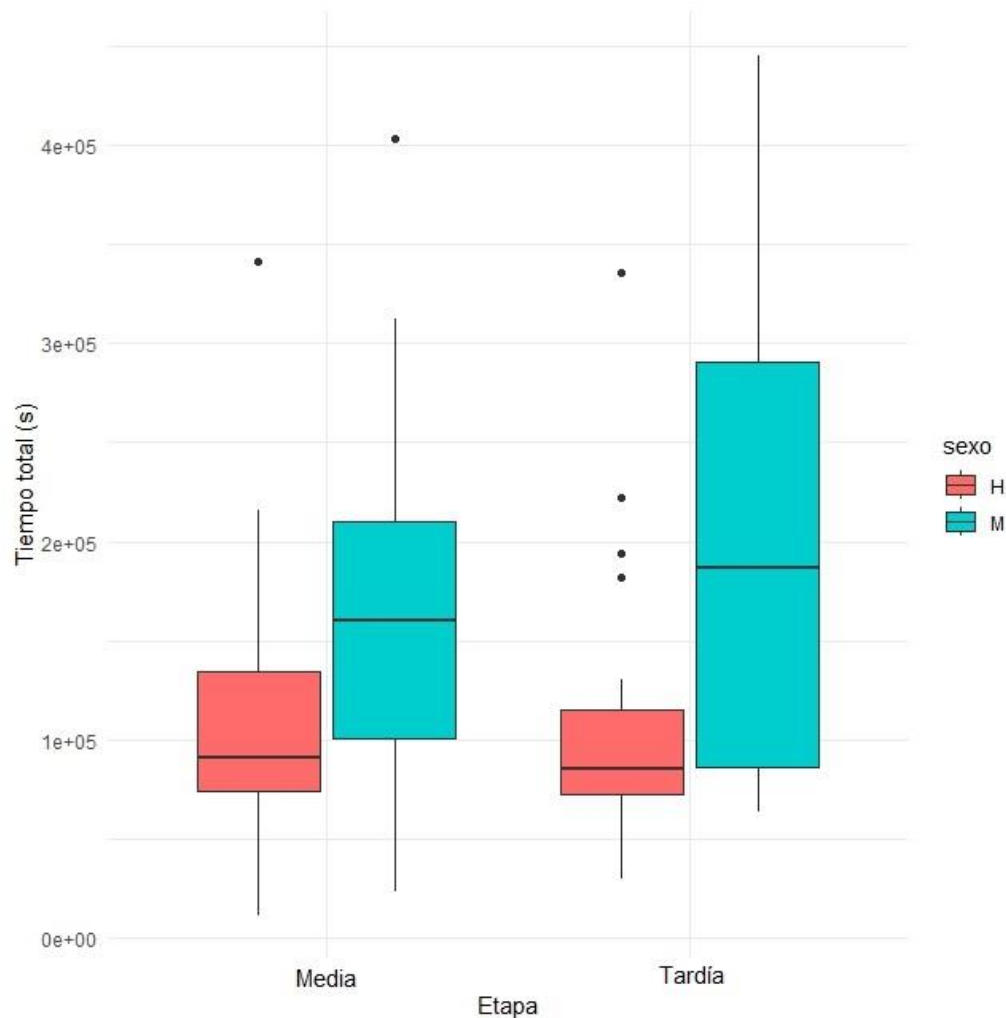


Figura 4.13: Tiempo total del viaje de forrajeo de adultos del pingüino de Magallanes para cada etapa del periodo de cría de pichones evaluada separado por el sexo del adulto. Durante la etapa media los pichones tienen aproximadamente 25 días de edad, mientras que en la etapa tardía los pichones tienen aproximadamente 50 días de edad. Las cajas representan el 50% de los datos, la línea horizontal la mediana y las líneas verticales representan el rango intercuartil de los datos. Los puntos representan los datos que superan el rango intercuartil.

Los modelos más importantes que explicaron la **distancia total recorrida** incluyeron a las variables etapa del periodo de cría, cantidad de pichones dentro de la nidada, sexo del adulto y a las interacciones entre la etapa del periodo de cría con sexo del adulto y la cantidad de pichones

con el sexo del adulto (Tabla 4.10). Sin embargo, las variables que no incluyeron al cero en sus intervalos de confianza fueron el sexo del adulto, la etapa del periodo de cría y la cantidad de pichones dentro de la nidada (Tabla 4.11). Los machos realizaron viajes de mayor distancia que las hembras (Tablas 4.10 y 4.11, Fig. 4.14). Durante la etapa media de cría de pichones los viajes fueron de mayor distancia que en la etapa tardía, con pichones más grandes (Tabla 4.10 y 4.11, Fig. 4.15). La cantidad de pichones vivos dentro de la nidada afectó a la distancia total recorrida por los adultos, siendo menor la distancia para aquellos adultos con dos pichones vivos comparado con las nidadas con un solo pichón vivo (Tabla 4.10 y 4.11, Fig. 4.16).

Tabla 4.10: Selección de Modelos Lineales para la distancia total utilizado para los viajes de forrajeo por adultos del pingüino de Magallanes. Debido a la cantidad de modelos, solo se muestran los modelos cuyos ΔAIC son menores a 4.

Modelo	k	$\Delta AICc$	peso	logLik
Etapa + Cant. De pichones + Sexo	4	0	0.427	-77.037
Etapa + Cant. De pichones + Sexo + Etapa x Sexo	5	1.33	0.22	-76.557
Etapa + Cant. De pichones + Sexo + Cant. De pichones x Sexo	5	2.09	0.151	-76.934
Etapa + Cant. De pichones + Sexo + Etapa x Sexo + Cant. De pichones x Sexo	6	3.63	0.069	-76.536

Tabla 4.11: Intervalos de confianza de las variables utilizadas para la distancia total utilizado para los viajes de forrajeo por adultos del pingüino de Magallanes. En negrita se muestran las variables que fueron importantes para el modelo, ya que su intervalo de confianza no incluyó al cero.

Variable	Estimado	E.E.	L.I.2.5%	L.S.97.5%
Intercepto (Etapa(Tardía), Pichones(1), Sexo(H))	11.982	0.266	11.453	12.51
Sexo(M)	1.026	0.341	0.298	1.718
Etapa(temprana)	0.638	0.191	0.258	1.019
Pichones(2)	-0.54	0.204	-0.946	-0.134
Sexo(M) x Pichones(2)	0.18	0.262	-0.343	0.703
Sexo(M) x Etapa(Tardía)	-0.409	0.26	-0.927	0.107

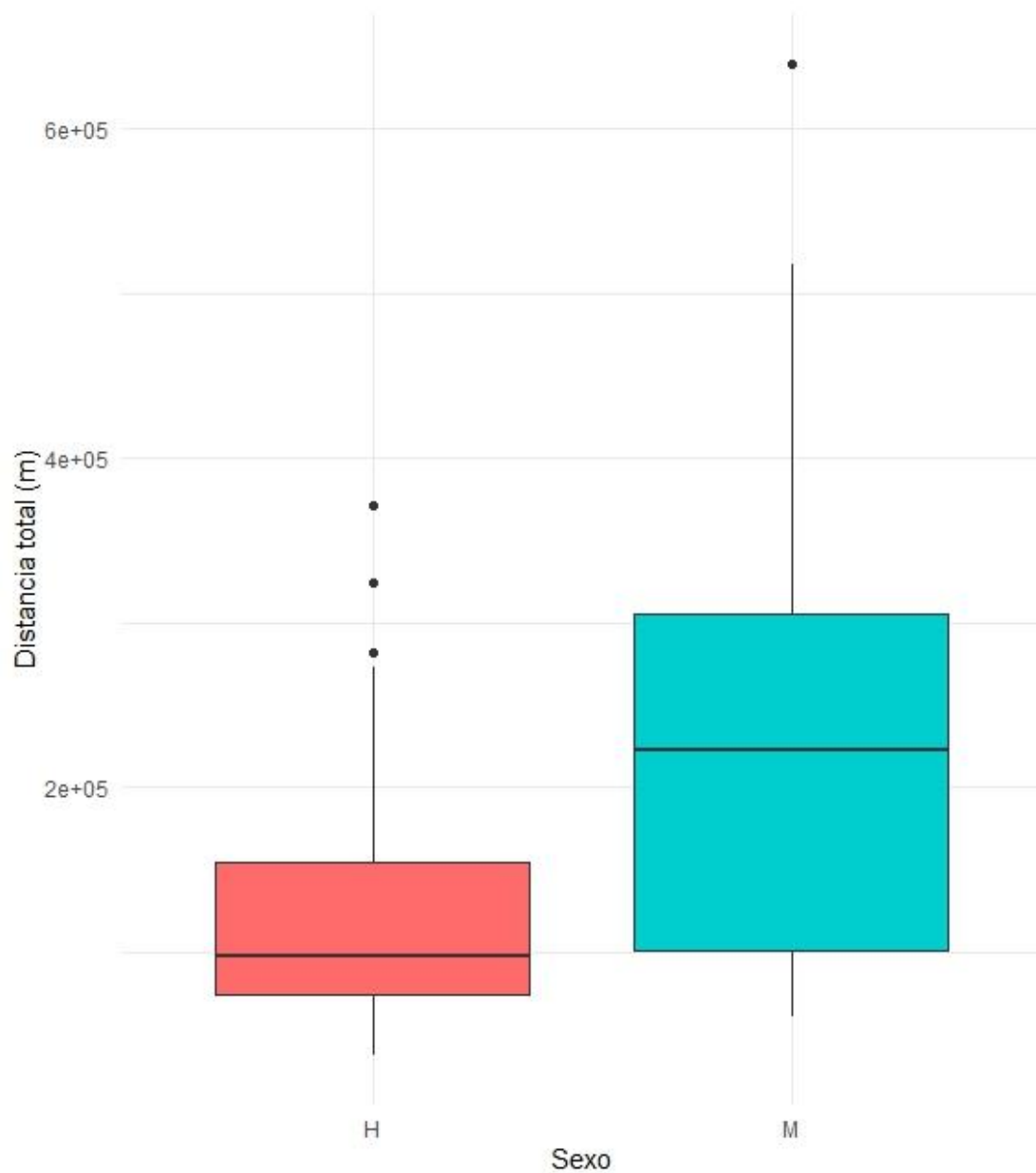


Figura 4.14: Distancia total recorrida por los adultos del pingüino de Magallanes separado por el sexo de los mismos. Las cajas representan el 50% de los datos, la línea horizontal la mediana y las líneas verticales representan el rango intercuartil de los datos. Los puntos representan los datos que superan el rango intercuartil.

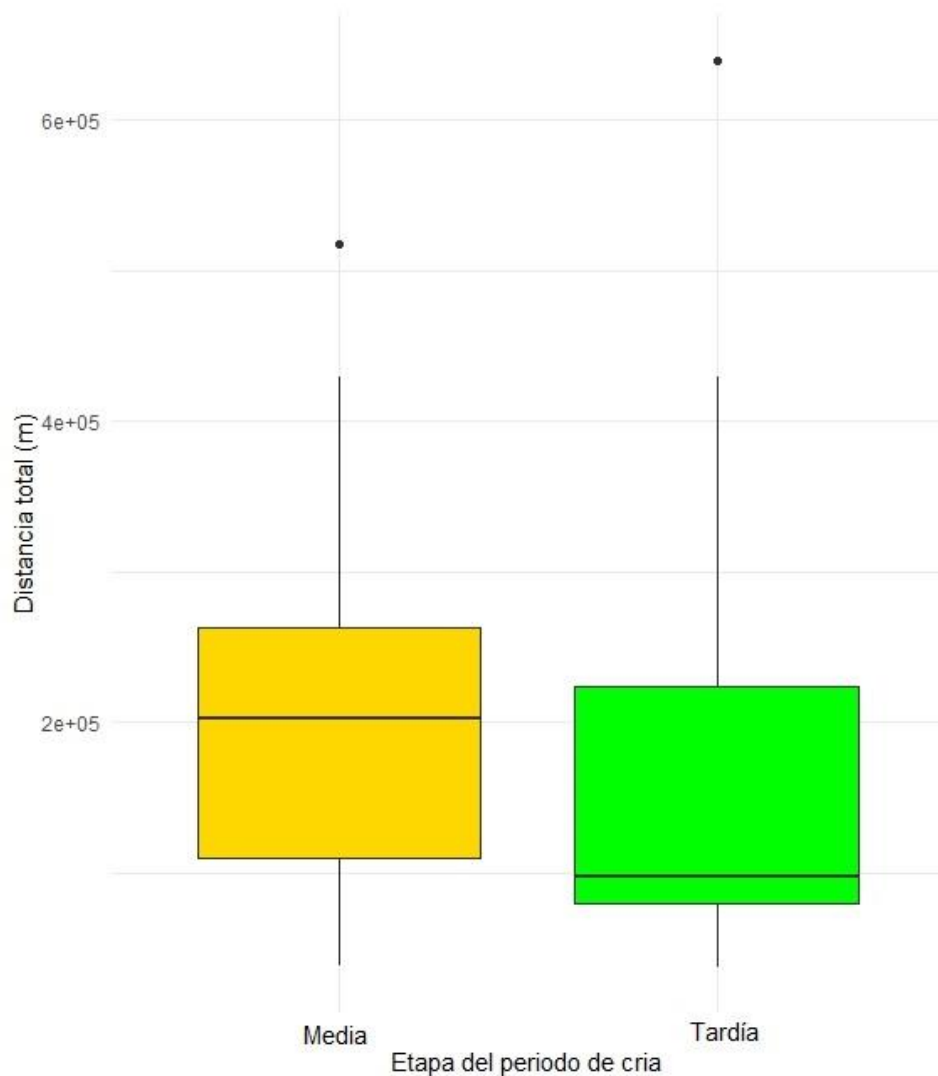


Figura 4.15: Distancia total recorrida por los adultos del pingüino de Magallanes en función de la etapa del periodo de cría de los pichones. En la etapa media los pichones tienen aproximadamente 25 días de edad, mientras que en la etapa tardía los pichones tienen aproximadamente 50 días de edad. Las cajas representan el 50% de los datos, la línea horizontal la mediana y las líneas verticales representan el rango intercuartil de los datos. Los puntos representan los datos que superan el rango intercuartil.

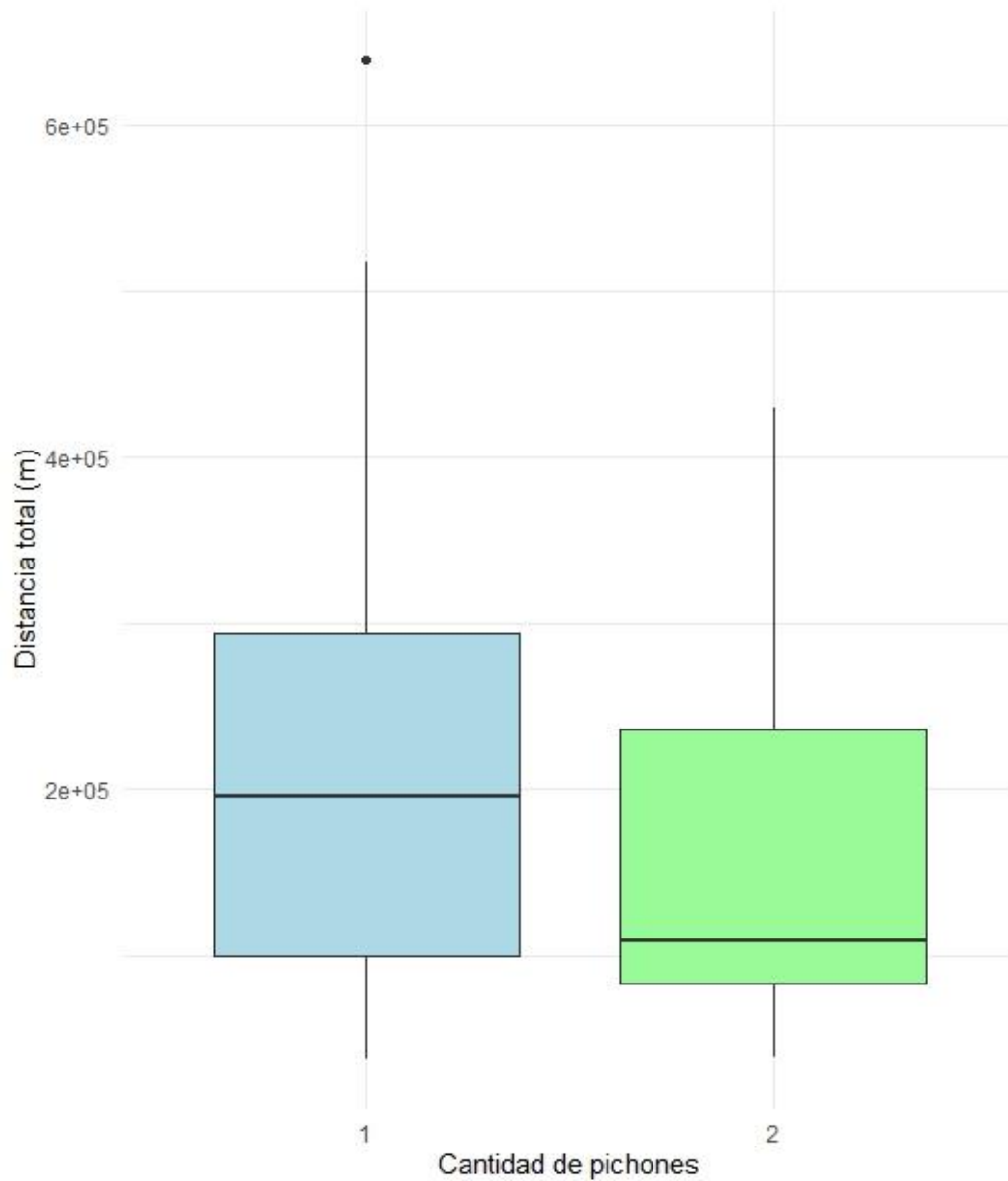


Figura 4.16: Distancia total recorrida por los adultos del pingüino de Magallanes en función de la cantidad de pichones vivos dentro de la nidada. Las cajas representan el 50% de los datos, la línea horizontal la mediana y las líneas verticales representan el rango intercuartil de los datos. Los puntos representan los datos que superan el rango intercuartil.

Objetivo 2 Efecto de la asincronía de los pichones sobre los viajes de forrajeo

Para este objetivo solamente se tuvieron en cuenta las nidadas con dos pichones al momento de la colocación del GPS, ya que el objetivo es evaluar el rol de la asimetría de tamaño de los pichones en los viajes de forrajeo de los padres.

Al evaluar la *distancia máxima* alcanzada por los adultos del pingüino de Magallanes, se encontró que los modelos más importantes incluyeron a las variables sexo, temporada bajo estudio, CP, y la interacción entre el CP y el sexo del adulto (Tabla 4.12). Las variables que no incluyeron al cero en sus intervalos de confianza fueron la temporada bajo estudio y el sexo del adulto (Tabla 4.13). Los machos alcanzaron distancias más lejanas que las hembras (Tabla 4.12 y 4.13, Fig. 4.17). Mientras que, los adultos de la temporada 2018 alcanzaron mayores distancias que aquellos adultos de la temporada 2020, sin encontrarse diferencias entre el resto de las temporadas (Tabla 4.12 y 4.13, Fig. 4.18).

Tabla 4.12: Selección de Modelos Lineales para la distancia máxima alcanzada en los viajes de forrajeo de adultos del pingüino de Magallanes en nidadas con dos pichones vivos al momento de equipar a los adultos con los dispositivos GPS. Solo se muestran los modelos cuyos $\Delta AICc$ fueron menor a 4.

Modelo	<i>k</i>	$\Delta AICc$	peso	logLik
Sexo	2	0	0.355	-143.718
Sexo + Temporada	3	1.59	0.16	-140.149
Sexo + CP	3	2.54	0.1	-143.65
Nulo	2	2.86	0.085	-146.389
Sexo + CP + Sexo x CP	4	2.95	0.081	-142.402
Temporada	2	3.5	0.062	-142.677
Sexo + Temporada + CP	4	3.94	0.05	-139.602

Tabla 4.13: Intervalos de confianza de las variables utilizadas para la distancia máxima alcanzada en los viajes de forrajeo de adultos del pingüino de Magallanes en nidadas con dos pichones vivos al momento de equipar a los adultos con los dispositivos GPS. En negrita se muestran las variables que fueron importantes para el modelo, ya que su intervalo de confianza no incluyó al cero.

Variable	Estimado	E.E.	L.I.2.5%	L.S.97.5%
Intercepto (2018, Sexo(H))	-38.7	71.58	-188.018	110.623
CP	97.63	61.64	-30.941	226.204
Temporada 2019	20.55	118.92	-227.51	268.602
Temporada 2020	-876.69	479.06	1876	122.614
Temporada 2021	96.46	72.43	-54.634	247.558
Sexo(M)	93.61	40.08	9.995	177.218
Sexo(M) x CP	-71.68	42.85	-161.07	17.712
Intercepto (2019)	-18.15	100.13	-227.018	190.715
Temporada 2020	-897.24	486.79	-1912.67	118.191
Temporada 2021	75.92	100.99	-134.747	286.579
Intercepto (2020)	-915.39	477.97	-1912.41	81.633
Temporada 2021	973.16	478.2	-24.35	1970.66

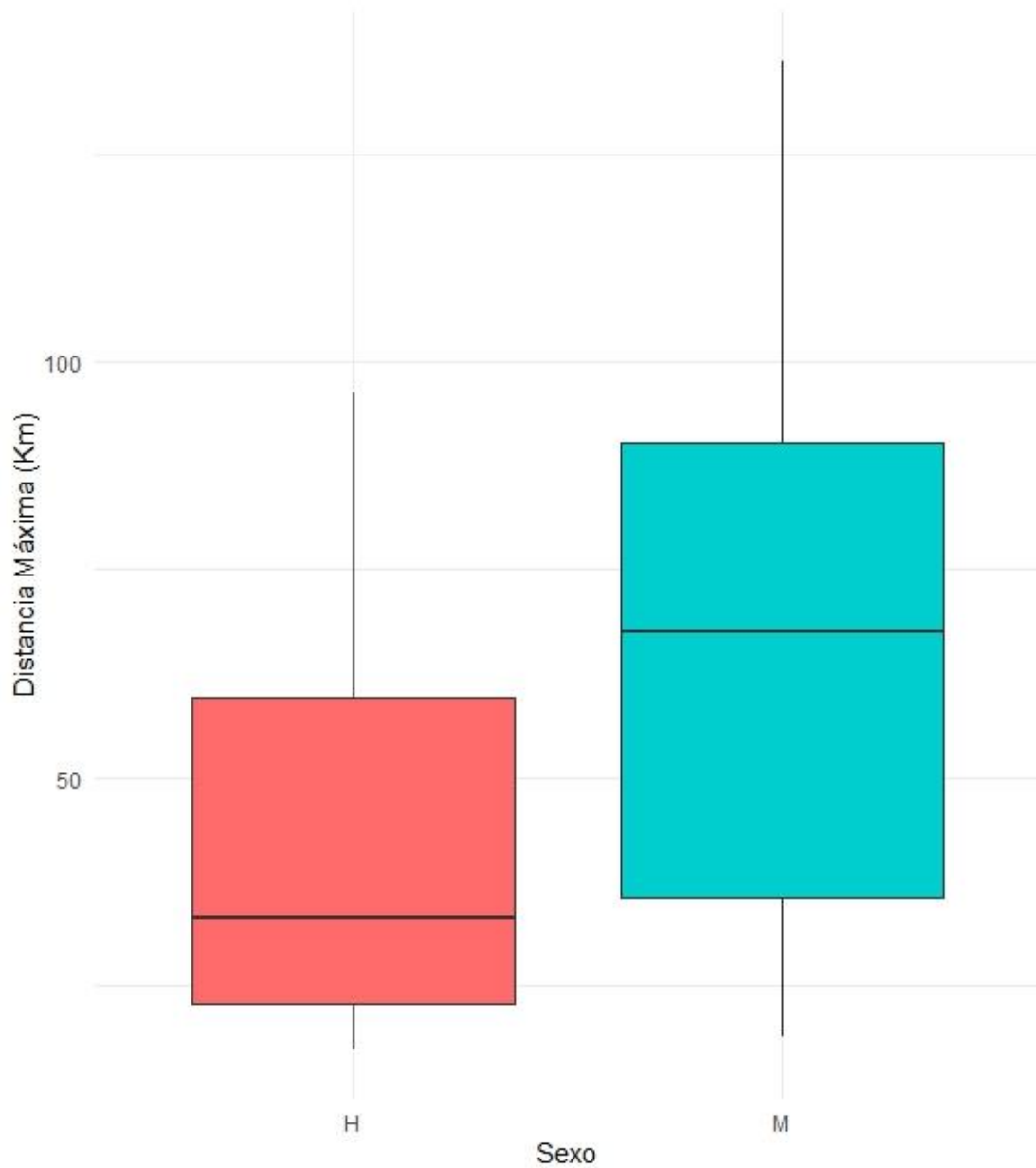


Figura 4.17: Distancia máxima alcanzada por los adultos del Pingüino de Magallanes en función del sexo. Las cajas representan el 50% de los datos, la línea horizontal la mediana y las líneas verticales representan el rango intercuartil de los datos. Los puntos representan los datos que superan el rango intercuartil.

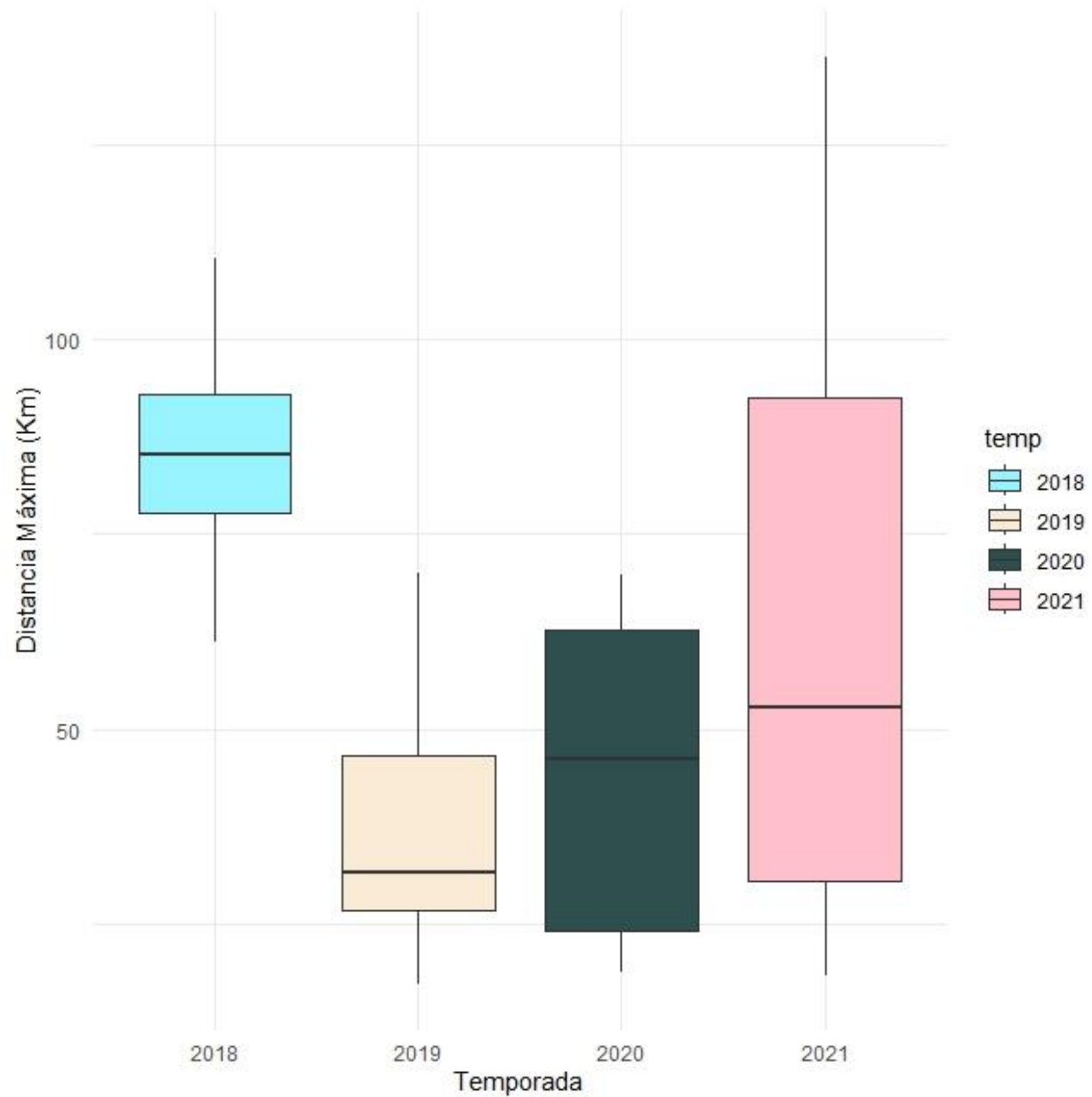


Figura 4.18: Distancia máxima alcanzada por los adultos del pingüino de Magallanes en nidadas con dos pichones, en función de la temporada bajo estudio. Las cajas representan el 50% de los datos, la línea horizontal la mediana y las líneas verticales representan el rango intercuartil de los datos. Los puntos representan los datos que superan el rango intercuartil.

Para la *superficie de forrajeo* utilizada por los adultos del pingüino de Magallanes, los modelos más importantes incluyeron a las variables sexo, CP y la interacción entre ambos (Tabla 4.14). Mientras que el CP y sexo del adulto fueron las únicas variables que no incluyeron al cero en sus respectivos intervalos de confianza (Tabla 4.15). Los adultos de nidadas con segundos pichones más grandes utilizaron una superficie de forrajeo mayor que aquellos adultos de nidadas con segundos pichones más pequeños (Tabla 4.14 y 4.15, Fig. 4.19). Además, los machos utilizaron una mayor superficie de forrajeo que las hembras (Tabla 4.14 y 4.15, Fig. 4.20).

Tabla 4.14: Selección de Modelos Lineales para la superficie de forrajeo utilizada en los viajes de forrajeo de adultos del pingüino de Magallanes en nidadas con dos pichones vivos al momento de equipar a los adultos con los dispositivos GPS. Solo se muestran los modelos cuyos $\Delta AICc$ sean menor a 4.

Modelo	k	$\Delta AICc$	peso	logLik
Sexo + CP	3	0	0.3	-167.348
CP	2	0.35	0.252	-168.863
Sexo	2	1.22	0.163	-169.297
Intercepto	1	1.32	0.155	-170.587
Sexo + CP + Sexo x CP	4	2.39	0.091	-167.094

Tabla 4.15: Intervalos de confianza de las variables utilizadas para la superficie de forrajeo utilizada en los viajes de forrajeo de adultos del pingüino de Magallanes en nidadas con dos pichones vivos al momento de equipar a los adultos con los dispositivos GPS. En negrita se muestran las variables que fueron importantes para el modelo, ya que su intervalo de confianza no incluyó al cero.

Variable	Estimado	E.E.	L.I.2.5%	L.S.97.5%
Intercepto (Sexo(M))	2199.94	1160.73	4621.183	221.306
CP	2314.14	1161.73	109.173	4737.461
Sexo	25.08	97.34	177.963	228.133
Sexo(M) x CP	91.66	104.07	-125.419	308.747

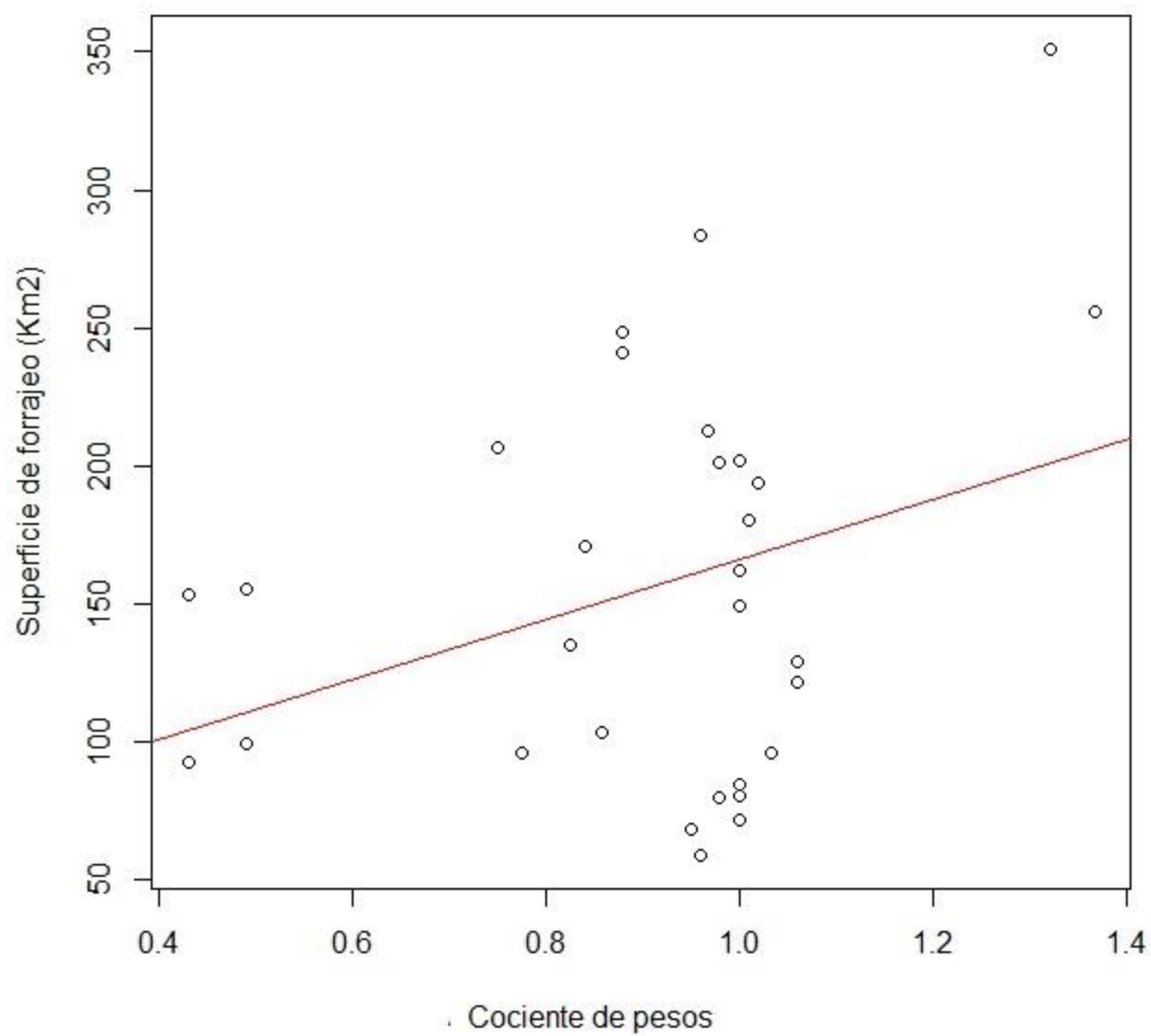


Figura 4.19: Superficie de forrajeo utilizada por los adultos del pingüino de Magallanes en función de la asimetría dentro de la nidada (medida como el cociente de pesos). En rojo se observa la relación entre ambas variables.

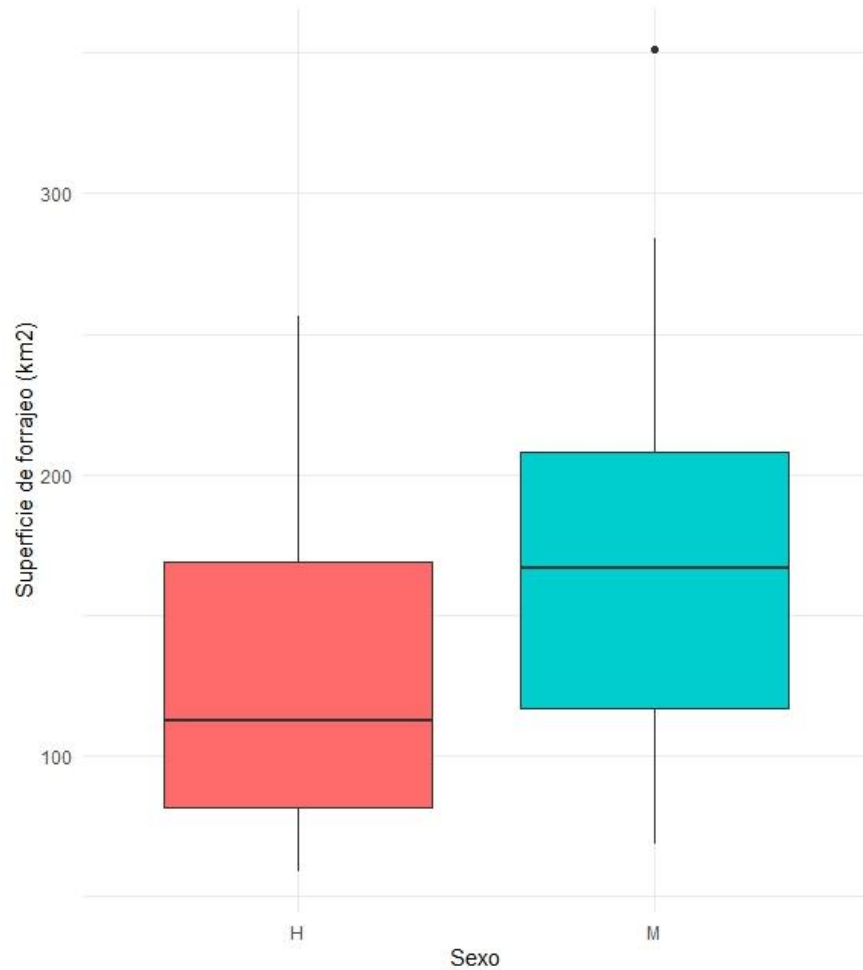


Figura 4.20: Superficie utilizada por los adultos del pingüino de Magallanes en función del sexo de los mismos. Las cajas representan el 50% de los datos, la línea horizontal la mediana y las líneas verticales representan el rango intercuartil de los datos. Los puntos representan los datos que superan el rango intercuartil.

Para la *inversión* en tiempo realizada por los adultos del pingüino de Magallanes dentro de la superficie de forrajeo, se encontró que los modelos más importantes incluyeron a las variables sexo del adulto, CP y la interacción entre el sexo del adulto con el CP (Tabla 4.16). Sin embargo, todas estas variables incluyeron al cero en sus intervalos de confianza (Tabla 4.17).

Tabla 4.16: Selección de Modelos Lineales para la inversión en tiempo dentro de la superficie de forrajeo utilizada en los viajes de forrajeo de adultos del pingüino de Magallanes en nidadas con dos pichones vivos al momento de equipar a los adultos con los dispositivos GPS. Solo se muestran los modelos cuyos $\Delta AICc$ fueron menor a 4.

Modelo	<i>k</i>	$\Delta AICc$	peso	logLik
Nulo	1	0	0.37	-237.637
Sexo	2	0.311	0.31	-236.552
CP	2	2.28	0.118	-237.537
Sexo + CP	3	2.756	0.094	-236.443

Tabla 4.17: Intervalos de confianza de las variables utilizadas para la superficie de forrajeo utilizada en los viajes de forrajeo de adultos del pingüino de Magallanes en nidadas con dos pichones vivos al momento de equipar a los adultos con los dispositivos GPS.

Variable	Estimado	E.E.	L.I.2.5%	L.S.97.5%
Intercepto	23000.203	12303.423	-2664.114	48664.578
CP	21833.701	12313.936	-47520.056	3852.579
Sexo(M)	-923.702	1031.825	-3075.902	1228.583

En la evaluación del tiempo total utilizado en los viajes de forrajeo por los adultos del pingüino de Magallanes se encontró que los modelos más importantes incluyeron a las variables sexo del adulto, temporada bajo estudio y CP (Tabla 4.18). Sin embargo, solamente el sexo del adulto y la temporada fueron las variables que no incluyeron al cero en sus respectivos intervalos de confianza (Tabla 4.19). Durante la temporada 2018 los adultos realizaron viajes de forrajeo más largos que aquellos adultos de las temporadas 2019, 2020 y 2021 (Tabla 4.17 y 4.18, Fig. 4.21). Además, los machos realizaron viajes de forrajeo más largos que las hembras (Tabla 4.17 y 4.18, Fig. 4.22). La asimetría dentro de la nidada no tuvo un efecto significativo en el tiempo del viaje de forrajeo, como así tampoco las interacciones de la asimetría con el sexo del adulto ni con la temporada bajo estudio (Tabla 4.17 y 4.18).

Tabla 4.18: Selección de Modelos Lineales para la inversión en tiempo total de forrajeo utilizada en los viajes de forrajeo de adultos del pingüino de Magallanes en nidadas con dos pichones vivos al momento de equipar a los adultos con los dispositivos GPS. Se muestran los modelos cuyo $\Delta AICc$ fue menor 4.

Modelo	<i>k</i>	$\Delta AICc$	peso	logLik
Sexo + Temporada	3	0	0.246	-171.751
Sexo	2	0.05	0.24	-176.141
Temporada	2	0.94	0.153	-173.799
Sexo + Temporada + CP	4	2.25	0.08	-171.156
Intercepto	2	2.41	0.074	-178.558
Sexo + CP	3	2.53	0.07	-176.04
Temporada + CP	3	2.61	0.067	-173.057

Tabla 4.19: Intervalos de confianza de las variables utilizadas en el tiempo total de los viajes de forrajeo de adultos del pingüino de Magallanes en nidadas con dos pichones vivos al momento de equipar a los adultos con los dispositivos GPS. En negrita se muestran las variables que fueron importantes para el modelo, ya que su intervalo de confianza no incluyó al cero.

Variable	Estimado	E.E.	L.I.2.5%	L.S.97.5%
Intercepto (2018, Sexo(H))	461.16	215.95	286.307	614.618
CP	204.37	185.94	-183.497	592.245
Sexo(M)	84.66	120.923	7.57	336.899
Temporada 2019	-124.81	58.74	-273.13	723.519
Temporada 2020	-99.09	45.21	-5522.7423	-6.571
Temporada 2021	-111.04	78.52	-211.775	-99.861
Intercepto (2019)	139.35	302.07	-490.747	769.448
Temporada 2020	-2483.28	1468.53	-5522.742	-506.571
Temporada 2021	268.85	304.66	-366.671	904.368
Intercepto (2020)	-2343.93	1441.91	-360.001	5660.6868
Temporada 2021	2752.13	1442.61	-257.094	5761.351

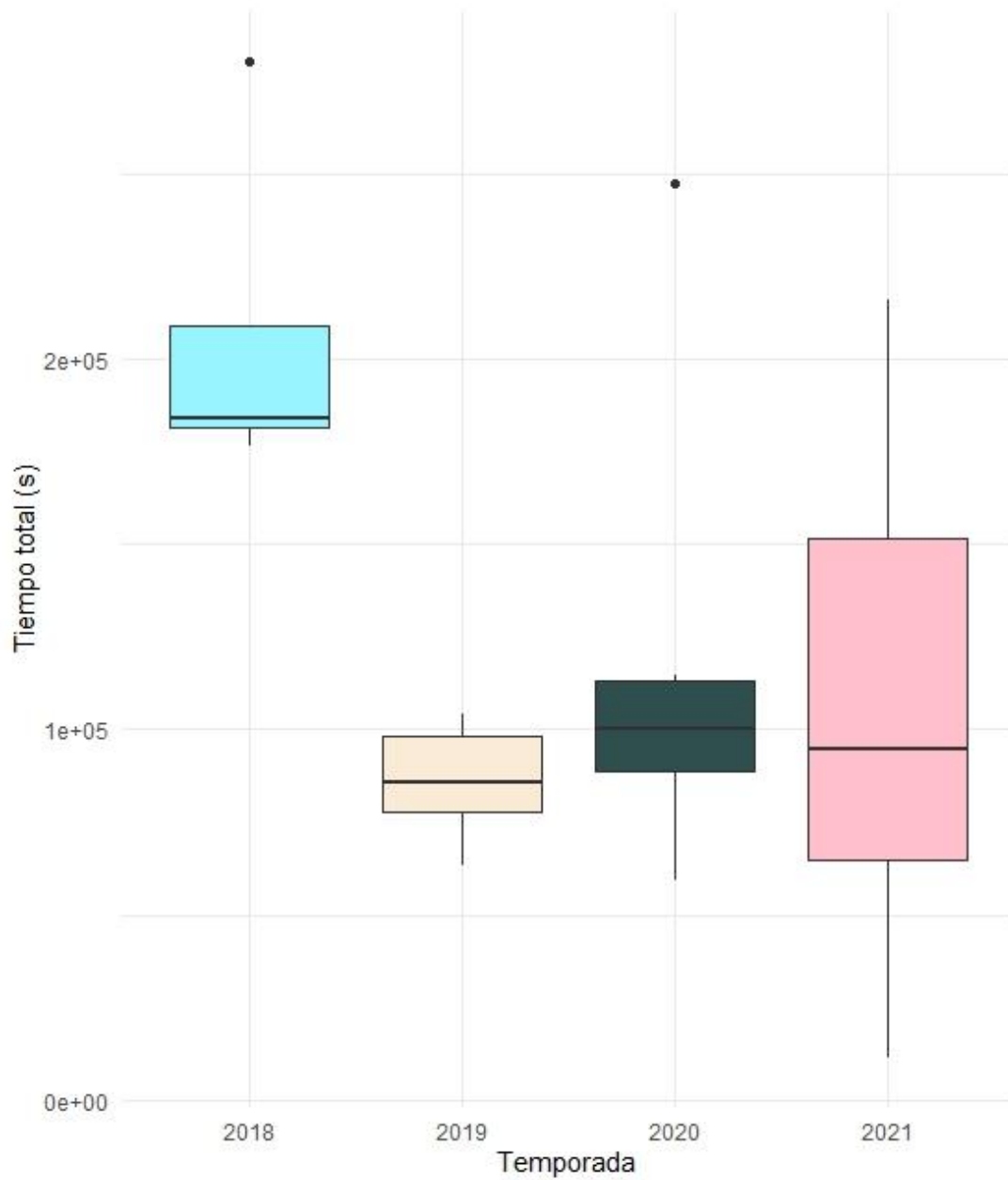


Figura 4.21: Tiempo total utilizado por los adultos del pingüino de Magallanes en sus viajes de forrajeo separado por temporada reproductiva. Las cajas representan el 50% de los datos, la línea horizontal la mediana y las líneas verticales representan el rango intercuartil de los datos. Los puntos representan los datos que superan el rango intercuartil.



Figura 4.22: Tiempo total del viaje de forrajeo de adultos del pingüino de Magallanes para cada sexo. Las cajas representan el 50% de los datos, la línea horizontal la mediana y las líneas verticales representan el rango intercuartil de los datos. Los puntos representan los datos que superan el rango intercuartil.

En la evaluación de la *distancia total* recorrida por los adultos del pingüino de Magallanes se encontró que los modelos más importantes incluyeron a las variables sexo del adulto, temporada bajo estudio y CP (Tabla 4.20). Sin embargo, la única variable que no incluyó al cero en su intervalo de confianza fue la temporada bajo estudio (Tabla 4.21). Los adultos de la temporada 2018 realizaron viajes más largos que los adultos de la temporada 2019, mientras que durante

las temporadas 2020 y 2021 no se observaron diferencias al comprarlas entre sí o entre las temporadas 2018 y 2019 (Tabla 4.20 y 4.21, Fig. 4.23). Por otro lado, tanto la asimetría dentro de la nidada, como el resto de las variables evaluadas, no mostraron relación alguna con la distancia total del viaje de forrajeo (Tabla 4.20 y 4.21).

Tabla 4.20: Selección de Modelos Lineales para la distancia total de forrajeo utilizada en los viajes de forrajeo de adultos del pingüino de Magallanes en nidadas con dos pichones vivos al momento de equipar a los adultos con los dispositivos GPS. Solo se muestran los modelos cuyo $\Delta AICc$ fue menor a 4.

Modelo	<i>k</i>	$\Delta AICc$	peso	logLik
Sexo	2	0	0.182	-26.815
Intercepto	1	0.24	0.162	-28.173
Temporada	2	0.57	0.137	-24.312
Temporada + CP	3	0.61	0.134	-22.756
Sexo + Temporada	3	1.09	0.106	-22.994
Sexo + Temporada + CP	4	1.72	0.077	-21.593
Sexo + CP	3	1.73	0.077	-26.341
CP	2	1.8	0.074	-27.714

Tabla 4.21: Intervalos de confianza de las variables utilizadas en la distancia total de los viajes de forrajeo de adultos del pingüino de Magallanes en nidadas con dos pichones vivos al momento de equipar a los adultos con los dispositivos GPS. En negrita se muestran las variables que fueron importantes para el modelo, ya que su intervalo de confianza no incluyó al cero.

Variable	Estimado	E.E.	L.I.2.5%	L.S.97.5%
Intercepto (2018, Sexo(H))	12.681	0.832	7.95	14.224
CP	-0.483	0.72	-1.878	3.523
Temporada 2019	-1.066	0.397	-3.313	-0.111
Temporada 2020	-0.563	0.374	-39.812	2.178
Temporada 2021	-0.43	0.366	-1.679	4.669
Sexo(M)	0.944	0.886	-0.798	2.715
Intercepto (2019)	11.615	0.694	6.597	15.374
Temporada 2020	0.502	0.331	-40.05	2.618
Temporada 2021	0.636	0.274	-2.829	6.022
Intercepto (2020)	-7.298	10.044	-28.677	13.217
Temporada 2021	20.311	10.047	-0.645	41.269

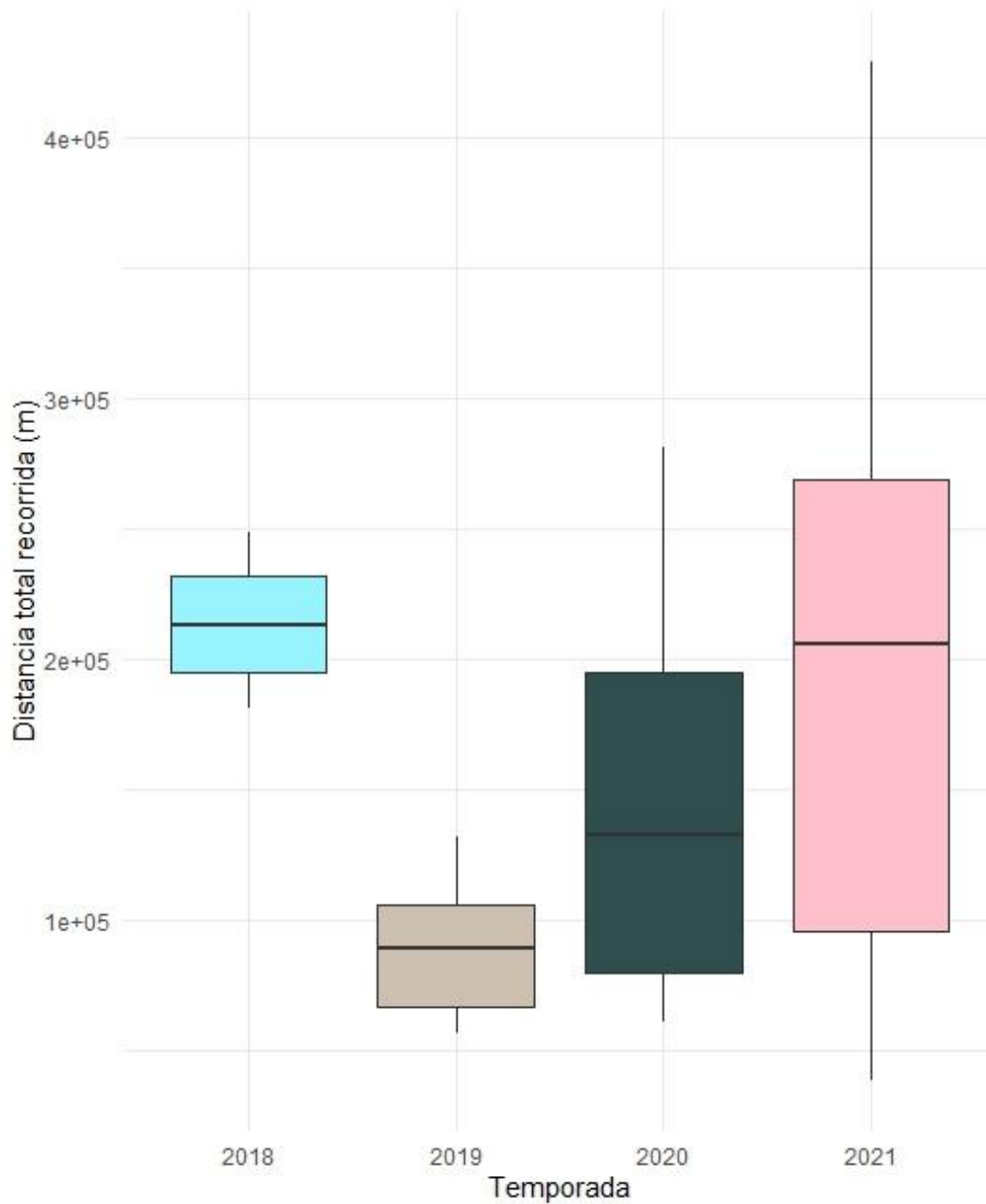


Figura 4.23: Distancia total recorrida por los adultos del pingüino de Magallanes con dos pichones vivos en la nidada, separada por la temporada reproductiva. Las cajas representan el 50% de los datos, la línea horizontal la mediana y las líneas verticales representan el rango intercuartil de los datos. Los puntos representan los datos que superan el rango intercuartil.

4.6 Discusión

Objetivo 1 Ecología de forrajeo del Pingüino de Magallanes en la Isla Quiroga

Si bien existen trabajos al respecto (Boersma y Rebstock 2009, Sciosia *et al.* 2010), en este estudio, por primera vez para la especie, se equipó a una cantidad de adultos por año de estudio tal que permitió realizar una comparación exhaustiva sobre las variables reproductivas y las de forrajeo. Con esto, se pudo encontrar para todas las variables de forrajeo evaluadas, una dependencia con el sexo del adulto a lo largo del periodo de cría de los pichones. Además, se encontró que, para algunos parámetros, los viajes de forrajeo fueron diferentes entre las diferentes temporadas, etapas del periodo de crecimiento de pichones y número de pichones vivos presentes en la nidada.

Las áreas de forrajeo utilizada por los adultos del pingüino de Magallanes en este trabajo concuerdan con las reportadas anteriormente para esta colonia (Sala *et al.* 2012, 4 individuos equipados). Además, también concuerdan la distancia máxima alcanzada como con el tiempo de duración de los viajes (Sala *et al.* 2012).

Para las variables evaluadas durante este trabajo no se han reportado previamente diferencias relacionadas al sexo (Boersma y Rebstock 2009, Sciosia, *et al.* 2010). Sin embargo, en el trabajo aquí presentado, sí se encontró una diferencia sexual en los viajes de forrajeo. Boersma y Rebstock (2009) en Punta Tombo, una colonia al norte de Isla Quiroga, equipando 148 machos y 57 hembras, no encontraron diferencias en ninguna etapa del periodo reproductivo del pingüino de Magallanes entre los sexos, sin embargo, este estudio utilizó aparatos satelitales con antena los cuales pueden afectar notoriamente el desempeño de los pingüinos en el mar (Wilson *et al.* 2004). Por otro lado, Scioscia *et al.* (2010), para una colonia en el extremo sur de la distribución de la especie, no encontró diferencias durante la etapa temprana de cría de pichones, pero sí durante el periodo de incubación, en donde las hembras realizaban viajes más largos que los machos. En el presente trabajo se encontró que los machos realizan viajes más largos, de más

tiempo y utilizan una superficie de forrajeo mayor que las hembras. Una posible explicación a este resultado es que los machos tienen un mayor tamaño corporal que las hembras (siendo un 20% más grandes que las hembras (Gandini *et al.* 1992), por lo que, para los machos, el costo de viajes más largos podría ser menor. Siguiendo con esto, los machos invierten menos tiempo dentro de la superficie de forrajeo que las hembras lo que también puede estar relacionado con el dimorfismo sexual de la especie, ya que los machos podrían capturar presas más grandes (Forero *et al.* 2002) y alimentarse a mayores profundidades (Walker y Boersma 2003, Raya Rey *et al.* 2012). Al capturar mayores presas e invertir menos tiempo por unidad de superficie, podrían utilizar una superficie mayor, indicando una mayor eficiencia y una diferencia de estrategias respecto de las hembras. Sin embargo, una diferencia en los viajes de alimentación entre sexos de una pareja, podría ser una buena estrategia para los pichones. Machos con un mayor tiempo de búsqueda total recorriendo mayores distancias, cargando más comida y hembras haciendo viajes más cortos, pero más frecuentes, podría ser una estrategia óptima donde las hembras sostienen la nidada con un aporte menor pero más continuo y los machos realizan la diferencia proveyendo mayor cantidad de alimento.

La relación negativa entre distancias y duración de forrajeo de los adultos y la cantidad de pichones vivos al momento de la instrumentación de los adultos, coincide, en parte, con lo reportado por Boersma y Stokes (2009). Recorrer una mayor distancia implica una mayor duración del viaje (Boersma *et al.* 2009), al igual que recorrer mayor superficie o invertir más tiempo en un parche de forrajeo, lo que lleva a un mayor tiempo entre comidas para los pichones, aumentando así el riesgo de inanición (Davoren y Montevecchi 2003). Es posible que en nidadas de dos pichones ese tiempo de espera entre comidas debiera ser menor, pues la demanda total de ambos pichones es mayor que en las nidadas de un solo pichón. Pichones sin hermanos dentro de la nidada crecen a mayores tasas y alcanzan mayor peso que aquellos en nidadas con un hermano, sugiriendo que el alimento es limitante dentro de la nidada (Boersma 1990).

En los viajes de forrajeo durante la etapa media de cría de los pichones, es decir, con pichones de aproximadamente 20 días de edad, los adultos alcanzaron mayores distancias y recorrieron más distancias. Resultados similares fueron encontrados para la misma especie, pero en otras colonias (Boersma y Rebstock 2009, Scioscia *et al.* 2010). Los pichones de la etapa más tardía, al ser más grandes tienen mayor resistencia a la inanición (Boersma 1990). Por otro lado, durante la etapa tardía los pichones tienen una mayor demanda de alimento debido al mayor tamaño y a la energía requerida para la muda (Boersma *et al.* 1990, Culik *et al.* 1990, Wilson y Wilson 1990, Walker y Boersma 2003), pero una mayor capacidad de espaciar su alimentación por su alta capacidad de almacenar reservas.

Las zonas de forrajeo de los pingüinos de Magallanes están altamente relacionadas a la presencia de frentes oceánicos (Boersma *et al.* 2009). Por lo que las variaciones interanuales en los viajes de forrajeo podrían reflejar variaciones en las condiciones ambientales. Durante la temporada 2020 los machos utilizaron zonas de forrajeo más cercanas a la colonia. Además, esta temporada fue la de mayor éxito reproductivo durante este trabajo (Capítulo 2) y la de mayor frecuencia de alimentación de los pichones (Capítulo 3). Esto indicaría una mayor presencia de presas cercanas a la colonia (Boersma *et al.* 2009). Por otro lado, durante la temporada 2018, los machos utilizaron mayor tiempo en los viajes de forrajeo coincidiendo con la temporada de éxito reproductivo intermedio (Capítulo 2) sugiriendo que tuvieron que realizar un mayor esfuerzo para conseguir el alimento para los pichones dentro de la nidada. En el 2019, fue un año tan malo que muy pocos pichones quedaron vivos, por lo que la demanda de la colonia fue muy baja y finalmente los pocos pichones que sobrevivieron pudieron ser alimentados correctamente con viajes de alimentación similares a los otros años de mayor demanda de la colonia (baja competencia intraespecífica).

Objetivo 2: Efecto de la asincronía de los pichones sobre los viajes de forrajeo

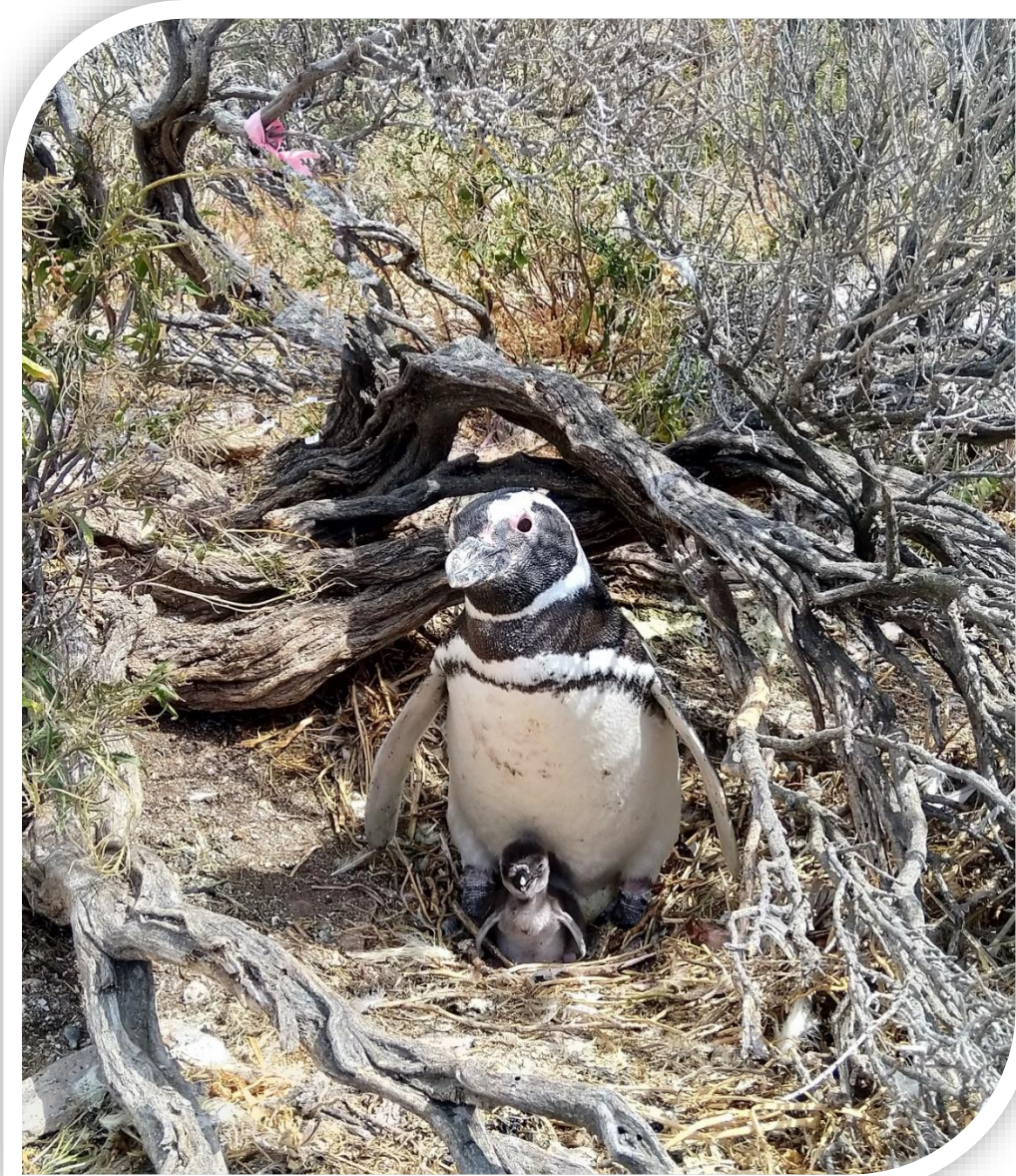
En este trabajo se encontró que la asimetría de la nidada al momento de equipar a los individuos adultos, tiene un efecto en el forrajeo de los adultos solamente en la superficie de forrajeo utilizada. Por otro lado, comparando dentro del grupo de nidadas con dos pichones, se encontró una dependencia de los viajes de forrajeo con el sexo del adulto y con la temporada bajo estudio.

Los adultos de nidadas con segundos pichones más grandes exploraron superficies de forrajeo más grandes, lo que indicaría un potencial mayor de inversión a la hora de buscar alimento (Boersma *et al.* 2009), sin embargo, no se encontraron otras variables, como distancia y tiempo total, por lo que la evidencia es contradictoria en este sentido. Contrariamente a esto, Ferrer *et al.* (2013) encontró que los adultos con nidadas con una mayor simetría, es decir, con pichones de tamaño más similar invirtieron más en las nidadas. Ferrer *et al.* (2013) sugiere que estos adultos invirtieron más recursos en la reproducción a costas de su propio estado nutricional. La información obtenida en este trabajo no es suficiente para concluir algún tipo de esfuerzo diferencial en los adultos de nidadas con diferentes niveles de asimetría.

Los adultos del pingüino de Magallanes al forrajear en zonas de alta productividad son indicadores de la calidad ambiental de los océanos (Boersma 2008). Además, las variables evaluadas, parece ser un rasgo altamente variable entre colonias, por lo que es necesario comprenderlo en detalle entre las colonias y entre diferentes escenarios ambientales para la misma colonia (i.e. disponibilidad de alimento). En el actual trabajo, estudiando cuatro temporadas consecutivas y con 94 dispositivos de los que efectivamente se recuperaron datos, se logró estudiar, por primera vez para la especie, cómo los conflictos intranidada interfieren en los viajes de forrajeo durante la época reproductiva del pingüino de Magallanes. La cantidad de pichones impacta en los viajes de alimentación realizados por los padres. Además, machos y hembras realizan diferentes tipos de viaje, lo que se refleja en el alimento recibido por los pichones y puede estar determinando una efectiva estrategia de alimentación de los mismos a

través de diferencias en sus viajes de alimentación. Este trabajo sugiere que, si bien los machos y hembras podrían tener estrategias de forrajeo diferentes, se complementarían al maximizar la eficiencia en la alimentación de la nidada. Las hembras podrían realizar viajes de menor duración y distancia pudiendo llevar menor cantidad de comida, pero más rápido, lo que evitaría la inanición de los pichones, mientras que los machos podrían realizar viajes más largos por lo que entregarían mayor cantidad de alimento a los pichones para su crecimiento y marcando la diferencia en el peso final alcanzado a la independencia de los mismos.

Capítulo 5. Consideraciones finales



Pichón debajo de su parental (hembra) del pingüino de Magallanes dentro de una nidada que fue manipulada i.e. con translocación de pichones.

Los objetivos primordiales de esta tesis se centraron en analizar detenidamente los efectos que distintas asimetrías al inicio de la nidada pueden tener en la crianza de pichones del pingüino de Magallanes, así como en la resolución de conflictos dentro de la familia. Este estudio se enfocó en identificar las causas subyacentes y las ramificaciones que estas asimetrías iniciales pueden tener en aspectos cruciales como el crecimiento, la mortalidad y la alimentación de los pichones. Este último punto se realizó a través de la meticulosa toma de medidas diarias de peso en los pichones durante tres etapas clave de su crecimiento. De esta manera pudimos profundizar en la comprensión de cómo se distribuye el alimento dentro de la nidada en relación con las asimetrías presentes, y cómo esta distribución varía a lo largo del período de crianza de los pichones. Finalmente, dentro del contexto más amplio de los conflictos intrafamiliares, se analizaron las características de los viajes de forrajeo de los padres (hembras y machos) en dos etapas de la crianza de los pichones. Así, se buscó establecer si estos viajes estaban influenciados por las asimetrías dentro de la nidada. Este enfoque multidimensional permitió una comprensión más completa y detallada de la dinámica familiar y del impacto que las asimetrías iniciales pueden tener en el crecimiento de los pichones.

Para abordar esta problemática, se diseñó y llevó a cabo un experimento de cría cruzada. Este experimento abarcó la generación de nidadas tanto simétricas como asimétricas, e incluso se crearon condiciones de asimetría que superaron las observadas naturalmente en la colonia de estudio. El propósito principal fue obtener una representación exhaustiva de las variadas formas de asimetrías intranidada que podrían surgir en la colonia. Este enfoque experimental permitió disociar los posibles efectos parentales de los padres biológicos durante el proceso de cría de los pichones, al tiempo que se mantuvo un control sobre el grado de la asimetría presente en cada nidada. Vale destacar que la ausencia de diferencias en el éxito reproductivo entre los nidos manipulados y los controles constituye un hallazgo fundamental. Este resultado indica que la práctica de la cría cruzada no interfirió de manera negativa en el proceso de crianza de los pichones, lo que aporta una sólida base de confianza en los datos obtenidos.

En cuanto al éxito reproductivo durante las cuatro temporadas bajo estudio, se observó una notable variabilidad de un año a otro. Destaca el hecho de que una de las temporadas examinadas exhibió el nivel histórico más bajo de éxito reproductivo, seguida inmediatamente por una temporada que ostentó el máximo éxito reproductivo durante este trabajo. Esta oscilación en los parámetros reproductivos parece estar más estrechamente ligada a las condiciones oceánicas que a la presión de depredación (la colonia carece de depredadores terrestres permanentes dado que es una isla, y la población de gaviotas cocineras se mantuvo estable a lo largo de todos los años del estudio). Además, se descartan las condiciones climáticas extremas como factor determinante, ya que no se registraron eventos de gran magnitud como fuertes lluvias u olas de calor durante los distintos períodos de estudio. Esta fluctuación en el éxito reproductivo pone de relieve la complejidad de los factores oceánicos que influyen en la disponibilidad de alimento durante la temporada reproductiva y su efecto en las dinámicas intrafamiliares. Es por estos resultados que en esta tesis se tomó el año de estudio como un reflejo de condiciones oceanográficas que determinan la disponibilidad y abundancia de alimento. La variabilidad en la asimetría natural dentro de las nidadas es evidente a lo largo de diferentes temporadas reproductivas. Este fenómeno de asimetría inicial está influenciado por varios factores, incluyendo el dimorfismo en el volumen de los huevos, la asincronía de eclosión y las temporadas en estudio. Se ha observado que, durante temporadas con una menor disponibilidad de alimento, es más probable encontrar nidadas con una eclosión asincrónica. Este patrón sugiere que la asincronía, la asimetría y la calidad o cantidad de alimento disponible pueden interactuar de manera compleja para optimizar el éxito reproductivo en cada temporada. Por ejemplo, en años con una baja disponibilidad de alimento, es menos probable que uno de los padres comience a alimentar al primer pichón antes de que nazca el segundo, en comparación con temporadas en las que el alimento es más abundante, cuando es más probable que el primer pichón reciba alimento poco después de nacer. Por lo tanto, en temporadas con una alta disponibilidad de alimento, aunque la asimetría inicial pueda ser más pronunciada, esta puede

ser compensada por el hecho de que el segundo huevo, generalmente de mayor tamaño en hembras con una mejor condición física (Barrionuevo 2015), podría contrarrestar esta desigualdad. Esto concuerda con Marchisio *et al.* (2021), en donde encontraron que los segundos pichones tenían mayores probabilidades de éxito cuando el volumen del segundo huevo era mayor. Este último factor es importante en el establecimiento de la asimetría inicial, ya que el volumen de los huevos se relaciona directamente con el tamaño y peso de los pichones al nacimiento.

Uno de los aspectos clave que destacan en los resultados obtenidos es la estrecha relación entre la asimetría inicial y la asimetría que persiste a lo largo de toda la temporada reproductiva, manifestándose en el crecimiento de los pichones, la cantidad de alimento que reciben y su mortalidad. Esta conexión subraya el papel determinante de la asimetría inicial en la configuración de las asimetrías de tamaño entre los pichones durante todo el período de crianza. Los hallazgos reportados tienen sentido en el contexto de reducción de nidada. Cuando el recurso alimentario es escaso, como se observó durante la temporada 2018, la desventaja generada por la asimetría conduce a una muerte temprana del pichón más pequeño. Esto permite a los padres optimizar los recursos disponibles, centrando sus esfuerzos en la crianza de un solo pichón en condiciones óptimas en lugar de dividir los recursos entre dos crías con una condición subóptima. Esto fue respaldado, al encontrar que los padres de nidadas más simétricas (durante temporadas de baja disponibilidad de alimento) tuvieron una mayor frecuencia en la entrega de alimento, pero que no fue reflejado en la ganancia de peso de los pichones. En contraste, en temporadas de abundancia excesiva de recursos, como se evidenció en 2020, la asimetría inicial, si bien puede estar acentuada por la alimentación del primer pichón antes del nacimiento del segundo, podría ser compensada por el mayor dimorfismo en el volumen de los huevos hallado en años buenos. Esto sumado a la mayor abundancia de alimento, puede conferir una ventaja al segundo pichón. Al ser más similares en tamaño, se reduce el riesgo de que el pichón más

grande monopolice el alimento, lo que resulta en un reparto más equitativo del alimento entre ambos pichones.

En lo que respecta al papel de la intervención parental, sería razonable suponer que los padres podrían corregir fácilmente la asimetría entre los hermanos al inicio de la temporada, considerando el bajo peso inicial de los pichones. Sin embargo, esto no fue observado en nuestra investigación. Este hecho sugiere que, en lugar de una intervención activa por parte de los padres, es más probable que la dinámica de competencia entre los hermanos sea el factor determinante en el desarrollo de los pichones dentro de la nidada.

Es interesante destacar que se observó una mayor ganancia de peso en el segundo pichón cuando este alcanzaba un peso similar al de su hermano. Este fenómeno sugiere una menor monopolización de recursos por parte del primer pichón, lo que respalda la idea de que la competencia intrafamiliar juega un papel crucial en el destino de los pichones dentro de la nidada.

En lo referente a la evaluación de los viajes de forrajeo, la cantidad de viajes evaluados, que consistió en un total de 94 viajes, de los cuales se logró establecer una asimetría inicial en 47 casos, nos brindó una oportunidad única para observar diferencias entre sexos que hasta ahora no habían sido reportadas. Esta considerable cantidad de viajes evaluados nos permitió detectar matices en los viajes de forrajeo de los pingüinos de Magallanes, evidenciando que, aunque ambos sexos utilizan áreas similares para buscar alimento, las características específicas de sus viajes muestran variaciones distintivas.

En relación con la asimetría dentro de la nidada, no se observaron cambios significativos en la demanda de alimento que pudieran vincularse con modificaciones en los patrones de viaje de forrajeo de los pingüinos de Magallanes. Esto contribuye a fortalecer las conclusiones previas que sugieren una intervención parental limitada o nula en la resolución de conflictos entre hermanos. De acuerdo a nuestros resultados, si bien la competencia entre hermanos es un factor importante en cómo se distribuye el alimento dentro de la nidada, también los padres pueden

influir no solo en la cantidad de alimento que recibe cada pichón, sino también en la frecuencia con la que es alimentado. Ya sea mediante sus viajes de forrajeo e incluso mediante un favoritismo parental. Por otro lado, sí se encontraron correlaciones con respecto a la cantidad de pichones vivos dentro de la nidada, fue clave la cantidad de pichones en la inversión realizada por parte de los padres en los viajes.

Por otra parte, al analizar las diferencias entre temporadas reproductivas, destaca particularmente la temporada con el mayor éxito reproductivo, posiblemente con una mayor disponibilidad y abundancia de alimento. En contraste, al evaluar lo ocurrido dentro de la nidada, como el crecimiento y la mortalidad de los pichones, la temporada que se distingue es aquella con un éxito reproductivo intermedio o bajo. Este contraste sugiere que, independientemente de la disponibilidad de alimento en una zona específica, los individuos tienden a realizar viajes de forrajeo hacia las mismas áreas en todas las temporadas. Durante la temporada de exceso de alimento, se observó que los individuos llenaron sus reservas de alimento de manera más rápida y en ubicaciones más cercanas en comparación con el resto de las temporadas. Este comportamiento indica una cierta fidelidad a las áreas de forrajeo habituales, incluso cuando las condiciones alimenticias varían entre temporadas.

En relación con las diferencias sexuales encontradas, estas podrían estar asociadas a distintas estrategias reproductivas adoptadas por cada sexo. Se observa que las hembras realizan viajes de forrajeo más cortos y cercanos. Esto, junto con su menor capacidad de almacenamiento de alimento debido a su tamaño más reducido, podría resultar en una entrega de alimento en cantidades más limitadas, pero con mayor frecuencia. Por otro lado, los machos tienden a realizar viajes más largos y distantes. Gracias a su mayor tamaño y, consecuentemente, su capacidad de almacenamiento de alimento más amplia, estos pueden proporcionar mayores cantidades de alimento, aunque con una frecuencia menor. Este patrón de comportamiento coincide con lo informado por Ciancio *et al.* (2018), quienes señalaron para la misma especie, que la dieta de los

pichones se asemeja más a la de los machos que a la de las hembras. Esta observación podría indicar cómo estas estrategias reproductivas se complementan entre sí. Las hembras podrían mantener la supervivencia de la nidada con suministros más limitados, pero más frecuentes, hasta que llega el macho con cantidades suficientes de alimento para favorecer el crecimiento de los pichones dentro del nido. Este equilibrio entre las estrategias de forrajeo de ambos sexos contribuye a la supervivencia y el desarrollo exitoso de los pichones del pingüino de Magallanes. Esta tesis resalta la intrincada red de interacciones que caracteriza a la dinámica familiar del pingüino de Magallanes. En particular, se enfoca en cómo la asimetría inicial, determinada por los padres, influye en el desarrollo de los pichones en respuesta a diversas condiciones ambientales a lo largo del período de crianza. Además, subraya la importancia de comprender tanto las dinámicas competitivas entre los hermanos como los elementos de cooperación que emergen en el proceso de crianza. Esta investigación también muestra la relevancia de analizar estos patrones de interacción en el marco más amplio de la ecología de la especie, considerando su adaptación a diferentes escenarios ambientales y las implicaciones que esto tiene para su supervivencia y reproducción. Este enfoque experimental y multidimensional proporciona una visión más completa de la compleja ecología reproductiva de los pingüinos de Magallanes y su papel en los ecosistemas marinos.

Literatura citada



Pareja de adultos del pingüino de Magallanes en la entrada del nido.

- Agnew D.J. y Kerry K.R. (1995). Sexual dimorphism in penguins. En: The penguins: ecology and management. (Dann P., Norman I. y Reilly P., eds.). Surrey Beatty & Sons, Chipping Norton, N.S.W., *Australia*. pp. 299–318.
- Amundsen, T., y Slagsvold, T. (1991). Asynchronous hatching in the pied flycatcher: an experiment. *Ecology*, 72(3), 797-804.
- Arnold, T. W., Rohwer, F. C., y Armstrong, T. (1987). Egg viability, nest predation, and the adaptive significance of clutch size in prairie ducks. *The American Naturalist*, 130(5), 643-653.
- Arnould, J. P., Briggs, D. R., Croxall, J. P., Prince, P. A., y Wood, A. G. (1996). The foraging behaviour and energetics of wandering albatrosses brooding chicks. *Antarctic Science*, 8(3), 229-236.
- Barrionuevo, M. (2015) “Inversión parental en el Pingüino de Magallanes (*Spheniscus magellanicus*): asincronía de eclosión, causas próximas y últimas”. Tesis doctoral; *Universidad de Buenos Aires*.
- Barrionuevo, M., y Frere, E. (2016). Egg temperature and initial brood patch area determine hatching asynchrony in Magellanic penguin *Spheniscus magellanicus*. *Journal of Avian Biology*, 47(1), 16-25.
- Barrionuevo, M., y Frere, E. (2017). An experimental approach to the brood reduction hypothesis in Magellanic penguins. *Journal of Avian Biology*, 48(8), 1077-1086.
- Barrionuevo, M., Ciancio, J., Marchisio, N., y Frere, E. (2018). Parental body condition and high energy value of fish determine nestling success in Magellanic penguin (*Spheniscus magellanicus*). *Marine Biology*, 165(6), 105.

- Barrionuevo, M., Ciancio, J., Steinfurth, A., y Frere, E. (2020). Geolocation and stable isotopes indicate habitat segregation between sexes in Magellanic penguins during the winter dispersion. *Journal of Avian Biology*, 51(2).
- Beauplet, G., Dubroca, L., Guinet, C., Cherel, Y., Dabin, W., Gagne, C., y Hindell, M. (2004). Foraging ecology of subantarctic fur seals *Arctocephalus tropicalis* breeding on Amsterdam Island: seasonal changes in relation to maternal characteristics and pup growth. *Marine Ecology Progress Series*, 25(273), 211-225.
- Beissinger, S. R., y Waltman, J. R. (1991). Extraordinary clutch size and hatching asynchrony of a neotropical parrot. *The Auk*, 108(4), 863-871.
- Bertram, D. F., Kaiser, G. W., y Ydenberg, R. C. (1991). Patterns in the provisioning and growth of nestling rhinoceros auklets. *The Auk*, 108(4), 842-852.
- Bijleveld, A. I., y Mullers, R. H. (2009). Reproductive effort in biparental care: an experimental study in long-lived Cape gannets. *Behavioral Ecology*, 20(4), 736-744.
- Blanco, D. E., Yorio, P., y Boersma, P. D. (1996). Feeding behavior, size asymmetry, and food distribution in Magellanic penguin (*Spheniscus magellanicus*) chicks. *The Auk*, 113(2), 496-498.
- Boersma P.D. (1990). Asynchronous hatching and food allocation in the Magellanic Penguin (*Spheniscus magellanicus*). *Acta XX Congressus Internationalis Ornithologici* 2:961–973
- Boersma P.D., Stokes D.L. y Yorio P.M. (1990). Reproductive variability and historical change of Magellanic Penguins (*Spheniscus magellanicus*) at Punta Tombo, Argentina. *Penguin Biology*. (Davis L. y Darby J., eds.). Academic Press, San Diego, California. pp. 15–43.
- Boersma, P. D., y Stokes, D. L. (1995). Mortality patterns, hatching asynchrony, and size asymmetry in Magellanic Penguin (*Spheniscus magellanicus*) chicks. *The Penguins: Ecology and Management*. Dann P., Norman I. y Reilly P., (eds.). Surrey Beatty and Sons, Chipping Norton, NSW, Australia, pp. 3-25.
- Boersma P. D. (2008). Penguins as marine sentinels. *BioScience* 35(58): 597–607.

- Boersma P.D. y Rebstock G.A. (2009). Foraging distance affects reproductive success in Magellanic Penguins. *Marine Ecology. Progress Series* 389(375):263–275.
- Boersma, P. D., Rebstock, G. A., Frere, E., y Moore, S. E. (2009). Following the fish: penguins and productivity in the South Atlantic. *Ecological Monographs*, 79(1), 59-76.
- Boersma, P. D., y Rebstock, G. A. (2010). Calculating egg volume when shape differs: when are equations appropriate? *Journal of Field Ornithology*, 81(4), 442-448.
- Boersma, P. D., y Rebstock, G. A. (2014). Climate change increases reproductive failure in Magellanic penguins. *Plos One*, 9(1), e85602.
- Bogetti, G. R. (2009) Relevamiento turístico de la comarca atlántica del río Deseado. En: *Ediciones Independientes*. Lopes, M.(Ed), pp. 115
- Boswall J. y MacIver D. (1975). The Magellanic Penguin (*Spheniscus magellanicus*). *The Biology of Penguins* 271–305.
- Brockelman, W. Y. (1975). Competition, the fitness of offspring, and optimal clutch size. *The American Naturalist*, 109(970), 677-699.
- Brooks, Mollie E., et al. (2017) glmmTMB balances speed and flexibility among packages for zero-inflated generalized linear mixed modeling. *The R Journal* 9(2): 378-400.
- Bryant, D. M. (1988). Energy expenditure and body mass changes as measures of reproductive costs in birds. *Functional Ecology*, 10(23)23-34.
- Cadiou, B., y Monnat, J. Y. (1996). Parental attendance and squatting in the kittiwake (*Rissa tridactyla*) during the rearing period. *Bird Study*, 43(2), 164-171.
- Calenge, C. (2011). Home range estimation in R: the adehabitatHR package. *Office national de la classe et de la faune sauvage: Saint Benoist, Auffargis, France*.
- Charnov, E. L., y J. R. Krebs (1974). On clutch size and fitness. *Ibis* 116:217-219.

- Charnov, E. L. (1976). Optimal foraging, the marginal value theorem. *Theoretical Population Biology*, 9(2), 129-136.
- Chaurand, T., y Weimerskirch, H. (1994). Incubation routine, body mass regulation and egg neglect in the blue petrel (*Halobaena caerulea*). *Ibis*, 136(3), 285-290.
- Chiaradia, A. F., y Kerry, K. R. (1999). Daily nest attendance and breeding performance in the little penguin (*Eudyptula minor*) at Phillip Island, Australia. *Marine Ornithology*, 27, 13-20.
- Christians, J. K. (2002). Avian egg size: variation within species and inflexibility within individuals. *Biological Reviews*, 77(1), 1-26.
- Ciancio, J. E., Yorio, P., Wilson, R., y Frere, E. (2018). Food provisioning in Magellanic penguins as inferred from stable isotope ratios. *Rapid Communications in Mass Spectrometry*, 32(6), 489-494.
- Ciancio, J. E., Yorio, P., Buratti, C., Colombo, G. Á., y Frere, E. (2021). Isotopic niche plasticity in a marine top predator as indicator of a large marine ecosystem food web status. *Ecological Indicators*, 126, 107687.
- Clark, A. B., y Wilson, D. S. (1981). Avian breeding adaptations: hatching asynchrony, brood reduction, and nest failure. *The Quarterly Review of Biology*, 56(3), 253-277.
- Clutton-Brock T.H. (1991). The evolution of parental care. *Princeton University Press*, Princeton, New Jersey.
- Cotton, P. A., Wright, J., y Kacelnik, A. (1999). Chick begging strategies in relation to brood hierarchies and hatching asynchrony. *The American Naturalist*, 153(4), 412-420.
- Coulson, J. C., y Johnson, M. P. (1993). The attendance and absence of adult Kittiwakes (*Rissa tridactyla*) from the nest site during the chick stage. *Ibis*, 135(4), 372-378.
- Crawley, M. J. (2012). *The R book*. John Wiley & Sons.

- Croxall, J. P. (1992). Southern Ocean environmental changes: effects on seabird, seal and whale populations. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences*, 338(1285), 319-328.
- Croxall, J. P., Reid, K., y Prince, P. A. (1999). Diet, provisioning and productivity responses of marine predators to differences in availability of Antarctic krill. *Marine Ecology Progress Series*, 177, 115-131.
- Cury, P. M., Boyd, I. L., Bonhommeau, S., Anker-Nilssen, T., Crawford, R. J., Furness, R. W., ... y Sydeman, W. J. (2011). Global seabird response to forage fish depletion one third for the birds. *Science*, 334(6063), 1703-1706.
- Culik, B., Woakes, A. J., Adelung, D., Wilson, R. P., Coria, N. R., y Spairani, H. J. (1990). Energy requirements of Adélie penguin (*Pygoscelis adeliae*) chicks. *Journal of Comparative Physiology B*, 160(1), 61-70.
- Daan, S., Dijkstra, C., y Tinbergen, J. M. (1990). Family planning in the kestrel (*Falco tinnunculus*): the ultimate control of covariation of laying date and clutch size. *Behaviour*, 114(1-4), 83-116.
- Daan, S., Deerenberg, C., y Dijkstra, C. (1996). Increased daily work precipitates natural death in the kestrel. *Journal of Animal Ecology*, 539-544.
- Davis, L. S., y McCaffrey, F. T. (1986). Survival analysis of eggs and chicks of Adélie penguins (*Pygoscelis adeliae*). *The Auk*, 103(2), 379-388.
- Davis, L. S., y McCaffrey, F. T. (1989). Recognition and parental investment in Adélie penguins. *Emu*, 89(3), 155-158.
- Davoren, G. K., y Montevecchi, W. A. (2003). Signals from seabirds indicate changing biology of capelin stocks. *Marine Ecology Progress Series*, 258, 253-261.
- Dickins, D. W. (2021). "Punishing" pecks and "siblicidal" pecks in kittiwake (*Rissa tridactyla*) chicks. *Learning and Motivation*, 73, 101695.

- Dodino, S., Lois, N. A., Riccialdelli, L., Polito, M. J., Pütz, K., & Raya Rey, A. (2021). Sex-specific spatial use of the winter foraging areas by Magellanic penguins and assessment of potential conflicts with fisheries during winter dispersal. *Plos One*, 16(8).
- Drent, R. H., y Daan, S. (1980). The prudent parent: energetic adjustments in avian breeding 1. *Ardea*, 55(1–2), 225-252.
- Drummond, H., González, E., y Osorno, J. L. (1986). Parent-offspring cooperation in the blue-footed booby (*Sula nebouxii*): social roles in infanticidal brood reduction. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 19, 365-372.
- Dunlop, E. (1910). On incubation. *British Birds*, 4, 137-145.
- DuRant, S. E., Hopkins, W. A., Hepp, G. R. y Walters, J. R. (2013). Ecological, evolutionary, and conservation implications of incubation temperature dependent phenotypes in birds. *Biological Reviews*, 88(2), 499-509.
- Entringer Jr, H., Udrizar Sauthier, D.E., Vanstreels, R.E.T., Armani, A.P., Srbek-Araujo, A.N., D'Agostino R.L., Blanco, G. (2023). Magellanic penguins as a keystone species in Patagonian coastal systems. 11th *Penguin Conference*, Viña del Mar, Chile.
- Ferrer, M., Belliure, J., Vinuela, J., y Martin, B. (2013). Parental physiological condition and reproductive success in chinstrap penguins (*Pygoscelis antarctica*). *Polar Biology*, 36, 529-535.
- Forbes, M. R., y Ankney, C. D. (1987). Hatching asynchrony and food allocation within broods of Pied-billed Grebes, *Podilymbus podiceps*. *Canadian Journal of Zoology*, 65(12), 2872-2877.
- Forbes, L. S. (1990). Insurance offspring and the evolution of avian clutch size. *Journal of Theoretical Biology*, 147(3), 345-359.
- Forero, M. G., Hobson, K. A., Bortolotti, G. R., Donázar, J. A., Bertellotti, M., y Blanco, G. (2002). Food resource utilisation by the Magellanic penguin evaluated through stable-isotope analysis: segregation by sex and age and influence on offspring quality. *Marine Ecology Progress Series*, 234, 289-299.

- Frere E., Gandini P. y Boersma P.D. (1992). Effects of nest type and location on reproductive success of the Magellanic Penguin *Spheniscus magellanicus*. *Marine Ornithology* 20:1–6.
- Frere E. (1993). Ecología reproductiva del pingüino de Magallanes (*Spheniscus magellanicus*) en la colonia de Cabo Vírgenes. Tesis Doctoral, *Universidad de Buenos Aires*.
- Frere E., Gandini P. y Boersma P.D. (1996). Aspectos particulares de la biología de reproducción y tendencia poblacional del Pingüino de Magallanes (*Spheniscus magellanicus*) en la colonia de Cabo Vírgenes, Santa Cruz, Argentina. *El Hornero* 14:50–59.
- Frere E., Gandini P. y Boersma P.D. (1998). The breeding ecology of Magellanic Penguins at Cabo Virgenes, Argentina: What factors determine reproductive success? *Colonial Waterbirds* 21:205–210.
- Furness R.W. (1983). Variations in size and growth of Great Skua *Catharacta skua* chicks in relation to adult age, hatching date, egg volume, brood size and hatching sequence. *Journal of Zoology* 199:101–116.
- Gandini P., Frere E. y Holik T. (1992). Implicancias de las diferencias en el tamaño corporal entre colonias para el uso de medidas morfométricas como método de sexado en *Spheniscus magellanicus*. *El Hornero* 13:211–213.
- Garcia-Borboroglu, P., Pozzi, L. M., Parma, A. M., Dell'Arciprete, P., y Yorio, P. (2022). Population distribution shifts of Magellanic Penguins in northern Patagonia, Argentina: Implications for conservation and management strategies. *Ocean & Coastal Management*, 226, 106259.
- Gaston, A. J., y Nettleship, D. N. (1982). Factors determining seasonal changes in attendance at colonies of the Thick-billed Murre (*Uria lomvia*). *The Auk*, 99(3), 468-473.
- Gil, D. (2003). Golden eggs: maternal manipulation of offspring phenotype by egg androgen in birds. *Ardeola*, 50(2), 281-294.
- Giudici, P. I., Quintana, F., y Svagelj, W. S. (2017). The role of hatching asynchrony in a seabird species exhibiting obligate brood reduction. *Waterbirds*, 40(3), 221-232.

- Glasse, B., y Forbes, S. (2002). Begging and asymmetric nestling competition. In *The evolution of begging: competition, cooperation and communication* (pp. 269-281). Dordrecht: Springer Netherlands.
- Godfray, H. C. J. (1991). Signalling of need by offspring to their parents. *Nature*, 352(6333), 328-330.
- Godfray, H. C. J., y Parker, G. A. (1991). Clutch size, fecundity and parent-offspring conflict. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences*, 332(1262), 67-79.
- Golet, G. H., y Irons, D. B. (1999). Raising young reduces body condition and fat stores in black-legged kittiwakes. *Oecologia*, 120, 530-538.
- Grueber, C. E., Nakagawa, S., Laws, R. J., y Jamieson, I. G. (2011). Multimodel inference in ecology and evolution: challenges and solutions. *Journal of Evolutionary Biology*, 24(4), 699-711.
- Guinet, C., Koudil, M., Bost, C. A., Durbec, J. P., Georges, J. Y., Mouchot, M. C., y Jouventin, P. (1997). Foraging behaviour of satellite-tracked king penguins in relation to sea-surface temperatures obtained by satellite telemetry at Crozet Archipelago, a study during three austral summers. *Marine Ecology Progress Series*, 150, 11-20.
- Hamer, K. C., Schreiber, E. A., y Burger, J. (2001). Breeding biology, life histories, and life history-environment interactions in seabirds. *Biology of Marine Birds*, 45, 217-261.
- Hamer, K. C., Monaghan, P., Uttley, J. D., Walton, P., y Burns, M. D. (1993). The influence of food supply on the breeding ecology of kittiwakes (*Rissa tridactyla*) in Shetland. *Ibis*, 135(3), 255-263.
- Hanssen S.A., Hasselquist D., Folstad I. y Erikstad K.E. (2005). Cost of reproduction in a long-lived bird: incubation effort reduces immune function and future reproduction. *Proceedings of the Royal Society of London B* 272:1039–1046.

- Hargitai R., Török J., Tóth L., Hegyi G., Rosivall B., Szigeti B. y Szöllosi E. (2005). Effects of environmental conditions and parental quality on inter- and intraclutch egg-size variation in the Collared Flycatcher (*Ficedula albicollis*). *The Auk* 122(2):509–522.
- Harrison, X. A., Donaldson, L., Correa-Cano, M. E., Evans, J., Fisher, D. N., Goodwin, C. E., ... y Inger, R. (2018). A brief introduction to mixed effects modelling and multi-model inference in ecology. *PeerJ*, 6, e4794.
- Haydock, J., y Ligon, J. D. (1986). Brood reduction in the Chihuahuan Raven: an experimental study. *Ecology*, 67(5), 1194-1205.
- Heeb, P., Werner, I., Kölliker, M., y Richner, H. (1998). Benefits of induced host responses against an ectoparasite. *Proceedings of the Royal Society: Biological* 265(1390), 51–6.
- Hillstrom, L. (1995). Body mass reduction during reproduction in the pied flycatcher (*Ficedula hypoleuca*): physiological stress or adaptation for lowered costs of locomotor?. *Functional Ecology*, 807-817.
- Holt, K. A., y Boersma, P. D. (2022). Unprecedented heat mortality of Magellanic Penguins. *The Condor*, 124(1), duab052.
- Hörak, P., Tegelmann, L., Ots, I., y Møller, A. P. (1999). Immune function and survival of great tit nestlings in relation to growth conditions. *Oecologia*, 121, 316-322.
- Houston, A. I., y Davies, N. B. (1985). The evolution of cooperation and life history in the Dunnock, *Prunella modularis*.
- Houston, A. I., Szekely, T., y McNamara, J. M. (2005). Conflict between parents over care. *Trends in Ecology & Evolution*, 20(1), 33-38.
- Inchausti, P., Guinet, C., Koudil, M., Durbec, J. P., Barbraud, C., Weimerskirch, H., ... y Jouventin, P. (2003). Inter-annual variability in the breeding performance of seabirds in relation to oceanographic anomalies that affect the Crozet and the Kerguelen sectors of the Southern Ocean. *Journal of Avian Biology*, 34(2), 170-176.

- Jones, R. E. (1971). The incubation patch of birds. *Biological Reviews*, 46(3), 315-339.
- Kacelnik, A., Cotton, P. A., Stirling, L., y Wright, J. (1995). Food allocation among nestling starlings: sibling competition and the scope of parental choice. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences*, 259(1356), 259-263.
- Kadin, M., Olsson, O., Hentati-Sundberg, J., Ehrning, E. W., y Blenckner, T. (2016). Common Guillemot *Uria aalge* parents adjust provisioning rates to compensate for low food quality. *Ibis*, 158(1), 167-178.
- Kendra, P. E., Roth, R. R., y Tallamy, D. W. (1988). Conspecific brood parasitism in the house sparrow. *The Wilson Bulletin*, 100(1), 80-90.
- Kitaysky, A. S., Hunt Jr, G. L., Flint, E. N., Rubega, M. A., y Decker, M. B. (2000). Resource allocation in breeding seabirds: responses to fluctuations in their food supply. *Marine Ecology Progress Series*, 206, 283-296.
- Kloskowski, J. (2001). Temporal patterns of parental resource distribution in the red-necked grebe: equalizing the share of the survivors. *Behaviour*, 138(11-12), 1355-1370.
- Krebs, E. A., y Magrath, R. D. (2000). Food allocation in crimson rosella broods: parents differ in their responses to chick hunger. *Animal Behaviour*, 59(4), 739-751.
- Lack D. (1947) The significance of clutch size. *Ibis* 89:302–352.
- Lack D. (1954). The natural regulation of animal numbers. *Clarendon Press*, Oxford.
- Lack D. (1968). Ecological adaptations for breeding in birds. *Methuen*, London.
- Lamey T.C. (1990). Hatch asynchrony and brood reduction in penguins. *En: Penguin biology*. (Davis L.S. y Darby J.T., eds.). Academic Press, San Diego. pp 399–416.
- Lea, R. W., y Klandorf, H. (2002). The brood patch. *Oxford Ornithology Series*, 13, 100-118.
- Lequette B. y Weimerskirch H. (1990). Influence on the growth of Wandering Albatross chicks. *Condor* 92:726–731.

- Lescroël, A., y Bost, C. A. (2005). Foraging under contrasting oceanographic conditions: the gentoo penguin at Kerguelen Archipelago. *Marine Ecology Progress Series*, 302, 245-261.
- Lombardo, M. P., Power, H. W., Stouffer, P. C., Romagnano, L. C., y Hoffenberg, A. S. (1989). Egg removal and intraspecific brood parasitism in the European starling (*Sturnus vulgaris*). *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 24(4), 217-223.
- Low, M., Mekan, T., y Castro, I. (2012). Food availability and offspring demand influence sex-specific patterns and repeatability of parental provisioning. *Behavioral Ecology*, 23(1), 25-34.
- MacLeod, K. J., Brekke, P., Ewen, J. G., y Thorogood, R. (2016). Minutes matter: brief hatching asynchrony adversely affects late-hatched hihi nestlings, but not life beyond the nest. *Animal Behaviour*, 119, 111-118.
- Magrath, R. D. (1989). Hatching asynchrony and brood reduction in the blackbird, *Turdus merula* (Doctoral dissertation, University of Cambridge).
- Magrath, M. J., Brouwer, L., y Komdeur, J. (2003). Egg size and laying order in relation to offspring sex in the extreme sexually size dimorphic brown songlark, *Cinclorhamphus cruralis*. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 54(3), 240-248.
- Marchisio, N., Barrionuevo, M., y Frere, E. (2021). Compensatory effect of egg size dimorphism on hatching asynchrony in Magellanic penguin. *Journal of Avian Biology*, 52(10).
- Martin T.E. (2002). A new view of avian life-history evolution tested on an incubation paradox. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences* 269(1488):309–316.
- McNamara, J. M., Forslund, P., y Lang, A. (1999). An ESS model for divorce strategies in birds. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences*, 354(1380), 223-236.
- Merkling, T., Chastel, O., Blanchard, P., Trouvé, C., Hatch, S. A., y Danchin, E. (2014). Physiological and fitness correlates of experimentally altered hatching asynchrony magnitude in chicks of a wild seabird. *General and Comparative Endocrinology*, 198, 32-38.

- Millones, A., Morgenthaler, A., Gandini, P., y Frere, E. (2021). Population numbers of the Magellanic penguin along its central-southern distribution in Argentina: an update after 25 years. *Waterbirds*, 44(4), 499-508.
- Mock, D. W. (1984). Siblicidal aggression and resource monopolization in birds. *Science*, 225(4663), 731-733.
- Mock, D. W., y Schwagmeyer, P. L. (1990). The peak load reduction hypothesis for avian hatching asynchrony. *Evolutionary Ecology*, 4, 249-260.
- Mock, D. W., y Forbes, L. S. (1995). The evolution of parental optimism. *Trends in Ecology & Evolution*, 10(3), 130-134.
- Mock, D. W., y Parker, G. A. (1997). The evolution of sibling rivalry. *Oxford University Press*.
- Mock, D. W., y Parker, G. A. (1998). Siblicide, family conflict and the evolutionary limits of selfishness. *Animal Behaviour*, 56(1), 1-10.
- Mock, D. W., Dugas, M. B., y Strickler, S. A. (2011). Honest begging: expanding from signal of need. *Behavioral Ecology*, 22(5), 909-917.
- Moreno J. y Sanz J.J. (1994). The relationship between the energy expenditure during incubation and clutch size in the Pied Flycatcher *Ficedula hypoleuca*. *Journal of Avian Biology* 25:125–130.
- Morgenthaler, A., Millones, A., Frere, E., Barrionuevo, M., De San Pedro, M. E., y Procopio, D. (2022). Ataque de perros urbanos a pingüinos de Magallanes en un área protegida. *El Hornero*, 37(2), 18-18.
- Müller, W., Groothuis, T. G. G., Eising, C. M., Daan, S. y Dijkstra, C. (2005). Within clutch co-variation of egg mass and sex in the black-headed gull. *Journal of Evolutionary Biology*, 18(3), 661-668.
- Nakagawa, S., y Freckleton, R. P. (2011). Model averaging, missing data and multiple imputation: a case study for behavioural ecology. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 65, 103-116.

- Navarro, J., y González-Solís, J. (2007). Experimental increase of flying costs in a pelagic seabird: effects on foraging strategies, nutritional state and chick condition. *Oecologia*, 151, 150-160.
- Numata, M., Davis, L. S., y Renner, M. (2000). Prolonged foraging trips and egg desertion in little penguins (*Eudyptula minor*). *New Zealand Journal of Zoology*, 27(4), 277-289.
- Orians G.H., y Pearson, N.E. (1979). On the theory of central place foraging. *Analysis of Ecological Systems*, 157-177.
- Ostreiher, R. (1997). Food division in the Arabian babbler nest: adult choice or nestling competition? *Behavioral Ecology*, 8(2), 233-238.
- Parker, G. A., Royle, N. J., y Hartley, I. R. (2002). Intrafamilial conflict and parental investment: a synthesis. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences*, 357(1419), 295-307.
- Pelayo, J. T., y Clark, R. G. (2003). Consequences of egg size for offspring survival: a cross-fostering experiment in ruddy ducks (*Oxyura jamaicensis*). *The Auk*, 120(2), 384-393.
- Pettifor, R. A., Black, J. M., Owen, M., Rowcliffe, J. M., y Patterson, D. (1998). Growth of the Svalbard barnacle goose *Branta leucopsis* winter population 1958-1996: An initial review of temporal demographic changes. *Skrifter-Norsk Polarinstitut*, (200), 147-164.
- Phalan, B., Phillips, R. A., Silk, J. R., Afanasyev, V., Fukuda, A., Fox, J., ... y Croxall, J. P. (2007). Foraging behaviour of four albatross species by night and day. *Marine Ecology Progress Series*, 340, 271-286.
- Ploger, B. J., y Mock, D. W. (1986). Role of sibling aggression in food distribution to nestling cattle egrets (*Bubulcus ibis*). *The Auk*, 103(4), 768-776.
- Podlas, K. A., y Richner, H. (2013). The adaptive function of hatching asynchrony: an experimental study in great tits. *Animal Behaviour*, 86(3), 567-576.

- Price, K., Harvey, H. y Ydenberg, R. O. N. (1996). Begging tactics of nestling yellow-headed blackbirds, *Xanthocephalus xanthocephalus*, in relation to need. *Animal Behaviour*, 51(2), 421-435.
- Prince, P. A., Ricketts, C. y Thomas, G. (1981). Weight loss in incubating albatrosses and its implications for their energy and food requirements. *Condor*, 83(3), 238-242.
- Pugesek, B. H. (1995). Offspring growth in the California gull: reproductive effort and parental experience hypotheses. *Animal Behaviour*, 49(3), 641-647.
- QGIS.org (2022). QGIS Geographic Information System. Open Source Geospatial Foundation Project.
- R Core Team (2023). R: A Language and Environment for Statistical Computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria.
- Raya-Rey, A., Bost, C. A., Schiavini, A., y Pütz, K. (2010). Foraging movements of Magellanic Penguins *Spheniscus magellanicus* in the Beagle Channel, Argentina, related to tide and tidal currents. *Journal of Ornithology*, 151, 933-943.
- Raya-Rey, A., Pütz, K., Scioscia, G., Lüthi, B., y Schiavini, A. (2012). Sexual differences in the foraging behaviour of Magellanic Penguins related to stage of breeding. *Emu-Austral Ornithology*, 112(2), 90-96.
- Rebstock, G. A., y Boersma, P. D. (2011). Parental behavior controls incubation period and asynchrony of hatching in Magellanic Penguins. *Condor*, 113(2), 316-325.
- Redondo, T., y Carranza, J. (1989). Offspring reproductive value and nest defense in the magpie (*Pica pica*). *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 25, 369-378.
- Regular, P. M., Hedd, A., Montevecchi, W. A., Robertson, G. J., Storey, A. E., y Walsh, C. J. (2014). Why timing is everything: Energetic costs and reproductive consequences of resource mismatch for a chick-rearing seabird. *Ecosphere*, 5(12), 1-13.

- Reid, W. V., y Boersma, P. D. (1990). Parental quality and selection on egg size in the Magellanic Penguin. *Evolution*, 44(7), 1780-1786.
- Reid J.M., Monaghan P. y Nager R.G. (2002). Incubation and the costs of reproduction. In press. *Avian Incubation* (Deeming D.C., ed.). Oxford University Press, Oxford. pp 314-325.
- Ricklefs, R. E. (1990). Seabird life histories and the marine environment: some speculations. *Colonial Waterbirds*, 1-6.
- Ricklefs, R. E., Day, C. H., Huntington, C. E., y Williams, J. B. (1985). Variability in feeding rate and meal size of Leach's storm-petrel at Kent Island, New Brunswick. *The Journal of Animal Ecology*, 883-898.
- Robertson, G. S., Bolton, M., y Monaghan, P. (2016). Influence of diet and foraging strategy on reproductive success in two morphologically similar sympatric seabirds. *Bird Study*, 63(3), 319-329.
- Rogowitz, G. L., y McClure, P. A. (1995). Energy export and offspring growth during lactation in cotton rats (*Sigmodon hispidus*). *Functional Ecology*, 143-150.
- Rogowitz, G. L. (1996). Trade-offs in energy allocation during lactation. *American Zoologist*, 36(2), 197-204.
- Romagnano, L., Hoffenberg, A. S., y Power, H. W. (1990). Intraspecific brood parasitism in the European Starling. *The Wilson Bulletin*, 102(2), 279-291.
- Robert-Coudert, Y., Wilson, R. P., Daunt, F., y Kato, A. (2004). Patterns of energy acquisition by a central place forager: benefits of alternating short and long foraging trips. *Behavioral Ecology*, 15(5), 824-830.
- Royle, N. J., Hartley, I. R., y Parker, G. A. (2002). Begging for control: when are offspring solicitation behaviours honest?. *Trends in Ecology & Evolution*, 17(9), 434-440.

- Royle, N. J., Hartley, I. R., y Parker, G. A. (2004). Parental investment and family dynamics: interactions between theory and empirical tests. *Population Ecology*, 46, 231-241.
- Royle, N. J., Smiseth, P. T., y Kölliker, M. (Eds.). (2012). The evolution of parental care. *Oxford University Press*.
- Saino, N., Romano, M., Ambrosini, R., Ferrari, R. P., y Møller, A. P. (2004). Timing of reproduction and egg quality covary with temperature in the insectivorous Barn Swallow, *Hirundo rustica*. *Functional Ecology*, 18(1), 50-57.
- Sala, J. E., Wilson, R. P., Frere, E., y Quintana, F. (2014). Flexible foraging for finding fish: variable diving patterns in Magellanic penguins *Spheniscus magellanicus* from different colonies. *Journal of Ornithology*, 155, 801-817.
- Sanz, J. J., y Tinbergen, J. M. (1999). Energy expenditure, nestling age, and brood size: an experimental study of parental behavior in the great tit *Parus major*. *Behavioral Ecology*, 10(5), 598-606.
- Schew, W. A., y Ricklefs, R. E. (1998) Developmental Plasticity. *Avian growth and development: Evolution within the Altricial-Precocial Spectrum*. Oxford University Press.
- Schiavini, A., Yorio, P., Gandini, P., Raya Rey, A. y Boersma, P.D. 2005. Los pingüinos de las costas argentinas: estado poblacional y conservación. *El Hornero* 20(1), 5–23.
- Schreiber, E. A., y Burger, J. (2001). Seabirds in the marine environment. *In Biology of Marine Birds* (pp. 19-34). CRC Press.
- Scioscia, G., Raya Rey, A., Favero, M., y Schiavini, A. (2010). Factors affecting reproductive success and clutch quality of Magellanic Penguin (*Spheniscus magellanicus*) in the Beagle Channel, Tierra del Fuego, Argentina. *El Hornero*, 25(01), 017-025.
- Scolaro J.A., M. Hall y Ximénez I.M. (1983). The Magellanic Penguin (*Spheniscus magellanicus*): Sexing adults by discriminant analysis of morphometric characters. *The Auk* 100:221–224.

- Shizuka, D., y Lyon, B. E. (2010). Coots use hatch order to learn to recognize and reject conspecific brood parasitic chicks. *Nature*, 463(7278), 223-226.
- Shizuka, D., y Lyon, B. E. (2013). Family dynamics through time: brood reduction followed by parental compensation with aggression and favouritism. *Ecology Letters*, 16(3), 315-322.
- Slagsvold T., Sandvik J., Rofstad G., Lorentsen Ö. y Husby M. (1984). On the adaptative value of intraclutch egg-size variation in birds. *The Auk* 101:685–697.
- Slagsvold, T. (1986). Asynchronous versus synchronous hatching in birds: experiments with the pied flycatcher. *The Journal of Animal Ecology*, 1115-1134.
- Smith, C. C., y Fretwell, S. D. (1974). The optimal balance between size and number of offspring. *The American Naturalist*, 108(962), 499-506.
- Sockman, K. W., Sharp, P. J., y Schwabl, H. (2006). Orchestration of avian reproductive effort: an integration of the ultimate and proximate bases for flexibility in clutch size, incubation behaviour, and yolk androgen deposition. *Biological Reviews*, 81(4), 629-666.
- Staniland, I. J., Boyd, I. L., y Reid, K. (2007). An energy–distance trade-off in a central-place forager, the Antarctic fur seal (*Arctocephalus gazella*). *Marine Biology*, 152, 233-241.
- Stoleson S.H. y Beissinger S.R. (1995). Hatching asynchrony and the onset of incubation in birds, revisited. *Current Ornithology* 12:191–270.
- Styrsky J.D., Dobbs R.C. y Thompson C.F. (2002). Sources of egg egg-size variation in House Wrens (*Troglodytes aedon*): ontogenetic and environmental components. *The Auk* 119:800–807.
- Symonds, M. R., y Moussalli, A. (2011). A brief guide to model selection, multimodel inference and model averaging in behavioural ecology using Akaike's information criterion. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 65, 13-21.

- Takahashi, A., Dunn, M. J., Trathan, P. N., Sato, K., Naito, Y., y Croxall, J. P. (2003). Foraging strategies of chinstrap penguins at Signy Island, Antarctica: importance of benthic feeding on Antarctic krill. *Marine Ecology Progress Series*, 250, 279-289.
- Temme, D. H., y Charnov, E. L. (1987). Brood size adjustment in birds: economical tracking in a temporally varying environment. *Journal of Theoretical Biology*, 126(2), 137-147.
- Therneau, T. M. (2022). Mixed Effects Cox Models [R package coxme version 2.2-18.1].
- Tinbergen, J. M., y Williams, J. B. (2002). Energetics of incubation. *Oxford Ornithologist Series*, 13, 299-313.
- Torlashi, C. y Cedrola, P. 2013. Plan de manejo “Reserva Provincial Ría Deseado”. Fundación Patagonia Natural, Santa Cruz.
- Trivers R. (1972). Parental investment and sexual selection. *Sexual Selection and the Descent of Man*. (Campbell B., ed.). Aldine, Chicago III. pp. 136–381.
- Trivers, R. L. (1974). Parent-offspring conflict. *American Zoologist*, 14(1), 249-264.
- Tveraa, T., Sether, B. E., Aanes, R., y Erikstad, K. E. (1998). Regulation of food provisioning in the Antarctic petrel; the importance of parental body condition and chick body mass. *Journal of Animal Ecology*, 67(5), 699-704.
- Tveraa, T., y Christensen, G. N. (2002). Body condition and parental decisions in the snow petrel (*Pagodroma nivea*). *The Auk*, 119(1), 266-270.
- Visser, M. E., y Lessells, C. M. (2001). The costs of egg production and incubation in great tits (*Parus major*). *Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences*, 268(1473), 1271-1277.
- Wagner, E. L., y Boersma, P. D. (2019). Food allocation and feeding behaviours of Magellanic penguin, *Spheniscus magellanicus*, adults and chicks. *Animal Behaviour*, 148, 161-168.

- Walker B.G. y Boersma P.D. (2003). Diving behavior of Magellanic Penguins (*Spheniscus magellanicus*) at Punta Tombo, Argentina. *Canadian Journal of Zoology* 81(9):1471–1483.
- Wanless, S., Harris, M. P., Redman, P., y Speakman, J. R. (2005). Low energy values of fish as a probable cause of a major seabird breeding failure in the North Sea. *Marine Ecology Progress Series*, 294, 1-8.
- Wegmann, M., Voegeli, B., y Richner, H. (2015). Physiological responses to increased brood size and ectoparasite infestation: adult great tits favour self-maintenance. *Physiology & Behavior*, 141, 127-134.
- Weimerskirch, H., Inchausti, P., Guinet, C., y Barbraud, C. (2003). Trends in bird and seal populations as indicators of a system shift in the Southern Ocean. *Antarctic Science*, 15(2), 249-256.
- Wendeln, H., y Becker, P. H. (1999). Effects of parental quality and effort on the reproduction of common terns. *Journal of Animal Ecology*, 68(1), 205-214.
- Whittingham, L. A., Dunn, P. O., y Lifjeld, J. T. (2007). Egg mass influences nestling quality in tree swallows, but there is no differential allocation in relation to laying order or sex. *Condor*, 109(3), 585-594.
- Wiley, R., y Wiley, M. S. (1980). Spacing and timing in the nesting ecology of a tropical blackbird: comparison of populations in different environments. *Ecological Monographs*, 50(2), 153-178.
- Wilson, R. P., La Cock, G. D., Wilson, M. P., y Mollagee, F. (1985). Differential digestion of fish and squid in Jackass Penguins *Spheniscus demersus*. *Ornis Scandinavica*, 77-79.
- Wilson, R. P., Ryan, P. G., y Wilson, M. P. (1989). Sharing food in the stomachs of seabirds between adults and chicks a case for delayed gastric emptying. *Comparative Biochemistry and Physiology. A, Comparative Physiology*, 94(3), 461-466.
- Wilson, R. P., y Wilson, M. P. T. (1989). Tape: a package-attachment technique for penguins. *Wildlife Society Bulletin*, 77-79.

- Wilson, R. P., y Wilson, M. P. T. (1990). Foraging ecology of breeding *Spheniscus* penguins. *Penguin Biology*, 181-206.
- Wilson, R. P., Sclaro, J. A., Peters, G., Laurenti, S., Kierspel, M., Gallelli, H., y Upton, J. (1995). Foraging areas of Magellanic penguins *Spheniscus magellanicus* breeding at San Lorenzo, Argentina, during the incubation period. *Marine Ecology Progress Series*, 129, 1-6.
- Wilson, R. P., y Zimmer, I. (2004). Inspiration by Magellanic penguins: reduced swimming effort when under pressure. *Marine Ecology Progress Series*, 278, 303-307.
- Wilson, R. P., Kreye, J. M., Lucke, K., y Urquhart, H. (2004). Antennae on transmitters on penguins: balancing energy budgets on the high wire. *Journal of Experimental Biology*, 207(15), 2649-2662.
- Wright, B., Cotton, y Bryant. (1998). Quality vs. quantity: energetic and nutritional trade-offs in parental provisioning strategies. *Journal of Animal Ecology*, 67(4), 620-634.
- Yamamoto, T., Yoda, K., Blanco, G. S., y Quintana, F. (2019). Female-biased stranding in Magellanic penguins. *Current Biology*, 29(1), R12-R13.
- Yorio, P., y Boersma, P. D. (1994a). Consequences of nest desertion and inattendance for Magellanic Penguin hatching success. *The Auk*, 111(1), 215-218.
- Yorio P. y Boersma P.D. (1994b). Causes of nest desertion during incubation in the Magellanic Penguin (*Spheniscus magellanicus*). *Condor* 96:1076–1083.
- Yorio P., García Borboroglu P., Potti J. y Moreno J. (2001). Breeding biology of Magellanic Penguins *Spheniscus magellanicus* at Golfo San Jorge, Patagonia, Argentina. *Marine Ornithology* 29:75–79.
- Zuur, A. F., Ieno, E. N., Walker, N. J., Saveliev, A. A., y Smith, G. M. (2009). *Mixed effects models and extensions in ecology with R* (Vol. 574, p. 574). New York: springer.