

Tesis Doctoral

Un modelo individual de balance energético para el ñandú común (Rhea americana) y su implicancia en el reclutamiento poblacional

Simoy, María Verónica

2012

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

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

Cita tipo APA:

Simoy, María Verónica. (2012). Un modelo individual de balance energético para el ñandú común (Rhea americana) y su implicancia en el reclutamiento poblacional. Facultad de Ciencias Exactas y Naturales. Universidad de Buenos Aires.

Cita tipo Chicago:

Simoy, María Verónica. "Un modelo individual de balance energético para el ñandú común (Rhea americana) y su implicancia en el reclutamiento poblacional". Facultad de Ciencias Exactas y Naturales. Universidad de Buenos Aires. 2012.

EXACTAS UBA

Facultad de Ciencias Exactas y Naturales



UBA

Universidad de Buenos Aires



UNIVERSIDAD DE BUENOS AIRES

Facultad de Ciencias Exactas y Naturales

**Un modelo individual de balance energético para el ñandú común
(Rhea americana) y su implicancia en el reclutamiento poblacional.**

Tesis presentada para optar al título de Doctor de la Universidad de Buenos Aires
en el área **CIENCIAS BIOLÓGICAS**

Simoy María Verónica

Director de Tesis: Dr. Gustavo Javier Fernández

Directora Asistente: Dra. Graciela Ana Canziani

Consejero de Estudios: Dr. Juan Carlos Reboreda

Lugar de trabajo: Grupo de Ecología Matemática, Facultad de Ciencias Exactas.
Universidad Nacional del Centro de la Provincia de Buenos Aires.

Buenos Aires, 2012.

**Un modelo individual de balance energético para el ñandú común
(Rhea americana) y su implicancia en el reclutamiento
poblacional.**

RESUMEN

En este trabajo se plantearon modelos individuales del balance energético del ñandú (Rhea americana) para analizar su efecto en el reclutamiento poblacional.

El modelo individual se basó en un sistema de ecuaciones que calcula diariamente el peso corporal del individuo en función de su tasa de ingesta y del costo energético de la actividad desarrollada. La tasa de ingesta se estimó a partir de resultados de ensayos en cautiverio. El costo energético diario se estimó a partir de patrones de comportamiento observados en animales silvestres, teniendo en cuenta género y factores que influyen en el comportamiento (e.g. fotoperíodo, período del año). Concatenando los resultados del modelo diario, se obtuvo la dinámica del peso a lo largo del período deseado.

Una vez calibrado el modelo, se analizó la factibilidad de diferentes estrategias reproductivas para ambos sexos y se determinó la condición física (peso) que un individuo debe alcanzar para reproducirse exitosamente. Los resultados mostraron que existen pocas restricciones para que una hembra pueda reproducirse pero, en cambio, los machos dependen fuertemente de su estado nutricional para reproducirse exitosamente cada año. Los resultados obtenidos fueron contrastados con observaciones a campo que confirman el bajo éxito reproductivo en la población, a pesar de poseer esta especie un sistema de apareamiento altamente promiscuo.

Adicionalmente, se estimó el impacto de poblaciones silvestres en las actividades agropecuarias de la región pampeana bonaerense.

Palabras claves: Rhea americana, modelo matemático-computacional, balance energético, dinámica del peso corporal, éxito reproductivo.

**An individual energy balance model for greater rhea
(*Rhea americana*) and its implication
on recruitment.**

ABSTRACT

We proposed an individual based model of energy budgets of ñandú (*Rhea americana*) for analyzing its effect on the population recruitment.

The individual model was based on a system of equations calculating the weight of an individual as a function of its ingestion rate and energetic cost of its activity pattern with daily step. The ingestion rate was calculated from field experiments. Daily energetic cost was estimated from observed activity patterns at the field, taking into account gender and factors that influence behavior (e.g., photoperiod, season). Concatenating daily model output, the weight dynamics over any period can be obtained.

Once the model is calibrated, different reproductive strategies for each gender were analyzed and the minimal body weight that an individual needs to achieve for ensuring reproductive success was determined. Females exhibit low nutritional requirements to produce eggs, but reproductive success of males depends strongly on the body weight. Results obtained were compared to observations made during population censuses

Additionally, the impact of wild populations on agricultural activities is assessed using the model.

Keywords: *Rhea americana*, mathematical and computer modeling, energy balance, weight dynamics, daily energetic cost.

Agradecimientos

Durante todo este tiempo de trabajo muchas son las personas que han colaborado en el desarrollo de esta tesis, a todas ellas muchas gracias. Algunos incluso antes del inicio, como Ana, una amiga y compañera con quien intentamos el primer modelo de balance energético para el ñandú durante el curso del Profesor Kooijman y quien hoy me acompaña desde lo más profundo de mi corazón.

También quiero agradecerles a los que han estado siempre, Fernando quien siempre ha compartido su conocimiento y me a dado una mano tanto en el campo como en la oficina, Rosana Ferrati quien siempre ha estado dispuesta a ayudar en lo que sea y a quien le agradezco especialmente el empujón final, Florencia quien siempre me ha acompañado al campo a censar y me ha ayudado con los gráficos y Claudia quien siempre me ayuda con las cuestiones estadísticas. A todos los integrantes de Ecosistemas ya que todos de una u otra forma han colaborado en la realización de este trabajo. A mis nuevos compañeros de oficina, Igor, Agustina y Rosana Cepeda, con quienes he compartido el último tiempo.

No puedo dejar de agradecerles a todos los estudiantes de veterinarias y a Nacho, estudiante de matemáticas, que me han acompañado durante los censos con quienes compartimos desde unos ricos mates hasta algunas encajadas de la camioneta.

Además debo agradecerles a los encargados de las estancias y propietarios de los establecimientos donde se realizaron censos, Roberto Carballo (La Porteña), Fernando Tito (La Limpia), Luciano de los Heros y Gonzalo Izaurralde (La Dormida), Guillermo Beheran, Pedro Anchorena, Emilio Solanet, Ricardo Maresca y sus familias quienes además de permitirnos el ingreso a los campos siempre estuvieron dispuestos a colaborar en lo que necesitábamos. Un especial agradecimiento a José Luis Vidal y su familia, dueños del criadero GIMASA donde realizamos los ensayos de consumo de alimento.

Mi agradecimiento a la Dra. Graciela Canziani y el Dr. Gustavo Fernández quienes me han acompañado y guiado durante este proceso. A Gustavo le debo agradecer especialmente su predisposición para dirigirme, casi sin conocerme y con un proyecto que en su origen posiblemente asustaba. También debo agradecerle el haberme

enseñado el valor de cada dato de campo, cosa que se adquiere únicamente habiéndolo alguna vez buscado uno mismo. A Graciela le agradezco el haberme hecho conocer la aplicación de los modelos matemáticos y alentar diariamente la creatividad para construir nuestros propios modelos y no limitarnos al ajuste de parámetros de modelos que pueden no reflejar la situación observada.

Además quiero agradecerles a todos los profesores y compañeros que he tenido durante este período ya que en cada clase, trabajo práctico o salida pude aprender mucho de un universo casi desconocido para mí y ver desde otra óptica la matemática.

Para el final he dejado a mis afectos, mi familia y amigos ya que su acompañamiento y ayuda han sido de fundamental importancia. Un especial agradecimiento mi mamá, mi papá, mis suegros, mis hermanos, mis cuñados y sobrinos quienes me han acompañado en este camino.

El mayor agradecimiento es a mi esposo, Darío, quien durante estos años me ha acompañado y colaborado en todo, desde abrir una tranquera hasta trabajar de psicólogo en casa cuando las cosas no salían o el ánimo decaía. Finalmente a Francisco, mi hijo, quien ha tenido que compartir a su mamá con los ñandúes y los modelos matemáticos.

Índice

Capítulo 1: El Ñandú 1

1.1 Características generales del grupo de las Ratites actuales 1

1.2 Descripción del Ñandú (Rhea americana)..... 4

1.2.1 Características generales y distribución 4

1.2.2 Alimentación del ñandú 5

1.2.3 Su hábitat y sus depredadores: 6

1.2.4 Organización social 8

1.2.5 Comportamiento y éxito reproductivo 10

1.3 Situación actual del ñandú y su uso histórico y actual..... 13

Capítulo 2: Objetivo de esta tesis 16

2.1 Objetivo de esta tesis 16

2.2 El Modelo 19

Capítulo 3: Análisis del consumo de alimento, la ganancia de peso y el comportamiento del ñandú 22

3.1 Introducción: Alimentación y Nutrición..... 22

3.2 Objetivos del ensayo 24

3.3 Metodología 25

3.4 Resultados 29

3.4.1 Análisis de los pesos corporales iniciales. 29

3.4.2 Análisis del consumo de alimento..... 31

3.4.3 Análisis de la ganancia/pérdida de peso..... 32

3.4.4 Análisis del comportamiento..... 33

3.4.4.1 Relación entre el tiempo dedicado a las distintas actividades y la estación del año y/o el sexo34

3.4.4.2 Análisis del tiempo dedicado a las distintas actividades34

3.5 Conclusiones y discusión..... 37

Capítulo 4: Modelo para la estimación de la tasa metabólica de campo del ñandú	40
4.1 Introducción:	40
4.2 Construcción del modelo	43
4.2.1 Variación de la FMR a partir de cambios en el comportamiento de los individuos	45
4.2.2 Estimación de la tasa metabólica de campo del ñandú adulto.	51
4.3 Síntesis de resultados	64
Capítulo 5: Estimación de los factores que convierten energía en peso	66
5.1 Introducción	66
5.2 Desarrollo del modelo general para estimar la variación del peso	67
5.3 Estimación del factor que convierte energía en peso ganado	68
5.3.1 El modelo y sus parámetros	68
5.3.2 Resultados	69
5.4 Estimación del factor que convierte energía en peso perdido.....	71
5.4.1 Modelado del peso corporal del ñandú durante la incubación.	71
5.4.1.1 El modelo y sus parámetros.....	71
5.4.1.2 Selección de la mejor constante que relaciona energía con peso perdido.....	75
5.4.2 Resultados	76
5.4.2.1 Estimación de la FMR durante la incubación.....	76
5.4.2.1.a Estimación del costo de la incubación a partir de la RMR	76
5.4.2.1.b Estimación del costo de la incubación a partir de la ecuación dada por Kendeigh	77
5.4.2.1.c Comparación de las estimaciones obtenidas a partir de los dos modelos	78
5.4.2.2 Selección del factor que relaciona energía con peso perdido.....	80
5.5 Síntesis de resultados	81

Capítulo 6: Un modelo energético para el ñandú adulto 83

6.1	Introducción	83
6.2	Variación diaria del peso corporal en el ñandú durante la época no reproductiva	84
6.2.1	El modelo y sus parámetros	84
6.2.2	Resultados	85
6.3	Dinámica anual del peso corporal del ñandú	91
6.3.1	El modelo y sus parámetros	91
6.3.2	Simulaciones	95
6.3.3	Resultados	96
6.4	Síntesis de resultados.....	106

Capítulo 7: ¿Qué implica el modelo individual de balance energético en el reclutamiento poblacional? 110

7.1	Introducción	110
7.2	Análisis de umbrales mínimos de pesos corporales en machos adultos para poder afrontar la reproducción	111
7.2.1	Simulaciones	111
7.2.2	Resultados y discusión	112
7.3	Estimación del porcentaje de machos de la población potencialmente reproductivos.	114
7.3.1	Metodología y simulaciones:	114
7.3.2	Resultados	115
7.4	Impacto de la disponibilidad de alimento en relación al reclutamiento poblacional.....	118
7.4.1	Simulaciones	118
7.4.2	Resultados y discusión	119
7.5	Síntesis de resultados	123

Capítulo 8: Implicancias del modelo de balance energético para el manejo del ñandú 124

8.1	Coexistencia entre el ganado doméstico y el ñandú: relación entre el consumo del ganado y el ñandú.	124
-----	--	-----

8.1.1 Metodología y simulaciones:	125
8.1.2 Resultados:	126
8.2 Estimación de un intervalo de consumo de alimento para obtener individuos capaces de reproducirse todos los años en criaderos extensivos y semi- extensivos.	128
8.2.1 Simulaciones:	129
8.2.2 Resultados y discusión:	130
8.3 Síntesis de resultados	133
Capítulo 9: Conclusiones de esta tesis.....	134
9.1 El modelo: su formulación.....	135
9.2 Lo que permite observar el modelo	137
9.3 El modelo como una herramienta	139
Bibliografía	142
Anexo I: Monitoreo de poblaciones silvestres.....	157
A.1 Introducción	157
A.2 Sitio de estudio.....	159
A.3 Metodología	162
A.4 Resultados	162
A.5 Discusión.....	164

Índice de Figuras

1.1	Mapa de distribución de las Ratites actuales	2
3.1	Pesos de hembras y machos de ñandú común al inicio de los ensayos de consumo de alimento realizados durante otoño y de invierno.	31
3.2	Consumo diario de alimento balanceado (g MS/d) de machos y hembras de ñandú común mantenidos en cautiverio durante otoño e invierno.	32
3.3	Peso ganado (g /d) por machos y hembras de ñandú común mantenidos en cautiverio durante otoño e invierno.	33
3.4	Representación de las dos primeras componentes principales basadas en los diferentes comportamientos observados en ñandúes mantenidos en cautiverio. V: vigilar, C: caminar, Al: alimentarse, Ep: estar de pie, Ac: acicalarse, R: reposo diurno. Los puntos I:M, O:M, I:H y O:H corresponden a los centroides de cada grupo, machos en invierno, machos en otoño, hembras en invierno y hembras en otoño.	34
4.1	FMR máxima y mínima estimadas para el ñandú a partir del modelo considerando fotoperíodos de 15 y 10 hs, respectivamente. Se representa también la FMR estimada a partir de la ecuación dada por Nagy para aves omnívoras junto al intervalo de confianza, y la FMR obtenida por el método del porcentaje para los dos fotoperíodos.	47
4.2	FMR del ñandú estimadas considerando distintos patrones de actividades de individuos de 25 kg para un fotoperíodo de 10 horas (izquierda) y un fotoperíodo de 15 horas (derecha).	48
4.3	FMR del ñandú estimadas considerando distintos patrones de actividades de individuos de 25 kg (izquierda) y 30 kg (derecha) para un fotoperíodo de 10 horas (superficie inferior) y para un fotoperíodo de 15 horas (superficie superior).	48
4.4	FMR del ñandú simuladas considerando distintos patrones de actividades en función del peso del animal para un fotoperíodo de 15 horas.	49

4.5	FMR del ñandú simuladas considerando distintos patrones de actividades en función del peso del animal para un fotoperiodo de 10 horas.	50
4.6	FMR estimada para hembras de ñandú común considerando diferentes tamaños de puestas.	56
4.7	FMR de (a) machos que se reprodujeron, y (b) hembras que pusieron 24 huevos, estimadas considerando diferentes velocidades de desplazamiento durante el forrajeo, con una velocidad de locomoción de 2 km/h.	59
4.8	FMR de (a) machos que se reprodujeron, y (b) hembras que pusieron 24 huevos, estimadas considerando una velocidad de constante durante el forrajeo de 0.5 km/h y diferentes velocidades de locomoción.	59
4.9	FMR máxima y mínima de (a) hembras de ñandú y (b) machos, considerando una velocidad de desplazamiento durante el forrajeo de 0.5 km/h, comparadas con las tasas obtenidas a partir de la ecuación dada por Nagy (2005) para aves omnívoras (línea gris), y la corregida por filogenia (línea negra) de acuerdo a la ecuación dada por Tieleman y Williams (2000)	61
4.10	FMR máxima y mínima de (a) hembras de ñandú y (b) machos, estimadas considerando una velocidad de desplazamiento de 1 km/h durante el forrajeo, comparadas con la tasa estimada a partir de la ecuación dada por Nagy (2005) para aves omnívoras y la tasa corregida por filogenia estimada a partir de la ecuación dada por Tieleman y Williams (2000).	62
5.1	FMR del ñandú estimadas con el modelo a partir de datos experimentales junto a las obtenidas a partir de la ecuación dada para aves omnívoras, y su intervalo de confianza (Nagy et al., 1999), y aquella dada para todas las aves corregida por filogenia (Tieleman y Williams, 2000).	70
5.2	Proporción del tiempo que el macho de ñandú permanece en el nido en	74

	relación al día de incubación.	
5.3	FMR _{RMR} estimadas considerando diferentes pesos iniciales y velocidades de desplazamiento para alimentarse.	76
5.4	Variación de la FMR _K del ñandú en función del tamaño de puesta, considerando diferentes pesos iniciales y velocidades de desplazamiento.	77
6.1	Peso diario ganado por ñandúes de 22, 30 y 35 kg de peso corporal, dependiendo del patrón de comportamiento, considerando una tasa de consumo de alimento de 600 g/d.	90
6.2	Peso diario ganado por ñandúes de 22, 30 y 35 kg de peso corporal, dependiendo del patrón de comportamiento, considerando una tasa de consumo de alimento de 900 g/d.	90
6.3	Peso diario ganado por ñandúes de 25 kg de peso corporal, en función del patrón de comportamiento, considerando una tasa de consumo de alimento 900 g/d y dos fotoperíodos diferentes (10 y 15 hs).	91
6.4	Peso diario ganado por ñandúes de 25 kg de peso corporal, en función del patrón de comportamiento, para un fotoperíodo de 10 horas y dos tasas de consumo de alimento diferentes (600 y 900 g/d). La superficie superior corresponde a la mayor tasa de consumo.	91
6.5	Peso corporal de las hembras de ñandú durante el año: (a) sin poner huevos, (b) y (c) con puesta de 6 huevos que inicia el 1 de Septiembre y el 1 de Noviembre respectivamente, (d) y (e) con puesta de 24 huevos que inicia el 1 de Septiembre, poniendo 6 y 8 huevos por nido respectivamente.	97
6.6	Peso corporal de los machos de ñandú durante el año: (a) sin reproducirse, (b) y (c) habiendo empezado la incubación el 15 de Septiembre y el 15 de Diciembre respectivamente y con un cuidado parental posterior al nacimiento de los pichones de 3 meses, (d) y (e) habiendo empezado la incubación el 15 de Septiembre y el 15 de Diciembre respectivamente y con un cuidado parental posterior al nacimiento de los pichones de 5 meses.	98

- 6.7** Peso perdido de las hembras de ñandú durante la puesta para diferentes fechas de inicio y cantidades de huevos. 100
- 6.8** Peso corporal de los machos desde el 1° de Enero de un año al 1° de Septiembre del año siguiente que: a) no se reproducen; (b) y (c) inician la incubación el 15 de Septiembre y tienen un cuidado parental una vez que nacen los pichones de 3 y 5 meses respectivamente; (d) y (e) inician la incubación el 15 de Diciembre y realizan el cuidado parental de los pichones una vez que han nacido por 3 y 5 meses respectivamente. 103
- 6.9** Peso corporal de los machos de ñandú durante 5 años cuando: (a) no se reproducen; (b) y (c) se reproducen todos los años iniciando la incubación siempre el día 15 de Septiembre o siempre el 15 de Diciembre, respectivamente; y (d) se reproducen todos los años iniciando la incubación el primer año el 15 de Septiembre, el segundo el 15 de Diciembre y así sucesivamente. En todos los casos se consideró un cuidado parental posterior al nacimiento de los pichones de 3 meses. 106
- 6.10** Peso corporal de los machos de ñandú durante 5 años bajo diferentes estrategias reproductivas que tienen en común la reproducción año por año. (a) Durante el primero, tercero y quinto año inician la incubación el día 15 de Septiembre; (b) durante el segundo y cuarto año inician la incubación el día 15 de Septiembre; (c) durante el primero, tercero y quinto año inician la incubación el día 15 de Diciembre; (d) durante el segundo y cuarto año empiezan la incubación el día 15 de Diciembre; (e) durante el primero y quinto año inician la incubación el día 15 de Septiembre y el tercer año el 15 de Diciembre; y (f) durante el segundo año inician la incubación el día 15 de Diciembre y el cuarto año el 15 de Septiembre. 107
- 6.11** Peso corporal de los machos de ñandú durante 5 años bajo diferentes estrategias reproductivas que tienen en común la reproducción cada dos años. (a) y (b) Durante el primero y el cuarto año inician la incubación el 15 de Septiembre y el 15 de Diciembre, respectivamente; (c) durante el primer año inician la incubación el 15 de Septiembre y el cuarto el 15 de 108

Diciembre; (d) durante el segundo y el quinto año inician la incubación el 15 de Septiembre; (e) durante el segundo año inician la incubación el 15 de Septiembre y el quinto el 15 de Diciembre; (f) durante el tercer año inician la incubación el 15 de Septiembre.

7.1	Dinámica del peso corporal del ñandú en función del intervalo de consumo de alimento.	120
7.2	Dinámica del peso corporal de ñandúes machos en función del intervalo de consumo de alimento: (a) [0.5, 1.81]; (b) [0.5, 1.02]; (c) [0.5, 1.18] y (d) [0.5, 1.35], expresados en kg MS/d de alfalfa.	121
7.3	Dinámica del peso corporal de ñandúes machos durante 6 años considerando intervalos de consumo de alimento de [0.8, 1.35] y [0.95, 1.35] kg MS/d de alfalfa respectivamente.	122
7.4	Dinámica del peso corporal de ñandúes machos considerando un consumo de entre 0.95 y 1.35 kg MS/d de alfalfa, cuando (a) se reproducen año por medio, (b) se reproducen cada dos años.	122
8.1	Proporción de potreros ocupados sólo por el ganado, sólo por ñandúes y por ambos.	128
8.2	Dinámica del peso corporal de los machos de ñandúes considerando el consumo dentro del intervalo [1.02, 1.35] kg MS/d de alfalfa, considerando que (a) no se reproducen; (b) se reproducen y el cuidado parental luego de la eclosión de los pichones es de 3 meses; (c) y (d) se reproducen y el cuidado parental luego de la eclosión de los pichones es de 3 y 2 meses respectivamente. En todos los casos se consideró que tuvieron igual asignación de tiempo a las distintas actividades durante todo el período.	131
8.3	Dinámica del peso corporal de los machos de ñandúes considerando: (a) y (b) el consumo de alimento fue de [1.02, 1.18] kg MS/d de alfalfa y no se reprodujeron o bien el cuidado parental luego de la eclosión de los pichones se extendió sólo un mes, respectivamente; (c) y (d) el consumo de alimento fue de [1.18, 1.35] kg MS/d de alfalfa y el cuidado parental	132

luego de la eclosión de los pichones fue de 3 y 2 meses respectivamente, con igual asignación de tiempo durante todo el período.

- A1** Densidad poblacional del ñandú común en cuatro establecimientos del centro de la provincia de Buenos Aires durante el período 2006-2009. 163

Índice de Tablas

3.1	Descripción de las categorías comportamentales observadas.	28
3.2	Promedios (\bar{x}), desvío estándar (<i>D.E</i>) y coeficientes de variación (<i>CV</i>) de los pesos iniciales, los pesos finales, el alimento consumido y peso ganado diariamente para ñandúes mantenidos en cautiverio durante el otoño y el invierno en la región Pampeana.	30
3.3	Porcentaje del día que los ñandúes dedicaron a distintas actividades comportamentales.	33
3.4	Análisis de varianza realizado para determinar si existió un efecto estacional y/o de sexo en el porcentaje del tiempo que los individuos dedicaron a caminar y a alimentarse	34
3.5	Correlación entre las variables comportamentales y las dos primeras componentes principales.	35
4.1	Ecuaciones utilizadas para la estimación de la tasa metabólica basal (BMR) a partir del peso del ave (<i>w</i>) según distintas fuentes bibliográficas	41
4.2	Ecuaciones utilizadas para la estimación de la tasa metabólica de campo (FMR) a partir del peso del ave (<i>w</i>) o del metabolismo basal (BMR) según distintas fuentes bibliográficas.	41
4.3	Coefficientes de la ecuación de la EMR para aves no paseriformes (Kendeigh et al., 1977) expresados en función de <i>w</i> , el peso de las aves en gramos.	43
4.4	Costos estimados asociados a las distintas categorías comportamentales.	44
4.5	Proporción del día que hembras y machos de ñandú dedican a las distintas actividades en las diferentes épocas del año (Carro y Fernández, 2008).	54
4.6	Valores del estadístico obtenido en los análisis de varianza	57

	realizados para analizar la existencia de diferencias en la FMR estimadas entre: (a) machos que se reprodujeron y aquellos que no lo hicieron; y (b) hembras que no pusieron huevos, pusieron 6, 12, 18 y 24 huevos, en ambos casos considerando las distintas velocidades de desplazamiento durante el forrajeo y la locomoción.	
4.7	Resultados del test LSD Fisher obtenidos al analizar la existencia de diferencias significativas en la FMR entre hembras de ñandú que no pusieron huevos, y aquellas que pusieron 6, 12, 18 y 24 huevos.	57
4.8	Valores del estadístico obtenido a partir del análisis de varianza realizado para analizar la existencia de diferencias en la FMR de los ñandúes al modificar la velocidad de desplazamiento durante el forrajeo.	58
4.9	Valores del estadístico obtenido a partir del análisis de varianza realizado para analizar la existencia de diferencias en la FMR de los ñandúes al modificar la velocidad de desplazamiento durante la locomoción.	58
4.10	Pendiente de la regresión lineal que ajusta la FMR de machos y hembras de ñandú considerando diferentes velocidades de desplazamiento al forrajear y en la locomoción.	60
4.11	Ejemplos de los valores de la FMR para hembras y machos de ñandú considerando diferentes velocidades de desplazamiento durante el forrajeo y la locomoción.	63
5.1	Valores de los pesos corporales, el consumo diario de alimento, la energía asimilada estimada E_a , la ganancia diaria de peso de los individuos observados, y las tasas metabólicas a campo (FMR) estimadas para machos y hembras de ñandú mantenidos en cautiverio (ver Capítulo 3).	70
5.2	Diferencia porcentual del costo de incubación para el ñandú común obtenido de la ecuación de Kendeigh respecto del obtenido a partir de la RMR	79

5.3	Resultados de los análisis de varianza (ANOVA) realizados para determinar diferencias significativas entre los modelos FMR_{RMR} y FMR_K para el ñandú común.	79
5.4	Porcentaje de peso perdido durante la incubación por un ñandú para distintos pesos iniciales considerando una relación entre las constantes de ganancia respecto de aquella de pérdida de 1.5 y una nidada de 26 huevos.	81
6.1	Peso máximo de los ñandúes que ganan peso al consumir 600 g MS/d de alfalfa en un fotoperíodo de 15 horas.	86
6.2	Peso máximo de los ñandúes que ganan peso al consumir 600 g MS/d de alfalfa en un fotoperíodo de 10 horas.	87
6.3	Peso máximo de los ñandúes que ganan peso al consumir 900 g MS/d de alfalfa en un fotoperíodo de 10 horas.	88
6.4	Peso máximo de los ñandúes que ganan peso al consumir 900 g MS/d de alfalfa en un fotoperíodo de 15 horas.	89
6.5	Rangos de ganancia diaria de peso [g] en ñandúes cuyos pesos iniciales son de 22, 25, 30 y 35 kg, al considerar las diferentes FMRs en ambos fotoperíodos y con diferentes tasas de consumo de alimento.	89
6.6	Intervalos de la proporción del día que los machos con charos (pichones) de distintas edades dedicaban a la alimentación y la vigilancia.	94
6.7	Resultados del test LSD Fisher para analizar la existencia de diferencias significativas en el peso perdido de las hembras de ñandú durante la puesta en relación a la cantidad de huevos que pusieron.	99
6.8	Peso promedio perdido de las hembras de ñandú durante la puesta cuando ésta se inicia el 1° de Octubre, considerando diferentes cantidades de huevos puestos durante toda la estación reproductiva	101

y que la cantidad de huevos por nido es seis u ocho.

6.9	Resultados del test LSD Fisher para analizar si existen diferencias significativas en el porcentaje de peso perdido durante la reproducción en el ñandú común.	102
6.10	Resultados del test LSD Fisher para analizar si existen diferencias significativas en el peso al 1° de Septiembre de machos de ñandú expuestos a distintas estrategias reproductivas el año anterior.	104
7.1	Rango y promedio de pesos corporales de machos de ñandú al finalizar la incubación en relación al peso con el cual se inició la misma. En rojo se marcan los valores de pesos estimados al final de la incubación que no alcanzaron el peso mínimo que tiene un ñandú al año de vida	112
7.2	Porcentaje de machos de ñandú que se reprodujeron exitosamente en las poblaciones monitoreadas.	117
8.1	Descripción del tamaño de cuatro poblaciones de ñandúes del centro de la provincia de Buenos Aires y el consumo de alimento estimado para ellos en relación al consumo del ganado bovino.	127

Índice de Diagramas

2.1	Modelo conceptual del efecto del balance energético individual en el crecimiento de las poblaciones	18
2.2	Modelo conceptual del balance energético individual	19

Capítulo 1:

El Ñandú

1.1 Características generales del grupo de las Ratites actuales

El ñandú común, *Rhea americana*, junto a otras aves de gran tamaño incapaces de volar han sido clasificadas dentro del grupo de las ratites. Existen actualmente diez especies de ratites que están agrupadas en el Superorden **Paleognathae**, dentro del orden **Struthioniformes**, las cuales a su vez se distribuyen en cuatro familias: **Struthionidae**, constituida sólo por el avestruz africano (*Struthio camelus*); **Rheidae**, que incluye a las dos especies de ñandú (*Rhea americana* y *Rhea pennata*); **Casuariidae**, que agrupa a tres especies de casuarios (*Casuarus casuarius*, *Casuarus bennetti*, *Casuarus unappendiculatus*) y al emú (*Dromaius novaehollandiae*); y **Apterygidae**, que incluye tres especies de kiwis (*Apteryx australis*, *Apteryx owenii*, *Apteryx haastii*). Es interesante destacar que el área de distribución de las ratites no presenta solapamientos (Handford y Mares, 1985; del Hoyo, 1992; Sibley, 1996) (Figura 1.1). El orden **Tinamiformes** que incluye a cuarenta y siete especies de perdices, es el otro grupo de aves del Superorden **Paleognathae** y comparten algunas características con las ratites aunque son capaces de volar (Sibley y Monroe, 1990; del Hoyo, 1992).

Las ratites comparten una serie de características morfológicas y fisiológicas. Al igual que las Tinamiformes, poseen un paladar paleognato, lo cual las agrupa dentro de un mismo Superorden. Además, se caracterizan por la ausencia de la quilla esternal y por los reducidos músculos pectorales que poseen (Sick, 1985; Davis, 2002). El sistema de determinación cromosómica sexual es asimismo único dentro del grupo de las aves. En el caso de las ratites el sexo heterogamético es el correspondiente al macho mientras que en el resto de las aves lo es la hembra (de Boer, 1980).

Las ratites presentan también comportamientos reproductivos que las diferencian de las demás aves siendo su sistema de apareamiento y cuidado parental característico del grupo. El sistema de apareamiento de las ratites varía desde la monogamia hasta

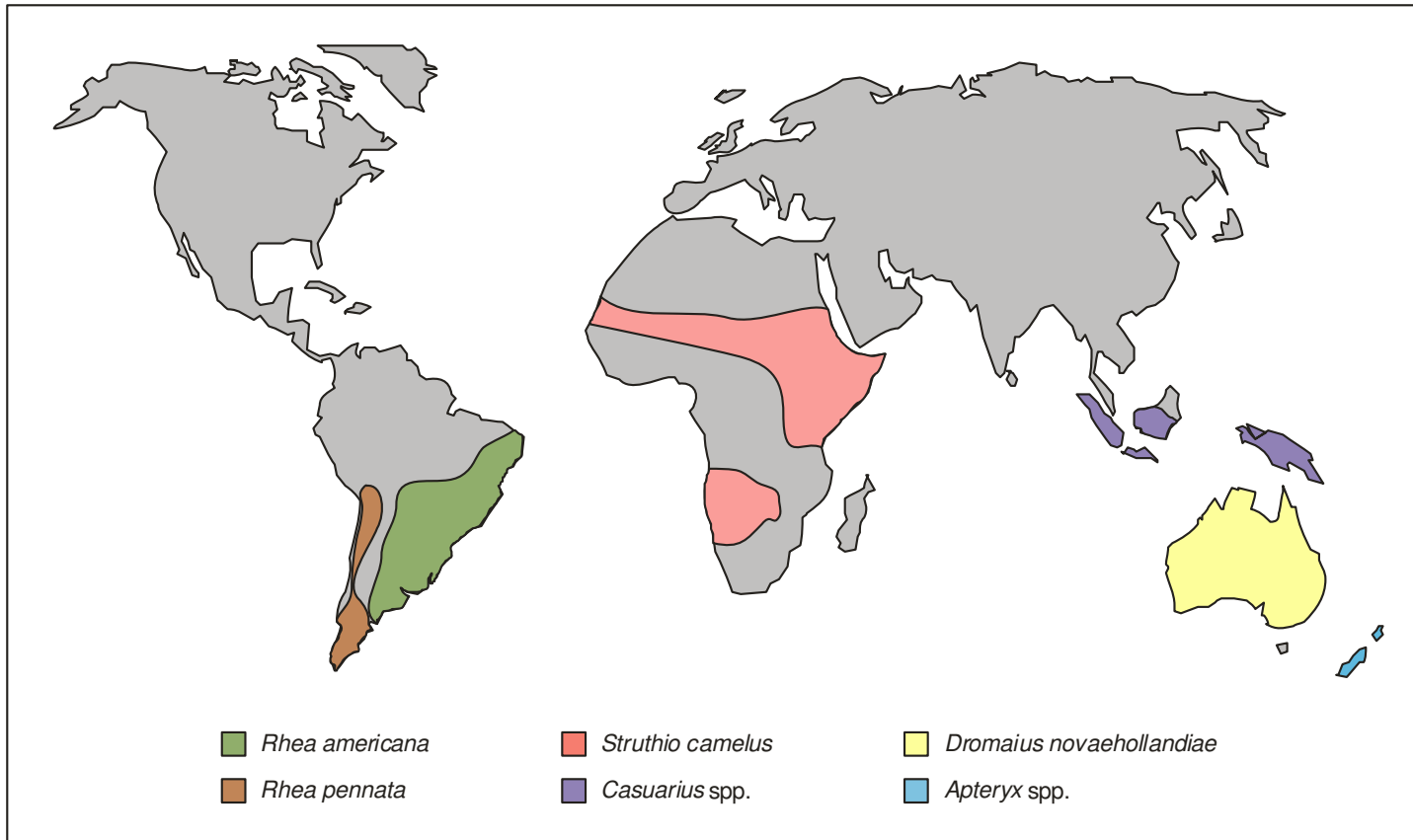


Figura 1.1: Mapa de distribución de las Ratites actuales

comportamientos promiscuos que combinan la poliginia de harén con la poliandria secuencial. Las especies de kiwis son exclusivamente monógamas y, una vez formada la pareja ambos construyen el nido (Handford y Mares, 1985). Los casuarios son principalmente monógamos aunque se han descrito casos de poliandria secuencial (Crome, 1976). El sistema de apareamiento del emú es más complejo, ya que existe poliandria secuencial e incluso promiscuidad en el sistema reproductivo (Coddington y Cockburn, 1995). En el caso del avestruz africano existe en cierto grado una relación monógama. Los grupos reproductivos consisten de un grupo de hembras y un macho, algo parecido a un harén (Crandall, 1929; Austin y Singer, 1961; Bertram, 1992). Las hembras compiten entre ellas con el objetivo de ser la hembra principal quien compartirá con el macho la mayor parte de las cópulas y colaborará en las tareas de cuidado parental (Sauer y Sauer, 1966; Van Tyne y Berger, 1959). Por su parte los machos también compiten entre sí a fin de obtener a las hembras. Las hembras secundarias pueden aparearse con un nuevo macho una vez culminada la puesta de huevos, de manera que en este caso se podría definir el sistema como poliándrico secuencial (Handford y Mares, 1985; Bertram, 1992). Las dos especies de ñandú (*Rhea americana* y *Rhea pennata*); presentan un comportamiento reproductivo similar. Éste combina la poliginia por defensa de harén y la poliandria secuencial. En estas ratites, a diferencia del avestruz, no existiría una hembra principal que colabore en las tareas de cuidado parental.

En todas las ratites, el macho tiene una gran participación tanto en la construcción del nido, el cual se arma en depresiones del suelo o simples excavaciones, como en la incubación y el cuidado de los pichones. En los kiwis es el macho quien realiza la incubación y sólo en ausencia de éste la hembra cubre los huevos con su cuerpo o con vegetación. Éste es el único momento en el cual la hembra colabora en el cuidado parental (Davis, 2002). En los casuarios, el emú y el ñandú la incubación es exclusivamente realizada por el macho mientras que en el avestruz africano la incubación es realizada tanto por el macho como por la hembra principal, no participando de ella las hembras secundarias (Bertram, 1992). Los pichones de las ratites son todos precociales pero existen diferencias en el tiempo que a ellos les lleva poder caminar. Mientras que los pichones de los emús, avestruces y ñandúes lo hacen unas pocas horas después de haber nacido (Bruning, 1974; Davis, 2002), los de los

kiwis – particularmente de las especies de mayor tamaño - pueden tardar hasta una semana (Handford y Mares, 1985; Davis, 2002).

1.2 Descripción del Ñandú (*Rhea americana*)

1.2.1 Características generales y distribución

El ñandú común, también llamado ñandú grande, es una de las aves autóctonas más antiguas y grandes del continente americano. Esta especie se distribuye únicamente en Sudamérica, desde el sur de Río Negro en Argentina hasta Paraguay y el Chaco Boliviano, y desde la región de la precordillera Argentina hacia el este, en el centro y sudeste de Brasil, y en Uruguay (Blake, 1977). Es un ave característica de estepas de las pampas aunque suele ocupar sabanas, tales como las de la zona del Chaco, y en menor medida en montes y bosques (Martella et al., 1996; Pereira et al., 2003).



El cuerpo del ñandú tiene una forma ovoidal, cubierto por plumas de color gris. Las zonas del pecho, la base del cuello y la parte superior de la cabeza son negras, siendo éstas más pronunciadas en los machos que en las hembras particularmente durante la época reproductiva (Bruning, 1974). A diferencia del avestruz, ratite que

presenta una estructura física similar al ñandú pero de mayor tamaño, el ñandú tiene su gran cuello y las patas cubiertas por plumas. Las patas son largas y musculosas como corresponde a un ave corredora. El tarso es largo, amarillo, no emplumado y fuerte, terminando en tres dedos orientados hacia adelante. Las plumas largas de la cola, llamadas rectrices, están atrofiadas, y su quilla esternal, base del esternón, está muy poco desarrollada. No puede volar y los coracoides, apófisis del omóplato, están fusionados con las escápulas. Poseen un pico aplanado y largo y tienen muy desarrollados los sentidos de la vista y el oído (Sick, 1985; Fowler, 1991).

A diferencia de los kiwis y los casuarios, los ñandúes machos presentan mayor tamaño que las hembras. En poblaciones de Argentina el macho adulto puede medir hasta 150 cm y pesar 35 kg mientras que las hembras no exceden los 130 cm y los 25 kg de peso (Cajal, 1988). En Brasil los ñandúes son ligeramente más grandes, variando su altura entre 134 cm y 170 cm siendo el macho siempre mayor que la hembra. El peso de un animal adulto en esta región es de 26 a 36 kg, siendo el peso promedio de los machos 34.4 kg y de las hembras 32 kg (Dani, 1993). La diferencia en el tamaño de los individuos en las distintas regiones puede deberse a que las subespecies presentes son distintas y también a diferencias en la calidad del hábitat, ya que éste tiene gran influencia sobre los individuos y sus comportamientos. Esta especie alcanza el tamaño máximo al año de vida, sin embargo la madurez reproductiva se obtiene recién a los dos años. El ñandú puede llegar a vivir en cautiverio hasta 40 años (Dani, 1993) y se estima que en libertad unos 15 años (Davel, 1911). Aún se desconoce hasta que edad mantienen la capacidad de reproducirse.

1.2.2 Alimentación del ñandú

El ñandú es un ave omnívora, aunque el 90% de la dieta está constituido por hojas y semillas. El 10% restante está compuesto por frutos, insectos como grillos, moscas y larvas, y algunos pequeños vertebrados (Martella et al., 1996). Es un ave selectiva cuando se alimenta ya que las proporciones en que se presentan las diferentes especies en la dieta no coinciden con la oferta en el ambiente, aunque la composición de la dieta se ve afectada por la estación del año y el hábitat (Yagueddú y Viviani Rossi, 1985; Martella et al., 1996; Comparatore et al., 2001). Yagueddú y Viviani Rossi,

(1985) encontraron que en pastizales de la pampa deprimida la dieta del ñandú estaba compuesta principalmente de dicotiledóneas en invierno (52%) y en verano (38%), mientras que en primavera se alimenta principalmente de gramíneas (55%). En cambio, Comparatore et. al, (2001), en otro agroecosistema bonaerense, encontraron que las dicotiledóneas constituyeron el 69% de la dieta del ñandú en primavera mientras que en invierno el 72% correspondió a las monocotiledóneas. En este último estudio también se observó que cuando la disponibilidad de la alimento fue alta, los ñandúes seleccionaron preferencialmente las dicotiledóneas y rechazaron las monocotiledóneas, en tanto que en cuando la disponibilidad fue baja, consumieron en forma proporcional a la oferta del ambiente. La ingestión de insectos y pequeños vertebrados ocurre cuando es mayor su abundancia, coincidiendo también con la época reproductiva del ñandú (primavera). Éstos complementarían la dieta basada principalmente de materia vegetal cuando la demanda de proteínas, energía y otros nutrientes aumenta debido a la actividad reproductiva (Martella et al., 1996).

Usualmente, dados sus hábitos herbívoros y su buena adaptación a ambientes modificados por el hombre, se considera al ñandú como una amenaza para la agricultura. Sin embargo, existen estudios que muestran que los ñandúes pueden tener efectos beneficiosos para esta actividad. Comparatore y Yagueddú (2007) encontraron que, evaluando el consumo de alimento de los ñandúes en un triguero y un avenal, el ñandú no prefiere estos cultivos, y que en cambio consume las malezas, incluyendo importantes plagas vegetales como la espina colorada (*Solanum sisymbriifolium*), los cardos (*Carduus* spp.), el abrojo chico (*Xanthium spinosum*), la mostacilla (*Rapistrum rugosum*) y el abre puño (*Centaurea melitensis*) (ver también Caselli y Milano, 2001). En este estudio también se observó que los ñandúes se alimentaban de plagas animales como la oruga militar verdadera (*Pseudaletia adultera*).

1.2.3 Su hábitat y sus depredadores:

El ñandú selecciona durante las distintas estaciones del año diferentes sitios dentro de su hábitat. Esto, como ocurre en otras especies, podría estar relacionado con sus demandas nutricionales, la calidad del forraje y el riesgo de depredación. En todas las estaciones del año se los suele encontrar en cercanías de los arroyos, probablemente

debido a que en las márgenes de éstos se establecen comunidades vegetales ribereñas donde las dicotiledóneas son dominantes (Herrera et al., 2004). Los sitios donde se observa este tipo de plantas son considerados sitios óptimos para la alimentación del ñandú (Martella y Demaría, 1993).

Habitualmente se pueden observar grupos de ñandúes junto a vacas y ovejas (Herrera et al., 2004). A pesar de compartir el hábitat con estos animales domésticos tanto en pasturas como en pastizales, la competencia entre las poblaciones de ñandúes y el ganado doméstico aparentemente es reducida (Martella et al., 1996). La dieta de los ñandúes se asemeja más a la de los ovinos que a la de los bovinos, pero consumen mayores porcentajes de dicotiledóneas que los bovinos (Yagueddú y Viviani Rossi, 1985; Milano et al., 1998) y los ovinos (Vacarezza, 2002; Bonino et al., 1986; Vacarezza et al., 2001 a, b). Además, debido a la gran capacidad de fermentación y digestión de las paredes celulares que tiene el ñandú, éste es capaz de hacer aparentemente un mayor aprovechamiento que el ganado de especies consumidas que posean porcentajes bajos de celulosa y altos en contenidos celulares (Fowler, 1993; Stewart, 1994; Angel, 1996; Paoletti y Puig, 2007).

Otra variable importante en la selección del hábitat es la altura de la vegetación, no soliendo permanecer los ñandúes en lugares donde la vegetación es alta debido posiblemente a la menor probabilidad de detectar la presencia de posibles depredadores (Herrera et al., 2004). Esta especie parece preferir hábitats abiertos a los forestados (Mercolli, 1993) donde la altura de la vegetación sea a lo sumo de 50 cm y donde no haya disturbio humano (Martella y Demaría, 1993; Bellis et al., 2004; Herrera et al., 2004). En campos ganaderos de la Provincia de Buenos Aires los sitios donde la vegetación dominante está conformada por pasto salado (*Distichlis* spp.), juncales (*Scirpus* spp.) y espartillares (*Spartina* spp.) son menos usados por el ñandú. Sin embargo, durante la primavera y el verano se los ve caminando y suelen anidar en ellos, lo cual indicaría que en el período reproductivo otras variables, tales como la capacidad de refugio son importantes al momento de seleccionar el hábitat (Fernández y Reboreda, 2002; Herrera et al., 2004).

Los principales depredadores naturales del ñandú son el puma (*Felis concolor*) y el jaguar (*Felis onca*), pero hoy en día no se observa un gran impacto de estos

depredadores sobre las poblaciones de ñandú debido al retroceso y la extinción que estas especies han sufrido en amplias zonas. Durante la época reproductiva es importante la depredación de huevos por parte de lagartos (*Tupinambis merianae*), zorros (*Dusicyon gymnocercus*), comadrejas (*Didelphis albiventris*) y peludos (*Chaetophractus villosus*) (Fernández y Rebores, 1995; 1998). Algunos depredadores comunes de los pichones son los caranchos (*Caracara plancus*), chimangos (*Milvago chimango*), zorros y perros (*Canis lupus familiaris*), quienes actúan cuando los polluelos están alejados de su padre. Desde el punto de vista climático, una importante causa de mortalidad además de la depredación es la lluvia y el frío especialmente para los pichones durante sus primeros meses de vida (Fernández, 1998; Milano F. com.pers.)

1.2.4 Organización social

El ñandú se caracteriza por ser un ave altamente gregaria. Tanto la composición de los grupos como el tamaño de los mismos varía según la época del año. Estas variaciones en el tamaño y la composición de los grupos probablemente sean influenciadas por la abundancia y el acceso al recurso como así también por el riesgo de depredación (Alexander, 1974; Jarman, 1974; Bertram, 1978; Pulliam y Caraco, 1984; Caro, 2005). Los factores sociales, como la dominancia y la competencia por aparearse, también son importantes en la dinámica estacional de los grupos (Lombardi, 1994; Carro y Fernández, 2008).

La conformación de los grupos durante la época no reproductiva (mayo-agosto) en el ñandú es de lo más variada, consistiendo de a) machos solamente; b) machos, hembras y juveniles del año anterior; o c) machos y hembras (Carro y Fernández, 2008). En el ñandú común no se evidencia la existencia de una jerarquía social dentro de estos grupos como ocurre en el avestruz africano, ni existiría una verdadera estructura familiar excepto aquella constituida por el macho y su progenie del año anterior, la cual persiste cerca de 3-6 meses durante el tiempo de crecimiento de los juveniles (Fernández, 1998; Fernández y Rebores, 2003). En la época reproductiva (septiembre-diciembre) la estructura de la población cambia, observándose a) machos solitarios; b) harenes formados por 1 ó 2 machos y varias hembras; y c) grandes grupos constituidos

por machos, machos inmaduros y juveniles que persisten durante todo el año, (Carro y Fernández, 2008). Al final de la época reproductiva se forma un nuevo grupo que es el constituido por los machos y sus pichones. Estos grupos se observan en verano y otoño. Luego, los juveniles quedan solos o se unen a otros grupos (Fernández y Reboreda, 2003).

El tamaño de los grupos varía desde individuos solitarios hasta grupos de 20 individuos (Carro y Fernández, 2008), aunque se han observado bandadas de 40 o más individuos en campos cultivados donde hay abundancia de alimento. En un estudio llevado a cabo en la región pampeana, en la depresión del Salado, se encontró que el 2.6% de la población correspondía a individuos solitarios – siendo sólo el 6.4% de éstos hembras– y que este porcentaje no varió durante el año (Carro y Fernández, 2008). Según este estudio el tamaño típico del grupo – TGS –, esto es, el tamaño de grupo que ha experimentado un animal promedio (Jarman, 1974), varió de 4.42 a 12.36 aves (media 7.61), y esta variación es explicada por la estación del año (Carro y Fernández, 2008). En la primavera cuando se forman los harenes el TGS decreció. Mientras que a lo largo del año el TGS de los machos decreció siendo máximo en verano y mínimo en primavera, el de las hembras no varió con la estación pero si creció al reducirse la proporción de machos en la población. La relación de sexos fue también más baja durante la primavera debido a la mayor dispersión y a que en esta época se observó además una reducción en la densidad de individuos (Carro y Fernández, 2008).

Los cambios estacionales en el tamaño y la conformación de los grupos fueron acompañados de cambios en el tiempo que los individuos dedicaron a las distintas actividades. El tiempo que el ñandú dedica a vigilar se reduce y el tiempo dedicado a alimentarse se incrementa con el tamaño del grupo (Martella et al., 1995; Reboreda y Fernández, 1997; Fernández et al., 2003). El tiempo asignado a estas actividades también varía con la estación y el sexo del individuo. Mientras que el tiempo que los machos dedican a alimentarse es mayor en otoño-invierno y menor en primavera-verano, éstos vigilan más durante la época reproductiva (primavera) y menos durante el verano y otoño-invierno (Carro y Fernández, 2008). Sólo aquellos machos que cuidan a los pichones durante los primeros meses de vida muestran durante la época reproductiva un alto nivel de vigilancia (Fernández y Reboreda, 2003). Asimismo, durante la época reproductiva, las hembras que forman parte de un harén vigilan menos

tiempo y pasan más tiempo alimentándose que los machos y las aves solitarias (Lombardi, 1994).

1.2.5 Comportamiento y éxito reproductivo

Se han descrito tres fases durante el apareamiento: a) macho solitario; b) formación del harén y c) harén (Codenotti y Alvarez, 2001). La fase de machos solitarios se presenta desde mitad del invierno hasta la primavera (agosto-noviembre) cuando algunos machos dejan las bandadas mixtas que incluyen entre 4-35 aves de distintos sexos y edades. Éstos siguen a la bandada durante un período de alrededor de 25 días pero a distancias de entre 30 y 300 m. La formación del harén se da casi en el mismo período que la fase anterior. En esta fase se da el retorno a las bandadas de los machos que se habían aislado con el objetivo que formar su harén. Durante alrededor de un mes se produce una competencia agresiva con otros machos adultos, además de cortejos y finalmente una asociación con un subgrupo de hembras. La fase de formación del harén ocurre principalmente durante la primavera. En ésta, el grupo formado por 2-12 hembras y el macho se aparta de la bandada de procedencia y busca un lugar donde residirá durante alrededor de 30 a 45 días armando el nido y donde tendrá lugar la puesta. En estos grupos de hembras no existen las jerarquías como ocurre en el caso del avestruz africano (Codenotti y Alvarez, 2001).

La mayor parte de la actividad reproductiva, como ocurre en todas las ratites, está a cargo del macho quien, una vez que formó su harén y ha tenido cópulas con las hembras, construye el nido sobre el piso, reúne los huevos puestos por todas las hembras, los incuba durante 40 días aproximadamente, y posteriormente cuida de los pichones por un período de 4 a 6 meses (Fernández y Reboreda, 2003; Bruning y Dolensek, 1986). El ñandú macho sólo hace un intento de nidificación por año, a menos que deserte o que el nido fuese depredado (Bruning, 1974). La inversión parental de la hembra se restringe principalmente a formación y puesta de huevos. La cantidad de huevos producidos por una hembra podría estar limitada por su reserva energética como aparentemente ocurre en el avestruz africano (Bertram, 1992). Según Guittin (1985), la puesta de huevos tiene un ritmo regular de un huevo cada 2-3 días y el número de huevos puestos por una hembra sería de 5 ó 6 por nido, aunque Hudson (1920) sugiere

que pueden poner 12 ó más (Fernández, 1998). Al finalizar la conformación de un nido, las hembras que formaban parte del harén se unen con otro macho, que generalmente las ha seguido durante éste período. Este macho las guía hacia su nido y allí comienza otro ciclo (Muñiz, 1885; Martella et. al, 1994).

El sistema de apareamiento del ñandú, como se señaló anteriormente, combina la poliginia de harén y la poliandria secuencial (Bruning, 1973; 1974; Handford y Mares, 1985; Oring, 1982). El macho monopoliza en forma simultánea a varias hembras con las cuales se aparea y, a su vez, las hembras contribuyen con huevos al nido de más de un macho. Sin embargo, en un estudio realizado con aves en semicautiverio se observó que el sistema reproductivo puede ser más complejo de lo que se presuponía. En este estudio se encontró que la formación del harén es aparentemente al azar y las hembras cambian entre distintos harenes durante la estación reproductiva. Estas son inseminadas consecutivamente por el mismo o por diferentes machos y luego ponen los huevos en nidos incubados por otros machos. Los machos que incuban en algunos casos son subordinados de los que copulan con lo cual estarían incubando exitosamente algunos huevos que no fueron fertilizados por ellos. Así se tiene un sistema de apareamiento con un alto grado de promiscuidad (Martella et al., 1998). En este estudio, entonces, se distinguían cuatro clases de machos adultos: machos no reproductivos, machos que incuban solamente, machos que copulan e incuban y machos que copulan solamente (Martella et al., 1994; 1998). En función de esta evidencia el sistema de apareamiento podría ser visto como una extensión de fertilización extra-pareja con cuidado cooperativo por parte de los machos, por lo cual el cuello de botella está dado por la cantidad de machos que incuban y cuidan a los pichones. Sin embargo, las condiciones en las cuales se encontraban los animales en cautiverio (una alta relación de sexos a favor de los machos) podrían explicar el comportamiento particular observado, donde el macho que realizaba las cópulas no era el que incubaba.

El tamaño de puesta, es decir la cantidad de huevos que un macho acumula en un nido, puede variar de 8 a 56 huevos (Bruning, 1974; Fernández, 1998), aunque generalmente se cuentan entre 20 y 30 huevos. Éste dependerá de la cantidad de hembras que forman el harén. En la pampa deprimida se ha observado que las hembras típicamente forman harenes de 6 a 8 individuos, si bien pueden verse harenes de 2 a 15 hembras (Bruning, 1974; Fernández, 1998). No existen diferencias en el tamaño de

puesta entre nidos que produjeron pichones y aquellos que fueron abandonados durante la incubación. Los mayores casos de abandono se producen durante los primeros días de incubación, disminuyendo a medida que se avanza en la incubación (Fernández y Reboveda, 2000). Culminar la incubación no garantiza la eclosión de todos los huevos presentes en el nido. La cantidad de huevos que eclosionan depende de la cantidad que son viables y de los que llegan al final de la incubación (Fernández y Reboveda, 2007). Fernández y Reboveda (2007) encontraron también que la cantidad de huevos que eclosionan depende del tamaño de puesta (número total de huevos puestos en el nido) en una forma no lineal. A medida que se incrementa el tamaño de puesta se incrementa el número de huevos que eclosionan, pero en nidos con más de 30 huevos, el número de huevos eclosionados empezaban a disminuir, debido a fallas en la incubación, infecciones, y falta de sincronización en la eclosión (Fernández y Reboveda, 2007) .



Durante los dos primeros meses luego de la eclosión la mortalidad de los pichones es alta, siendo estimada entre el 40 y el 50% (Bruning, 1974; Fernández y Reboveda, 2003). Fernández y Reboveda encontraron que la mayor mortalidad ocurre durante los primeros días de vida de los pichones, alcanzando una asíntota al mes de edad. A partir de ese momento la mortalidad disminuye notablemente. Si bien los factores climáticos durante el invierno parecen tener un gran impacto sobre los

pichones, Fernández y Reboreda encontraron que la mortalidad durante esta estación fue baja.

En las poblaciones de la pampa húmeda sólo el 20% de los machos intenta reproducirse durante la época reproductiva y sólo entre el 5 y 6% se reproduce exitosamente (Fernández y Reboreda, 1998). Como consecuencia, el éxito reproductivo en las hembras también sería bajo ya que solo alrededor del 10% de los huevos producen pichones de 3 meses.

1.3 Situación actual del ñandú y su uso histórico y actual

En la época del descubrimiento de América, esta especie era abundante en la región Oriental y Central de Brasil, en Uruguay, en Paraguay y principalmente en Argentina. La expansión de la agricultura y la ganadería, la introducción de plantas exóticas, el sobrepastoreo, la compactación y la erosión del suelo conjuntamente con los fuegos controlados fueron las principales causantes de la eliminación de los pastizales, el hábitat natural de la especie. Estos factores, sumados a la caza comercial para utilizar sus plumas y cueros, generaron una reducción en su área de distribución y en su abundancia, además de una fragmentación de la población en pequeñas poblaciones las cuales han sido en muchos casos centros de extinciones locales (Rabinovich et al., 1987; Bucher y Nores, 1988; Fjeldsa, 1988; Bellis et al., 1999; Martella y Navarro, 2006).

En Brasil las mayores poblaciones naturales se encuentran en los Estados de Mato Grosso y Goias. La especie ha casi desaparecido de Rio Grande do Sul y San Pablo y es escasa en la región Noroeste del país, esto es, Ceará, Rio Grande do Norte, Piauí y Pernambuco (Gunski, 1992, citado en Dani, 1993). En Argentina esta especie ha desaparecido de muchas regiones de la Pampa y del norte del país, mientras que la situación de la especie en Uruguay y Paraguay es incierta (Fernández, 1998).

El hombre desde tiempos pre-hispánicos hasta nuestros días ha cazado a esta especie para aprovechar tanto sus plumas y sus cueros como su carne. Probablemente la explotación de cueros ha sido la actividad que mayor impacto ha producido sobre las poblaciones de ñandú. En las décadas de 1970 y 1980 se produjo una intensa explotación de esta especie debido a la alta demanda comercial de los productos

derivados del ñandú sin aplicar ningún plan de manejo. El comercio de plumas también fue muy importante, siendo común en las décadas de 1940 y 1950 el desplume a partir de la captura viva de los animales con su posterior liberación. Las plumas eran utilizadas en la fabricación de artículos de limpieza y vestimenta. Con el aumento de la demanda del cuero, el desplume se realizó sobre animales muertos (Cajal, 1988).

En un relevamiento llevado a cabo en trece provincias Argentinas sobre el tamaño de las poblaciones y el aprovechamiento que los propietarios de los establecimientos hacen de la especie se obtuvo que en el 42% de los casos las poblaciones no sobrepasan los 50 individuos, en un 20% se encuentran entre 50 y 150 individuos, en el 18% hay entre 150 y 300, y en el 20% existen más de 300 individuos, coincidiendo esto último con grandes estancias donde son protegidos por los propietarios (Martella, 2004). En cuanto al uso de la especie, el 62% de los encuestados utiliza al ñandú para alimentación, desplume, caza deportiva y comercial, mientras que un 31% lo considera plaga o perjudicial para la agricultura o para la ganadería. Lo que más se utiliza en la actualidad es la carne (34%), las plumas (30%), los huevos (25%) y el cuero (11%) (Martella, 2004).

La situación de esta especie ha llevado a que organismos internacionales la incluyeran dentro de categorías de protección y prohibición de comercialización de productos derivados. La subespecie *Rhea americana albescens* (subespecie presente en Argentina) fue incluida en el año 1975 en el Apéndice II de CITES (Convention on International Trade in Endangered Species of Wild Fauna and Flora) por lo cual su comercialización esta regulada por la autoridad nacional competente. En el año 1991 toda la especie *Rhea americana* fue incluida en el mismo apéndice que la subespecie considerándola una especie amenazada. El choique, *Pterocnemia (Rhea) pennata*, la otra especie de ñandú, fue incluida desde 1979 en el Apéndice I de CITES por lo cual la comercialización de esta especie está prohibida.

En Argentina, en el año 1986 la Secretaria de Agricultura, Ganadería y Pesca de la Nación prohibió la comercialización de productos y subproductos de ejemplares silvestres como así también de animales de la especie *Rhea americana albescens*, quedando autorizada solamente la originada a partir de ejemplares de criadero. No obstante y debido a que la demanda internacional siguió siendo importante durante el

período 1986-1990, los cazadores furtivos continuaron diezmando las poblaciones silvestres en busca del cuero y plumas que vendían ilegalmente, desechando frecuentemente la carne (Waller, 1991; García Fernández, 1992). En el año 1990, se levantó la prohibición de la comercialización de los productos acreditados antes de la prohibición de 1986.

En el informe de Aves Argentinas /AOP y la Secretaría de Ambiente y Desarrollo Sustentable realizado en el año 2008, que clasifica a las aves de Argentina según su estado de conservación, tanto la especie *Rhea americana* como *Pterocnemia pennata* están incluidas entre las especies amenazadas. Dentro de esta clase se agrupan aquellas especies que por exceso de caza, por destrucción de su hábitat o por otros factores, son susceptibles de pasar a la situación de especies en peligro de extinción.



Capítulo 2:

Objetivo de esta tesis

2.1 Objetivo de esta tesis

Este trabajo tiene como objetivo desarrollar un modelo energético basado en el individuo que permita entender la dinámica poblacional del ñandú común para poder identificar aquellas variables que afectan su crecimiento. Su identificación constituiría una herramienta muy importante para la conservación y manejo de las poblaciones de esta especie.

Los cambios en la abundancia en las poblaciones animales son causados por complejas interacciones entre factores intrínsecos, tales como la densodependencia, y factores extrínsecos determinados por la acción de los procesos ambientales (Newton, 1998; Turchin, 1999; Coulson et al., 2001; Godfray y Rees, 2002; Berryman, 2004).

Existen dos paradigmas a partir de los cuales se busca comprender los factores que afectan la tasa de crecimiento poblacional (Sibly y Hone, 2002). Mientras que el paradigma demográfico busca establecer las causas últimas de las tasas de crecimiento poblacional, estimando las contribuciones relativas de la supervivencia, la fecundidad, la inmigración y de la emigración, el paradigma mecanístico identifica las causas próximas en el ambiente tales como la disponibilidad de alimentos, depredación, parásitos y competidores, entre otras (Krebs, 2002).

Ambos paradigmas buscan establecer la relación entre la densidad y la tasa de crecimiento poblacional. Al suponer condiciones ambientales constantes, se encuentra que la relación es generalmente negativa, excepto cuando el tamaño de la población es pequeño (Sibly et al., 2005). Sin embargo, la forma de la relación es difícil de estimar debido a que el ambiente no es constante. El paradigma mecanístico resulta ser el más adecuado para poder comprender los factores que conducen el crecimiento de la tasa poblacional. En este paradigma el efecto de la disponibilidad de recurso substituye el efecto de la densidad poblacional (Sibly y Hone, 2002).

Numerosos estudios han demostrado que la disponibilidad de alimento afecta la tasa de crecimiento de algunas poblaciones de animales (Sinclair, 1989). Esto se debe a que la disponibilidad de alimento, el comportamiento del individuo, y los costos energéticos diarios de los individuos de una población están vinculados a su tasa reproductiva. La disponibilidad de alimento condiciona el comportamiento de los animales y cómo éstos invierten tiempo y energía en distintas actividades. Así, cuando la disponibilidad de alimento es alta, los costos asociados a la búsqueda y consecución del alimento se reducirán, permitiendo un mayor almacenamiento de reservas energéticas que pueden ser utilizadas por el individuo para su crecimiento y/o reproducción. La tasa reproductiva se halla, sin embargo, también afectada por la capacidad que tiene el individuo de acumular la energía necesaria para poder encontrar pareja y reproducirse (Ricklefs, 1996). Por otro lado, esta capacidad de almacenamiento de energía disponible está sujeta a las restricciones evolutivas que fijarán la capacidad digestiva y de asimilación que tengan esos individuos (Penry, 1993). Además, existen también factores ecológicos que afectan esta capacidad de almacenamiento. El incremento en la densidad poblacional, o bien la presencia de competidores y/o depredadores puede afectar negativamente la disponibilidad de alimento y por ende, la capacidad de los individuos para almacenar energía para invertir en reproducción (Sih, 1993). Finalmente esta disminución de la energía almacenada a nivel individual podría traducirse en una reducción de la tasa de crecimiento poblacional. Entonces, tanto la disponibilidad de alimento en el ambiente como la capacidad para aprovechar y almacenar ese alimento como energía estarían, en primer término, regulando la capacidad reproductiva de los individuos.

Distintas metodologías han sido utilizadas para medir la disponibilidad de alimento en el ambiente y su relación con la tasa de crecimiento poblacional. Debido muchas veces a la imposibilidad de medir la disponibilidad de alimento, medidas indirectas, tales como condiciones climáticas, han sido relacionadas con la tasa de crecimiento poblacional en distintos estudios, como por ejemplo en la oveja doméstica (*Ovis aries*) y el ciervo colorado (*Cervus elaphus*) (Milner et al., 1999; Cook et al., 2004). Otras medidas alternativas indirectas son las de comportamiento y estado (por ejemplo, condición corporal) de los individuos de la población. Este enfoque tiene la ventaja de proveer una rápida evaluación de las causas que producen cambios en la

población (Lewis et al., 2005). El diagrama 2.1 representa en forma simplificada las relaciones existentes entre estas variables.

En el caso del ñandú, se ha observado que un bajo porcentaje de individuos intentan reproducirse (menos del 40%) por lo que se ha propuesto que es justamente el balance energético de los individuos, en particular de los machos, el que determinaría el potencial reproductivo de la población (Fernández, 1998; Fernández y Rebores, 1998). En esta tesis entonces se propone desarrollar una secuencia de modelos basado en el individuo que incorporen tanto el balance energético de los individuos como los factores ambientales (esencialmente la estacionalidad) que permitan comprender los factores que están determinando el crecimiento poblacional en esta especie. La comprensión de tales mecanismos contribuirá al eventual desarrollo de estrategias de manejo para la conservación de esta especie y su potencial explotación en forma extensiva.

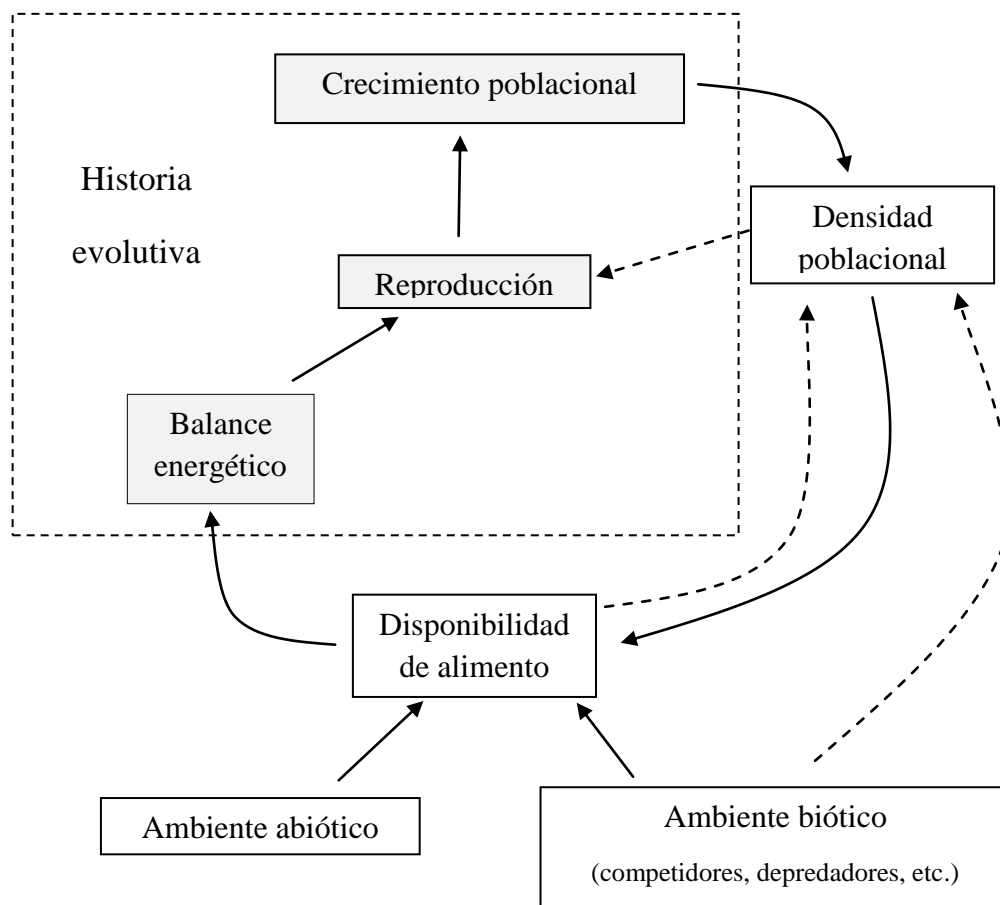


Diagrama 2.1: Modelo conceptual del efecto del balance energético individual en el crecimiento de las poblaciones.

La construcción de los modelos requiere una representación adecuada de los procesos biológicos en términos matemáticos, de la determinación de criterios para su validación, y de una metodología apropiada (analítica y computacional) para el análisis de los resultados matemáticos en términos biológicos y ecológicos.

2.2 El Modelo

Como se estableció en el apartado anterior, los modelos se basarán en el balance energético individual. Este balance energético es la diferencia entre la energía que el individuo incorpora al organismo y la energía que gasta diariamente. La energía que incorpora al organismo proviene del alimento que consume y el gasto de la misma se debe al costo de las funciones fisiológicas básicas y al de otras actividades que desarrolla el animal (Diagrama 2.2).

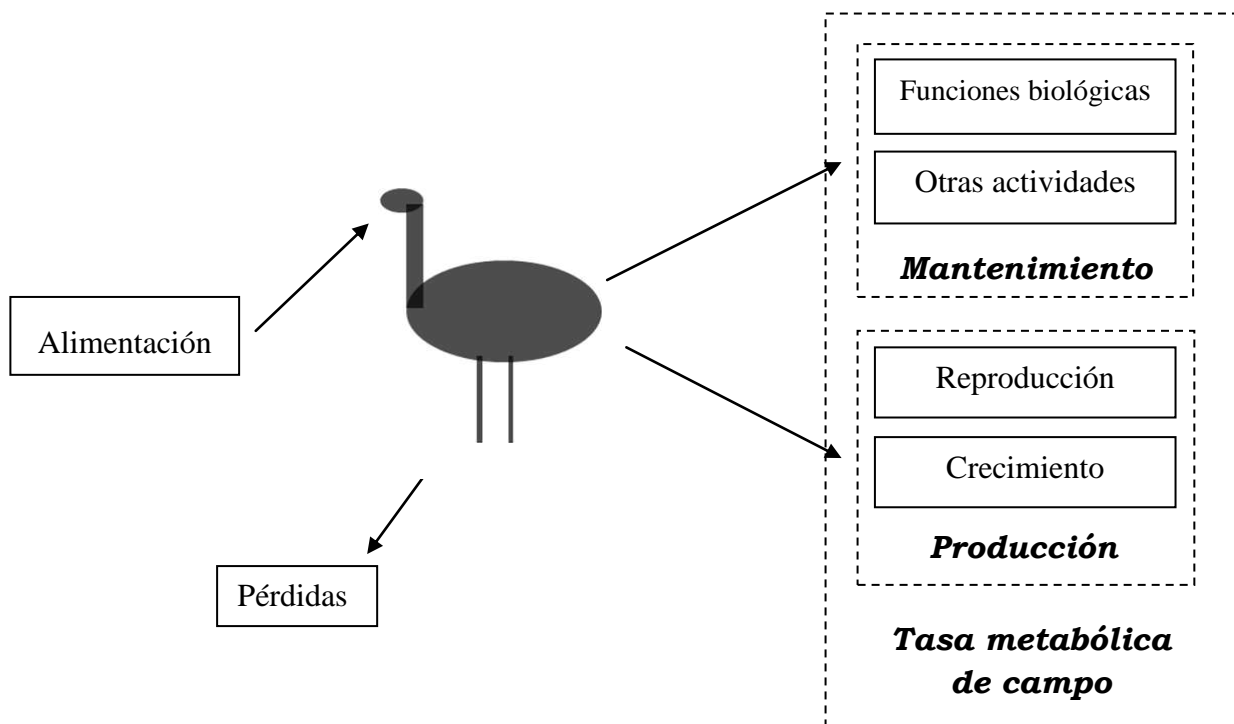


Diagrama 2.2: Modelo conceptual del balance energético individual.

El alimento que ingiere un individuo no es totalmente asimilado por el organismo, sólo una parte lo es, mientras que otra es eliminada como calor, heces y orina principalmente. La parte asimilada será la que le provea al individuo la energía necesaria para vivir, crecer y reproducirse. Entonces, la energía asimilada puede distribuirse entre lo que corresponde al mantenimiento del individuo y lo que corresponde a la producción. Mientras que la energía dedicada a mantenimiento se utiliza para afrontar los costos necesarios para mantener la estructura corporal existente, la energía que es destinada a la producción se utiliza para crecer o para reproducirse (Kooijman, 2000). El mantenimiento incluye tanto las funciones biológicas básicas que debe afrontar un individuo para poder vivir (respiración, circulación sanguínea, procesos fisiológicos, etc.) como aquellas otras actividades que desarrolla un animal en su actividad diaria (locomoción, alimentación, termorregulación, etc.). En cambio, la producción incluye la formación de nuevos tejidos como parte del crecimiento como de la reproducción. Un individuo podrá destinar energía a producción siempre y cuando haya podido cubrir primero los costos de mantenimiento. Por ejemplo, un individuo que está en la etapa de crecimiento no podrá hacerlo si toda la energía asimilada la debe invertir en mantenimiento.

Para poder realizar un modelo individual es necesario obtener valores de referencia respecto al consumo de alimento del ñandú, como así también conocer si hembras y machos consumen la misma cantidad de alimento ya que ésta es una de las variables del modelo (**Capítulo 3**). Además, para poder estimar el gasto energético diario se debe estimar tanto el costo del mantenimiento como el de la producción.

Inicialmente se formuló un modelo para estimar el costo diario de mantenimiento basado en el tiempo que los individuos dedican a las distintas actividades ya que esto afecta dicho costo. Para esto se trabajó con distintos patrones de comportamiento que representan el porcentaje del día que los individuos dedican a alimentarse, locomoción, reposo diurno y otras actividades (acicalarse, vigilancia, etc.) y el costo asociado a cada una de las actividades. Posteriormente se incorporaron los costos de producción, que en el caso de ñandúes adultos está asociado a la reproducción, para obtener una estimación de la tasa metabólica de campo (**Capítulo 4**). Debido a que la tasa metabólica de campo se ve afectada por el peso corporal del individuo, ya que éste afecta el costo de las distintas actividades, es necesario poder actualizar diariamente

el peso corporal a fin de poder obtener un balance energético. El peso ganado/perdido se calcula dividiendo la energía remanente por un factor que convierte energía en peso ganado o perdido, según corresponda. Luego es necesario conocer por un lado, la energía diaria remanente y por otro, el factor que convierte energía en peso ganado o perdido. La estimación de la energía remanente es una consecuencia de los Capítulos 3 y 4, con lo cual sólo resta conocer el factor de conversión. Éste no es el mismo cuando se tiene una ganancia de peso a que cuando se tiene una pérdida de peso. El costo de adquirir un gramo de peso es mayor que el de perderlo debido al costo de alimentación, asimilación y almacenamiento no sólo de grasas sino también de agua y otros materiales (Kendeigh et al., 1969). Para estimar este factor se trabajó, por un lado, con los datos de consumo, ganancia de peso y comportamiento del ensayo realizado en el criadero y por otro, con la estimación del costo energético de la incubación y el peso perdido durante la misma (**Capítulo 5**). Una vez que todas las partes del modelo energético individual fueron modeladas y/o ajustadas, sólo restó unirlas y hacerlas interactuar entre ellas (**Capítulo 6**). Finalmente, se aplicó el modelo con el objetivo analizar cuestiones asociadas al reclutamiento poblacional (**Capítulo 7**) y al manejo de la especie (**Capítulo 8**). En ambos casos se analizaron los resultados obtenidos en forma teórica y se cotejaron con los datos obtenidos de censos de poblaciones silvestres (**Apéndice I**).

Adicionalmente, los modelos de simulación permiten establecer un mecanismo de retroalimentación que define el tipo de información que es necesario recabar a campo. Así, los modelos se convierten en herramientas para testear hipótesis y para determinar la importancia relativa de diferentes factores en el éxito de una especie (Gurney y Nisbet, 1988).

Capítulo 3:

Análisis del consumo de alimento, la ganancia de peso y el comportamiento del ñandú

3.1 Introducción: Alimentación y Nutrición

El ñandú es un ave omnívora que se alimenta principalmente de vegetación. La materia verde constituye, en promedio, el 90% de la dieta mientras que el resto se compone de semillas (9%), frutos (0.6%) y fragmentos de insectos (0.1%) y vertebrados (<0.1%) (Martella et al., 1996). Como ya se mencionó, la composición de la dieta del ñandú común difiere dependiendo del hábitat y de la estación del año. En campos ganaderos de la región pampeana argentina la dieta del ñandú en primavera, se compone principalmente de dicotiledóneas (68,61% \pm 10,62) mientras que en invierno, las monocotiledóneas representan el 71,82% \pm 16,22 de la dieta. Estos porcentajes difieren significativamente de los de las abundancias relativas de monocotiledóneas y dicotiledóneas del pastizal en primavera, donde las monocotiledóneas no fueron seleccionadas en la dieta mientras que sí lo fueron las dicotiledóneas, pero no ocurrió lo mismo en invierno. (Yagueddú y Rossi, 1985; Comparatore y Martínez, 1997; Comparatore et al., 2001)

Según la literatura científica reciente, se observa que esta especie, selectiva al momento de alimentarse, elige las dicotiledóneas cuando la disponibilidad es alta pero consume en forma proporcional a la oferta cuando la disponibilidad es baja, es decir, durante el invierno (Comparatore et al., 2004). Esto podría estar relacionado con el alto contenido de proteínas o bien la digestibilidad de los carbohidratos de la hoja en las dicotiledóneas, que en invierno se pueden encontrar también en hierbas (Vacarezza, 2002). En otro estudio realizado en campos de cultivo, durante el invierno la dieta del ñandú estuvo constituida en un 40% por dicotiledóneas mientras que en la primavera el consumo de éstas aumentó a un 44%. Esos porcentajes no estuvieron ni en correspondencia con la composición vegetal de los campos ni con la dieta de los bovinos y ovinos presentes en el mismo (Vacarezza, 2002).

Cuando se busca cuantificar la cantidad de alimento que un animal consume es más simple hacerlo con animales en cautiverio que con animales silvestres debido a que estos últimos consumen lo que tienen en su hábitat, que, por ser variado, es muy difícil de controlar. Utilizando animales en cautiverio se puede conocer la cantidad de alimento que consumen sabiendo la cantidad ofrecida y la remanente. Esto, incluso, es más simple si se trabaja con pellets que con vegetales ya que éstos después de un tiempo de cortados se comienzan a deshidratar y, en consecuencia, su peso varía (F. Milano, com. pers.).

En estudios de nutrición realizados para el choique adulto (*Rhea pennata*), se observó que el consumo anual promedio de alimento balanceado es de 700 g/día/animal, y no es constante a lo largo del año, sino que fluctúa. El consumo es máximo a fines de verano-otoño cuando puede alcanzar valores de 900-1000 g/día/animal, y mínimo a fines invierno-principios de primavera cuando esas cantidades descienden a 350-400 g/día/animal (Sarasqueta, 2005). Considerar estos valores para el ñandú común podría inducir a un error, ya que el choique es un animal más pequeño. Si bien este argumento llevaría a pensar que el consumo del choique es menor, se debe tener en cuenta que esta especie vive en lugares más fríos que el ñandú común, lo que podría implicar la necesidad de un consumo mayor. Este comentario alerta sobre el cuidado que debe tenerse al momento de utilizar estimaciones realizadas para otras especies independientemente de cuán relacionadas se encuentren.

La información científica disponible en cuanto a la alimentación y la nutrición del ñandú es muy escasa. Esto es entendible dado que, por ejemplo en lo referente a la nutrición del avestruz, la mayor parte de los datos no son publicados en revistas científicas (Cooper et al., 2004). Hasta ahora, las dietas ofrecidas a los ñandúes generalmente se han formulado en base a información nutricional de aves de corral o de avestruz (Cabrera et al., 2007). Sin embargo, las importantes diferencias anatómicas, fisiológicas y de comportamiento entre el avestruz, las aves de corral y el ñandú justifican estudios específicos en esta última especie (Angel, 1996).

La investigación científica disponible relacionada al consumo de alimento en el ñandú común se relaciona con el consumo de alimento en relación a la edad (Vignolo et al., 2001, Cabrera et al., 2007), la selección de dieta (Martella et al., 1996, Vacarezza,

2002, Comparatore et al., 2004), y la preferencia de alimentos de aves en cautiverio (Bazzano et al., 2004). Algunos de estos estudios diferencian entre machos y hembras pero sólo durante los primeros meses de vida. Sin embargo, considerando las diferencias morfológicas y comportamentales entre sexos (Capítulo 1), parece natural que existan diferencias en los requerimientos nutricionales a lo largo de su vida. Conocer tanto el consumo diario de alimento como la forma en que el consumo se refleja en el peso del individuo para cada sexo permitiría entender la variación en el comportamiento de este animal y conocer los factores que podrían afectar su supervivencia y reproducción. Además, desde un punto de vista aplicado, permitiría mejorar el uso de alimentos balanceados en sistemas de cría. Este recurso alimenticio puede ser un medio interesante para mejorar el éxito reproductivo en los sistemas de producción semi-extensivos basados en pastoreo. Esta clase de sistemas de cría son importantes desde un punto de vista ecológico, sociológico y económico comparado a los más intensivos sistemas de producción que tienen una mayor demanda de energía.

3.2 Objetivos del ensayo

A partir de experimentos realizados con animales en cautiverio se buscó poder determinar el consumo de alimento para ñandúes hembras y machos mayores de 18 meses de edad durante otoño e invierno, estaciones que podrían ser críticas para determinar el éxito reproductivo de la especie. Además se evaluó la existencia de diferencias en el consumo de alimento en relación a los sexos en dos estaciones diferentes del año y se investigó si unos y otros variaron su consumo en relación a la época del año. También se analizó cómo este consumo afectó el peso corporal de los individuos en las diferentes estaciones estudiadas y si el efecto del consumo es igual sobre ambos sexos o no.

Es de esperar que, debido al mayor tamaño de los machos y la fuerte competencia intrasexual que muestran (Capítulo 1), éstos posean un mayor consumo de alimento independientemente de la época del año. Podría imaginarse que el consumo de alimento fuera mayor durante el invierno debido a los costos asociados a la termorregulación. Sin embargo, en el caso de los machos podría no encontrarse tal diferencia ya que durante el otoño ellos podrían estar consumiendo más alimento para

recuperar el peso que han perdido durante el período reproductivo. Si los machos no mostrasen diferencias en el consumo de alimento entre estaciones podrían observarse diferencias en el peso corporal ya que éste se modificaría más en otoño que en invierno.

Se analizó también el comportamiento de animales en cautiverio a fin de evaluar si éste difiere entre estaciones y entre sexos. La existencia de tales diferencias podría explicar las variaciones en el consumo de alimento y/o la ganancia en peso. Los animales que dedicasen mayor proporción de tiempo a alimentarse tenderían a consumir más alimento y a incrementar más su peso que aquellos animales que invirtieran su tiempo en otras actividades. Por otra parte, los animales más pasivos incrementarían más su peso cuando el consumo de alimento fuera semejante.

3.3 Metodología

El estudio se llevó a cabo en el criadero Gimasa (Ptdo. de Balcarce, Pcia. de Buenos Aires, Argentina) en dos etapas: la primera durante el otoño y la segunda en el invierno. Durante el ensayo de otoño (desde fines de marzo a principios de abril) la temperatura promedio fue de 16.7°C (5.1°C min., 27.1°C máx.) mientras que durante el ensayo de invierno (mediados de julio) fue de 8.9 °C (-1.4°C min., 16.5°C máx.). Llovió un solo día (3mm) durante el ensayo de invierno.

Los dos ensayos se realizaron con diez individuos, todos mayores de 18 meses que pesaban entre 21.6 y 35 kg. En el ensayo de otoño se trabajó con 6 machos y 4 hembras mientras que en el de invierno se lo hizo con 5 hembras y 5 machos. Las aves con las que se llevaron adelante los ensayos no fueron las mismas. Sin embargo, dado que no fueron previamente marcadas, alguna pudo haber participado de ambos ensayos.

Los ensayos se desarrollaron durante ocho días en otoño y siete días en invierno. Si bien hubiera sido deseable trabajar con un tamaño de muestra mayor, sólo fue factible trabajar con 10 animales debido a que hubo que mantenerlos en cautiverio. Cada ñandú se ubicó en un corral de 3 x 5 m². Los corrales fueron construidos en línea, es decir, cada ave tenía dos vecinos, uno a cada lado, excepto aquellos que se encontraban al final de la línea. Tanto las separaciones internas como el perímetro se construyeron de alambre tejido. Previo a los ensayos, las aves se encontraban pastando en una pastura con leguminosas. Las aves fueron llevadas a los corrales y alimentadas

con el alimento balanceado durante cinco días antes de comenzar los ensayos para que se adaptaran a las nuevas condiciones. Todos los ñandúes fueron pesados antes y después del ensayo con el objetivo de conocer el peso ganado durante el período del ensayo. Los animales fueron pesados en una balanza que poseía una plataforma y un tablero digital que indicaba el peso. La balanza fue colocada en un pozo para que la plataforma estuviera a la misma altura del suelo y el tablero se ubicó alejado de la balanza y escondido para que el animal no percibiera la presencia de quien registraba el peso. Con el objetivo que el animal se subiera a la balanza se ubicó, al costado de la plataforma, un recipiente con alimento y en algunas oportunidades el dueño del criadero llamaba a los ñandúes a acercarse al mostrarles el alimento. Diariamente se midió el alimento consumido por cada individuo y luego se calculó el consumo promedio de alimento por individuo.

Las aves fueron alimentadas con terminador para pollos durante la semana que duró cada ensayo. La composición del alimento, según descripción del fabricante fue: proteína cruda 14% (mínimo), extracto etéreo 4.5% (mínimo), fibra cruda 8 % (máxima), minerales totales 7.7% (máximo), humedad 13% (máximo), calcio 1-1.12% (min.-máx.), y fósforo 0.8 - 0.95% (min.-máx.) (Valor energético para aves domésticas: 9.205 MJ/kg en condiciones ambientales estándar).

Debido a que se estima que los valores provistos por el fabricante son sólo aproximaciones, se realizó un análisis del alimento para determinar su composición y digestibilidad. Los resultados fueron: digestibilidad in vitro de la materia seca (DM), 0.82; energía metabolizable (ME), 12.34 MJ/kg MS; humedad, 12.5%; fibra detergente neutral, 28.00%; fibra detergente ácido, 9.10%; proteína cruda, 17.0% y cenizas, 6.0%, todo expresado como % de MS. El valor energético dado por el fabricante fue corregido por masa seca, resultando ser 10.52 MJ/kg MS.

Cada tarde se retiró el alimento sobrante y se suministró a cada individuo 2 kg de alimento fresco. El alimento sobrante fue pesado para determinar el consumo de alimento diario de cada uno de los animales. Se retiraron muestras tanto del alimento suministrado como del retirado cada día a fin de determinar los niveles de humedad del mismo para corregir el consumo, ya que se trabajó con masa seca. Los animales tuvieron alimento ad libitum durante todos los días de los ensayos.

Durante los dos ensayos se realizaron observaciones de los patrones de comportamiento de machos y hembras. En el ensayo de otoño se eligieron cada día 3 animales al azar y se los observó entre 4 y 6 veces a cada uno por un período de 10 minutos. Las observaciones se realizaron entre las 8 y las 19 horas. Estas 11 horas fueron divididas en tres partes iguales agrupando los intervalos que corresponden a la mañana, al mediodía y a la tarde. Luego cada intervalo se dividió en períodos de 10 minutos, correspondiente a la longitud de una observación. Una vez elegido el individuo que sería observado, se tomaron en forma aleatoria dos horarios de observación dentro de cada una de las tres partes en que fue dividido el día con el fin de que las observaciones no correspondieran todas a la misma franja horaria.

Por problemas operativos, en el ensayo de invierno se observaron sólo 6 individuos entre 6 y 7 veces durante un día del ensayo. En este caso los individuos observados fueron elegidos al azar, pero siempre eligiendo dentro de los individuos que no habían sido observados. La forma de elegir el horario de observación fue similar a la descrita para el otoño con la diferencia de que, en este caso, las observaciones duraron 5 minutos. Las observaciones fueron filmadas desde sitios donde el observador no era percibido ni por el individuo observado ni por los demás. Las mediciones de la duración de cada comportamiento se realizaron utilizando el programa Etholog 2.2 (Ottoni, 2000). Las categorías comportamentales observadas fueron: alimentación, reposo diurno, vigilancia, acicalamiento, caminar y estar de pie (Tabla 3.1).

Con el objetivo de determinar si existieron diferencias en el peso con el cual los animales iniciaron los ensayos, en la ganancia de peso y/o en el consumo diario, discriminando entre sexos para cada estación y entre estaciones para cada sexo, se realizó un test de homogeneidad de varianzas, supuesto fundamental para poder realizar pruebas de hipótesis paramétricas. Cuando las variables no cumplieron este supuesto o hubo falta de normalidad se utilizaron pruebas estadísticas no paramétricas. Estos análisis estadísticos fueron implementados con el software InfoStat (InfoStat software, versión 2008, Facultad de Ciencias Agropecuarias, Universidad Nacional de Córdoba, Córdoba, Argentina).

Tabla 3.1: Descripción de las categorías comportamentales observadas

Actividad	Descripción
Alimentarse	El animal está parado frente al comedero picoteando o deglutiendo el alimento.
Reposo diurno	El animal se encuentra echado ya sea con su cuello en forma de S, como totalmente apoyado en el suelo o estirado.
Vigilar	El animal está de pie y levanta la cabeza estirando totalmente el cuello
Acicalarse	El animal se limpia las plumas con su pico.
Caminar	El animal se desplaza
Estar de pie	El animal está de pie sin mostrar signos de vigilancia.

Las observaciones de comportamiento son datos composicionales dado que cada observación puede ser pensada como un vector cuya i -componente representa la proporción de tiempo en la cual el individuo realiza la actividad i . Por lo tanto, cada componente es no negativa y la suma de todas corresponde al 100% de la actividad. El inconveniente que presentan los datos composicionales es que no se puede utilizar para su análisis los procedimientos estadísticos habituales. Sin embargo, existen transformaciones que permiten trasladar los datos al espacio real donde es posible aplicar las técnicas habituales. La transformación que utilizamos es la logcociente centrada (CLR) (Aitchison, 1982, 1986). El procedimiento a seguir es, en primer lugar se clausura cada dato respecto a su total y luego se aplica logaritmo natural a cada componente dividida por su media geométrica.

Una vez transformados los datos mediante la transformación CLR, se determina mediante un análisis de varianza si el porcentaje de tiempo dedicado a cada una de las actividades tiene un efecto de estación y/o sexo. Además, a través de un análisis de componentes principales se analizan e interpretan las relaciones que existen entre ellas y se determinan cuáles comportamientos son más característicos según la época y el sexo de los individuos.

Para los análisis es necesario tener en cuenta lo siguiente:

- La distancia entre dos vértices se llama enlace y su longitud indica la covariación que existe entre las variables que indican sus vértices.
- El valor promedio de cada logcociente se puede observar al proyectar el origen sobre cada enlace. A partir de esto, la proyección de cada centroide de grupo sobre cada enlace permite ser interpretado en relación a las variables involucradas en el enlace. Esto es, si la proyección del centroide se encuentra más cerca a uno de los dos vértices entonces se tiene una mayor tendencia a lo que representa ese vértice que el otro.

Los análisis estadísticos fueron implementados con el software libre R (2.11.1).

3.4 Resultados

3.4.1 Análisis de los pesos corporales iniciales.

Los pesos con los cuales las hembras iniciaron los ensayos fueron de 24.113 ± 2.700 kg (rango: 21.6 - 27.4) en otoño y de 25.180 ± 2.744 kg (rango: 21.7 - 28.7) en invierno. Los machos pesaron al inicio del ensayo de otoño 28.080 ± 2.117 kg (rango: 24.9 - 30.0) y 31.360 ± 2.928 kg (rango: 27.4 - 35.3) al inicio del de invierno (Figura 3.1 y Tabla 3.2).

Se encontró una diferencia significativa en el peso con el cual hembras y machos iniciaron ambos ensayos (invierno: $t = -3.44$; $p = 0.009$; otoño: $t = -2.61$; $p = 0.031$). Este resultado fue esperable debido a que las hembras son en general más pequeñas que los machos. El peso de las hembras como el de los machos al comienzo de los dos ensayos no mostró diferencias significativas (hembras: $t = 0.58$; $p = 0.578$; machos: $t = 2.16$; $p = 0.059$; Figura 3.1).

Tabla 3.2: Promedios (\bar{x}), desvío estándar ($D.E$) y coeficientes de variación (CV) de los pesos iniciales, los pesos finales, el alimento consumido y peso ganado diariamente para ñandúes mantenidos en cautiverio durante el otoño y el invierno.

	Otoño				Invierno			
	Hembras		Machos		Hembras		Machos	
	$(\bar{x} \pm D.E)$	CV	$(\bar{x} \pm D.E)$	CV	$(\bar{x} \pm D.E)$	CV	$(\bar{x} \pm D.E)$	CV
Peso inicial (kg)	24.11 ± 2.70	11.19	28.08 ± 2.12	7.54	25.18 ± 2.74	10.90	31.36 ± 2.93	9.34
Peso final (kg)	24.76 ± 2.55	10.31	29.30 ± 2.08	7.09	25.30 ± 2.76	10.91	31.14 ± 3.37	10.82
Alimento consumido diariamente (g MS/d)	902.5 ± 133.76	14.82	1011.67 ± 134.67	13.31	914.0 ± 105.97	11.59	1084.0 ± 225.57	20.81
Peso ganado diariamente (g/d)	81.25 ± 41.77	51.41	152.08 ± 6.65	4.37	17.14 ± 97.62	569.48	-31.43 ± 81.06	-257.93

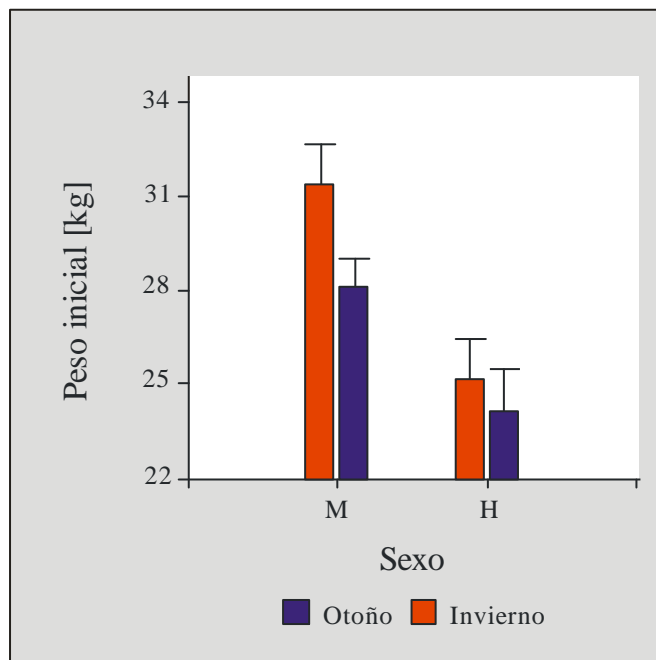


Figura 3.1: Pesos de hembras y machos de ñandú al inicio de los ensayos de consumo de alimento realizados durante otoño e invierno.

3.4.2 Análisis del consumo de alimento

En los ensayos de otoño y de invierno las hembras consumieron 0.902 ± 0.131 kg MS/d (rango: 0.836 - 1.066) y 0.913 ± 0.106 kg MS/d (rango: 0.846 - 1.180), respectivamente, mientras que los machos consumieron 1.010 ± 0.135 kg MS/d (rango: 0.870 - 1.097) en otoño y 1.084 ± 0.225 kg MS/d (rango: 0.791 - 1.388) en invierno (Tabla 3.1).

Al analizar el consumo diario no se observaron diferencias significativas entre sexos en ninguna de las dos estaciones (otoño: $t = -1.25$, $p = 0.247$; invierno: $t = -1.54$, $p = 0.163$). Por otro lado, al comparar el consumo diario de otoño e invierno tanto para hembras como para machos tampoco se encontraron diferencias significativas (hembras: $t = 0.14$, $p = 0.889$; machos: $t = 0.66$, $p = 0.525$). Por lo tanto, en el consumo diario de alimento no se observó ni un efecto estacional ni un efecto de sexo (Figura 3.2).

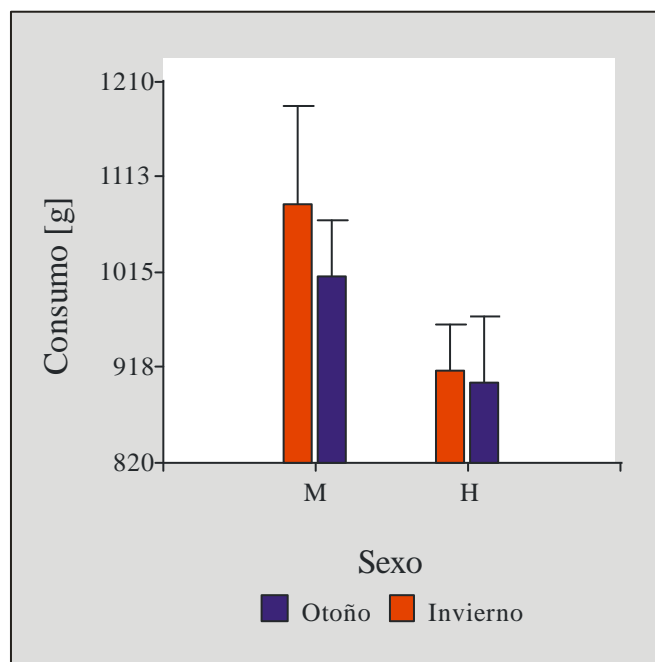


Figura 3.2: Consumo diario de alimento balanceado (g MS/d) de machos y hembras de ñandú común mantenidos en cautiverio durante otoño e invierno.

3.4.3 Análisis de la ganancia/pérdida de peso

Todos los ñandúes ganaron peso en el ensayo de otoño mientras que en el de invierno se observó que en promedio sólo las hembras ganaron peso mientras que los machos lo perdieron. La ganancia de peso para las hembras en otoño fue de 81.250 ± 41.771 g/d (rango: 44 – 131) mientras que en invierno fue de 17.14 ± 97.625 g/d (rango: -100 – 143). En el caso de los machos, en otoño tuvieron una ganancia de 152.083 ± 6.646 g/d (rango: 144 – 163) mientras que en invierno resultó en pérdida de -31.43 ± 81.064 g/d (rango: -171 – 14) (Tabla 3.1 y Figura 3.3).

Al analizar la ganancia diaria de peso en las distintas estaciones, se observó que en invierno no existió una diferencia significativa entre sexos ($t = 0.86$, $p = 0.417$), sin embargo, la diferencia fue significativa en el ensayo de otoño, obteniendo los machos una mayor ganancia en peso que las hembras (prueba de Kolmogorov-Smirnov, $p < 0.02$; mediana hembras = 75.00 g/d, mediana machos = 151.25 g/d).

El peso diario ganado no mostró diferencias significativas entre las dos estaciones en las hembras ($t = -1.21$, $p = 0.264$) pero sí existió una diferencia significativa en el peso

diario ganado para los machos entre estaciones (prueba de Kolmogorov-Smirnov, $p < 0.01$; mediana invierno = 0.00 g/d, mediana otoño = 151.25 g/d).

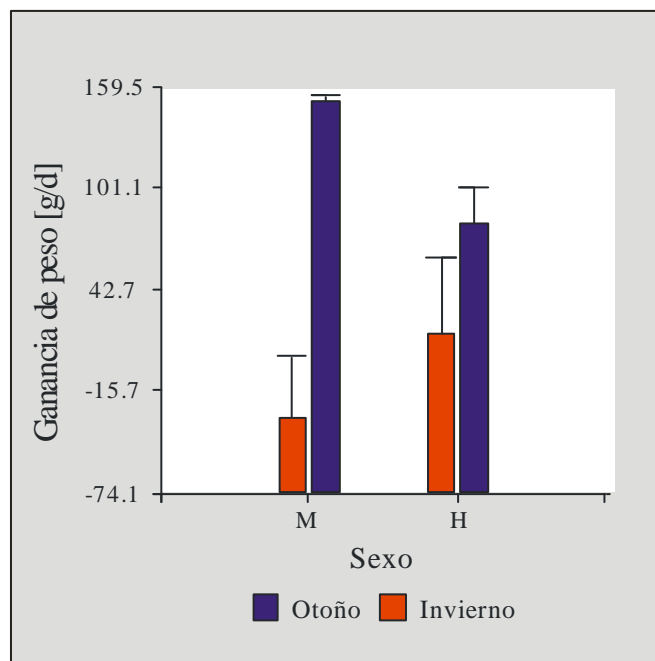


Figura 3.3: Peso ganado (g/d) por machos y hembras de ñandú común mantenidos en cautiverio durante otoño e invierno.

3.4.4 Análisis del comportamiento

A partir de un análisis descriptivo del comportamiento registrado durante los ensayos se obtuvo que durante el ensayo de otoño los animales estuvieron más tiempo en reposo que caminando o realizando alguna de las otras actividades mientras que en el invierno el comportamiento al cual le dedicaron más tiempo fue a caminar (Tabla 3.3).

Tabla 3.3: Porcentaje del día que los ñandúes dedicaron a las distintas actividades

Estación	Sexo	Caminar	Alimentarse	Reposo diurno	Vigilar	Estar de pie	Acicalarse
Invierno	Macho	67.71	3.51	6.49	8.41	4.88	9.00
	Hembra	68.02	6.05	0.57	7.75	3.63	13.98
Otoño	Macho	25.95	2.92	40.75	7.27	8.67	14.45
	Hembra	30.84	6.52	38.90	6.23	6.74	10.77

3.4.4.1 Relación entre el tiempo dedicado a las distintas actividades y la estación del año y/o el sexo.

A partir de los datos de comportamiento transformados mediante la transformación CLR, se llevó a cabo un análisis de varianza para cada actividad, considerando como factores la época y el sexo y su interacción. Se observa que el tiempo dedicado a caminar tuvo un efecto estacional ($p < 0.05$), pero no varió con el sexo ($p > 0.05$; Tabla 3.4). Por otro lado, el tiempo dedicado a alimentarse mostró diferencias entre los sexos siendo siempre mayor en las hembras ($p < 0.05$), pero no se detectó un efecto estacional ($p > 0.05$) (Tabla 3.4).

Para los otros comportamientos no fue posible realizar el análisis de varianza debido a que el mismo no tuvo un buen ajuste, posiblemente relacionado con el bajo número de individuos observados.

Tabla 3.4: Análisis de varianza realizado para determinar si existió un efecto estacional y/o de sexo en el porcentaje del tiempo que los individuos dedicaron a caminar y a alimentarse.

		Caminar		Alimentarse	
F.V.	gl	F	p	F	p
Modelo	3	3.55	0.0673	4.17	0.0471
Estación	1	8.95	0.0173	2.96	0.1237
Sexo	1	0.53	0.4862	9.48	0.0151
Estación*Sexo	1	6.1E-04	0.9808	0.09	0.7741
Error	8				
Total	11				

3.4.4.2 Análisis del tiempo dedicado a las distintas actividades

Para analizar la covariación entre las diferentes actividades se realizó un análisis de componentes principales (técnica multivariada de reducción y ordenación). Las dos primeras componentes recuperaron el 90 % de la variación total, y en dicho plano todas las actividades se reconstruyeron en un 80 % o más. La Tabla 3.6 muestra la correlación entre

las variables originales y las componentes principales, además del porcentaje de reconstrucción de cada variable en el primer plano principal.

Tabla 3.5: Correlación entre las variables comportamentales y las dos primeras componentes principales.

Variable	CP1	CP2	Porcentaje de reconstrucción
Caminar	-0.95	0.25	0.96
Alimentarse	-0.87	-0.46	0.97
Reposo diurno	0.97	-0.23	0.99
Vigilar	-0.41	0.85	0.89
Estar de pie	0.66	0.73	0.97
Acicalarse	0.86	-0.08	0.80

La primera CP describe la asociación que existió entre los tiempos dedicados a caminar y alimentarse y el tiempo dedicado al reposo diurno y a acicalarse (Tabla 3.5). Un aumento en el tiempo dedicado a alimentarse y/o caminar implicó un menor tiempo dedicado a las actividades de reposo y acicalamiento. La segunda CP es, fundamentalmente, un indicador del tiempo dedicado a vigilar y a estar de pie (Tabla 3.5). Hay tres grupos de actividades caminar-alimentarse; vigilancia-estar de pie y acicalarse-reposo diurno, las cuales están correlacionadas positivamente de a pares.

A partir del gráfico de las dos primeras componentes principales (Figura 3.4) se observa que en otoño los machos mostraron una relación positiva con la segunda componente mientras que fue negativa para las hembras, es decir, los machos dedicaron más tiempo a vigilar y a estar de pie que las hembras. Además, los machos tuvieron una relación positiva tanto en invierno como en otoño con la segunda componente lo que muestra que los machos dedicaron tiempos similares a vigilar y a estar de pie en ambas estaciones. Por otra parte, para ambos sexos la relación con la primera componente fue positiva en otoño y negativa en invierno, esto es, en otoño dedicaron más tiempo a acicalarse y al reposo diurno que a caminar y alimentarse, mientras que en invierno ocurrió lo contrario.

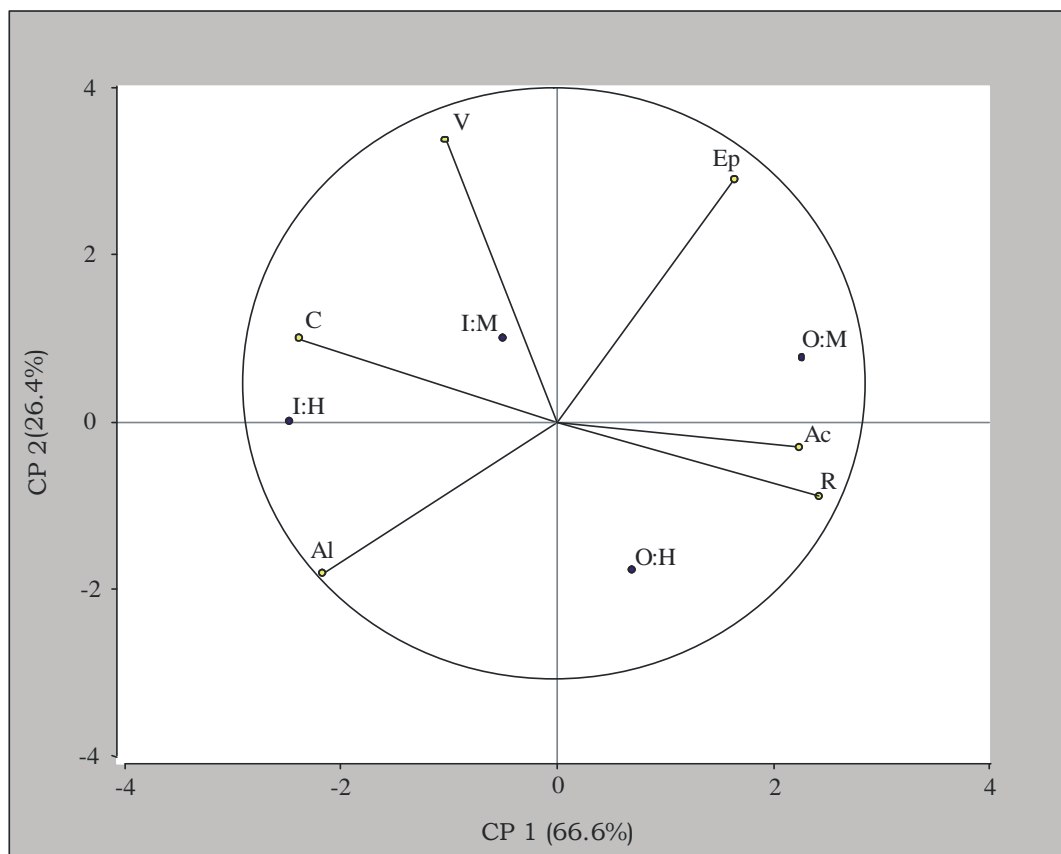


Figura 3.4: Representación de las dos primeras componentes principales basadas en los diferentes comportamientos observados en los ñandúes mantenidos en cautiverio. V: vigilar, C: caminar, Al: alimentarse, Ep: estar de pie, Ac: acicalarse, R: reposo diurno. Los puntos I:M, O:M, I:H y O:H corresponden a los centroides de cada grupo, machos en invierno, machos en otoño, hembras en invierno y hembras en otoño.

A partir de la proyección de los centroides de cada grupo sobre cada enlace, se tiene que mientras en otoño los machos mostraron mayor tendencia a vigilar que a caminar y que a alimentarse, las hembras mostraron mayor tendencia a alimentarse que a caminar y que a vigilar. Si bien los animales silvestres suelen dedicar más tiempo a alimentarse que a cualquier otra actividad (Carro y Fernández, 2008), en cautiverio, posiblemente por la forma en que obtienen el alimento, no se observó lo mismo.

Por otro lado, los machos tuvieron mayor tendencia a caminar que a alimentarse mientras que las hembras tuvieron mayor tendencia a alimentarse que a caminar en otoño y un comportamiento cercano al promedio en invierno.

Durante el invierno se observó una mayor tendencia a la vigilancia y a caminar que a estar en reposo, de pie o acicalarse, comportamientos que mostraron mayor tendencia que vigilar y caminar en otoño. Sin embargo, es importante notar que las hembras en otoño y los machos en invierno tuvieron un comportamiento cercano al promedio caminar-estar de pie. Por otra parte, durante el invierno los animales tendieron más a estar de pie que a acicalarse o estar en reposo mientras que en otoño las hembras mostraron un comportamiento opuesto.

Los machos mostraron mayor tendencia a acicalarse o estar en reposo que a alimentarse en otoño mientras que las hembras tienen la misma tendencia en invierno.

Estos resultados pueden visualizarse en la Figura 3.4 donde la circunferencia tiene radio unidad y el porcentaje de reconstrucción de las variables está relacionado con la longitud del vector, de tal forma que aquellas variables que se reconstruyen en un 100% son las que llegan a la unidad.

3.5 Conclusiones y discusión

Es importante destacar que durante estos ensayos, más allá de medirse el consumo de alimento, se registró y analizó la ganancia de peso, diferenciando entre estaciones y entre sexos. La metodología que hemos seguido no ha sido antes implementada para esta especie. Si bien Vignolo (2005) y Bazzano et al. (2004) han determinado el consumo de alimento en el ñandú, en ninguno de estos dos trabajos se ha medido el peso ganado por los individuos. Tampoco en los trabajos previos se midió el consumo individual sino que, a partir del consumo total, se estimó un consumo promedio. Además, es importante destacar que durante los ensayos se han realizado observaciones de comportamiento que nos permitieron analizar de una forma más detallada los resultados de consumo y ganancia de peso obtenidos.

Mediante las pesadas realizadas al inicio de ambos ensayos hemos podido corroborar que las hembras son más livianas que los machos, encontrándose una diferencia significativa entre los pesos de ambos. Si bien ni las hembras ni los machos mostraron diferencias significativas en los pesos al inicio de ambos ensayos, el nivel de significación obtenido para los machos es muy próximo a 0.05 y por tal razón es necesario ser

cuidadosos con tal aseveración ya que se ha trabajado con un número de individuos pequeño y los resultados podrían cambiar al incrementar el tamaño de la muestra.

En cuanto al consumo diario de alimento, contrariamente a lo esperado, no se observó ni un efecto estacional ni un efecto de sexo. Aún así, durante el ensayo de otoño todos los ñandúes ganaron peso mientras que en el de invierno se observaron pérdidas de peso. Esto podría estar relacionado, por un lado, con las actividades que los individuos realizaron durante los ensayos. Durante el ensayo de invierno el tiempo dedicado a caminar, el comportamiento que más gasto energético tuvo entre los observados durante los ensayos, fue muy superior al dedicado en otoño. Por otro lado, en invierno las temperaturas fueron inferiores a las del otoño por lo que el gasto por termorregulación podría haber aumentado, incrementando el gasto energético diario.

Los resultados expuestos aquí respecto al consumo de alimento difieren de lo hallado por Bazzano et al. (2004) quienes obtuvieron que durante la época pre-reproductiva (invierno), los machos comieron, en promedio, mayor cantidad de alimento que las hembras. Tal diferencia podría deberse a la forma en la cual el alimento les fue suministrado a los animales. En el experimento de Bazzano y colaboradores se alimentó a los animales dos veces al día durante una hora y media cada vez, mientras que en este experimento el alimento estuvo disponible ad libitum durante todo el día. Otro factor que podría explicar la diferencia en los resultados sería el método de cálculo del consumo. En el caso del trabajo de Bazzano y colaboradores, los animales compartían el alimento y entonces se obtuvo un consumo promedio, mientras que en este trabajo se midió el consumo realizado por cada uno de los animales.

Por otra parte, el peso ganado por machos y hembras fue significativamente diferente en el otoño cuando los machos ganaron casi el doble de peso que las hembras. Esto podría deberse a que durante este período los machos recuperan el peso perdido durante la época reproductiva, se hubieran o no reproducido exitosamente, y post-reproductiva, dedicada al cuidado de los pichones, mientras que las hembras podrían haber recuperado su peso en el verano cuando culminaron la puesta de huevos. También podría considerarse que el peso relativo perdido durante la puesta fuera inferior al perdido por los machos.

A pesar de no haberse observado diferencia en cuanto a la cantidad de alimento consumido ni entre estaciones ni entre sexos, fue posible determinar que las hembras dedicaron más tiempo a alimentarse que los machos. Esto permite deducir que los machos se han mostrado más eficientes en cuanto a la utilización del tiempo para alimentarse. Lo que muestra que existen diferencias entre ambos sexos que se pueden explicar desde un punto de vista comportamental. En este caso, si la evaluación de consumo de alimento no se hubiera asociado a un análisis de comportamiento esta observación no hubiera podido hacer. Más aún, esto nos brinda herramientas para justificar la necesidad de diferenciar entre sexos en los modelos que se desarrollaron en los capítulos siguientes.

Se han observado diferencias en cuanto al tiempo que los individuos dedican a las distintas actividades en cautiverio y en la vida silvestre. Mientras que en la vida silvestre la principal actividad es la alimentación, que les insume alrededor del 79% del día (Carro y Fernández, 2008), en cautiverio sólo le dedican alrededor del 7% del día. Esto puede deberse a las diferentes calidades de la dieta como así también a la forma de obtener el alimento. Mientras que en cautiverio el animal sólo picotea del comedero, en el campo debe buscar y seleccionar el alimento que luego comerá. Al aumentar el tiempo dedicado a la búsqueda y consecución del alimento en estado silvestre, los ñandúes deben reducir el tiempo dedicado a otras actividades tales como el acicalamiento y el reposo.

Los comportamientos de reposo, estar de pie o acicalarse podrían asociarse con el ocio o la tranquilidad, actitudes fundamentalmente opuestas a la de vigilancia. El hecho que durante el invierno se haya observado una mayor tendencia a la vigilancia y a caminar – comportamientos que en cautiverio podrían asociarse con la alerta – que a las otras actividades anteriormente descritas, podría eventualmente deberse a algún factor externo al ensayo, no detectado por el investigador, por el cual los individuos han mostrado en una actitud más tensa.

En síntesis, estos resultados nos han permitido, por un lado, determinar similitudes y diferencias entre machos y hembras en cuanto al consumo de alimento y a la ganancia de peso. Además hemos estudiado el comportamiento de los individuos diferenciando tanto entre estaciones como entre sexo y hemos relacionado el comportamiento observado con la ganancia de peso.

Capítulo 4:

Modelo para la estimación de la tasa metabólica de campo del ñandú.

4.1 Introducción:

La tasa metabólica de campo (FMR) representa el costo energético total que debe afrontar diariamente un individuo en su medio. Ésta incluye los costos del metabolismo basal (BMR) – la energía que necesita un individuo en completo reposo-, de locomoción, de alimentación, de evasión de depredadores, de vigilancia, termorregulación, reproducción y crecimiento, entre otros (Nagy, 1987).

Las tasas metabólicas han sido medidas en diferentes especies, y estas mediciones han sido utilizadas usualmente para tratar de encontrar relaciones con ciertas características de las aves, por ejemplo su tamaño o peso. En tal sentido se han encontrado distintas ecuaciones que describen la relación incluso para la misma Clase u Orden, debido a que las ecuaciones propuestas responden a diferentes conjuntos de datos (Lasiewski y Dawson, 1967; Jensen et al., 1992; Nagy et al., 1999; Tieleman y Williams, 2000; Nagy, 2001; Nagy, 2005; Speakman, 2005). En el caso de la FMR, hasta hace poco tiempo se consideraba necesario diferenciar entre aves paseriformes y no paseriformes. Sin embargo, al aumentar la cantidad de especies estudiadas, y por consiguiente el volumen de datos disponibles, Nagy y colaboradores (1999) mostraron que estas diferencias dejan de ser significativas, por lo cual ya no se justifica hacer tal diferenciación.

En las tablas que se presentan a continuación se detallan algunos ejemplos de las relaciones alométricas encontradas para la BMR (Tabla 4.1) y la FMR (Tabla 4.2). Actualmente, se están recalculando las ecuaciones corrigiéndolas por las relaciones filogenéticas que existen entre las especies consideradas. En este caso, se ha visto que existían diferencias entre la ecuación obtenida a partir de la corrección por filogenia y aquella resultante de ignorar dichas relaciones (Tabla 4.1 y 4.2).

Tabla 4.1: Ecuaciones utilizadas para la estimación de la tasa metabólica basal (*BMR*) a partir del peso del ave (*w*) según distintas fuentes bibliográficas

Autor	Grupo de aves	Ecuación [BMR]=kJ/d, [w]=kg
Lasiewski y Dawson en Grawford y Lasiewski (1968)	Aves no paseriformes	$BMR = 327.29 \cdot w^{0.723}$
Jensen et al. (1992)	Aves no paseriformes	$BMR = 326.04 \cdot w^{0.75}$
Maloney y Dawson (1993)	Ratites	$BMR = 175.419 \cdot w^{0.763}$
Tieleman y Williams (2000)	Todas las aves	$BMR = 308.32 \cdot w^{0.638}$
Tieleman y Williams (2000)	Todas las aves corregida por filogenia	$BMR = 279.9 \cdot w^{0.677}$

Tabla 4.2: Ecuaciones utilizadas para la estimación de la tasa metabólica de campo (*FMR*) a partir del peso del ave (*w*) o del metabolismo basal (*BMR*) según distintas fuentes bibliográficas.

Autor	Grupo de aves	Ecuación [FMR]=kJ/d, [w]=kg
Jensen et al. (1992)	No especificado	$FMR = a \cdot BMR$ $1.5 \leq a \leq 2$
Nagy (1999)	Todas las aves	$FMR = 1159.28 \cdot w^{0.681}$
Nagy (1999)	Omnívoros	$FMR = 716.6 \cdot w^{0.628}$
Tieleman y Williams (2000)	Todas las aves	$FMR = 1235.95 \cdot w^{0.703}$
Tieleman y Williams (2000)	Todas las aves corregido por filogenia	$FMR = 831.76 \cdot w^{0.671}$

Estas ecuaciones alométricas no sólo permiten el análisis de la relación entre las características morfológicas de los animales y su fisiología, sino que también han sido utilizadas de modo predictivo para estimar los costos metabólicos de diferentes especies en base a esta relación con el tamaño (Reiss, 1989). Tal aproximación también ha recibido amplias críticas debido especialmente a que estos modelos se basan en generalidades que limitan su utilización en casos particulares. En el caso de las ecuaciones que estiman energía, la mayor dificultad es que dejan de lado factores que pueden ser de gran importancia. Por ejemplo, los requerimientos energéticos pueden variar de acuerdo a la

edad de los individuos o bien al sexo. En el caso donde existe dimorfismo sexual, los costos metabólicos necesariamente difieren entre machos y hembras (Reiss, 1991) o incluso, la tasa metabólica basal puede ser diferente (Ono y Boness, 1996).

Otros modelos bioenergéticos que se utilizan para calcular el costo energético diario de un individuo son los modelos de presupuesto energético diario (DEB, “daily energy budget”), los cuales consisten en un complejo balance entre la energía ingerida y los procesos de conservación y de demanda de energía de un individuo (Wiens e Innis, 1974; Furness, 1978). Cuando se conoce la energía que requieren varios procesos, las demandas pueden ser sumadas o integradas para obtener los requerimientos energéticos diarios. Este proceso ha sido llamado método integrativo (Kendeigh et al., 1977).

Otra forma de estimar la FMR es a partir del cálculo de la tasa metabólica de existencia (EMR¹) (Kendeigh et al., 1977). En este caso, la FMR se estima como un porcentaje de la EMR, y debido a esto se lo conoce como el método del porcentaje. Un porcentaje adicional le es agregado a la EMR el cual representa el costo de las actividades que el individuo realiza a campo. Consecuentemente entonces, la FMR es expresada como:

$$FMR = EMR \cdot PC \quad \text{Ecuación 4.1}$$

donde PC es una estimación de este costo (expresado como un porcentaje de la EMR).

En el caso de las aves, el PC es independiente de la temperatura en invierno, y su valor sería 1.071 (esto es, el 7.1% de la EMR). Sin embargo, en verano el PC crece al decrecer la temperatura media del verano, y su valor está dado por la relación:

$$PC = 134.2 - 0.923 \cdot T \quad \text{Ecuación 4.2 (Kendeigh et al. 1977).}$$

La EMR ha sido estimada a partir de estudios realizados con diferentes especies. Ésta se calcula en función del peso corporal del individuo y de la temperatura promedio de la estación según la siguiente formulación:

$$EMR = 4.187(a - b \cdot T) \quad \text{Ecuación 4.3}$$

El coeficiente a corresponde a la tasa metabólica a 0°C, b al coeficiente de temperatura (esto es, la tasa de cambio en el metabolismo en función de la temperatura), T la temperatura ambiente y el coeficiente numérico es la constante de conversión de calorías

¹ EMR, tasa metabólica de existencia, es la integración de la BMR, la termorregulación, el incremento de calor debido a la alimentación y el gasto energético de la locomoción dentro de la

a joules. Las formulaciones de a y de b estimadas por Kendeigh et al., (1977) para aves no paseriformes se muestran en la Tabla 4.3.

Tabla 4.3: Coeficientes de la ecuación de la EMR para aves no paseriformes (Kendeigh et al., 1977) expresados en función de w , el peso de las aves en gramos.

Fotoperíodo de 10 horas	Fotoperíodo de 15 horas
$a = 4.235 \cdot w^{0.5316}$	$a = 4.142 \cdot w^{0.5444}$
$b = 0.1753 \cdot w^{0.3265}$	$b = 0.2761 \cdot w^{0.2818}$

El objetivo en este capítulo es estimar los requerimientos energéticos del ñandú en estado silvestre, para lo cual se calculó la tasa metabólica de campo utilizando el método integrativo a partir de distintas condiciones, y teniendo en cuenta las actividades desarrolladas por un individuo. Una vez construido el modelo se estudió cómo la FMR puede variar diariamente en relación a las variaciones en el comportamiento de los animales y luego se estimó la FMR para el ñandú a partir de datos obtenidos a campo. Las tasas obtenidas son entonces comparadas con las tasas metabólicas propuestas en la literatura para todas las aves en general, y para aves omnívoras en particular.

4.2 Construcción del modelo

La estimación de la tasa metabólica de campo (FMR) se realizó a través de simulaciones considerando el tiempo que un individuo asigna a las distintas actividades diarias y el costo energético que cada una de ellas tiene. Entonces, la FMR puede expresarse como el producto entre dos vectores, B y C, donde B es el vector asociado al comportamiento y C es el vector de los costos de cada actividad. Cada componente t_i del vector B es el tiempo dedicado a la actividad i y cada componente c_i de C es el costo energético de la actividad i .

De esta manera la FMR se puede expresar con la siguiente ecuación:

$$FMR(B, C) = \sum_{i=1}^n t_i \cdot c_i = \langle B|C \rangle \quad \text{Ecuación 4.4}$$

donde t_i es el tiempo dedicado a la actividad i ([h]) y c_i el costo de la actividad i ([MJ/h]).

Para estimar el costo energético diario se consideraron dos fotoperíodos extremos para representar la variación estacional (invierno-verano) y un conjunto de comportamientos a fin de analizar el efecto que tienen sobre el costo diario que el individuo debe afrontar. En este caso, dado que se está simulando el gasto diario durante el periodo no reproductivo, las tasas estimadas son válidas para hembras y para machos.

Las actividades diarias del ñandú fueron agrupadas en cuatro categorías: alimentación, locomoción, descanso nocturno y otras actividades. Los costos asociados al descanso nocturno y otras actividades se estiman en base a las ecuaciones propuestas por Williams et al. (1993) para avestruces africanos. Para la estimación de los costos de alimentación y locomoción se utiliza la ecuación propuesta por Taylor et al. (1971) para el ñandú. Cabe aclarar que, debido a que mientras el ñandú se alimenta se desplaza prácticamente en forma continua, se supone que los costos asociados a este comportamiento están relacionados principalmente a los costos de desplazamiento. En la Tabla 4.4 se presentan los costos considerados para cada categoría comportamental.

Como se observa en la Tabla 4.4, se supone que el costo del descanso nocturno está dado por la tasa metabólica de reposo (RMR) al igual que el reposo diurno, y que el costo del desplazamiento sigue una relación lineal con la velocidad del movimiento (Taylor et al., 1971).

Tabla 4.4: Costos asociados a las distintas categorías comportamentales.

Categoría	Costo de la actividad por hora	Especie
Acicalado, agresión y vigilancia	$1.1 \cdot RMR$	Struthio camelus
Reposo diurno	$1 \cdot RMR$	Struthio camelus
Locomoción	$0.34 \cdot v + 0.39$	Rhea americana
Forrajeo	donde: v en [Km/h] y actividad en [ml O ₂ /g]	
Descanso nocturno	$1 \cdot RMR$	Struthio camelus

La RMR es considerada por Taylor et al. (1971), al igual que por otros autores, como la ordenada al origen de la tasa de consumo de O₂, con lo cual se tiene que la RMR para el ñandú es de 7.83 [J/g h]. Por otra parte, Grawford y Lasiewski (1968) han medido dicha tasa para ñandúes de 21.7 kg obteniendo un valor de RMR de 6.35 [J/g h], valor ligeramente inferior al estimado por Taylor et al. (1971).

4.2.1 Variación de la FMR a partir de cambios en el comportamiento de los individuos

Para analizar el efecto que tienen tanto el fotoperíodo como las asignaciones de tiempo a las distintas actividades sobre la FMR, en una primera instancia se estimó el costo energético de un individuo durante un día de la estación no reproductiva considerando dos fotoperíodos extremos y diferentes patrones de comportamiento.

El gasto energético diario fue estimado entonces para los fotoperíodos de 10 y 15 horas, con el objetivo de representar las situaciones extremas que se presentan en invierno y en verano. Los porcentajes de tiempo máximos y mínimos de asignación a cada categoría comportamental fueron determinados a partir de observaciones de comportamiento de animales silvestres. Entonces, considerando cada fotoperíodo, se asignaron ocho porcentajes de tiempo diferentes dedicados a la actividad relacionada con la alimentación (95, 85, 75, 65, 55, 45, 35, 25), doce a caminar (0, 5, 10, 15, 20, 25, 30, 35, 40, 45, 50, 55), y se combinaron de manera que su suma no exceda 100. El tiempo empleado en otras actividades diurnas fue calculado a partir de la diferencia entre 100 y el tiempo utilizado en alimentarse y caminar, pero no permitiendo que supere el 55% del día. Para las estimaciones de los costos de alimentación y locomoción se consideró una velocidad de desplazamiento durante la alimentación de 0.5 km/h (obs. pers.) mientras que la velocidad de locomoción fue de 3km/h. Esta velocidad es inferior a la que utiliza Williams et al. (1993) para estimar el costo de la locomoción en el avestruz.

Como condición inicial se tomaron pesos comprendidos entre 22 y 35 kg, con intervalos de un kilo. El rango del peso se obtuvo a partir del peso mínimo y máximo registrado en los ñandúes adultos y/o reproductivamente activos con los que se desarrolló el ensayo de consumo de alimento en el criadero GIMASA (Capítulo 3).

En cada una de las simulaciones se calculó entonces la FMR para el patrón de comportamiento y el fotoperíodo asignado. Cabe reiterar que este modelo estima la FMR durante el período no reproductivo.

Resultados:

Todas las FMR estimadas a partir del modelo considerando las diferentes asignaciones de tiempo, se encuentran dentro del intervalo de confianza dado por Nagy (2005) para aves omnívoras. En la Figura 4.1 se muestran las FMRs máxima y mínima aquí obtenidas junto a la dada por Nagy para aves omnívoras y su intervalo de confianza, y a las que se obtienen al utilizar el método del porcentaje (Kendeight et al., 1977) considerando una temperatura media de 8 y 18°C cuando el fotoperíodo es de 10 y 15 horas respectivamente.

Las diferencias entre las tasas mencionadas anteriormente y las estimadas a partir de este modelo dependen del tiempo asignado a las distintas actividades y del peso del individuo. Todas las tasas estimadas a partir del tiempo dedicado a cada actividad son superiores a las estimadas a partir del método del porcentaje. Además, si bien todas las estimaciones aquí realizadas caen dentro del intervalo de confianza dado para aves omnívoras, en la mayoría de los casos los valores estimados son superiores a los que se tienen al considerar la ecuación alométrica dada para estas aves.

Es interesante analizar cómo las FMRs responden a la variación en la asignación de tiempo a las actividades diurnas. Cuando el porcentaje del día empleado en alimentación es fijo, se observa que al disminuir el tiempo utilizado en caminar (lo que implica un aumento en el tiempo empleado a otras actividades), la FMR decrece. Cuando el porcentaje del día dedicado a caminar se mantiene constante, se puede observar que a medida que el tiempo empleado en alimentarse disminuye (esto es, aumenta el tiempo dedicado a otras actividades) la FMR decrece. Si el porcentaje del día empleado en otras actividades se mantiene constante se observa que la FMR crece a medida que el tiempo empleado en alimentarse disminuye (lo que equivale a un aumento en el tiempo empleado en caminar). Esto es consistente con los costos asociados a las distintas actividades ya que caminar es más costoso que alimentarse, y alimentarse tiene un mayor costo que realizar otras actividades.

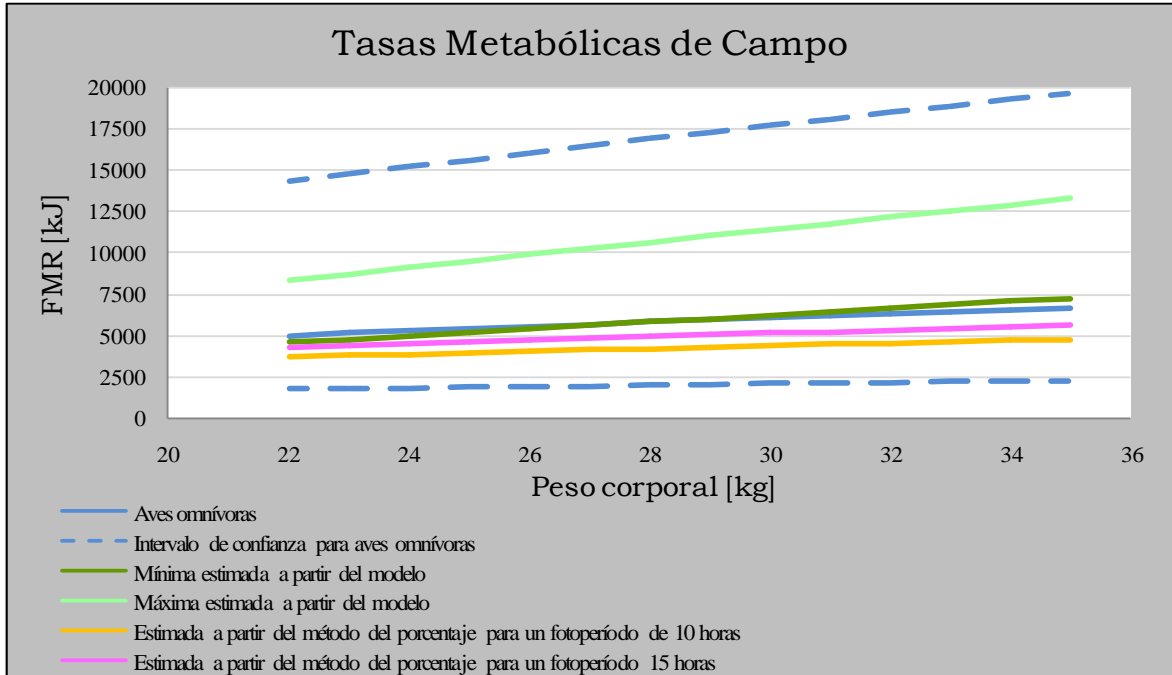


Figura 4.1: FMR máxima y mínima estimadas a partir del modelo considerando fotoperíodos de 15 y 10 hs, respectivamente, la FMR dada por Nagy para aves omnívoras junto al intervalo de confianza y la FMR obtenida por el método del porcentaje para los dos fotoperíodos.

La menor FMR es la que se obtiene al asignar el 45% del fotoperíodo a alimentarse y el 55% a otras actividades, mientras que la mayor se tiene cuando los individuos asignan el 45% a alimentación y 55% a caminar. Esto ocurre para todos los pesos iniciales y para ambos fotoperíodos (Figuras 4.2 y 4.3).

Para el fotoperíodo de 15 horas, todas las FMRs estimadas se encuentran acotadas por dos rectas. La primera recta está definida por la ecuación $y = 379.92 x + 0.90$, que es la recta que ajusta las salidas obtenidas cuando se asigna el 45% del día a alimentación y el 55% restante a caminar, y que corresponde a la máxima FMR simulada. La segunda recta, dada por la ecuación $y = 217.43 x + 0.08$, es la que ajusta las salidas obtenidas cuando se asigna el 45% del día a alimentación y el 55% restante a otras actividades correspondiendo ésta a la mínima FMR simulada. Ambos ajustes presentan un $r^2 = 1$ (Figura 4.4). En ambos casos, la variable x representa el peso inicial del individuo.

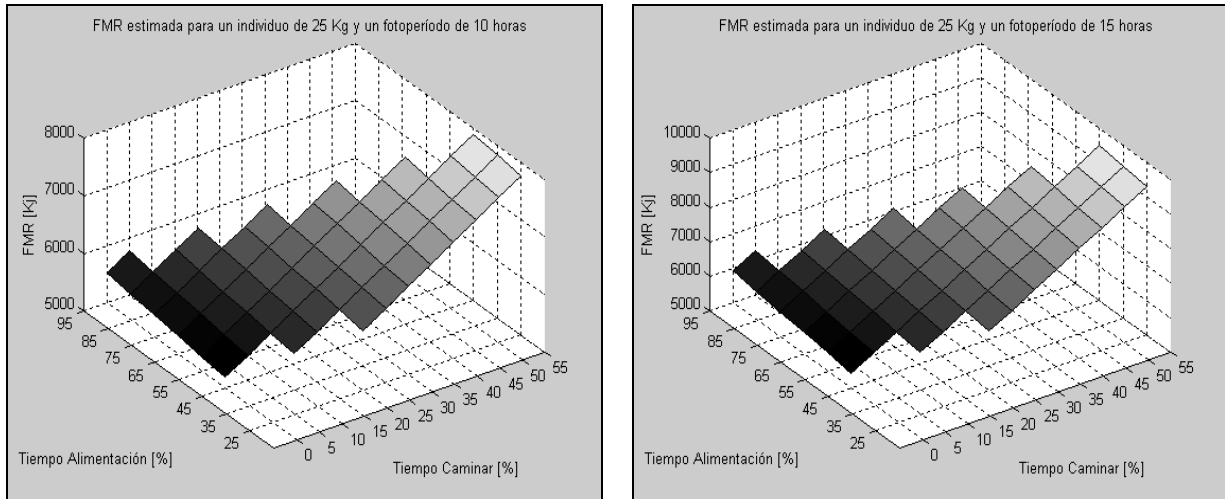


Figura 4.2: FMR estimadas considerando distintos patrones de actividades para individuos de 25 kg para un fotoperíodo de 10 horas (izquierda) y un fotoperíodo de 15 horas (derecha).

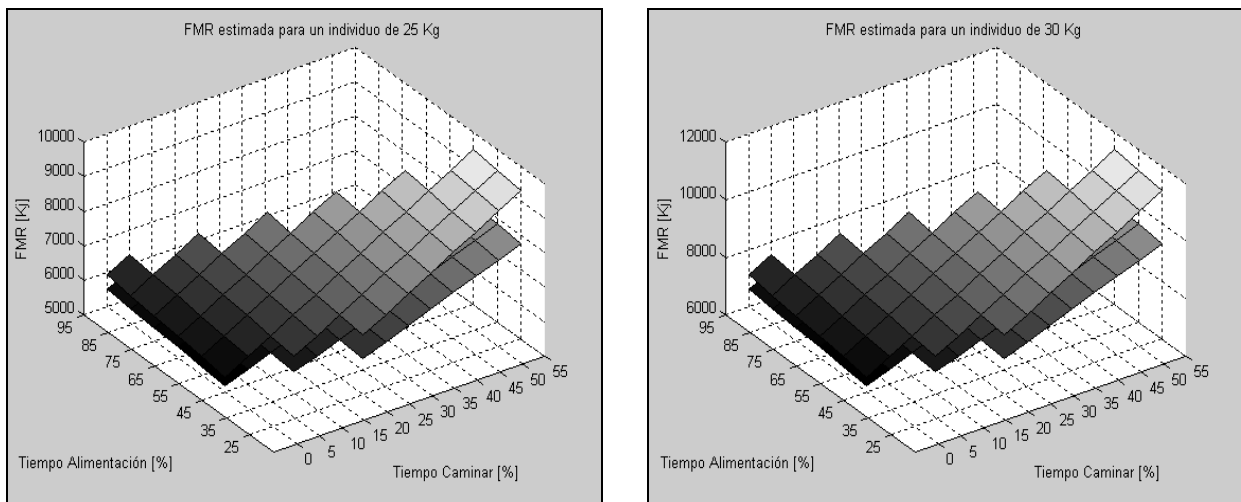


Figura 4.3: FMR estimadas considerando distintos patrones de actividades para individuos de 25 kg (izquierda) y 30 kg (derecha) para un fotoperíodo de 10 horas (superficie inferior) y para un fotoperíodo de 15 horas (superficie superior)

Lo mismo ocurre para el fotoperíodo de 10 horas. En este caso, todas las simulaciones se encuentran entre las rectas definidas por las ecuaciones $y = 315.94 x + 0.06$, que corresponde a la máxima FMR simulada, e $y = 207.60 x - 0.20$, que corresponde a la mínima FMR simulada. En todos los casos, se obtuvo un $r^2 = 1$ (Figura 4.5).

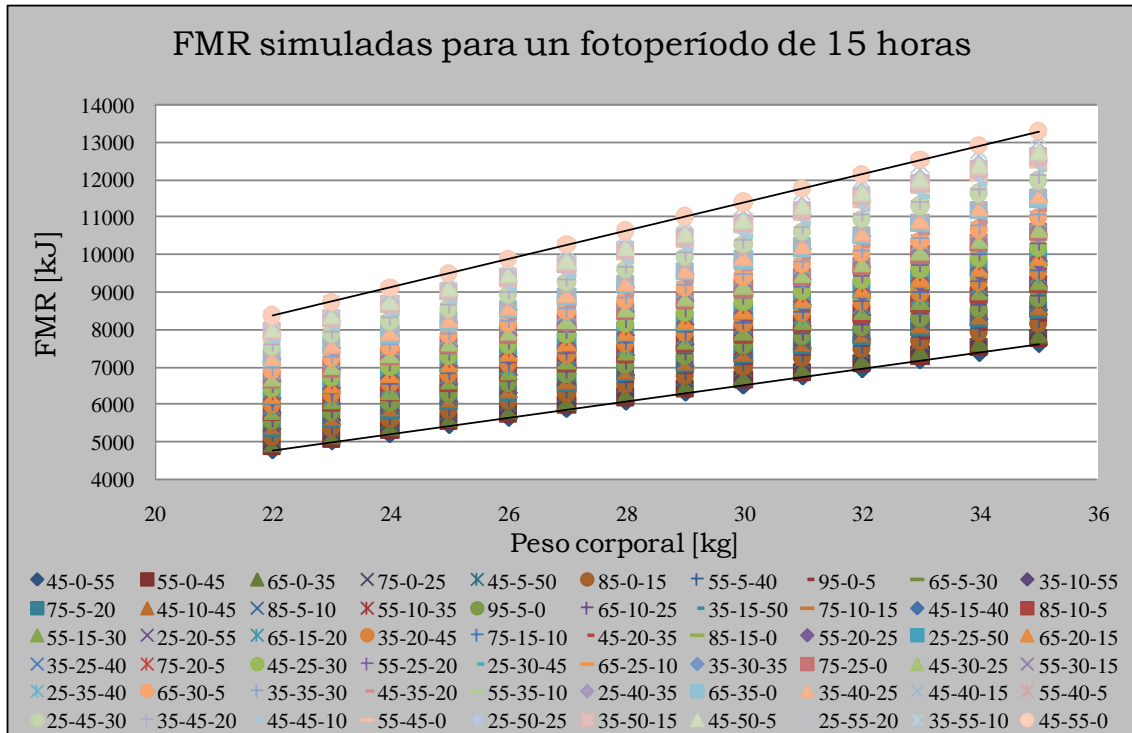


Figura 4.4: FMR simuladas considerando distintas asignaciones de tiempo a diferentes comportamientos en función del peso del animal para un fotoperíodo de 15 horas. Las leyendas indican el porcentaje del fotoperíodo dedicado en el orden indicado a: alimentarse – caminar – otras actividades en ese orden.

El incremento que se observa en la pendiente positiva indica que la FMR depende fuertemente del peso del individuo.

Los valores de las FMR estimadas a partir de este modelo son consistentes con la FMR dada para aves omnívoras (Nagy, 2005). Por otra parte, nuestras estimaciones son inferiores a los valores que se tienen a partir de las formulaciones alométricas de la FMR para todas las aves, lo mismo que ocurre al comparar la FMR de todas las aves con la de aves omnívoras. El hecho que las FMRs estimadas a partir del modelo sean inferiores a las estimadas para todas las aves a partir de las ecuaciones alométricas se corresponde con la idea de que las ratites tienen una tasa metabólica más baja que otras aves no paseriformes. Esto fue sugerido por Calder y Dawson (1978) al realizar un estudio para determinar la BMR del kiwi, como así también por Withers (1983) para el avestruz africano.

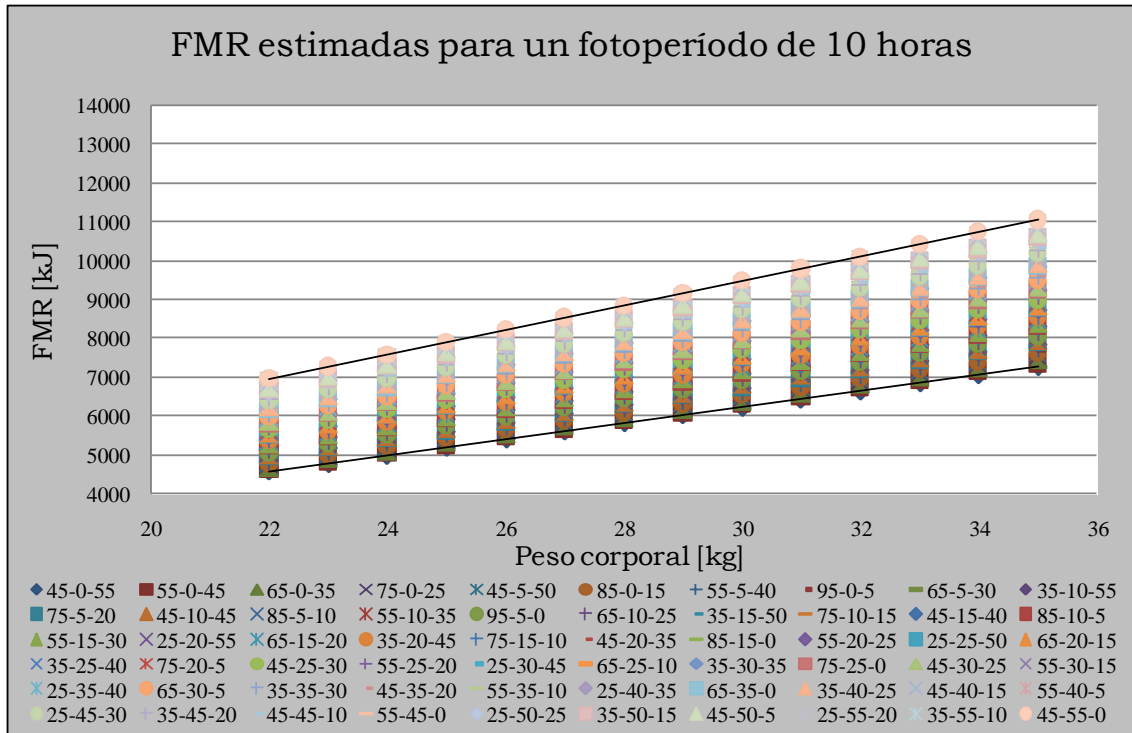


Figura 4.5: FMR simuladas considerando distintas asignaciones de tiempo a diferentes comportamientos en función del peso del animal para un fotoperíodo de 10 horas.

Las leyendas indican el porcentaje del fotoperíodo dedicado en el orden indicado
a: alimentarse – caminar – otras actividades en ese orden.

Un aspecto interesante del modelo que aquí se propone es que las FMR no resultan iguales para individuos de igual peso, como ocurre al usar las estimaciones alométricas, sino que, tal como se observa en la realidad, dependen del comportamiento del animal. Debido a que se consideraron comportamientos muy distintos, se obtuvo una gran variación en la estimación del costo energético diario, incluso dentro del mismo fotoperíodo y para un peso corporal dado.

Esto demuestra en qué medida el gasto energético diario depende de características individuales, y en particular de la actividad desplegada por los animales. Este tipo de modelos permite estimar la FMR para cada individuo en función de sus características individuales y no solamente en base al peso corporal. De esta forma, individuos más activos tienen FMR más altas que individuos sedentarios para el mismo peso corporal, tal como era de esperar.

4.2.2 Estimación de la tasa metabólica de campo del ñandú adulto.

Debido a las diferencias comportamentales que presenta el ñandú en las distintas estaciones (Carro y Fernández, 2008), se realizó un nuevo modelo que considera estas diferencias. La forma de incorporar estas diferencias comportamentales fue asignándole a cada individuo un comportamiento para cada día del año. El conjunto de comportamientos a asignar se obtuvo a partir de observaciones focales realizadas con animales silvestres en distintas estaciones del año. Estos datos fueron colectados por G. Fernández y la metodología utilizada se detalla en Carro y Fernández (2008).

En esta etapa, además de incorporar esta variabilidad comportamental en las diferentes estaciones, se analizó la sensibilidad del modelo respecto a las velocidades de desplazamiento tanto durante el forrajeo como durante la locomoción.

A partir del tiempo que un individuo asigna a las diferentes actividades y del costo energético asociado, se estimó una FMR promedio considerando diferentes comportamientos durante las distintas épocas del año y diferenciando entre sexos. Las actividades se agruparon en las mismas categorías que en el caso anterior y se consideraron los mismos costos energéticos. El modelo simula el gasto energético diario promedio de un individuo considerando diferentes velocidades de desplazamiento a fin de poder analizar cómo el modelo responde a cambios en estas últimas. El año fue dividido en tres épocas en relación al momento en que fueron hechas las observaciones a campo: post-reproductiva (enero-marzo), no reproductiva (abril-agosto) y reproductiva (septiembre-diciembre) (Ver Capítulo 1).

Dado que el objetivo es estimar una FMR promedio para un ñandú adulto que posiblemente se reproduzca es necesario incorporar en el modelo los costos asociados a la reproducción. Éstos se estimaron en forma separada para hembras y machos. En el caso de las hembras, los costos de reproducción están relacionados al desarrollo de las estructuras reproductivas y el contenido energético de los huevos puestos. En el macho estos costos se relacionan al crecimiento testicular estacional, la producción de esperma, el costo de la incubación y el cuidado parental una vez que los pichones dejan el nido.

Costos en las hembras:

El costo total de la reproducción está dado por:

$$C_t(n, w) = E(w) + n \cdot C_h(w)$$

donde w es el peso corporal (kg), n el número de huevos, $E(w)$ el costo energético de desarrollo del ovario y del oviducto (kJ) y $C_h(w)$ el costo de producir un huevo. $E(w)$ se estima a partir de la ecuación dada por Walsberg (1983):

$$E(w) = 427.1424 w^{0.938}$$

A su vez $C_h(w)$ se calcula utilizando la siguiente ecuación que relaciona el peso del huevo –que en el caso del ñandú es del alrededor del 2.5% del peso corporal de la hembra– con su contenido energético –para aves precociales es de 7.76 ± 1.54 kJ/g (Walsberg, 1983):

$$C_h(w) = \frac{7760 \cdot 2.5 \cdot w}{100} = 194 \cdot w$$

El número de huevos que una hembra puede poner es de entre 6 y 8 huevos por nido y en cada estación reproductiva puede aparearse hasta con tres machos (Codenotti, 1997).

Costos en los machos:

Walsberg (1983) ha sugerido que el costo energético diario del crecimiento testicular estacional en aves es menor al 2% de la tasa metabólica basal con lo cual se lo ha considerado despreciable. Por otra parte, Ricklefs (1974) ha estimado la energía necesaria para la producción de semen en 0.8% de la tasa metabólica basal, siendo ésta también despreciable.

Los costos energéticos importantes para el macho se generan una vez que éste ya se ha apareado y comienza con la incubación de los huevos. El costo de la incubación está dado por la energía que el macho debe invertir para mantener la temperatura de los huevos. Kendeigh (1963) supone que la energía que invierte el ave para incubar es la misma que el calor que pierden los huevos en el nido y calcula el calor perdido de los huevos en función de características del ambiente y de la especie que incuba. En base a esta ecuación Fernández (1998) estimó para el ñandú que el costo de incubar aproximadamente 26

huevos es de 6374.96 kJ/d (o bien, 6.37MJ). Como consecuencia, la inversión total en un ciclo reproductivo exitoso (38 días) es de aproximadamente 242248 kJ (o bien, 242 MJ).

Si bien el cuidado parental realizado por los machos cuando las crías abandonan el nido tiene un costo, éste se debe especialmente al poco tiempo que el macho dedica a su propia alimentación cuando tiene a su cuidado las crías. En consecuencia, lo que cambia es el tiempo que dedica a cada una de las actividades. En este caso, dado que trabajamos directamente con las observaciones obtenidas a campo, no se ha incluido este factor en el presente análisis aunque si se tendrá en cuenta en el Capítulo 6, ya que al modificar el tiempo que dedica a las actividades también modifica la ingesta de alimento y por la tanto el balance energético diario.

Simulaciones:

A cada individuo considerado en cada simulación se le asignó un comportamiento diario elegido en forma aleatoria dentro del conjunto de posibles comportamientos, tomados de observaciones registradas para cada época del año. Cada observación representa el comportamiento del individuo durante el día. En la Tabla 4.5 se muestra el tiempo promedio que un individuo dedicó a las distintas actividades. Estas observaciones involucraron tanto hembras como machos en las diferentes estaciones. Para las hembras se tienen 9 observaciones de la época post reproductiva, 38 de la época no reproductiva y 12 de la época reproductiva y para los machos 25 observaciones de la época post reproductiva, 63 de la época no reproductiva y 26 de la época reproductiva. En el caso de las observaciones realizadas a los machos durante la época reproductiva, ninguna corresponde a animales incubando. A partir de las observaciones y del costo de cada actividad se estimó el costo energético diario.

En el caso de las hembras, el costo por reproducción está asociado a la cantidad de huevos que ponen, y por esta razón la cantidad de huevos es una variable a considerar. Se plantearon dos alternativas para asignar la cantidad de huevos que pone una hembra: (1) se fijó una cantidad de huevos determinada; o (2) se consideró que la cantidad de huevos puestos por una hembra estaba asociada a su peso corporal en la estación reproductiva considerando que las hembras de mayor peso podrían poner mayor cantidad de huevos.

Tabla 4.5: Proporción del día que hembras y machos dedican a las distintas actividades en las diferentes épocas del año (Carro y Fernández, 2008).

Sexo	Época	Proporción promedio del día dedicado a las distintas actividades			
		Forrajeo	Acicalado, agresión y vigilancia	Locomoción	Reposo diurno
Hembras	post reproductiva	0.780	0.103	0.115	0
	no reproductiva	0.807	0.093	0.098	0
	reproductiva	0.728	0.082	0.2	0
Machos	post reproductiva	0.783	0.115	0.102	0
	no reproductiva	0.792	0.099	0.109	0
	reproductiva	0.615	0.179	0.158	0.031

Cuando la cantidad de huevos se fijó para cada simulación, se consideró que cada hembra pondría 0, 6, 12, 18 o 24 huevos durante la estación reproductiva. En el segundo caso, en cambio, se supuso que cuando el peso era inferior a los 23 kg la hembra pondría menos de 8 huevos; si el peso estaba entre los 23 y los 25 kg pondría entre 8 y 16 huevos y si el peso era superior a los 25 kg pondría entre 16 y 24 huevos. La cantidad de huevos se asignó aleatoriamente dentro de cada rango.

Para los machos se consideró un costo de reproducción fijo. Para realizar las simulaciones se consideró un tamaño de nidada de 26 huevos y un período de incubación de 38 días lo que implica un costo aproximado de 242248 kJ.

El costo reproductivo se sumó al costo energético acumulado anual y así se obtuvo el costo energético anual total. A partir de este valor se calculó el costo energético promedio diario dividiendo el costo anual por 365 días.

También se supuso que los individuos intentarán reproducirse, con lo cual en el modelo elegirán estrategias que le permitan ganar peso y desecharán las que hagan que éste decrezca. Al comienzo de la estación post reproductiva, a cada individuo se le asignó un peso entre los 21 y 30 kg. Al finalizar la estación post reproductiva y comenzar la no reproductiva, se seleccionó otro peso de manera aleatoria y se lo comparó con el anterior.

Cuando el nuevo peso fue mayor, éste le fue asignado al individuo, pero si resultó menor se mantuvo el peso anterior. El mismo proceso se repitió para el final de esta estación y el comienzo de la estación reproductiva.

Con el objetivo de analizar la sensibilidad del modelo y determinar si las FMR resultan diferentes para individuos que se reproducen exitosamente y aquellos que no lo hacen, se realizaron simulaciones para las 54 posibles combinaciones de parámetros de las hembras y las 18 de los machos. El número de simulaciones para las hembras es mayor dado que el costo reproductivo está asociado a una mayor cantidad de parámetros.

En cada simulación, se consideró una velocidad asociada al forrajeo y otra asociada a la locomoción. Naturalmente, los costos asociados tanto a la alimentación como a la locomoción dependen de la velocidad con que se realice el desplazamiento. Se trabajó con tres velocidades asociadas al forrajeo (0.5, 1 y 1.5 km/h) y tres velocidades para la locomoción (2, 2.5 y 3 km/h).

Antes de realizar cada simulación se especificaron las velocidades asociadas al forrajeo y a la locomoción, como así también la forma de asignación de la cantidad de huevos en el caso de las hembras (cantidad fija o en función del peso), y en el caso de los machos si se reproduce o no. Con estos datos, cada simulación estimó el costo energético de 500 individuos cuyo peso para cada estación fue asignado según se detalló más arriba.

Con el objetivo de analizar los efectos que las modificaciones en los parámetros produjeron en las salidas del modelo, se realizaron análisis de varianzas (ANOVA) para lo que fue necesario realizar varias simulaciones con las mismas características. Debido a que las FMRs estimadas a partir de las simulaciones, pudieron ser ajustadas con regresiones lineales se compararon las pendientes de estas regresiones (Zar, 1984). La pendiente es indicador de la dependencia que la variable medida tiene respecto del peso del individuo: a mayor pendiente mayor es la dependencia.

Resultados:

Cuando se fijan todos los parámetros (velocidad de desplazamiento al alimentarse y en la locomoción), las FMRs mostraron diferencias estadísticamente significativas entre individuos que se reprodujeron (machos y hembras) y aquellos que no lo hicieron ($p < 0.05$;

Tabla 4.6). En el caso de las hembras que se reprodujeron, la variación en la cantidad de huevos puestos tuvo como efecto una diferencia significativa en las FMR resultantes ($p < 0.05$; Tabla 4.7). Cuando la cantidad de huevos dependió del peso de las hembras se observó una mayor variabilidad en las FMR, encontrándose las mismas acotadas, como era de esperarse, por las FMR estimadas al considerar la mínima y la máxima cantidad de huevos (Figura 4.6).

Cuando se modificó ya sea la velocidad de forrajeo o la de locomoción manteniendo fijos los demás parámetros, las FMR resultaron estadísticamente diferentes ($p < 0.05$; Tabla 4.8 y Tabla 4.9).

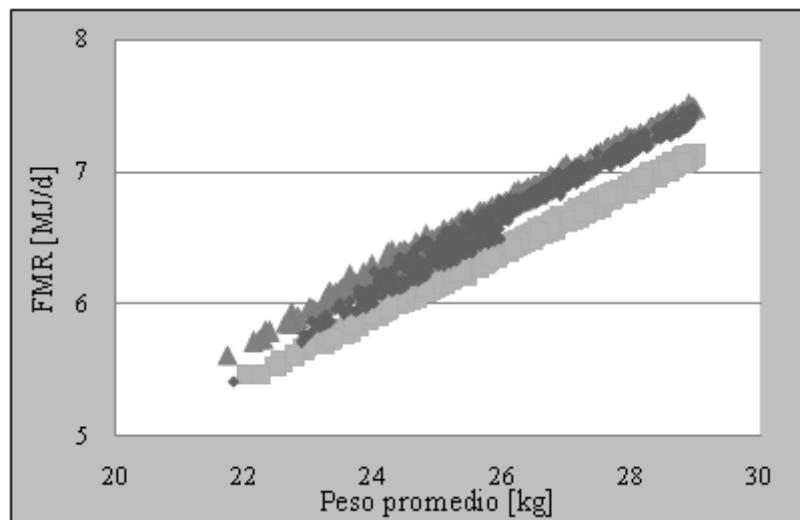


Figura 4.6: FMR estimada para hembras considerando diferentes tamaños de puestas: 0 huevos (■), 24 huevos (▲) y donde la cantidad de huevos depende del peso de la hembra al momento de la puesta (◆).

Tabla 4.6: Valores del estadístico obtenido en los análisis de varianza realizados para analizar la existencia de diferencias en la FMR entre: **a)** machos que se reprodujeron y aquellos que no lo hicieron y **b)** hembras que no pusieron huevos, pusieron 6, 12, 18 y 24 huevos, en ambos casos para las distintas velocidades de forrajeo y locomoción.

Velocidad de [km/h]	forrajeo	0.5			1			1.5		
	locomoción	2	2.5	3	2	2.5	3	2	2.5	3
Machos	F_{1,6}	710.88	1259.84	1198.05	1818.25	406.21	482.41	437.22	1071.77	2335.73
Hembras	F_{4,15}	136.81	118.06	106.02	155.37	74.38	112.54	235.97	91.63	84.28

En todos los casos $p \leq 0.0001$ y el subíndice del estadístico indica los grados de libertad.

Tabla 4.7: Resultados del test LSD Fisher obtenidos al analizar la existencia de diferencias significativas en la FMR entre hembras que no pusieron huevos, pusieron 6, 12, 18 y 24 huevos.

Cantidad de huevo	0	6	12	18	24
	A	B	C	D	E

Para las distintas velocidades de forrajeo y locomoción siempre se obtuvieron los mismos resultados. Letras distintas indican diferencias significativas ($p \leq 0.05$)

Tabla 4.8: Valores del estadístico obtenido a partir del análisis de varianza realizado para analizar la existencia de diferencias en la FMR al modificar la velocidad de desplazamiento durante el forraje

Velocidad durante el forrajeo	Machos que		Hembras				
	se reprodujeron	no se reprodujeron	0 huevos	6 huevos	12 huevos	18 huevos	24 huevos
0.5	133.30	227.93	229.91	276.67	238.46	378.23	136.74
1	32.59	103.56	377.93	125.88	446.12	172.42	169.14
1.5	81.40	81.33	511.44	141.10	398.46	153.17	222.74

En todos los casos se obtuvo $p \leq 0.0001$ y los grados de libertad fueron 2 y 9.

Tabla 4.9: Valores del estadístico obtenido a partir del análisis de varianza realizado para analizar la existencia de diferencias en la FMR al modificar la velocidad de durante la locomoción

Velocidad durante la locomoción	Machos que		Hembras				
	se reprodujeron	no se reprodujeron	0 huevos	6 huevos	12 huevos	18 huevos	24 huevos
2	2259.63	2727.80	15107.67	13850.37	16366.86	10723.94	5666.17
2.5	1713.79	3883.05	27079.37	5390.92	7896.17	2969.45	13001.10
3	2320.30	4438.52	6789.00	3129.85	15569.04	35363.43	3868.65

En todos los casos se obtuvo $p \leq 0.0001$ y los grados de libertad fueron 2 y 9.

La velocidad de forrajeo fue la variable respecto a la cual el modelo se mostró más sensible. Esto es, en todos los casos (tanto para los machos que se reprodujeron o no, como para las hembras) pequeños cambios en la velocidad de forrajeo produjeron grandes cambios en los valores de las FMR (Figura 4.7). También se observaron variaciones cuando las velocidades de locomoción se modificaron y se mantuvieron los demás parámetros constantes, pero en este caso las magnitudes fueron de menor tamaño que en el caso anterior (Figura 4.8).

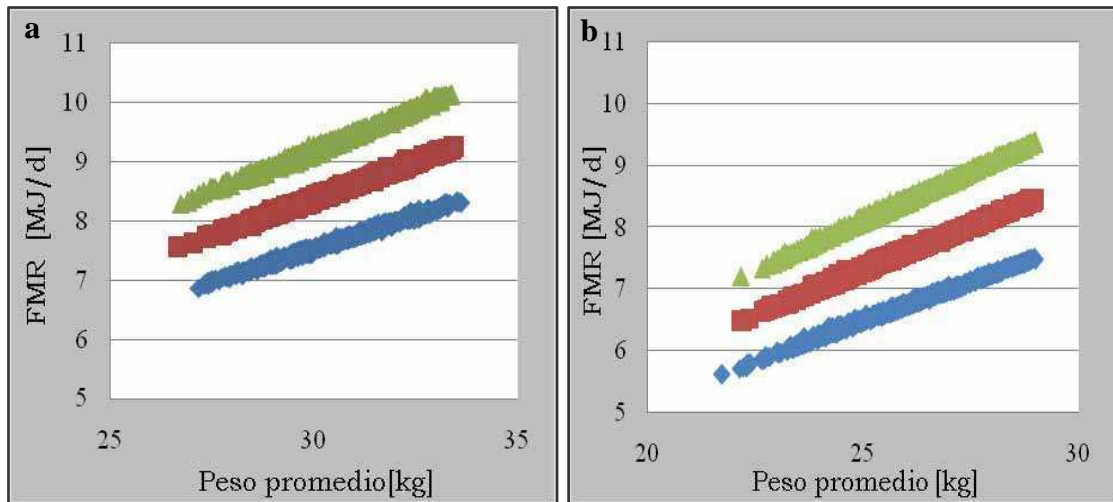


Figura 4.7: FMR estimadas considerando diferentes velocidades de desplazamiento durante el forrajeo (◆ 0.5 km/h, ■ 1 km/h, ▲ 1.5 km/h) y una velocidad de 2 km/h para locomoción. (a) machos que se reprodujeron, y (b) hembras que pusieron 24 huevos.

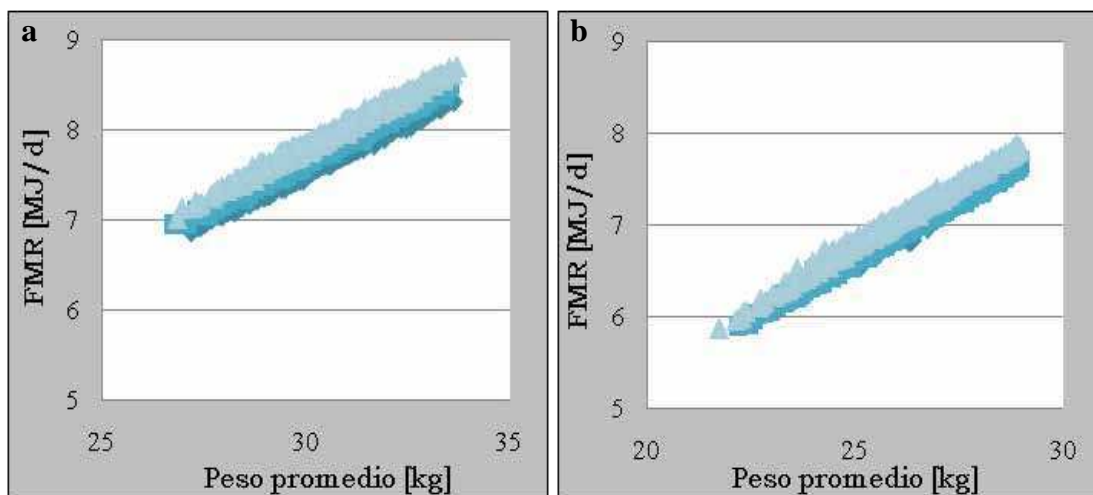


Figura 4.8: FMR estimadas considerando una velocidad de desplazamiento durante el forrajeo de 0.5 km/h y diferentes velocidades de locomoción (◆ 2 km/h, ■ 2.5 km/h, ▲ 3 km/h): (a) machos que se reprodujeron, y (b) hembras que pusieron 24 huevos.

Las pendientes de las regresiones que ajustan las FMR dependiendo del peso del individuo cambiaron cuando se consideraron diferentes velocidades de forrajeo y locomoción (Tabla 4.10). Las pendientes crecieron al crecer las velocidades de desplazamiento, lo cual significa que el aumento de la FMR fue mucho mayor en los individuos (machos y hembras) más pesados que en los más pequeños.

Se observó que para la velocidad de forrajeo de 0.5 km/h, las FMR máximas y mínimas estimadas estuvieron entre las tasas dada por Nagy (2005) para aves omnívoras y aquella corregida por filogenia dada por Tieleman y Williams (2000) (Figura 4.9).

Tabla 4.10: Pendiente de la regresión lineal que ajusta la FMR de machos y hembras, considerando diferentes velocidades de desplazamiento al forrajear y en la locomoción.

Velocidad [km/h] durante		Pendiente de la regresión lineal que ajusta la FMR [MJ/d]			
forrajeo	locomoción	machos		hembras	
		se reprodujeron	no se reprodujeron	pusieron 24 huevos	no pusieron huevos
0.5	2	0.225	0.241	0.255	0.244
	2.5	0.229	0.248	0.260	0.250
	3	0.234	0.253	0.266	0.255
1	2	0.252	0.272	0.288	0.277
	2.5	0.255	0.276	0.293	0.283
	3	0.260	0.281	0.299	0.288
1.5	2	0.277	0.300	0.320	0.309
	2.5	0.282	0.307	0.325	0.316
	3	0.287	0.312	0.331	0.321

Estas tasas se encuentran dentro de la región delimitada por las rectas que contienen todas las tasas estimadas en el apartado anterior cuando se considera un fotoperíodo de 10 horas. Cuando la velocidad de forrajeo alcanzó 1 km/h, todas las FMR obtenidas aquí fueron mayores que la estimada para aves omnívoras. Cuando los pesos fueron menores que 30 kg las estimadas estuvieron cerca de la tasa corregida por filogenia estimada a partir

de la ecuación dada por Tieleman y Williams (2000) pero para pesos mayores las FMR fueron mucho más altas (Figura 4.10). Estas tasas se encuentran también dentro de la región delimitada por las rectas que contienen todas las tasas estimadas en el apartado anterior cuando se considera un fotoperíodo de 15 horas. Finalmente, cuando la velocidad considerada fue 1.5 km/h, las FMR estimadas fueron más grandes que las dadas a partir de la tasa corregida por filogenia (Tieleman y Williams, 2000) y mucho menores que las estimadas para todas las aves (Nagy, 2005).

Algunos ejemplos de las magnitudes de las FMR para machos y hembras, comparando entre aquellos que se reprodujeron y los que no lo hicieron, se pueden observar en la Tabla 4.11. Los costos de los machos que no se reprodujeron son más altos que los que se reprodujeron cuando el individuo es pesado y se mueve más rápido o cuando es delgado y se mueve lento.

En los resultados mostrados hasta aquí, siempre se trabajó eligiendo aleatoriamente un comportamiento para cada día, fijando las velocidades de desplazamiento tanto durante el forrajeo como durante la locomoción.

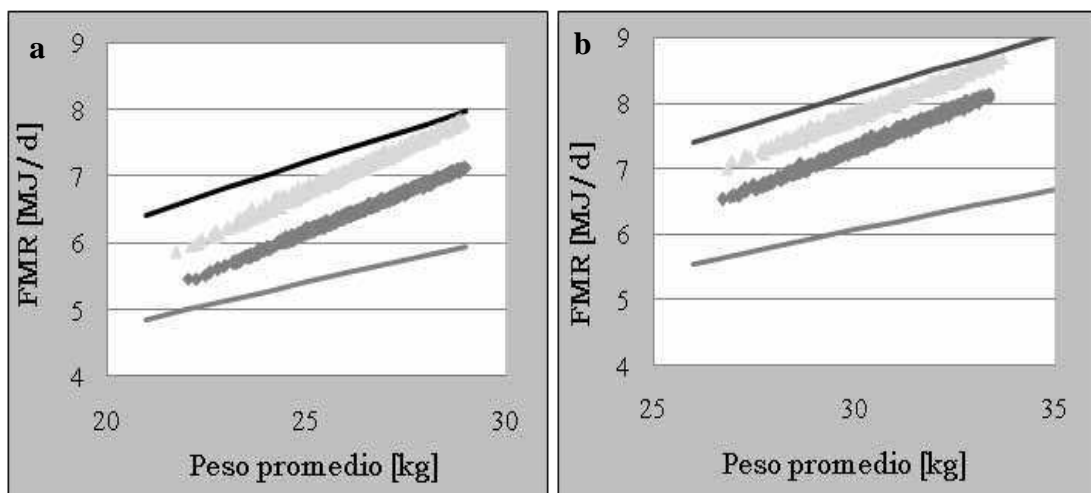


Figura 4.9: FMR máxima (▲) y mínima (◆) considerando una velocidad de desplazamiento durante el forrajeo de 0.5 km/h comparada con las tasas dadas por Nagy (2005) para aves omnívoras (línea gris) y la corregida por filogenia (línea negra) dada por Tieleman y Williams (2000): hembras (a) y machos (b). La FMR mínima está asociada a animales que no se reprodujeron.

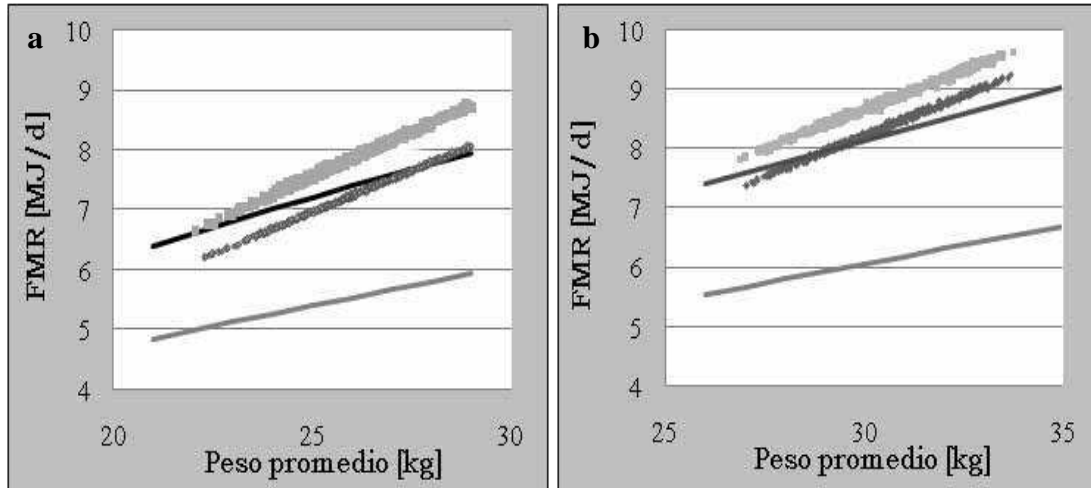


Figura 4.10: FMR máxima (■) y mínima (◆) estimadas considerando una velocidad de desplazamiento de 1 km/h durante el forrajeo comparadas con la tasa estimada a partir de la ecuación dada por Nagy (2005) para aves omnívoras (línea gris) y la tasa corregida por filogenia (línea negra) estimada a partir de la ecuación dada por Tieleman and Williams (2000): (a) hembras y (b) machos. La FMR mínima está asociada a animales que no se reprodujeron.

Para conocer cual sería la menor y la mayor FMR que se podría obtener, se buscó el patrón de comportamiento de menor y mayor costo respectivamente en cada estación. Para obtener la mínima y máxima FMR se le asignó a cada individuo el comportamiento menos y más costoso de cada estación durante todos los días de la misma. A partir de los resultados obtenidos se observó que las FMR de individuos que optan por comportamientos de bajo costo y que se reproducen exitosamente fueron menores que las de individuos que no se reproducen.

A modo de ejemplo, consideramos un macho de 30 kg que se reprodujo exitosamente. Su FMR puede ser tan baja como de 6805 kJ/d si en cada estación selecciona el patrón de comportamiento que tiene el menor costo, o tan grande como de 8611 kJ/d si elige el patrón que tiene el mayor costo, o de 7526 kJ/d si elige aleatoriamente el comportamiento cada día. Para un macho de 30 kg que no se reprodujo, los costos son 6430 kJ/d, 8500 kJ/d y 7303 kJ/d respectivamente. En todos los casos, las velocidades durante el forrajeo y la locomoción fueron de 0.5 y 2 km/h respectivamente.

Tabla 4.11: Ejemplos de los valores de la FMR para hembras y machos considerando diferentes velocidades de desplazamiento durante el forrajeo y la locomoción

Velocidad [km/h] durante		FMR [MJ/d] estimada para							
		machos				hembras			
		se reprodujeron		no se reprodujeron		pusieron 24 huevos		no pusieron	
forrajeo	locomoción	30 kg	35 kg	30 kg	35 kg	22 kg	25 kg	22 kg	25 kg
0.5	2	7.256	8.652	7.303	8.509	5.718	6.482	5.418	6.151
	2.5	7.668	8.815	7.466	8.705	5.847	6.627	5.548	6.298
	3	7.808	8.980	7.629	8.891	5.979	6.776	5.679	6.446
1	2	8.361	9.618	8.218	9.576	6.434	7.297	6.135	6.967
	2.5	8.503	9.780	8.380	9.762	6.565	7.444	6.264	7.113
	3	8.646	9.946	8.544	9.950	6.694	7.590	6.396	7.260
1.5	2	9.196	10.581	9.133	10.635	7.155	8.114	6.855	7.784
	2.5	9.340	10.752	9.294	10.828	7.287	8.262	6.982	7.929
	3	9.483	10.918	9.460	11.018	7.414	8.407	7.115	8.076

Es importante tener en cuenta que no hemos incorporado el cuidado parental. De hacerlo, esto aumentaría la FMR en el caso de una reproducción exitosa y en consecuencia también la diferencia entre machos que se reprodujeran exitosamente y aquellos que no lo hicieran.

Entonces, a modo de síntesis se puede decir que el modelo es más sensible a la velocidad a la cual el animal camina con el objetivo de alimentarse que a la velocidad de desplazamiento. Esto no se debe a la formulación del costo de la actividad sino posiblemente al tiempo que estos individuos dedican a cada una de las dos actividades.

Por otra parte, la cantidad de huevos que la hembra pone no parece producir gran diferencia en el gasto energético diario al calcularlo como un promedio. Lo mismo ocurre en el caso de los machos dado que no se observan grandes diferencias entre aquellos que se reproducen y quienes no lo hacen. Esto podría modificarse si el costo energético diario se calculara no como un promedio sino haciendo diariamente un balance, lo que implica que el peso día a día cambie y con él los costos de las actividades.

4.3 Síntesis de resultados:

En este capítulo se ha construido un modelo a partir del cual se estima la tasa metabólica de campo (FMR) para el ñandú. El modelo propuesto, a diferencia de las tasas alométricas, no sólo se basa en el peso corporal del individuo sino que también considera las características comportamentales de éste, teniendo en cuenta el sexo del individuo, las horas luz del día para distribuir el tiempo que el individuo dedica a cada una de las diferentes actividades, y considerando si éste se reproduce o no.

Los resultados obtenidos de estos modelos indican que, por un lado, el fotoperíodo constituye una variable importante en la estimación de los costos, dado que determina el tiempo total durante el cual el animal está activo. Los comportamientos que desarrollan los animales también han mostrado una fuerte influencia en la estimación de los costos, siendo los modelos muy sensibles a la cantidad de tiempo que los animales dedican a alimentarse y caminar así como a la velocidad de desplazamiento.

Las simulaciones realizadas a partir de las observaciones a campo muestran también que la actividad reproductiva lleva asociada un costo adicional tal como se sugiere en la literatura (Fernández, 1998; Fernández y Reboreda, 1998). Sin embargo, para analizar si existen diferencias en los costos entre individuo que se reproducen y aquellos que no lo hacen fue necesario diferenciar entre sexos ya que los costos asociados a la reproducción en machos y en hembras son diferentes.

Si bien las FMRs mostraron diferencias estadísticamente significativas entre individuos que se reprodujeron (machos y hembras) y aquellos que no lo hicieron, cuando todos los parámetros fueron fijados, tales diferencias no fueron suficientemente grandes como para confirmar la hipótesis propuesta por Fernández y Reboreda (1998) quienes sugieren que, al menos en parte, el bajo éxito reproductivo de la especie se debe al alto costo de la reproducción. En el caso de los machos, las diferencias halladas en estas simulaciones entre individuos que se reprodujeron y quienes no lo hicieron fueron de aproximadamente 226 kJ/d, lo que hace que el costo reproductivo sea de 82490 kJ/año lo cual representa prácticamente la mitad del costo estimado por Fernández (1998) previamente. Sin embargo, cabe destacar que en este modelo no se ha incorporado el cuidado parental lo que aumentaría la diferencia entre costos de individuos que se reproducen y aquellos que no lo hacen.

Otra de las variaciones importantes observadas en las simulaciones es la relacionada al peso de los individuos. Tanto en la estimación de los costos por fotoperíodos como a partir de las estimaciones a campo, la variación del peso tuvo un gran efecto en las estimaciones de los costos.

Debido a que en realidad el peso corporal se ve modificado a diario, sería interesante poder incorporar esto al modelo. De esta forma los costos de las actividades también cambiarían diariamente. Para poder realizar esto, habría que lograr un balance energético diario por el cual día a día se calculase la FMR y se actualizase el peso corporal. El trabajo de los capítulos siguientes se orienta a poder lograr esto.

Capítulo 5:

Estimación de los factores que convierten

energía en peso.

5.1 Introducción:

Mientras los individuos se alimentan, incorporan reservas de energía en su cuerpo, principalmente en forma de grasas, para luego utilizar estas reservas cuando no se alimentan. Los cambios en el peso entonces son indicadores del balance energético y la tasa a la cual se está utilizando o almacenando energía. Las fluctuaciones en el peso corporal también involucran cambios en el contenido de agua en los tejidos corporales y, en menor medida, en los carbohidratos y proteínas (Kendeigh et al., 1977).

En los homeotermos, el peso corporal de los individuos se modifica día a día como resultado del balance energético diario. Este balance es la diferencia entre la ganancia de energía obtenida de la alimentación y los costos metabólicos asociados al mantenimiento y comportamiento desarrollado durante el día, lo cual representa la tasa metabólica de campo (FMR).

El costo energético de adquirir un gramo de peso es mayor que el de perderlo debido al costo de alimentación, asimilación y almacenamiento no sólo de grasas sino también de agua y otros nutrientes (Kendeigh et al., 1977). En algunas especies de aves se han medido estos costos como por ejemplo, en el gorrión común (*Passer domesticus*). En esta especie son necesarias 6 kcal/g aproximadamente para ganar peso durante el día y alrededor de 3.9 kcal/g para perder peso durante la noche (Kendeigh et al., 1969). Estos costos parecen variar también dependiendo de los rasgos de vida de la especie. En gorriones residentes se encontró que se requerían 4 kcal por cada gramo de pérdida de peso (Dol'nik, 1968; Dol'nik y Gavrilov, 1971), mientras que en la raza migratoria *P. domesticus bactrianus* este valor fue de 5 kcal/g (Zar y Kud). Al considerar que 6 kcal/g son necesarias para ganar peso, se tiene que la relación entre ganancia y pérdida es de 1.5 y 1.2 respectivamente.

En otros casos, esta relación mostró ser superior. Por ejemplo, en el pinzón vulgar (*Fringilla coelebs*) se obtuvo un costo de 9.38 kcal/g para ganar peso, y 3.67 kcal/g para

perder peso, mientras que en *Anas discors* L. fue de 6.7 kcal/g para ganar peso y 3.2 kcal/g para perderlo a una temperatura de 30°C, teniéndose entonces relaciones entre ganancia/pérdida de 2.6 y 2.1 respectivamente.

A partir de los datos presentados, se observa que hay una gran variabilidad tanto en las constantes como en las relaciones entre ellas, que van desde 1.2 a 2.6, dependiendo de la especie y posiblemente de las condiciones del ambiente.

En este capítulo se plantean como objetivos estimar los costos energéticos en el ñandú para ganar y para perder peso respectivamente debido a que los factores de conversión difieren en una y otra situación. Los mismos se estimarán a partir de los datos obtenidos experimentalmente y a campo.

5.2 Desarrollo del modelo general para estimar la variación del peso.

El modelo general, que estima el peso ganado o perdido (P_g), es el cociente entre la diferencia de las salidas de los dos sub-modelos, - (1) el de ingestión y (2) el de comportamiento-, y una constante (b) que transforma la energía remanente en kilogramos.

- 1) El sub-modelo de ingestión calcula la cantidad de energía que asimila el individuo (E_a). La E_a depende de la cantidad de alimento consumido (C) y de su energía metabolizable (E_m).
- 2) El sub-modelo de comportamiento estima la energía metabolizada diariamente, esto es, la tasa metabólica de campo (FMR). Ésta depende del tiempo dedicado a cada actividad (t_i) y del costo asociado a las mismas (c_i). Los tiempos asignados a cada actividad están relacionados con el fotoperíodo y el costo de las actividades es afectado por el peso del individuo (ver Capítulo 4).

El peso ganado/perdido se calcula dividiendo la energía remanente por un factor que convierte energía en peso ganado o perdido. Es importante notar que el factor de conversión b no es el mismo cuando se tiene una ganancia de peso que cuando se tiene una pérdida de peso (Kendeigh et al. 1969).

El modelo puede expresarse de la siguiente forma:

$$\begin{cases} E_a = E_m \cdot C \\ FMR = \sum_{i=1}^n t_i \cdot c_i \\ P_g = \frac{E_a - FMR}{b} \end{cases} \quad (\text{Ecuación 5.1})$$

En el caso de las *FMR*, tanto las categorías de actividades como sus costos son los mismos con los que se ha trabajado en el capítulo anterior, a excepción del costo asociado a la reproducción que se desarrolla en el apartado correspondiente.

5.3 Estimación del factor que convierte energía en peso ganado

5.3.1 El modelo y sus parámetros

A partir de los datos obtenidos en los ensayos de consumo de alimento desarrollados en el Capítulo 3 se estimó el factor que convierte energía en peso ganado (b_g) para esta especie.

A partir de la cantidad de alimento consumido por cada animal y su contenido energético, se calculó la energía asimilada diariamente a partir de la primera ecuación del sistema de ecuaciones del modelo (Ecuación 5.1). Luego, a partir de las observaciones de comportamiento realizadas durante los ensayos, se calculó un comportamiento promedio para cada individuo observado, a partir del cual se estimó la *FMR* para cada individuo según la segunda ecuación.

En una primera etapa, se utilizaron las constantes dadas para diferentes especies para analizar cuál es el error que se comete al trabajar con ellas e identificar con cuál de ellas se obtiene un menor error. El error se calculó como la suma de las diferencias entre el valor medido y el valor estimado al cuadrado.

Posteriormente, dado que se conoce el peso ganado (ya que en los ensayos los animales fueron pesados antes del inicio y al finalizar los ensayos) se buscó mediante un método de optimización numérica quasi-Newton el valor de b_g con el cual se minimiza el error al comparar el peso estimado con el medido (Press et al., 2007).

Este procedimiento no se pudo utilizar para analizar la constante que determina el peso perdido debido a que en los ensayos se contó con muy pocos casos donde se registró

pérdida de peso, y son menos aún el número de estos casos donde también se tienen observaciones de comportamiento.

5.3.2 Resultados:

A partir de la cantidad promedio de alimento consumido por cada individuo y de la energía metabolizable del mismo se estimó la E_a diariamente para cada individuo. Además, para cada individuo también se estimó la FMR considerando una velocidad de desplazamiento de 1.5 km/h (Tabla 5.1). Se observó que todas las estimaciones de la FMR se encontraron dentro del intervalo de confianza de la tasa alométrica dada para aves omnívoras (Nagy et al., 1999). Más aún, todos los valores se hallan entre la tasa dada para aves omnívoras y la estimada para todas las aves corrigiendo por filogenia (Tieleman y Williams, 2000), lo mismo que hemos observado en el Capítulo 4 (Figura 5.1).

A partir de la E_a , la FMR estimada y el peso inicial de cada individuo se estimó el peso ganado considerando las distintas constantes presentadas en la introducción de este capítulo (6, 6.7 y 9.38 kcal/g). Posteriormente, dado que se conoce para cada individuo el peso ganado, (ya que éste fue medido) se calculó el error que se cometió al trabajar con cada una de ellas obteniéndose que la constante que mejor se ajusta a este conjunto de datos es la que corresponde al pinzón vulgar (9.38 kcal/g) con un error de 0.059 (kg/d)^2 .

Luego, utilizando toda la información, esto es la E_a , la FMR , el peso inicial y el peso ganado medido durante los ensayos, se estimó mediante el método de quasi-Newton el valor del factor b_g que mejor se ajusta a los datos, obteniéndose un valor de 11.66 kcal/g. El error que se comete al trabajar con el factor b_g obtenido es de 0.043 (kg/d)^2 .

Si bien la constatación obtenida para el ñandú es la que minimiza el error, otros estudios donde se analice la ganancia de peso serían necesarios para corroborar este valor ya que en nuestro caso hemos tenido individuos cuyo consumo de alimento fue grande y sin embargo la ganancia de peso muy pequeña, aún cuando los patrones de actividades que presentaron no tendrían un alto costo.

Tabla 5.1: Valores de los pesos corporales, el consumo diario de alimento, la energía asimilada estimada E_a , la ganancia diaria de peso de los individuos observados, y las tasas metabólicas a campo (FMR) estimadas para machos (M) y hembras (H) de ñandú mantenidos en cautiverio durante el otoño (O) y el invierno (I) (Ver Capítulo 3).

Sexo y estación	Peso inicial (kg)	Consumo diario (kg MS/d)	E_a (MJ/d)	Peso ganado (kg/d)	FMR estimada
H-O	22.2	0.765	8.047	0.050	5226.1
H-O	27.35	1.066	11.218	0.044	5883.6
H-I	21.7	0.846	8.903	0.071	6369.7
M-O	24.85	1.029	10.825	0.156	6202.3
M-O	26.9	0.870	9.149	0.163	6240.8
M-O	29.6	0.940	9.892	0.148	5860.1
M-O	30	0.886	9.316	0.150	6015.7
M-I	30.7	1.388	14.601	0.029	8064.5
M-I	32.8	1.050	11.045	0.014	8440.2

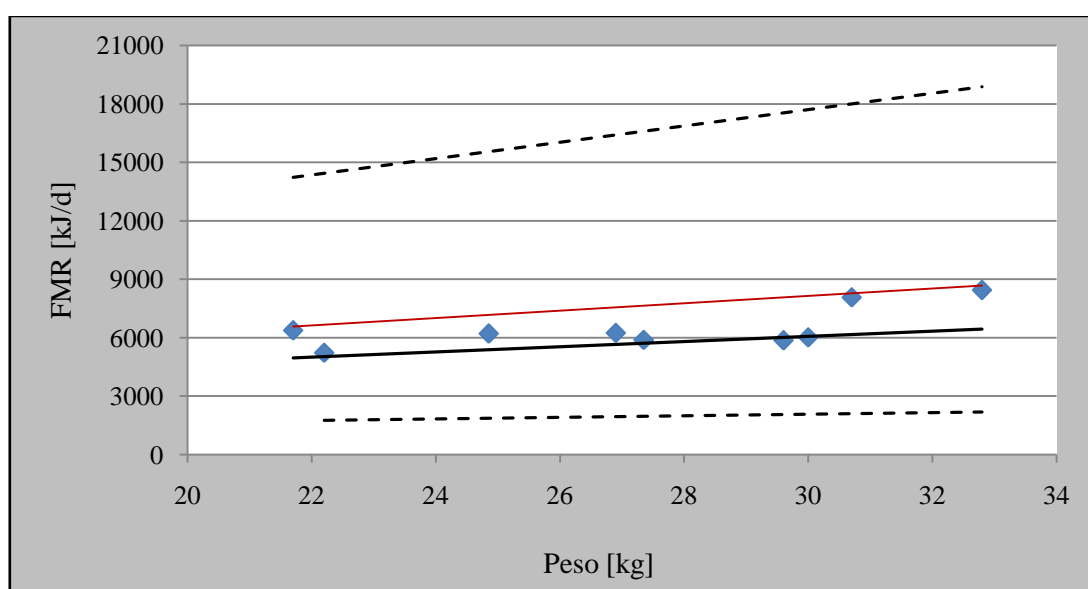


Figura 5.1: FMR estimadas con el modelo a partir de datos experimentales (♦) junto a las dadas para aves omnívoras, y su intervalo de confianza (línea negra) (Nagy et al., 1999) y la dada para todas las aves corregida por filogenia (línea roja) (Tieleman y Williams, 2000).

5.4 Estimación del factor que convierte energía en peso perdido

Durante el período de incubación, las aves, especialmente las que presentan cuidado uniparental como es el caso del ñandú, reducen considerablemente el tiempo dedicado a la alimentación (Fernández y Reboreda, 2003). Más allá del costo propio de la incubación, este comportamiento produce una reducción en el peso corporal de los individuos que incuban y hace que éstos dependan de sus reservas para llevarla adelante. En dos estudios que evaluaron la variación de peso durante la incubación en ratites, se observó que el emú pierde alrededor del 15% de su peso (Buttemer y Dawson, 1989) y el kiwi cerca del 23% (Taborsky y Brugger, 1994). En el caso del ñandú esta pérdida se situaría alrededor del 20% (D. Sarasqueta, com. pers.).

Con el objetivo de analizar cuál es la mejor constante para transformar energía en peso perdido se construyó un modelo que refleja la dinámica del peso corporal durante el período de incubación. A partir de éste se estimó la constante con la cual se tiene una pérdida de peso de alrededor del 20%.

5.4.1 Modelado del peso corporal del ñandú durante la incubación.

5.4.1.1 El modelo y sus parámetros

Al modelo descrito anteriormente se le agregó una ecuación que permite actualizar diariamente el peso y se incorporó la variable d , que representa el número de días que el ave está incubando. El modelo consiste en un balance energético diario que se va concatenando con el de los días anteriores. En forma sencilla podemos mostrarlo mediante un sistema de ecuaciones para cada día:

$$\begin{cases} E_a(d) = E_m \cdot C(d) \\ FMR(d) = \sum t_i \cdot c_i \\ P_g(d) = \frac{E_a(d) - FMR(d)}{b} \\ P(d) = P(d-1) + P_g(d) \end{cases} \quad (\text{Ecuación 5.2})$$

Estos sistemas de ecuaciones se conectan entre sí por el peso ganado y el peso del individuo ya que para calcular el peso del individuo el día d es necesario conocer su peso el día anterior ($d-1$) y el peso ganado durante el día d . De esta manera el modelo para el período de incubación consiste de un conjunto de ecuaciones formado por 38 sistemas de ecuaciones, uno para cada día del período de incubación.

En el caso en que las aves están incubando, la FMR será la suma del costo de estar en el nido y el costo de las actividades que el ave realiza fuera del nido. Dado que si el ave está incubando sólo deja el nido para alimentarse, se tuvieron en cuenta sólo estas dos actividades.

El costo asociado a la incubación está relacionado con la energía que el ave debe invertir en mantener los huevos a una temperatura constante dentro del rango normal de incubación (34-38 °C; Fernández y Rebores, 2003). Debido a que la mayor parte del día el ave permanece sobre el nido, el costo de la incubación sería menor que el de un ave activa pero posiblemente mayor que la tasa metabólica basal. King (1973) sugiere que gran parte del calor requerido para calentar los huevos podría ser el proveniente de la producción de calor basal y por lo tanto la incubación no requeriría un costo energético adicional. Sin embargo, Williams (1996), quien presenta una amplia discusión sobre los modelos que estiman el costo de la incubación, menciona que en el carbonero común (*Parus major*) se obtuvo un costo 3 veces por encima de la BMR. Anteriormente, Kendeigh (1963) había propuesto una ecuación para estimar el gasto energético de la incubación para aves que lo hacen sin ausentarse del nido por períodos de tiempo prolongados basándose en el balance calórico de los huevos. En este caso, el costo de la incubación es una función directa del calor requerido por los huevos para mantenerse a una temperatura constante. La ecuación es:

$$M = n \cdot p_h \cdot c_h \cdot b \cdot (T_h - T_{an}) \cdot t \cdot (1 - s \cdot f) / 1000 \quad (\text{Ecuación 5.3})$$

donde: M es la energía requerida para mantener la temperatura de los huevos (kcal/d); n el número de huevos; p_h el peso del huevo; c_h el calor específico del huevo; b la tasa de enfriamiento; T_h la temperatura del huevo; T_{an} la temperatura ambiente del nido; t el intervalo en horas; s la proporción de la superficie del huevo cubierta por el ave que incuba; f la proporción del tiempo que pasa el ave en el nido.

Entonces esta ecuación estima que el costo energético de la incubación es proporcional a la tasa de pérdida de calor de los huevos en el nido. Más aún, supone que el ave es totalmente eficiente en cuanto a la utilización de la energía con lo cual se tiene que el calor disipado por los huevos es igual al que invierte el ave al incubarlos. Además del gasto de mantener el calor de los huevos, existe un gasto energético producido por las actividades tales como la alimentación que desarrolla el ave en el período que se ausenta del nido, y el vuelo en aquellas aves voladoras.

La proporción de tiempo que el ave está en el nido no es constante durante la incubación ya que tanto la cantidad de veces que el ñandú se levanta del nido durante el día como la duración de las ausencias se van modificando a medida que avanza la incubación.

Bruning (1974) señala que los períodos en que el macho permanece fuera del nido estarían relacionados directamente con la temperatura del ambiente y la temperatura de los huevos. Él observó que los períodos duraron entre 10 y 15 minutos cuando la temperatura ambiente fue de 25°C y hasta una hora cuando la temperatura ambiente fue mayor de 30°C. Por otra parte, Fernández y Reboreda (2003) estimaron que los períodos de ausencia tuvieron una duración media de 21.64 ± 16.29 minutos (rango: 1 - 48 minutos) sin registrar diferencias en la probabilidad de ausentarse del nido a lo largo del día. En cuanto a la frecuencia diaria de ausencias en el nido, Piera (citado en Davis 1977) menciona que durante la primera parte de la incubación el macho deja el nido hasta 4 veces por día y que este número disminuye a medida que avanza la incubación hasta el punto que llega a permanecer prácticamente todo el día en el nido.

Entonces, en el modelo se consideró que la proporción de tiempo que el ave permanece en el nido crece a medida que avanza la incubación. Suponemos que al principio de la incubación el ave se ausenta 4 veces por día del nido por un período de una hora, longitud máxima observada, y que durante el último período de la incubación, a partir del día 30, permanece todo el día sobre el nido. En base a estas hipótesis calculamos la proporción del día que el ave está en el nido por medio de la función a trozos:

$$f(d) = \begin{cases} \frac{0.575 \cdot d + 82.75}{100} & \text{si } d < 30 \\ 1 & \text{si } d \geq 30 \end{cases} \quad (\text{Ecuación 5.4})$$

donde d representa el número de días que el ave está incubando (Figura 5.2). Además de haber trabajado con esta función, se propusieron funciones racionales con asíntota

horizontal en $y=1$, debido a que los resultados obtenidos eran similares se eligió ésta por ser de más simple formulación.

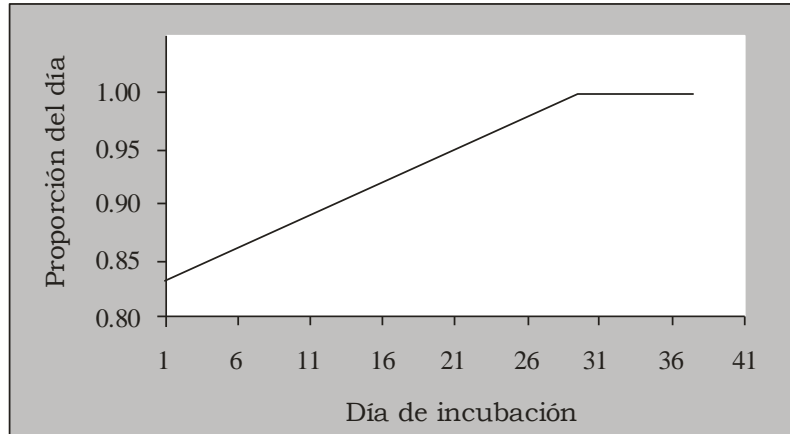


Figura 5.2: Proporción del tiempo que el ave permanece en el nido en relación al día de incubación.

Es natural considerar que el consumo de alimento se reduce a medida que avanza la incubación ya que se reducen los períodos de ausencia del ave en el nido. Tal reducción se incorporó al modelo mediante una función lineal que relacionó directamente la proporción del día que el ave está fuera del nido con el consumo de las aves que no están incubando. Por lo tanto, la tasa de consumo para las aves que están incubando se calcula según la ecuación:

$$C(d) = (1 - f(d)) \cdot C(t) \quad (\text{Ecuación 5.5})$$

donde: $C(d)$ representa la cantidad de alimento que consume el ave durante el día d de incubación; $1 - f(d)$ la proporción del día que el ave está fuera del nido y $C(t)$ cantidad de alimento que consume el ave durante el día juliano t . Se consideró que el alimento consumido por el ñandú era alfalfa, cuyo valor energético es de 9.16 [MJ/kg] (Cilliers et al., 1998).

Entonces la tasa metabólica de campo para aves que incuban, estimada bajo la hipótesis que mientras el individuo incubaba no se genera ningún costo extra al del reposo, está dada por la siguiente ecuación:

$$FMR_{RMR} = (f(d) \cdot 24) \cdot RMR + (1 - f(d)) \cdot 24 \cdot a \quad (\text{Ecuación 5.6})$$

donde: $f(d)$ es la proporción del tiempo que el ave está en el nido; RMR la tasa metabólica de reposo [energía/día] y a el costo asociado a la alimentación [energía/hs] que es el que se ha utilizado anteriormente (ver Capítulo 4). Mientras que si se considera que el costo de incubación, desde el punto de vista energético, corresponde al calor que pierden los huevos, calculando éste a partir de la ecuación dada por Kendeigh, se tiene que la tasa metabólica de campo para aves que se encuentran incubando está dada por:

$$FMR_K = M + (1 - f(d)) \cdot 24 \cdot a \quad (\text{Ecuación 5.7})$$

donde: M es la energía requerida para mantener la temperatura de los huevos, $1 - f(d)$ es la proporción del día que el ave se ausenta del nido, y a es el costo asociado a la alimentación [energía/hs].

La estimación de M se realizó acorde a la ecuación 5.3 considerando que el peso medio de los huevos es 647 g (Fernández y Reboreda, 2008), que el área cubierta del huevo es del 40%, la temperatura del huevo es de alrededor de 35°C y que la temperatura ambiente del nido es de 20°C (Fernández y Reboreda, 2003). Por otro lado, el calor específico de los huevos de aves precociales tiene un valor aproximado de 0.78 cal/g °C (Ricklefs, 1974) y la tasa de enfriamiento de los huevos fue calculada a partir de la ecuación dada por Kendeigh (1973):

$$\log b = \log 6.71 - 0.412 \cdot \log(\text{peso del huevo}) \quad (\text{Ecuación 5.8})$$

obteniéndose una tasa de enfriamiento de 0.47°C/°C hs.

5.4.1.2 Selección de la mejor constante que relaciona energía con peso perdido

Con el objetivo de determinar cuál es la constante (b_p) que se corresponde con una reducción de alrededor del 20% del peso corporal durante la incubación, se estimó la variación del peso corporal de un individuo que se encuentra incubando mediante simulaciones de los modelos anteriormente descritos. Como condición inicial se tomaron pesos comprendidos entre 25 y 35 kg, con intervalos de un kilogramo, y la cantidad de huevos a incubar fue 15, 26 (número de huevos promedio observado a campo), y 40.

5.4.2 Resultados:

5.4.2.1 Estimación de la FMR durante la incubación:

Inicialmente se analizó la sensibilidad de los parámetros de los dos modelos que estiman la FMR durante la incubación. Luego se analizó si las estimaciones obtenidas a partir de ellos difieren o no significativamente.

5.4.2.1.a Estimación del costo de la incubación a partir de la RMR

Al estimar el costo de la incubación a partir de la RMR, los parámetros involucrados son la velocidad desplazamiento para alimentarse que afecta el costo de la alimentación, y el peso corporal que influye tanto en el costo de la alimentación como en la RMR.

Para analizar el efecto de estas variables sobre el costo de la incubación se realizaron simulaciones considerando tres pesos iniciales (25, 30, y 35 kg) y tres velocidades de desplazamiento para alimentarse (0.1, 0.5 y 1 km/h). Las velocidades consideradas aquí son inferiores a las del capítulo anterior ya que en esta situación el macho se alimenta cerca del nido. Fijando un peso, las salidas del modelo son similares para las distintas velocidades de desplazamiento (Figura 5.3). Esto muestra que la velocidad no es un factor al que es sensible el modelo. Sin embargo, cuando se fijó una velocidad y se consideraron los diferentes pesos al inicio de la incubación, las FMR que se

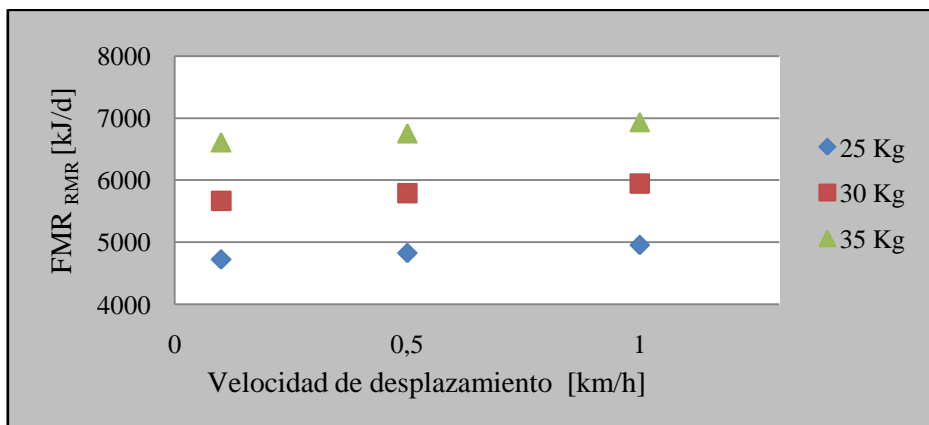


Figura 5.3: FMR_{RMR} estimadas considerando tres pesos iniciales y tres velocidades de desplazamiento para alimentarse.

obtuvieron fueron muy distintas, implicando que el peso del individuo es un factor determinante en la estimación de la FMR.

5.4.2.1.b Estimación del costo de la incubación a partir de la ecuación dada por Kendeigh

En este caso además de trabajar con la velocidad de desplazamiento durante la alimentación y el peso corporal, fue necesario incorporar otra variable, la cantidad de huevos que se incuban. Se consideraron tres cantidades (15, 26 y 40 huevos) a fin de realizar las simulaciones y analizar su impacto sobre los resultados. En este caso, el modelo no es sensible a la velocidad de desplazamiento para alimentarse ni al peso corporal del individuo que incuba. Como en el otro modelo, las salidas del modelo pueden ajustarse con una recta donde una de estas dos variables es la variable independiente cuando la otra y la cantidad de huevos permanecen constantes.

A partir de la Figura 5.4, donde se muestran las salidas del modelo considerando los tres pesos corporales, las tres velocidades y las tres cantidades de huevos, se puede observar que la cantidad de huevos afecta el resultado de la simulación.

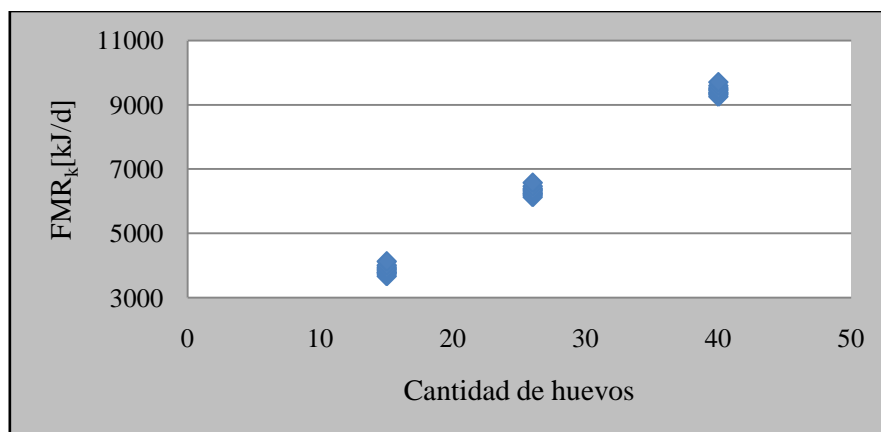


Figura 5.4: Variación de la FMR_k en función del tamaño de puesta.

Considerando los tres pesos iniciales y las tres velocidades de desplazamiento².

² En la ecuación de Kendeigh se tiene que el costo de la incubación crece indefinidamente cuando la cantidad de huevos crece, con lo cual es válida para cantidades de huevos adecuadas.

Dado que el modelo no es sensible ni al peso del individuo ni a la velocidad de desplazamientos, consideramos como réplicas todas las salidas del modelo obtenidas a partir de las distintas velocidades y pesos manteniendo constante la cantidad de huevos. Con las salidas así consideradas se realizó un análisis de varianza que confirma que la cantidad de huevos que se incuban es la que afecta significativamente el costo de la incubación ($F_{2, 24} = 3480.53, p < 0.05$).

5.4.2.1.c Comparación de las estimaciones obtenidas a partir de los dos modelos

Al comparar las salidas de los dos modelos se observa que cuando la cantidad de huevos es pequeña el costo de incubación estimado a partir de la ecuación de Kendeigh es inferior al estimado considerando la RMR. Por ejemplo, si la cantidad de huevos es 15, el costo estimado a partir de la ecuación de Kendeigh resulta entre un 22 y un 42% menor que el obtenido a partir de la estimación realizada por la RMR. La diferencia crece al aumentar el peso corporal, es decir que en individuos más livianos la diferencia es menor.

Cuando la cantidad de huevos es grande, las estimaciones obtenidas a partir de la ecuación de Kendeigh son muy superiores a las obtenidas a partir de la RMR. En este caso al aumentar el peso del individuo la diferencia entre las estimaciones disminuye. Cuando se compararon los resultados de los modelos considerando que la cantidad de huevos que se incuban es 26, tamaño promedio de la nidada de ñandú (Fernández y Reborada, 1998), la diferencia entre las estimaciones se encuentra entre un -5 y un 30%, siendo mayor la estimada a partir de Kendeigh cuando se consideró un peso de 25 kg, y menor para los de 35 kg.

A modo de ejemplo se presentan en la Tabla 5.2 las diferencias que existen entre ambos modelos al considerar una velocidad de desplazamiento de 0.1 km/h. En la tabla los valores positivos indican que el costo estimado a partir de la ecuación de Kendeigh resulta menor que el obtenido a partir de la estimación realizada por la RMR, lo contrario ocurre para los valores negativos.

Dado que uno de los modelos es sensible al peso corporal del individuo que incuban y el otro es sensible a la cantidad de huevos que son incubados, se realizaron simulaciones con un diseño factorial para analizar si existe o no diferencia en las salidas de los modelos.

Esto significa que se fueron variando las condiciones iniciales de a una, dejando las demás fijas, para facilitar la comparación. En los casos en que la cantidad de huevos fue 15 y 40 se obtuvo para los tres pesos considerados (25, 30, 35 kg) que los modelos son estadísticamente diferentes (Tabla 5.3). En cambio, cuando la cantidad de huevos fue 26, los modelos presentaron diferencias estadísticamente significativas para los pesos de 25 y 30 kg pero no para 35 kg (Tabla 5.3). Esto indica que las salidas de ambos modelos son semejantes cuando el peso del individuo es suficientemente grande (alrededor de los 35 kg o más).

Tabla 5.2: Diferencia porcentual del costo de incubación obtenido de la ecuación de Kendeigh respecto del obtenido a partir de la RMR

Peso	Cantidad de huevos		
	15	26	40
25	22.33	29.66	-95.85
30	34.15	9.18	-64.33
35	42.59	-5.44	-41.83

Tabla 5.3: Resultados de los tests ANOVA realizados para determinar diferencias significativas entre los dos modelos (FMR_{RMR} y FMR_K ; ver texto).

Peso	Cantidad de huevos	p	$F_{1,4}$
25	40	<0.0001	2305.36
	26	0.0001	220.62
	15	0.0004	124.99
30	40	<0.0001	1039.34
	26	0.0100	21.17
	15	0.0001	292.54
35	15	<0.0001	454.98
	26	0.0526	7.44
	40	<0.0001	438.88

El subíndice del estadístico indica los grados de libertad.

Dado que ninguno de los modelos es sensible a la velocidad de desplazamiento, el costo asociado a la alimentación se estimó considerando un desplazamiento constante de 0.5 km/h.

5.4.2.2 Selección del factor que relaciona energía con peso perdido

En primer lugar se realizaron simulaciones de la variación del peso corporal de un individuo incubando considerando los distintos valores mencionados para la constante que transforma energía en peso perdido (b_p). Esto se realizó con el objetivo de determinar con cuál de ellas se obtiene una reducción del peso corporal de alrededor del 20%.

Como resultado de esas simulaciones se obtuvieron variaciones en el peso corporal exageradamente grandes. Por ejemplo, tomando la constante de pérdida de peso del pinzón vulgar (9.38 kcal/g; cabe recordar que el factor de ganancia de peso para esta especie fue con el que se obtuvo el menor error entre los obtenidos de la literatura), y considerando que al inicio de la incubación el macho tiene un peso de 35 kg, el peso perdido durante la incubación fue de aproximadamente un 42% cuando se trabajó a partir de la ecuación de Kendeigh y de un 36% cuando la estimación se hizo usando la RMR.

Debido a que las constantes dadas para otras especies no permitieron simular adecuadamente la variación de peso que muestra un individuo durante la incubación, estimamos la constante basándonos en la constante b_g obtenida en el apartado anterior para el ñandú (11.66 kcal/g) y la relación que existe entre las constantes de ganancia y pérdida de peso (1.2 a 2.6).

Al aumentar la razón entre las constantes aumenta el porcentaje de peso perdido. Al tenerse una relación de 2.6 y considerando que la constante que transforma energía en peso ganado es 11.66 kcal/g se obtiene un valor de 4.48 kcal/g, valor que se encuentra entre el dado para los gorriones residentes y los migratorios con los cuales se obtuvieron porcentajes de pérdida de peso muy superiores a los esperados. Al considerar una relación entre las constantes de 1.5, se obtuvieron porcentajes de pérdida de peso cercanos al 20% cuando se consideró una nidada de 26 huevos (Tabla 5.4). Usando el modelo basado en la ecuación de Kendeigh, un aumento en el tamaño de la nidada resulta en un aumento de la pérdida de peso. Por ejemplo, con un peso inicial de 35 kg y una nidada de 30 huevos el

individuo pierde un 22.7% de su peso durante la incubación, mientras que con una nidada de 26 huevos la pérdida de peso es de 19.7%.

Tabla 5.4: Porcentaje de peso perdido durante la incubación por un ñandú para distintos pesos iniciales considerando una relación entre las constantes de ganancia respecto de pérdida de 1.5 y una nidada de 26 huevos.

Relación entre constantes	Modelo	Peso del individuo al inicio de la incubación					
		30	31	32	33	34	35
1.5	FMR _{RMR}	18.62	18.67	18.72	18.76	18.80	18.84
	FMR _K	22.65	21.99	21.37	20.78	20.23	19.71

De esta manera, al considerar una relación de 1.5, obtuvimos los porcentajes más próximos al 20%. De acuerdo con esta razón, consideramos pertinente proponer que la constante de conversión b que transforma energía en peso perdido para el ñandú es 7.8 kcal/g.

Las simulaciones se realizaron considerando dos consumos de alfalfa, 640 y 940 g, que en valores energéticos son inferiores al promedio obtenido en los ensayos realizados, ya que durante estos los animales tuvieron alimento ad libitum. A partir de los resultados de las simulaciones se observó que la cantidad de alimento consumido al inicio de la incubación no genera diferencias en el peso que pierde el individuo mientras incuba, ya que una diferencia en el consumo inicial de 300g sólo genera una diferencia del 1% en el peso perdido.

5.5 Síntesis de resultados:

A partir de un modelo matemático y de datos de comportamiento, consumo de alimento, peso corporal y ganancia de peso, se estimó la constante que transforma energía en peso ganado. Con ésta se tiene el menor error al comparar el peso ganado estimado y el observado. Esta primera estimación debe ser corroborada con otros estudios. Sería interesante, analizar la ganancia de peso con animales en reposo, de esta forma se evitarían

los errores derivados de la estimación de los costos de las actividades y la asignación de tiempo a éstas obteniéndose una estimación más precisa de la constante buscada.

Si bien el valor de la constante aquí encontrada requiere ser replicado, su utilización es más confiable que las dadas para otras especies ya que las diferencias morfológicas y etológicas pueden generar mayores errores de estimación.

El valor del parámetro que permite estimar la pérdida de peso se calculó a partir de modelar el costo de la incubación suponiendo una pérdida del 20% del peso del individuo que incubaba, resultando 7.8 [kcal/g], cuya relación con la constante de ganancia de peso es 1.5. Esta relación se encuentra dentro del intervalo que se tiene a partir de las relaciones de las otras especies y coincide con la que se estimó para gorriones migratorios (Kendeigh et al., 1977).

Este método se puede emplear para estimar ganancia de peso cuando se conozca el comportamiento del animal, su peso y consumo utilizando el sistema de ecuaciones (1) y sustituyendo la constante que transforma energía remanente en peso ganado o perdido según corresponda.

De esta forma, el modelo que inicialmente se empleó para estimar un parámetro, posteriormente se puede emplear como una herramienta para proyectar la ganancia de peso. En el capítulo siguiente se analizará la ganancia de peso del ñandú en un día como así también a lo largo del año para lo cual se utilizarán los factores que transforman energía en peso obtenidos en este capítulo.

Capítulo 6:

Un modelo energético para el ñandú adulto.

6.1 Introducción:

En los dos capítulos anteriores se desarrollaron y analizaron las partes fundamentales del modelo energético que se ensambla a lo largo de este capítulo. Analizar cada parte del modelo en forma separada permitió conocer en detalle el funcionamiento de cada una de ellas. Sin embargo, el modelo estará completo cuando sus partes interactúen y un nuevo análisis será necesario para comprenderlo completamente.

En esta instancia de su desarrollo se combina el costo energético diario con la ganancia o pérdida de peso a fin de analizar la dinámica del peso corporal del ñandú.

El sistema de ecuaciones en el cual se basa el modelo de balance energético será el mismo que en los casos anteriores:

$$\begin{cases} E_a(t) = E_m \cdot C(t) \\ FMR(t) = \sum t_i \cdot c_i \\ P_g(t) = \frac{E_a(t) - FMR(t)}{b} \\ P(t) = P(t-1) + P_g(t) \end{cases} \quad (\text{Ecuación 6.1})$$

donde: $E_a(t)$ es la cantidad de energía que asimila el individuo; E_m la energía metabolizable del alimento; $C(t)$ la cantidad de alimento consumido; FMR la tasa metabólica de campo ; t_i el tiempo dedicado a la actividad i ; c_i el costo asociado a la actividad i ; b la constante que transforma energía remanente en kilogramos de peso; $P_g(t)$ el peso ganado; $P(t)$ el peso del individuo, t el día juliano.

Los objetivos de este capítulo son, en primer lugar, analizar la variación diaria del peso corporal del ñandú durante la época no reproductiva en función de las características del individuo, esto es, en relación a su comportamiento, la tasa de consumo de alimento, su peso corporal y el fotoperíodo ya que este influye en el tiempo que el individuo asigna a las distintas actividades. En segundo lugar, analizar la dinámica anual del peso corporal diferenciando entre individuos que se reproducen y aquellos que no lo hacen. En el caso de las hembras se analiza además si existe diferencia en el peso perdido durante la

reproducción en función de la cantidad de huevos que ponen, la fecha de inicio de la puesta y la cantidad de huevos que pone por nido. En los machos, se busca además de estimar las diferencias entre individuos que se reproducen y aquellos que no lo hacen proyectar la variación del peso corporal durante sucesivos períodos reproductivos.

6.2 Variación diaria del peso corporal en el ñandú durante la época no reproductiva.

6.2.1 El modelo y sus parámetros

En este apartado se analiza la variación diaria del peso corporal del ñandú mediante las tres primeras ecuaciones del sistema de ecuaciones presentado en la introducción de este capítulo.

Dado que el peso corporal se ve afectado por la energía asimilada y la tasa metabólica de campo, se realizaron simulaciones en las cuales se consideraron diferentes tasas de consumo y las distintas FMRs estimadas en el Capítulo 4 (ver apartado 4.2 Parte 1). Se trabajó con dos tasas de ingestión – 600 g MS/d y 900 g MS/d – a partir de los consumos estimados para el ñandú común por Vignolo (2005) y Martella y col. (1996) respectivamente. Además se consideró que el alimento consumido es alfalfa cuya energía metabolizable para avestruces juveniles es de 9.16 MJ/kg (Cilliers et. al, 1998). Cabe mencionar que, esta pastura presentaría una mayor energía metabolizable que la vegetación del pastizal natural.

En cuanto al factor de conversión b , se trabajó con los valores estimados en el capítulo anterior. Esto es, si el remanente es positivo, el individuo gana peso, el coeficiente de conversión b es 11.66 [kcal/g] y si el remanente es negativo, el individuo pierde peso, el coeficiente de conversión b es 7.8 [kcal/g].

Para examinar cómo el comportamiento y la ingesta de alimento afectan la variación del peso, se realizaron simulaciones representando todas las combinaciones consideradas de ingesta diaria de alimento, las FMRs estimadas a partir de distintos patrones de comportamiento, y los fotoperíodos de 10 y 15 horas con los que se trabajó en el apartado 4.2.a.

Como condición inicial de los individuos se tomaron pesos comprendidos entre 22 y 35 kg, según corresponde a individuos adultos, con intervalos de un kilogramo. En cada una de las simulaciones se calculó el peso ganado en un día.

6.2.2 Resultados

La ganancia diaria de peso se ve afectada tanto por el tiempo asignado a las distintas actividades diurnas como por la tasa de ingesta. Es importante mencionar que al mantenerse constante la tasa de ingesta, la dinámica del peso corporal varía inversamente a la FMR, ya que cuando uno crece el otro decrece y viceversa. Es por esto que cuando el porcentaje del día que es empleado en alimentación se mantiene fijo, se observa que al disminuir el tiempo utilizado en caminar (lo que implica un aumento en el tiempo empleado a otras actividades) el peso ganado es mayor. Lo mismo ocurre cuando el porcentaje del día dedicado a caminar se mantiene constante y se disminuye el tiempo empleado en alimentarse (esto es, aumenta el tiempo dedicado a otras actividades). Cuando se analizaron las FMR en el apartado 4.2.a en estas dos situaciones las FMR decrecieron.

Por otro lado, si el porcentaje del día empleado en otras actividades se mantiene constante se observa que en cuanto el tiempo empleado en alimentarse disminuye (esto implica que el tiempo empleado en caminar aumenta) el peso ganado decrece. Como se mencionó en el apartado 4.2.a los resultados obtenidos son consistentes con los costos asociados a las distintas actividades ya que caminar es más costoso que alimentarse y alimentarse tiene un mayor costo que realizar otras actividades. Cabe recordar que se hace referencia al tiempo dedicado a alimentarse y no a la cantidad de alimento que ingiere. A partir de estos análisis se puede observar cómo se relacionan la FMR y la tasa de ingesta, y cómo modificaciones en una de ellas afecta la dinámica de la ganancia de peso.

Al considerarse un consumo diario de 600 g MS/d y el fotoperíodo de 15 horas, las aves que pesan más de 25 kg no ganan peso con ninguno de los patrones aquí analizados, mientras que aquellos que pesan 25 kg solamente ganan peso cuando asignan el 45% a alimentarse y el 55% a otras actividades. Además, un individuo de 22 kg o más no ganará peso si el patrón de comportamiento es uno de los 47 que producen los valores más altos de FMR (aparecen tachados en la Tabla 6.1).

Como es de esperar, si se mantiene el consumo diario en 600 g MS/d y el fotoperíodo es de 10 horas, el peso ganado es mayor. En este caso, como en el anterior sólo los individuos de bajo peso podrán incrementarlo. En el caso de aquellos cuyo peso sea a lo sumo 22 kg lo harán con casi el 50% de los patrones de comportamiento aquí considerados mientras que aquellos cuyo peso sea 26 kg sólo lo harán con los dos menos costosos.

Las Tablas 6.1 y 6.2 muestran el peso máximo de los individuos que ganan peso al consumir 600 g MS/d de alfalfa y al dedicar un porcentaje dado del día a alimentarse y otro a caminar estando bajo un fotoperíodo de 15 y 10 horas respectivamente.

Tabla 6.1: Peso máximo [kg] de los individuos que ganan peso al consumir 600 g MS/d de alfalfa en un fotoperíodo de 15 horas.

		Porcentaje del fotoperíodo dedicado a alimentarse.							
		25	35	45	55	65	75	85	95
Porcentaje del fotoperíodo dedicado a caminar.	0			25	24	24	23	23	23
	5			23	23	22	22	22	
	10		22	22					
	15								
	20								
	25								
	30								
	35								
	40								
	45								
	50								
	55								

Tabla 6.2: Peso máximo [kg] de los individuos que ganan peso al consumir 600 g MS/d de alfalfa en un fotoperíodo de 10 horas.

		Porcentaje del fotoperíodo dedicado a alimentarse.							
		25	35	45	55	65	75	85	95
Porcentaje del fotoperíodo dedicado a caminar.	0			26	26	25	25	25	24
	5			25	24	24	24	24	23
	10		24	24	23	23	23	23	
	15		23	23	22	22	22	22	
	20	22	22	22	22				
	25								
	30								
	35								
	40								
	45								
	50								
	55								

Al considerar que el consumo diario aumenta a 900 g MS y el fotoperíodo de 10 horas, los individuos que pesan a lo sumo 26 kg ganan peso con todos los patrones considerados mientras que los que pesan 35 kg ganan peso con los 18 patrones de comportamiento menos costosos. Sin embargo, bajo un fotoperíodo de 15 horas y considerando la misma tasa de consumo ni los individuos de 22 kg ganan peso con todos los patrones y los de 35 kg sólo lo hacen con los 6 patrones menos costosos (Ver Tablas 6.3 y 6.4). Las Tablas 6.3 y 6.4 muestran el peso máximo de los individuos que ganan peso al consumir 900 g MS de alfalfa y asignando un determinado patrón de actividad bajo un fotoperíodo de 10 y 15 horas respectivamente.

Es claro que el peso ganado varía de acuerdo al peso inicial del individuo, al comportamiento elegido, al consumo de alimento y al fotoperíodo. La Tabla 6.5 muestra los rangos de ganancia de peso para cada fotoperíodo, cada tasa de consumo y diferentes pesos iniciales. En todos los casos se observa que en el fotoperíodo de menor longitud se tienen mayores ganancias de peso o menores pérdidas de peso que en el caso del

fotoperíodo de mayor longitud. Esto se debe a que cuando el fotoperíodo es menor las aves pasan más tiempo en reposo nocturno, actividad que tiene un costo inferior que las actividades diurnas. Por otra parte, se observa que la ganancia de peso aumenta al aumentar el consumo y al disminuir el peso corporal. El hecho que los individuos más livianos ganen mayor peso se debe a que el costo de las actividades se relaciona directamente con el peso corporal.

Tabla 6.3: Peso máximo [kg] de los individuos que ganan peso al consumir 900 g MS/d de alfalfa en un fotoperíodo de 10 horas.

		Porcentaje del fotoperíodo dedicado a alimentarse.							
		25	35	45	55	65	75	85	95
Porcentaje del fotoperíodo dedicado a caminar.	0			35	35	35	35	35	35
	5			35	35	35	35	35	35
	10		35	35	35	35	35	34	
	15		35	34	34	34	33	33	
	20	34	33	33	33	32	32		
	25	32	32	32	31	31	31		
	30	31	31	30	30	30			
	35	30	30	29	29	29			
	40	29	29	28	28				
	45	28	28	27	27				
	50	27	27	26					
	55	26	26	26					

En las Figuras 6.1 y 6.2 se muestra la ganancia diaria de peso para individuos de 22, 30 y 35 kg, dependiendo de los patrones de comportamiento, para las dos tasas de consumo y los dos fotoperíodos considerados. Es posible observar en estas figuras que con todos los patrones de comportamiento y al considerar tanto las dos tasas de consumo como los dos fotoperíodos los individuos de menor peso son quienes ganan mayor peso.

Por otro lado, en la Figura 6.3 se compara el peso ganado por un individuo de 25 kg que consume 900 g MS/d con los dos fotoperíodos. Aquí también se puede observar cómo un fotoperíodo mayor implica una mayor actividad diurna y por lo tanto, al considerar el mismo patrón de comportamiento se tiene un costo energético mayor que redonda en una menor ganancia de peso.

Tabla 6.4: Peso máximo [kg] de los individuos que ganan peso al consumir 900 g MS/d de alfalfa en un fotoperíodo de 15 horas.

		Porcentaje del fotoperíodo dedicado a alimentarse.							
		25	35	45	55	65	75	85	95
Porcentaje del fotoperíodo dedicado a caminar.	0			35	35	35	35	35	34
	5			35	34	33	33	33	32
	10			33	33	32	32	31	31
	15			31	31	31	30	30	29
	20	30	30	29	29	28	28		
	25	29	28	28	27	27	27		
	30	27	27	26	26	26			
	35	26	26	25	25	25			
	40	25	24	24	24				
	45	24	23	23	23				
	50	23	22	22					
	55	22							

Tabla 6.5: Rangos de ganancia diaria de peso [g] en individuos cuyos pesos iniciales son 22, 25, 30 y 35 kg al considerar todas las FMRs en ambos fotoperíodos y tasas de consumo.

Consumo [g/d]	Fotoperíodo [h]	Pesos [kg]			
		22	25	30	35
600	10	[-44.54;19.03]	[-73.56;6.27]	[-121.93;-22.41]	[-170.31;-54.18]
	15	[-87.66;14.60]	[-122.56;1.23]	[-180.73;-31.44]	[-238.91;-64.73]
900	10	[26.49;75.32]	[7.08;62.60]	[-37.79;41.30]	[-86.16;20.04]
	15	[-3.52;70.88]	[-38.42;57.52]	[-96.59;35.25]	[-154.77;12.99]

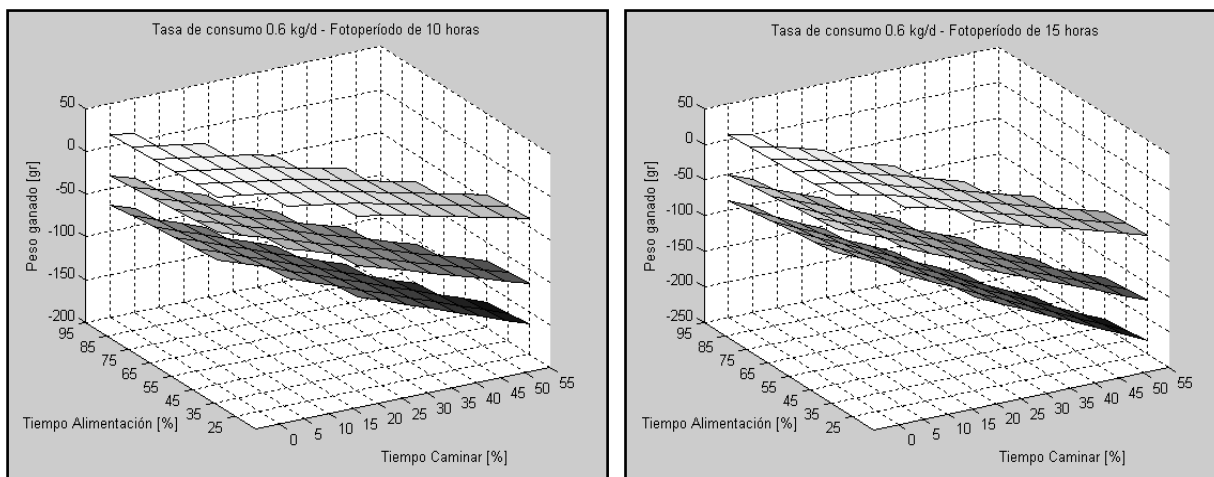


Figura 6.1: Peso diario ganado por individuos de 22, 30 y 35 kg, dependiendo del patrón de comportamiento, para la tasa de consumo de 600 g MS/d (la superficie superior corresponde a individuos de 22 kg, la superficie media a la de 30 y la inferior a los de 35 kg).

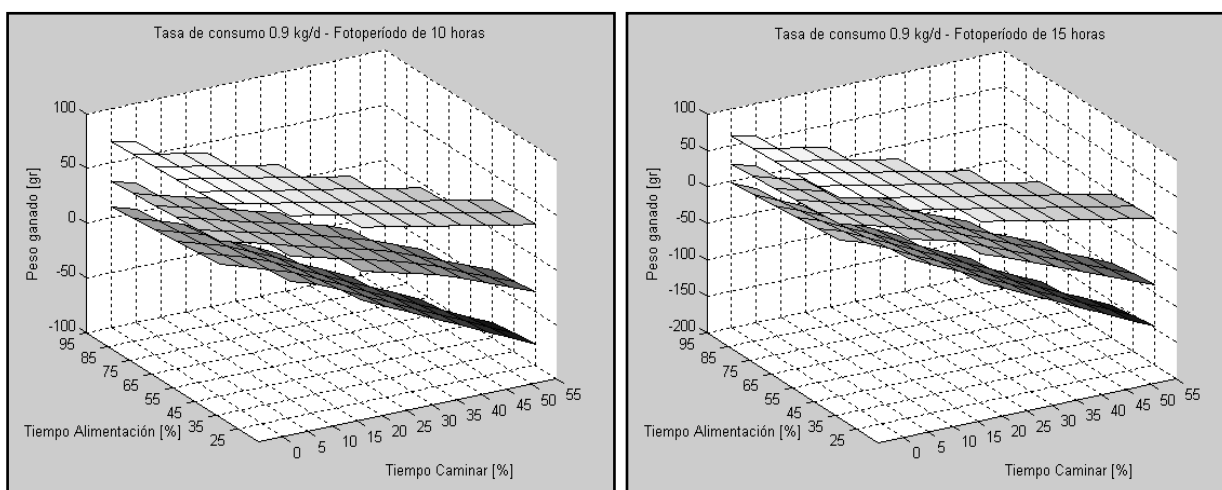


Figura 6.2: Peso diario ganado por individuos de 22, 30 y 35 kg, dependiendo del patrón de comportamiento diario, para la tasa de consumo de 900 g MS/d (la superficie superior corresponde a individuos de 22 kg, la media a los de 30 kg y la inferior a los de 35 kg).

En la Figura 6.4 se muestra el peso ganado por un individuo de 25 kg que consume 600 y 900 g MS/d alfalfa respectivamente. Esto permite comparar el efecto que tienen la tasa de consumo y el fotoperíodo en la ganancia de peso. En ambas figuras, la superficie superior corresponde a un fotoperíodo de 10 h y una tasa de consumo de 900 g MS/d.

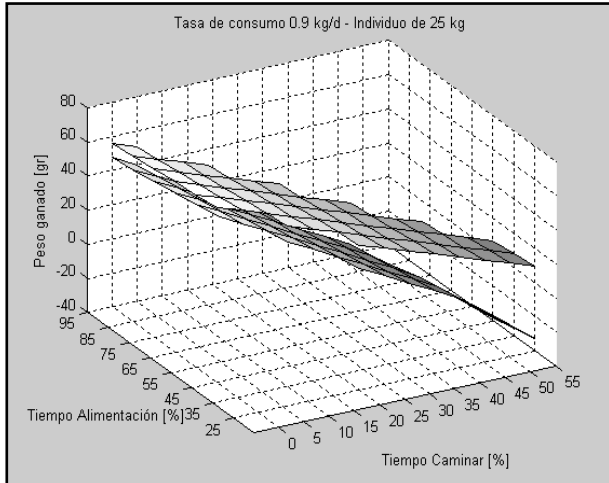


Figura 6.3: Peso diario ganado por individuos de 25 kg, dependiendo del patrón de comportamiento, para la tasa de consumo de 900 g MS/d y dos fotoperiodos (10 y 15 hs.). La superficie superior corresponde al menor fotoperiodo.

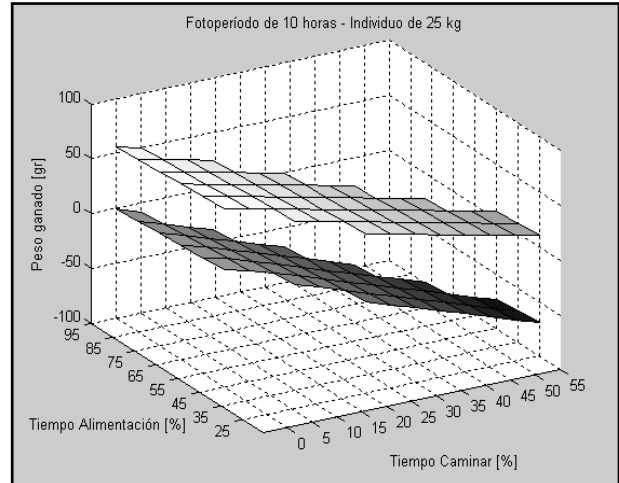


Figura 6.4: Peso diario ganado por individuos de 25 kg, dependiendo del patrón de comportamiento, para el fotoperiodo de 10 horas y dos tasas de consumo (600 y 900 g MS/d). La superficie superior corresponde a la mayor tasa de consumo.

6.3 Dinámica anual del peso corporal del ñandú

6.3.1 El modelo y sus parámetros

En este apartado se analiza la dinámica del peso corporal del ñandú mediante el sistema de ecuaciones presentado en la introducción de este capítulo (Ecuación 6.1).

La cantidad de alimento consumo, $C(t)$ será determinada diariamente para cada individuo. Para cada sexo se determina una banda de consumo debido a que los intervalos de confianza de consumo de alimento no se superponen lo suficiente (ver Capítulo 3). La banda de consumo contiene a la media obtenida de los ensayos de consumo corregida por la diferencia que existe entre la energía metabolizable del balanceado suministrado en los ensayos (10.51 MJ/kg) y el de la alfalfa (9.16 MJ/kg). Se ha trabajado con una banda con el objetivo de incluir variabilidad en el consumo, ya que no todos los individuos de una población consumen exactamente la misma cantidad de alimento ni un individuo consumirá la misma cantidad todos los días. Así, se asigna un consumo de alimento a cada individuo cada día. El consumo diario se realiza en forma aleatoria considerando una

distribución uniforme dentro de la banda. El consumo obtenido cada día se multiplica por la energía metabolizable (E_m) de la alfalfa para obtener la energía asimilada (E_a).

La FMR se estima, como se ha venido haciendo, a partir de patrones de comportamiento específicos para cada una de las épocas del año (post reproductiva, no reproductiva y reproductiva) y para cada sexo. Cada día le es asignado a cada individuo un patrón de comportamiento, en función del sexo del individuo y del día, ya que el patrón se selecciona aleatoriamente dentro del conjunto de patrones observados en la estación correspondiente.

La variable t , día juliano, y se relaciona con los t_i , tiempo dedicado a la actividad i , porque éstos están relacionados con el fotoperíodo del día t . Esto es, la suma de los tiempos dedicados a las actividades diurnas del día t debe ser igual a la longitud del fotoperíodo del día t . Si bien un individuo puede tener el mismo patrón de comportamiento dos días, el costo diario no será el mismo ya que los tiempos dedicados a las mismas actividades son diferentes. Recordemos que los patrones de comportamiento están expresados como porcentajes de la longitud del fotoperíodo.

Si bien el paso de tiempo es diario, el modelo se simula a lo largo de todo el año con lo cual se debe considerar también el costo de la reproducción. En el caso de las hembras el costo de la reproducción se suma al costo del patrón de actividad seleccionado para cada día. En el caso de los machos, se agrega una nueva actividad que es incubar, a partir de la cual se genera un nuevo patrón de comportamiento (ver Capítulo 5).

El modelo para las hembras

El costo asociado a la reproducción en las hembras (ver 4.2.b) se considera como un costo extra, es decir, a la FMR obtenida a partir del patrón de comportamiento diario se le sumará el costo diario de la reproducción. El número de huevos que una hembra puede poner en estado silvestre es de entre 6 y 8 huevos por nido y puede aparearse hasta con tres machos (Codenotti, 1997). Sin embargo, en criaderos las hembras llegan a poner 50 huevos (C. Fernández Treviño, com. pers.). Según Guittin (1985, citado en Fernández y Reboreda, 1998) el 80% de los huevos son puestos a intervalo de 2-4 días (siendo el 39% de los huevos puestos a intervalos de 3 días).

En el modelo se consideró que los costos del desarrollo de las estructuras reproductivas se distribuyen uniformemente durante los 15 días previos a la puesta del primer huevo dado que este es el período de tiempo aproximadamente requerido. Además, el costo energético de producir un huevo se distribuyó a razón de un tercio huevo por día a partir del día de inicio de la puesta y se supuso que una vez que la hembra puso el primer huevo en un nido pondrá sucesivamente 6 u 8. Posteriormente dejará de poner por un período de 7 días para luego empezar de nuevo a poner huevos en otro nido.

Respecto al consumo diario de alimento se elige aleatoriamente un consumo dentro del intervalo (0.79, 1.04) expresado en kg MS de alfalfa. Visto en términos de energía, se corresponde con el intervalo $[\bar{x} - 2 \cdot \delta, \bar{x}]$ donde \bar{x} representa el consumo promedio, en energía, obtenido durante los ensayos con animales en cautiverio (ver Capítulo 3). Se consideró al promedio como el límite superior ya que durante el período que se midió el consumo los animales tuvieron alimento ad libitum.

El modelo para los machos

En el caso de los machos, como se mostró en el apartado 5.4, el costo significativo se tiene durante la incubación y posteriormente en el cuidado parental. La incubación se incluyó en el modelo como una nueva actividad ya que se puede determinar el tiempo que el ave está en el nido y su costo (ver apartado 5.4). En cambio, al cuidado parental no se le puede asignar ni tiempo ni costo ya que éste afecta el tiempo dedicado a las otras actividades sin generar una nueva actividad. Los machos con pichones reducen el tiempo de forrajeo o alimentación e incrementan el tiempo de vigilancia, el tiempo dedicado a estas actividades se relaciona con la edad de los charos (Fernández y Reboreda, 2003).

A partir de los datos publicados por Fernández y Reboreda, se establecieron intervalos de la proporción del día que los machos con charos de distintas edades dedicaban a la alimentación y la vigilancia (Tabla 6.6). Cada día se eligió al azar dentro del intervalo correspondiente, la proporción del día que el individuo dedicaba a alimentarse y a vigilar. Finalmente, la diferencia entre 1 y la suma de las dos proporciones anteriores era la proporción del día que el individuo asignaba a caminar.

Tabla 6.6: Intervalos de la proporción del día que los machos con charos de distintas edades dedicaban a la alimentación y la vigilancia.

Edad de los charos (días)	Proporción del día que dedicada a	
	forrajeo	vigilancia
<30	[0.542, 0.570]	[0.254, 0.270]
30-60	[0.351, 0.397]	[0.304, 0.354]
60-120	[0.478, 0.576]	[0.206, 0.234]
120-180	[0.687, 0.721]	[0.131, 0.149]

En las observaciones comportamentales realizadas durante el período reproductivo se han registrado algunas actividades de cortejo, por lo cual se la incorporó como otra actividad y su costo se consideró 2.RMR, este valor equivale a 1.4 veces el costo de caminar a una velocidad de 0.5.

Respecto al consumo diario de alimento se eligió aleatoriamente un consumo dentro del intervalo (0.5, 1.8) expresado en kg MS de alfalfa. Visto en términos de energía, se corresponde con el intervalo $[me - 2 RI, me + 2 RI]$ donde me representa la mediana del consumo, en energía, obtenido durante los ensayos con animales en cautiverio y RI el recorrido intercuartílico (ver Capítulo 3). Con este intervalo fue posible mantener variabilidad en el peso corporal y obtener pesos comparables con los medidos en las pesadas previas a los ensayos para las mismas fechas.

Es importante recordar que en el caso de los machos que están incubando también hay una modificación en la tasa de consumo durante ese período que no se observa en la formulación general del modelo (ver apartado 5.4) pero sí se consideró en las simulaciones. Por otra parte, durante el período que los machos están cuidando de los pichones se observa una reducción en el tiempo que ellos dedican a la alimentación por lo tanto también se modifica la cantidad de alimento que consumen. La forma en que se implementó esta reducción en la cantidad de alimento consumido fue reduciendo el consumo en forma proporcional al tiempo que dedica a alimentarse en relación a un macho sin charos.

Tanto en el modelo de las hembras como en el de los machos, la estimación del peso ganado/perdido está vinculada con las dos primeras ecuaciones del sistema y con la

constante que transforma energía remanente en peso. Los valores que toman estas constantes, ya que varían cuando la diferencia entre E_a y FMR es positiva y cuando ésta es negativa, son los obtenidos en el Capítulo 5.

Por otra parte, dado que el paso de tiempo es diario y que simulamos el modelo durante todo un año o, en el caso de los machos, hasta culminar el cuidado parental, el modelo global consiste de 365 sistemas de ecuaciones o más. Estos sistemas se fueron concadenando unos con otros a través del peso corporal del individuo.

6.3.2 Simulaciones

Mediante las simulaciones se analizó la dinámica del peso corporal de los ñandúes bajo diferentes escenarios.

Inicialmente a cada individuo se le asignó un peso, el cual se actualiza diariamente al sumarle el peso ganado o perdido en ese día. El peso inicial a cada individuo le fue asignado al azar dentro de una distribución normal. Los valores medios de las distribuciones, una para cada sexo, se obtuvieron de las pesadas realizadas en los ensayos de consumo y fueron para las hembras de 24.1 ± 1.16 kg y para los machos 28.1 ± 0.86 kg.

Simulaciones del modelo de las hembras:

El objetivo de estas simulaciones es evaluar en qué medida la dinámica del peso corporal es afectada por (a) la fecha de inicio de la puesta, (b) la cantidad total de huevos que ponen en una temporada, y (c) la cantidad de huevos por nido. Para esto se realizaron simulaciones fijando la fecha de inicio de la puesta, una cantidad total de huevos y la cantidad de huevos por nido, y posteriormente se analizó si hay diferencia o no entre las distintas simulaciones realizando análisis de varianzas. En cada simulación se proyectó el peso corporal de 100 individuos durante todo el año.

Se realizaron simulaciones considerando 5 fechas de inicio de puesta, 5 cantidades totales de huevos puestos durante el período comprendido entre el día de inicio de la puesta y el final del año y 2 cantidades posibles de huevos por nido. Las fechas de inicio de puesta consideradas fueron: 1° de Septiembre, 15 de Septiembre, 1° de Octubre, 15 de Octubre y 1° de Noviembre. La cantidad de huevos puestos durante el período

reproductivo fueron: 6, 8, 12, 18 y 24. Se consideró que las hembras podían poner 6 u 8 huevos por nido, esto es, si la hembra pone 24 huevos en total, pudo haber puesto en 4 nidos 6 huevos o en 3 nidos 8 huevos. En el caso en el que la cantidad total de huevos no sea múltiplo de 6 u 8, por ejemplo 12, puede ser que ponga en 2 nidos 6 huevos o en el caso de 8 huevos por nido que en el primero ponga 8 y en el segundo 4.

Simulaciones del modelo de los machos:

En los machos además de analizar la dinámica del peso corporal a lo largo de todo el año se pretende establecer el efecto que tiene la fecha de inicio de la incubación al considerar períodos de diferentes longitudes para el cuidado parental en el porcentaje de peso corporal perdido durante la reproducción.

Debido a que el inicio de la incubación en poblaciones silvestres empieza a fines de Septiembre y se extiende hasta fines de Diciembre, se consideraron en las simulaciones las siguientes cuatro fechas para el inicio de la incubación: 15 de Septiembre, 15 de Octubre, 15 de Noviembre y 15 de Diciembre. Respecto al cuidado parental consideramos que se puede extender por 3 meses o 5 meses, ya que si bien se han observados casos de cuidado parental hasta los 6 meses, esto no es lo habitual (Fernández y Reboreda, 2003).

Además se analizó la dinámica del peso corporal durante períodos de tiempo más prolongados, en años, bajo diferentes situaciones. En esta etapa, sólo se contempla el hecho que los individuos se reproduzcan o no, la fecha de inicio de la incubación y la duración del cuidado parental cuando corresponda, condiciones que se indican al inicio de la simulación. A partir de estas simulaciones se establece qué tipo de estrategia contribuiría al crecimiento de la población.

6.3.3 Resultados

Para ambos sexos se simuló el peso corporal a lo largo del año o hasta la culminación del cuidado parental en caso que éste se extendiera hasta el siguiente año considerando diferentes situaciones durante la puesta en el caso de las hembras y diferentes fechas de inicio de la incubación y de la longitud del período del cuidado parental en el

caso de los machos. En las Figura 6.5 y 6.6 se muestra, a modo de ejemplo, la dinámica del peso corporal en algunas de las situaciones analizadas.

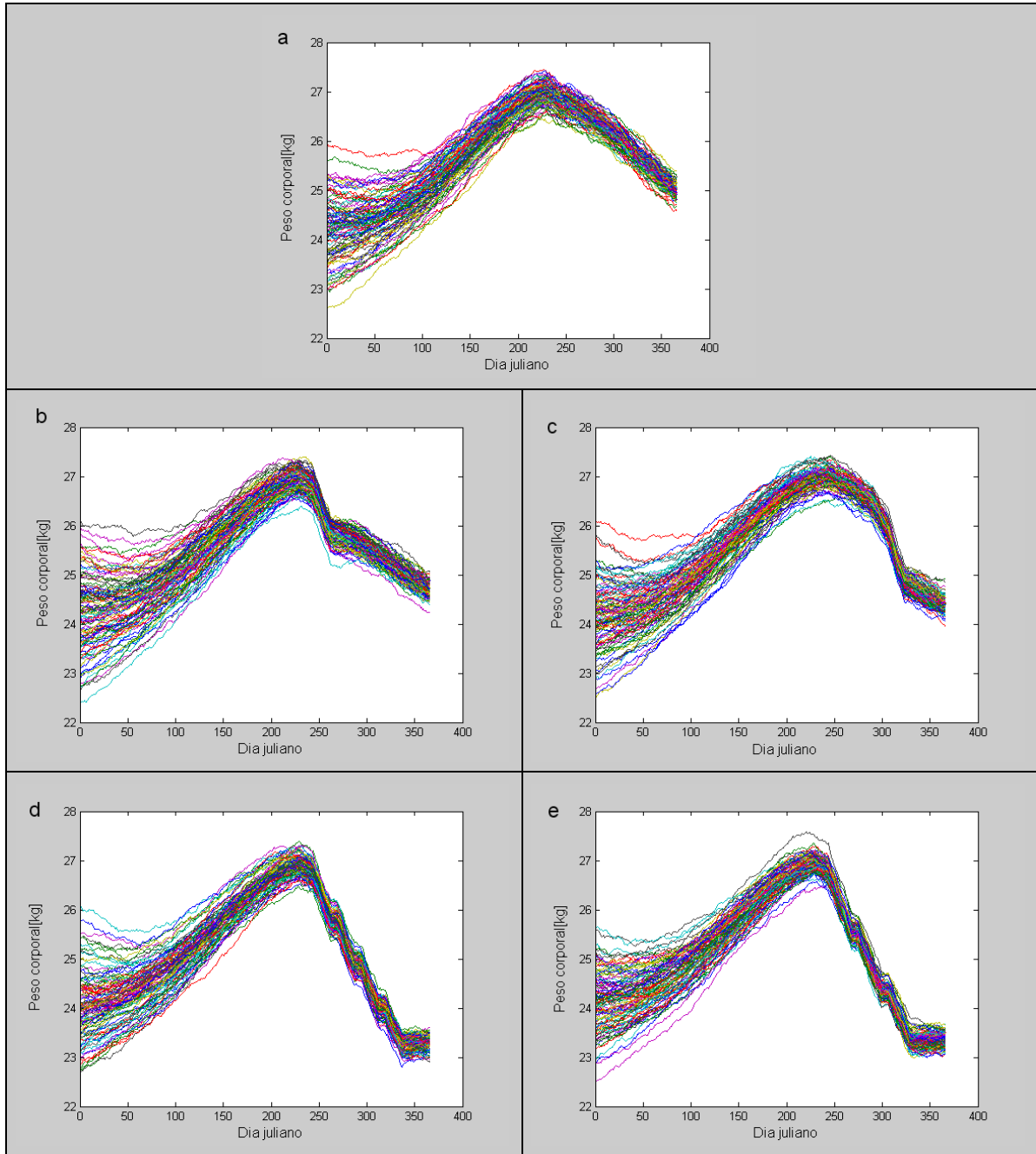


Figura 6.5: Peso corporal de las hembras de ñandú durante el año (a) sin poner huevos, (b) y (c) puesta de 6 huevos que inicia el 1 de Septiembre y el 1 de Noviembre respectivamente, (d) y (e) puesta de 24 huevos que inicia el 1 de Septiembre, poniendo 6 y 8 huevos por nido respectivamente.

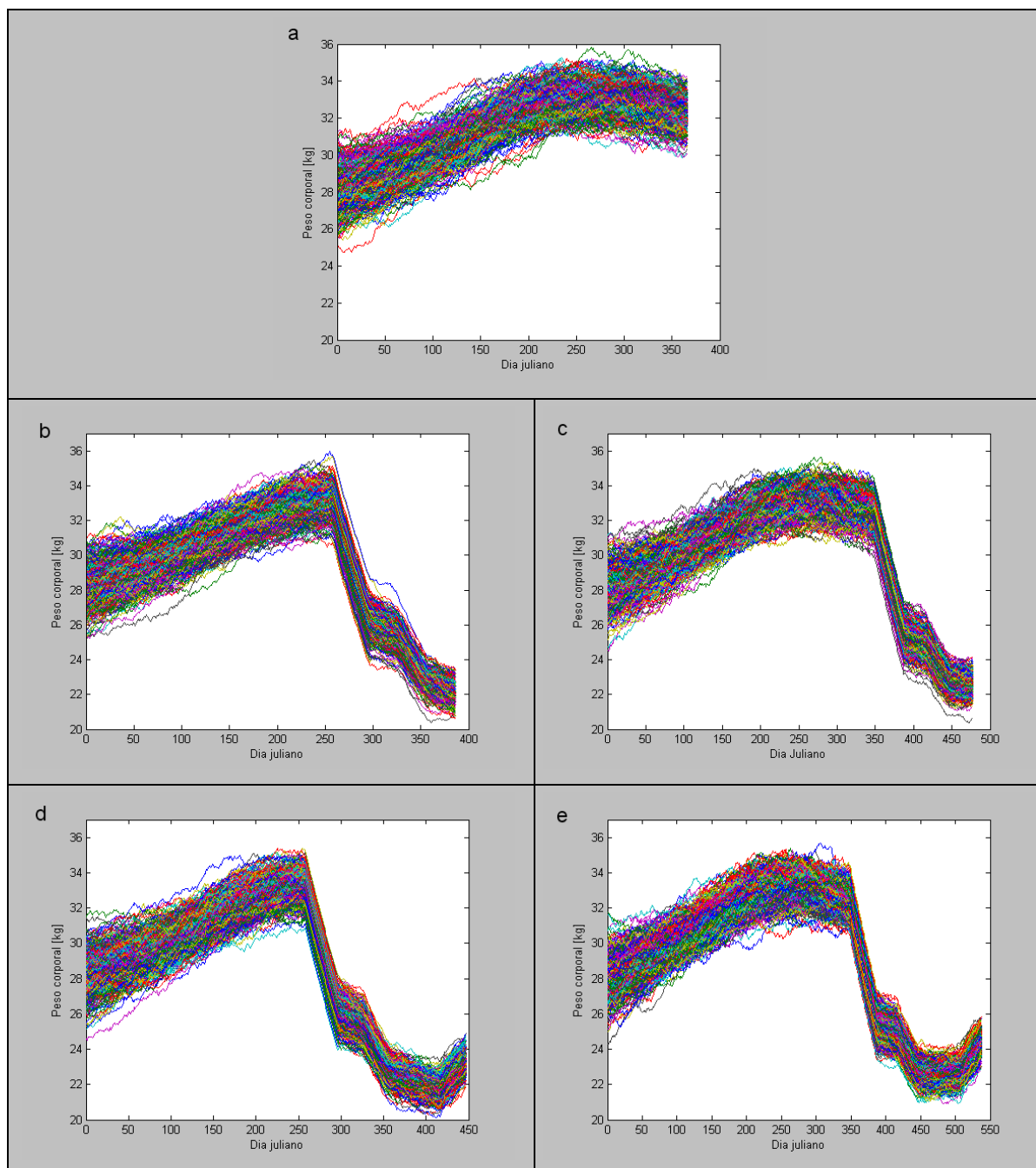


Figura 6.6: Peso corporal de los machos de ñandú durante el año (a) sin reproducirse, (b) y (c) inicio de incubación el 15 de Septiembre y el 15 de Diciembre respectivamente con un cuidado parental de 3 meses, (d) y e) inicio de incubación el 15 de Septiembre y el 15 de Diciembre respectivamente con un cuidado parental de 5 meses.

Tanto las hembras como los machos alcanzan el máximo peso en el mes de agosto y luego éste comienza a decrecer incluso cuando no se reproducen. Esto podría estar relacionado con la longitud del fotoperíodo ya que a partir del mes de agosto los días son más largos y esto implica un aumento en el tiempo que los individuos están en actividad, con lo cual la FMR aumenta disminuyendo la ganancia de peso.

Es importante observar que en las diferentes situaciones planteadas el peso corporal de las hembras al culminar el año siempre se encuentra dentro del intervalo de los pesos con los cuales se iniciaron las simulaciones, cosa que no ocurre en los machos. Esto indicaría que las hembras podrían poner huevos todos los años, aunque posiblemente no la cantidad máxima, mientras que los machos posiblemente pudieran reproducirse cada dos años a no ser que seleccionen estrategias comportamentales que les permitan recuperar el peso perdido en un muy corto período de tiempo.

Análisis de la pérdida de peso durante la reproducción en las hembras:

Se observó interacción entre la fecha de inicio de la puesta y la cantidad de huevos que pone la hembra durante la estación reproductiva ($F_{14, 3977} = 41.59$; $p < 0.0001$). Debido a esto, se consideró la fecha de inicio de puesta como covariable y a la cantidad de huevos en la temporada reproductiva como el factor de clasificación para realizar el análisis de varianza. Mediante este análisis se obtuvo que el peso perdido por la hembra durante la puesta es significativamente diferente para las distintas cantidades de huevos aquí considerados ($F_{4,3994} = 25755.24$; $p < 0.0001$) (Tabla 6.7 y Figura 6.7).

Tabla 6.7: Resultados del test LSD Fisher para analizar la existencia de diferencias significativas en el peso perdido en la puesta para distinta cantidad de huevos.

N° de huevos	Medias	n	E.E.	
6	1.02	500	0.01	A
8	1.37	1000	4.8E-03	B
12	2.02	1000	4.8E-03	C
18	2.88	800	0.01	D
24	3.56	700	0.01	E

Letras distintas indican diferencias significativas ($p \leq 0.05$). Distintos n se deben a la cantidad de simulaciones.

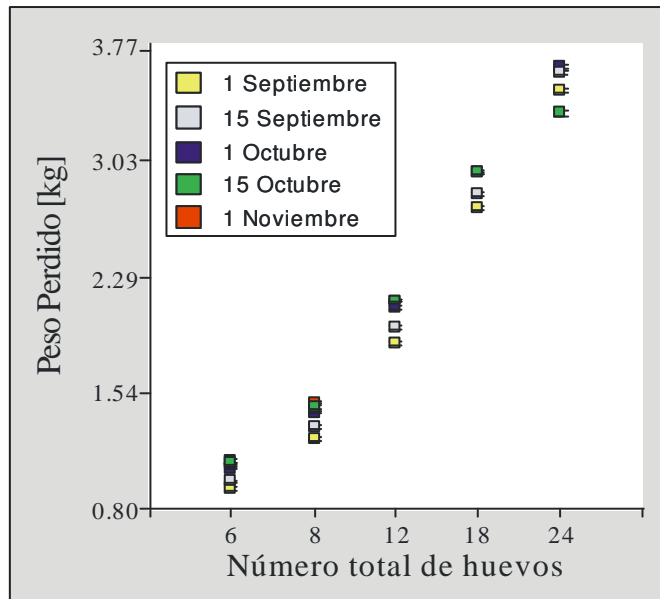


Figura 6.7: Peso perdido de las hembras de ñandú durante la puesta para diferentes fechas de inicio y cantidades de huevos.

Una vez que se sabe que existe diferencia en el peso que las hembras pierden cuando ponen distinta cantidad de huevos, nos interesa conocer la diferencia en el peso perdido en relación a la forma en que se hace la puesta, debido a que existe un período de días que la hembra cesa la puesta de huevos al cambiar de nido. Para esto simulamos el peso perdido cuando la cantidad de huevos puestos en el nido es 6 u 8. Pudimos observar que en todos los casos, esto es, para puestas de 8, 12, 18 y 24 huevos, la diferencia en el peso perdido al poner 6 u 8 huevos por nido fue siempre inferior a los 0.09 kg, con lo cual no existiría un costo significativo en relación a la pérdida de peso en poner pocos huevos en muchos nidos (ver Figura 6.5 d-e.). En la tabla 6.8 se muestran a modo de ejemplo el peso promedio perdido durante la puesta cuando ésta se inicia el 1° de Octubre y se consideran las diferentes situaciones.

Análisis de la pérdida de peso durante la reproducción en los machos:

Con el objetivo de analizar si existen diferencias en los costos de la reproducción en función del porcentaje de peso perdido dependiendo de la fecha en que ésta se inicia, se realizó un análisis de varianza. Se observó que existe interacción entre el día de inicio de la reproducción y el período del cuidado parental, medido en meses, ($F_{3,3992} = 94.06$; $p < 0.0001$).

Tabla 6.8: Peso promedio perdido de las hembras de ñandú durante la puesta cuando ésta se inicia el 1° de Octubre, considerando diferentes cantidades de huevos puestos durante toda la estación reproductiva y que la cantidad de huevos por nido es seis u ocho.

Cantidad total de huevos puestos	Cantidad de huevos por nido	Peso medio perdido ($\bar{x} \pm E.E$)
6	6	1.062 \pm 0.0091
8	6	1.443 \pm 0.0113
	8	1.389 \pm 0.0112
12	6	2.126 \pm 0.0138
	8	2.042 \pm 0.0123
18	6	2.947 \pm 0.0150
	8	2.952 \pm 0.0147
24	6	3.638 \pm 0.0176
	8	3.627 \pm 0.0184

Debido a la interacción que existe entre ambas variables los datos fueron analizados por medio de un análisis de varianza anidado, duración del período de cuidado parental para cada día de inicio de la incubación y días de inicio de la incubación para cada duración del período de cuidado parental. Los análisis de varianza así realizados permitieron observar que para todas las fechas de inicio de reproducción simuladas el porcentaje de peso perdido es significativamente diferente al considerar los distintos períodos de cuidado parental. Además para los dos períodos de cuidado parental considerados, el porcentaje de peso perdido es significativamente diferente al considerar las distintas fechas de inicio de reproducción simuladas. En la Tabla 6.9 se muestran los casos señalando si el porcentaje de peso perdido es o no estadísticamente diferente.

Al analizar los porcentajes de peso perdido durante la reproducción se observó que éstos son menores cuando el cuidado parental es más prolongado. Esto se debe a que los machos comienzan a recuperar peso una vez transcurridos 3 meses y medio de cuidado parental (ver Figura 6.8). Por esta razón, para analizar si los cuidados parentales prolongados son más o menos costosos parece ser más adecuado analizar si el peso al

inicio de la próxima estación reproductiva difiere o no entre individuos que cuidaron charos durante períodos de diferentes longitudes. Para esto se realizaron simulaciones del peso corporal desde el 1° de Enero de un año hasta el 1° de Septiembre del año siguiente considerando que los individuos se reprodujeron con las distintas estrategias reproductivas mencionadas anteriormente.

Tabla 6.9: Resultados del test LSD Fisher para analizar si existen diferencias significativa en el porcentaje de peso perdido durante la reproducción.

Día Inicio de Incubación	Período de cuidado parental	Media	n	
15 Diciembre	5	24.73	500	A
15 Noviembre	5	27.04	500	B
15 Octubre	5	28.93	500	C
15 Septiembre	5	29.91	500	D
15 Diciembre	3	30.26	500	E
15 Noviembre	3	31.89	500	F
15 Octubre	3	32.97	500	G
15 Septiembre	3	33.15	500	G

Letras distintas indican diferencias significativas ($p \leq 0.05$)

Las simulaciones permitieron obtener el peso que los individuos alcanzaron al 1° de Septiembre siguiente (Figura 6.8). Al realizar el análisis de varianza para establecer el efecto que tiene la longitud del cuidado parental sobre el peso de los individuos al inicio de la próxima estación reproductiva se observó que existe interacción entre la fecha de inicio de la incubación y la duración del período de cuidado parental ($F_{3,3992} = 55.60$; $p < 0.001$). Como en el caso anterior, fue necesario analizar los datos en forma anidada, esto es, longitud del período de cuidado parental para cada día de inicio de la incubación y días de inicio de la incubación para cada longitud del período de cuidado parental. En todos los casos existieron diferencias estadísticamente significativas en el peso corporal de los machos al inicio de la siguiente estación reproductiva. Esto es, cuando se consideraron cuidados parentales de 3 o 5 meses, el peso de los machos al inicio de la estación

reproductiva fue estadísticamente diferente para todos los días de inicio de la incubación (15 de Septiembre: $F_{1, 998} = 334$, $p < 0.0001$; 15 de Octubre: $F_{1, 998} = 522$, $p < 0.0001$; 15 de Noviembre: $F_{1, 998} = 793$, $p < 0.0001$; 15 de Diciembre: $F_{1, 998} = 1357$, $p < 0.0001$).

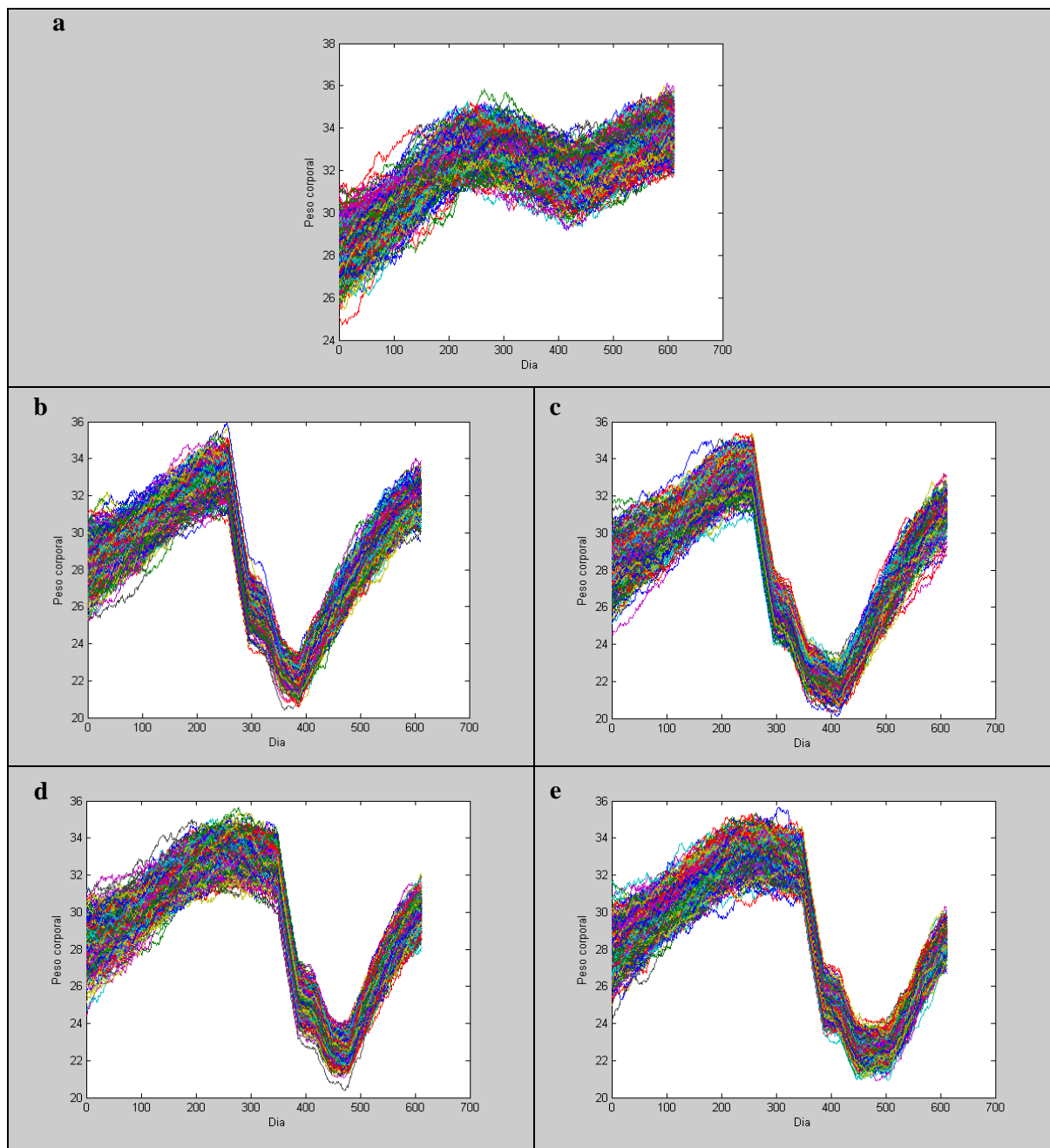


Figura 6.8: Peso corporal de los machos desde el 1° de Enero de un año al 1° de Septiembre del año siguiente (a) no se reproducen , (b) y (c) inician la incubación el 15 de Septiembre con cuidado parental de 3 y 5 meses respectivamente , (d) y (e) inician la incubación el 15 de Diciembre con cuidado parental de 3 y 5 meses respectivamente.

Por otro lado, cuando se consideraron los distintos días de inicio de la incubación el peso de los machos al inicio de la estación reproductiva fue estadísticamente diferente para cuidados parentales de 3 y 5 meses (3 meses: $F_{3, 1996} = 640$, $p < 0.0001$; 5 meses: $F_{3, 1996} = 1408$, $p < 0.0001$) (Tabla 6.10).

Tabla 6.10: Resultados del test LSD Fisher para analizar si existen diferencias significativas en el peso al 1° de Septiembre de individuos expuestos a distintas estrategias reproductivas el año anterior.

Día Inicio de Incubación	Período de cuidado parental	Media	n	
15 Diciembre	5	28.52	500	A
15 Noviembre	5	29.57	500	B
15 Diciembre	3	30.05	500	C
15 Octubre	5	30.39	500	D
15 Noviembre	3	30.77	500	E
15 Septiembre	5	31.07	500	F
15 Octubre	3	31.39	500	G
15 Septiembre	3	31.85	500	H

Letras distintas indican diferencias significativas ($p \leq 0.05$)

Dado que tanto la fecha de inicio de la incubación como la longitud del cuidado parental influyen sobre el peso que tienen los machos al inicio de la próxima estación reproductiva es consistente hipotetizar que los individuos que no se reprodujeron el año anterior tengan pesos corporales superiores a quienes sí lo hicieron. Para analizar la veracidad de esta hipótesis se realizó un test de Kolmogorov-Smirnov a fin de comparar las distribuciones de los pesos del día 1° de Septiembre de individuos que se reprodujeron el año anterior y aquellos que no lo hicieron. Se trabajó con dos muestras de 500 pesos cada una, la muestra de los pesos de individuos que se reprodujeron el año anterior se obtuvo al azar de la población de pesos al 1° de septiembre de individuos que se reprodujeron con cualquiera de todas las estrategias reproductivas simuladas, esto es, las cuatro fechas de inicio de incubación (15 de Septiembre, 15 de Octubre, 15 de Noviembre y 15 de

Diciembre) y los dos períodos de cuidado parental (3 y 5 meses). Como resultado se obtuvo que existen diferencias significativas en el peso con el cual individuos que no se reprodujeron y quienes sí lo hicieron inician la siguiente estación reproductiva ($p < 0.01$, no se reprodujeron año anterior mediana = 33.77, se reprodujeron año anterior mediana = 30.56).

Se analizaron diferentes estrategias reproductivas a fin de evaluar cuáles son las que le permiten a un macho dejar la mayor cantidad de descendientes. Cabe mencionar que las estrategias reproductivas se indican al inicio de la simulación por lo cual pueden observarse casos en los que, a pesar de tener pesos corporales bajos se lleva adelante la reproducción.

Inicialmente se simuló la dinámica del peso corporal de los machos de ñandú durante 5 años considerando que los individuos se reproducen todos los años en la misma fecha, no se reproducían, o lo hacían en diferentes fechas, considerando en todos los casos un período de cuidado parental de 3 meses (Figura 6.9). A partir de estas simulaciones fue posible observar que los pesos corporales sufrían un gran descenso y que en la mayoría de los casos no era posible recuperar el peso para el inicio de la próxima estación reproductiva.

Posteriormente se planteó que la reproducción se diera año por medio y se realizaron simulaciones considerando diferentes fechas de inicio de incubación. En este caso se siguió observando un descenso importante en el peso, sin embargo el no reproducirse todos los años les permitió a los individuos alcanzar a recuperar el peso para luego reproducirse (Figura 6.10). Lo mismo se observó cuando la estrategia planteada fue que la reproducción ocurriera recién al tercer año (Figura 6.11). En este caso se obtuvo resultados similares a los anteriores, por esta razón reproducirse año por medio sería una estrategia más conveniente desde el punto de vista de la cantidad de descendientes que cada macho adulto puede dejar a lo largo de su vida.

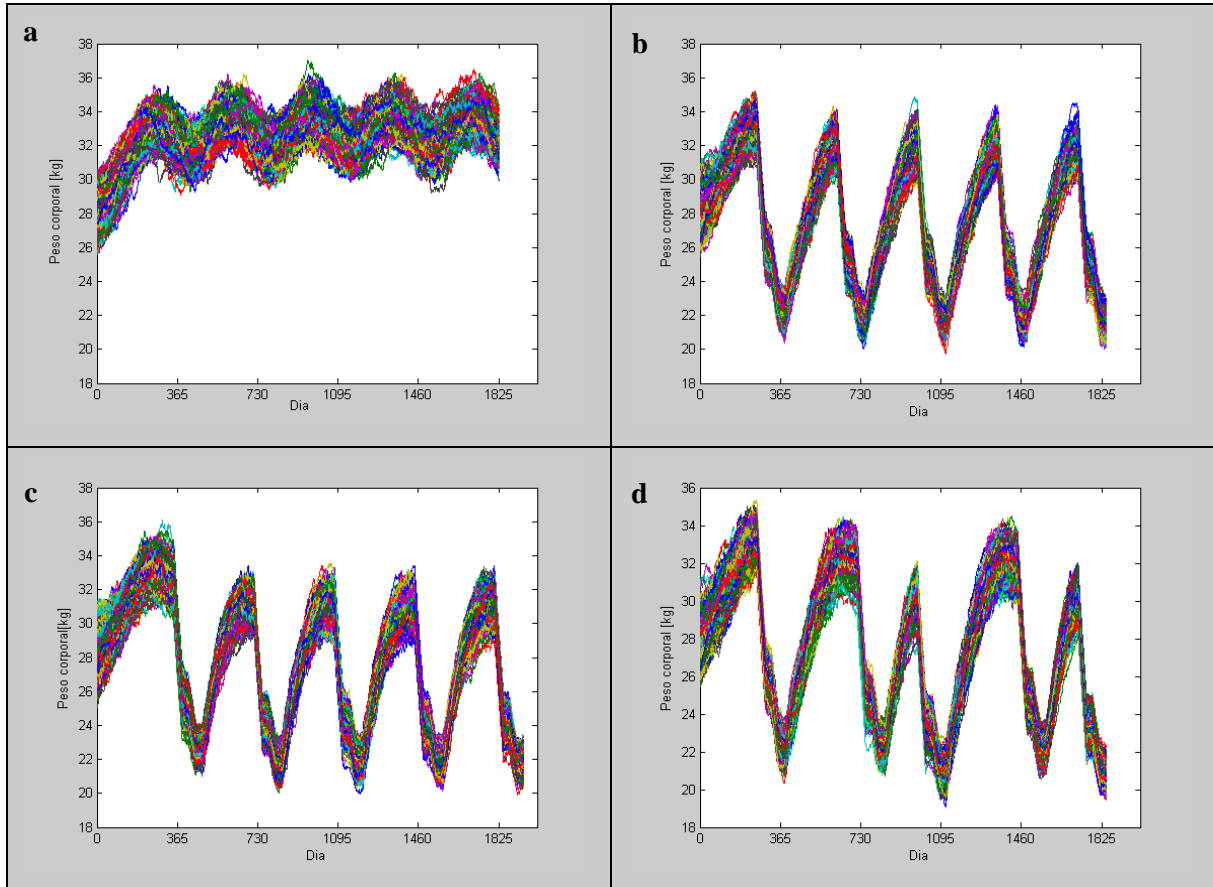


Figura 6.9: Peso corporal de los machos de ñandú durante 5 años: (a) no se reproducen, (b) y (c) se reproducen todos los años iniciando la incubación siempre el día 15 de Septiembre o siempre el 15 de Diciembre, respectivamente y (d) se reproducen todos los años iniciando la incubación el primer año el 15 de Septiembre, el segundo el 15 de Diciembre y continua intercalando. En todos los casos se consideró un cuidado parental de 3 meses.

6.4 Síntesis de resultados

En base al modelo planteado en la introducción del capítulo hemos analizado en primer lugar la variación diaria del peso corporal del ñandú como respuesta a la tasa de alimentación, al patrón de comportamiento y al fotoperíodo. La modificación de cualquiera de estas variables genera cambios en el peso ganado por el individuo, por lo cual individuos con características comportamentales y tasas de consumo iguales pero expuestos a distintos fotoperíodos tendrán distinta ganancia de peso. También se observaron diferencias cuando se modifica la tasa de consumo o el comportamiento mientras que los otros parámetros se mantienen constantes. Esto muestra cómo el gasto energético diario depende tanto de características individuales como del ambiente.

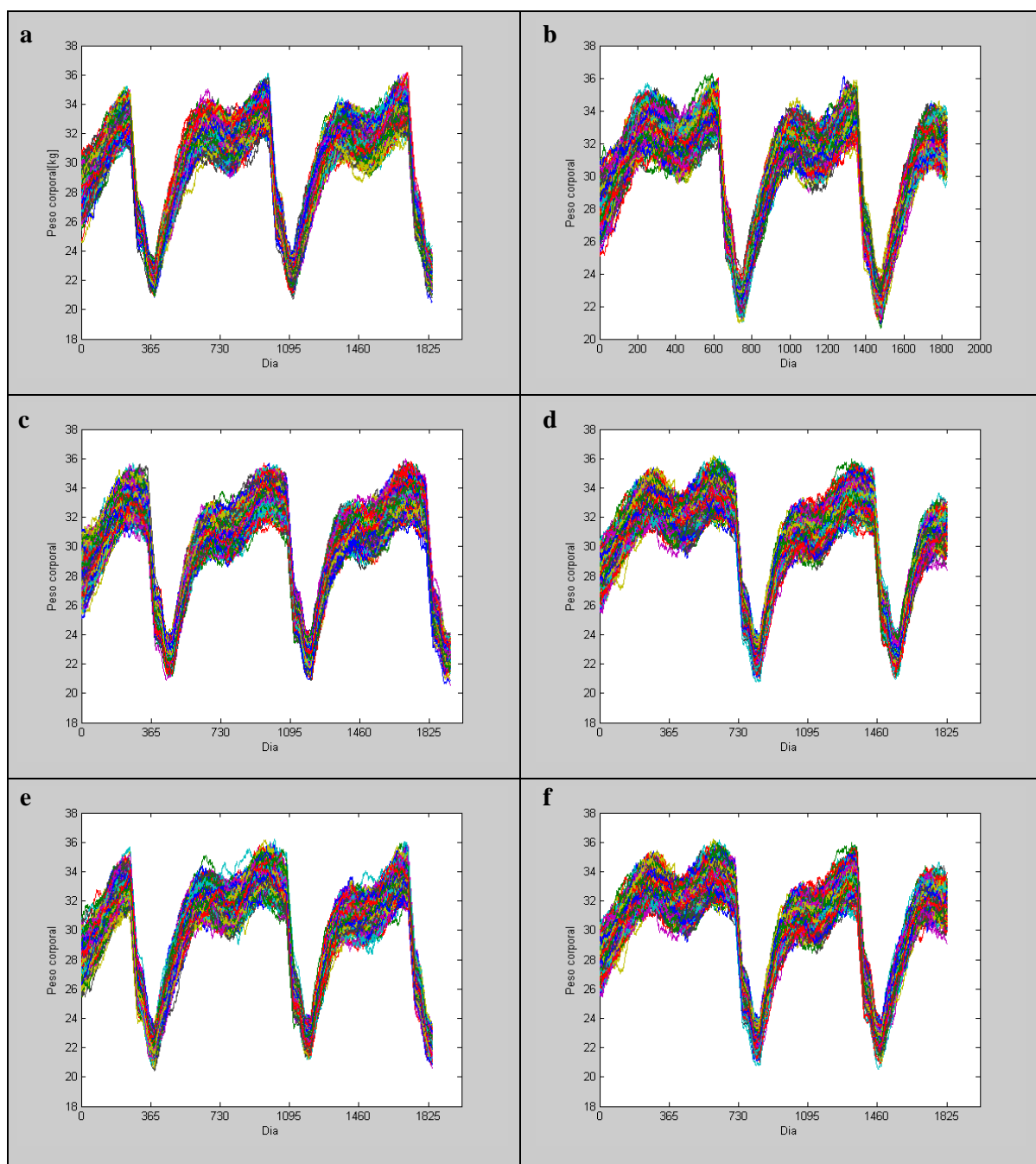


Figura 6.10: Peso corporal de los machos de ñandú durante 5 años bajo diferentes estrategias reproductivas que tienen en común la reproducción año por medio. (a) el primero, tercero y quinto año inician la incubación el día 15 de Septiembre, (b) el segundo y cuarto año inician la incubación el día 15 de Septiembre, (c) el primero, tercero y quinto año inician la incubación el día 15 de Diciembre, (d) el segundo y cuarto año empiezan la incubación el día 15 de Diciembre, (e) el primero y quinto año inician la incubación el día 15 de Septiembre y el tercer año el 15 de Diciembre, y (f) el segundo año inician la incubación el día 15 de Diciembre y el cuarto año el 15 de Septiembre.

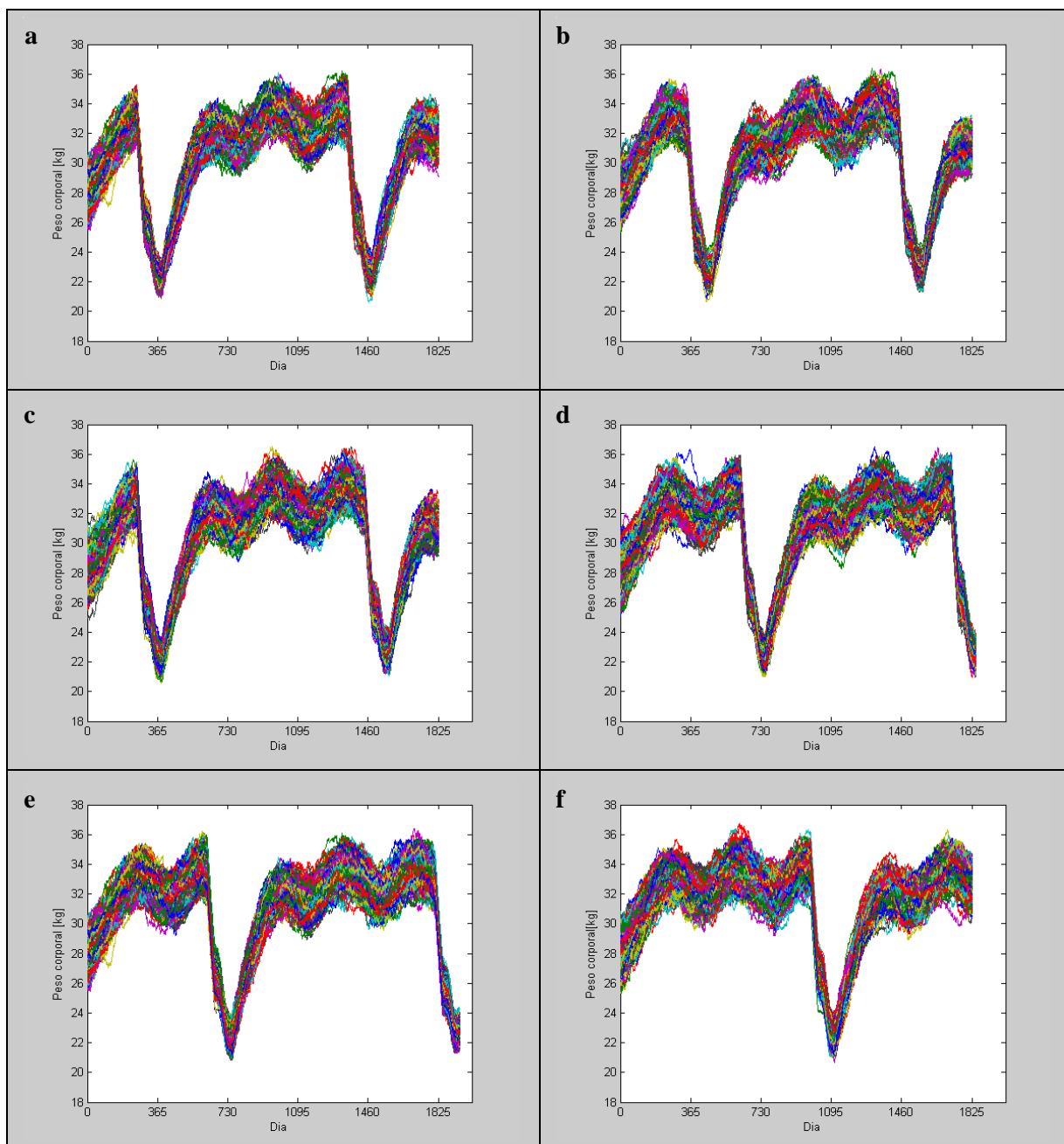


Figura 6.11: Peso corporal de los machos de ñandú durante 5 años bajo diferentes estrategias reproductivas que tienen en común la reproducción después de dos años sin reproducirse. (a) y (b) el primero y el cuarto año inician la incubación el 15 de Septiembre y el 15 de Diciembre, respectivamente, (c) el primer año inician la incubación el 15 de Septiembre y el cuarto el 15 de Diciembre, (d) el segundo y el quinto año inician la incubación el 15 de Septiembre, (e) el segundo año inician la incubación el 15 de Septiembre y el quinto el 15 de Diciembre, (f) el tercer año inician la incubación el 15 de Septiembre.

Por otra parte, este modelo permite observar como los individuos que son más eficientes al momento de alimentarse, esto, dedican menos tiempo en alimentarse y consumen la misma cantidad de alimento, muestran un mayor incremento en su peso corporal, siempre que no incrementen el tiempo dedicado a caminar.

Posteriormente analizamos la variación diaria de peso a lo largo de todo un año, lo que implicó incorporar la actividad reproductiva de los individuos. En esta etapa se observó que tanto las hembras como los machos alcanzan el máximo peso en el mes de agosto y luego éste comienza a decrecer incluso cuando no se reproducen. En el caso de las hembras se encontró, como era de esperarse, que el peso perdido durante la puesta varía considerablemente en función de la cantidad de huevos que pone. Sin embargo, no observamos que la forma en la cual la hembra distribuye la puesta lo afectara. Es importante notar que en el caso de las hembras siempre el peso al finalizar el año se encuentra dentro del rango inicial de peso.

En el caso de los machos tanto la fecha de inicio de la incubación como la longitud el cuidado parental afectan el porcentaje de peso que pierden durante la reproducción y el peso con el cual cada individuo inicia la próxima estación reproductiva. Además se pudo corroborar mediante el modelo que los individuos que no se reproducen un año llegan a la próxima estación reproductiva con pesos corporales superiores a quienes sí lo hicieron. Por otra parte, al hacer simulaciones del peso corporal por períodos más prolongados se observó que los individuos que se reproducen un año, en la mayoría de los casos, no alcanzan los 34 kg al inicio de la próxima estación reproductiva. Por lo cual, reproducirse año por medio podría ser una estrategia que ayudaría a que la reproducción sea exitosa.

También evaluamos estrategias de reproducción luego de dos años de descanso y en este caso los pesos que alcanzan los individuos son similares a quienes se reproducen año por medio por lo cual reproducirse año por medio sería una estrategia más conveniente desde el punto de vista de la capacidad reproductiva o de maximizar la cantidad de descendientes que cada macho adulto puede dejar.

El modelo ha ayudado a entender que variables afectan la dinámica del peso corporal, sin embargo sería deseable poder corroborarlas a campo con individuos no sólo tolerantes con la presencia humana sino que se dejen manipular ya que sería necesario poder pesarlos en diferentes momentos del año.

Capítulo 7

¿Qué implica el modelo individual de balance energético en el reclutamiento poblacional?

7.1 Introducción:

El tamaño corporal del individuo, como sus reservas grasas, es una variable de importancia para la reproducción en los vertebrados (Sauer y Slade, 1987; Myers y Masters, 1983; Frisch, Hegsted y Yoshimaga, 1975; Adalsteinsson, 1979), y por lo tanto corresponde tener en cuenta el tamaño de los individuos adultos de una población para analizar cuestiones a nivel poblacional, especialmente las relacionadas con el reclutamiento.

En este capítulo se presentan algunas aplicaciones e implicancias a nivel poblacional del modelo de balance energético desarrollado para el ñandú en el capítulo 6 cuyas partes se fueron construyendo a lo largo de toda esta tesis.

En el capítulo 6 se observó que en el caso de las hembras, el costo de la reproducción se relaciona con la cantidad de huevos que ellas ponen durante la estación reproductiva. Por lo tanto, podrían contribuir al crecimiento poblacional poniendo una cantidad relativamente baja de huevos si son capaces de aparearse con machos que sean reproductivamente exitosos. El caso contrario se presenta en los machos ya que si ellos no son capaces de culminar la incubación exitosamente y cuidar de los charos no podrán dejar descendientes ese año y si hubieran abandonado el nido es probable que el gasto energético hecho no les permitiera intentarlo nuevamente al año siguiente. Esta evidencia parecería indicar que los ñandúes machos serían quienes determinan el reclutamiento anual en las poblaciones silvestres de ñandúes. Evidencia observacional fue obtenida por Fernández y Reboreda (1998) quienes encontraron que una baja proporción de machos de una población de ñandúes intentaba reproducirse cada año (20%).

Sobre esta base, en este capítulo se analizó cuál es el peso mínimo que debe tener un macho al inicio de la incubación para reproducirse exitosamente y qué proporción de los machos adultos de la población lo alcanzan. Posteriormente se realizó un análisis comparando las proporciones estimadas teóricamente con las obtenidas a partir de los

censos realizados a campo (ver Anexo I). Finalmente se analizó como la disponibilidad de alimento puede afectar al reclutamiento.

7.2 Análisis de umbrales mínimos de pesos corporales en machos adultos para poder afrontar la reproducción.

El peso corporal perdido por los machos que se reproducen exitosamente varía entre un 24 y un 33% en función de la fecha de inicio de la incubación y de la longitud del período de cuidado parental (Capítulo 6). La reducción de estos porcentajes en individuos corporalmente pequeños podría hacer que culminaran pesando menos que al año de vida, 23-24kg (Vignolo, 2005), con una estructura corporal posiblemente mayor lo que en algunos casos podría conducirlos a la muerte.

Entonces, en esta etapa del trabajo se trató de encontrar un umbral mínimo de peso corporal a partir del cual los machos sean capaces de afrontar la reproducción sin alcanzar pesos inferiores a los del año de vida.

7.2.1 Simulaciones:

Se simuló la dinámica del peso corporal de machos durante la reproducción, esto es incubación y cuidado parental. En este caso se trabajó con el sistema de ecuaciones (Ecuación 6.1) que modela la dinámica del peso corporal durante los días que se lleva adelante la incubación y el cuidado parental, es decir, se trabajó sólo con la parte que incluye la reproducción en el modelo desarrollado en el Capítulo 6.

Con el objetivo de poder determinar el peso mínimo con el que los machos pueden afrontar los costos asociados a la incubación y al cuidado parental se consideraron pesos iniciales que variaron entre los 26 y los 37 kg al inicio de la incubación. Además, dado que la fecha de inicio de la incubación afecta el porcentaje de peso perdido durante la reproducción (ver Capítulo 6) se consideró que los nidos podían iniciarse el 15 de Septiembre, el 15 de Octubre, el 15 de Noviembre o el 15 de Diciembre.

Se trabajó con intervalos de pesos iniciales de rango un kilogramo, esto es, el intervalo de 26 a 37 kg se subdividió en 11 subintervalos, y para cada uno de ellos se realizaron 100 simulaciones de la dinámica del peso corporal durante la reproducción

donde el peso inicial se eligió aleatoriamente dentro del subintervalo. En ellas se consideró un tamaño de nidada de 26 huevos que se incubaron durante 38 días. Entonces, en total se simuló la dinámica del peso corporal de 1100 individuos durante la reproducción.

7.2.2 Resultados y discusión:

Para todas las fechas de inicio consideradas se observó que los machos que pesan menos de 30 kg al inicio de la incubación la culminan con pesos inferiores a los que alcanzan al año de vida, el cual es de 23-24 kg (Vignolo, 2005), mientras que los machos de mayor tamaño finalizan la incubación con pesos entre los 23.6 y 29.4 kg (Tabla 7.1).

En primer lugar, esto permitiría decir que los machos tienen que pesar al menos 30 kg para poder culminar la incubación. Debido a la formulación del modelo, no se presentan diferencias respecto a la fecha de inicio de la incubación ya que ésta afecta al cuidado parental pero no a la incubación propiamente dicha.

Tabla 7.1: Rango y promedio de pesos corporales al finalizar la incubación en relación al peso con el cual se inició la misma. En rojo se marcan los valores de pesos estimados al final de la incubación que no alcanzaron el peso mínimo que tiene un ñandú al año de vida

Pesos corporales de machos [kg]												
*Inicio de la incubación	Mínimo	26	27	28	29	30	31	32	33	34	35	36
	Máximo	27	28	29	30	31	32	33	34	35	36	37
Final de la incubación	Mínimo	19.2	20.2	21.1	22.0	23.1	24.0	25.0	26.0	26.9	27.9	28.9
	Máximo	20.3	21.2	22.3	23.2	24.2	25.1	26.1	28.0	28.0	29.0	30.0
	Promedio	19.8	20.7	21.7	22.6	23.6	24.6	25.6	26.5	27.5	28.5	29.4

* Los intervalos incluyen el valor mínimo y excluyen el valor máximo.

Recordemos que durante el cuidado parental los machos continúan perdiendo peso (ver Capítulo 6). Durante el primer mes pierden entre el 0.7 y el 5.7% de su peso, siendo mayor en los machos de mayor peso. Al comparar en un mismo rango de peso, la pérdida fue mayor en aquellos que iniciaron la incubación en las fechas intermedias. Durante el

segundo mes de cuidado parental se observó un descenso mayor en el peso perdido. Éste varió desde el 9 al 12 % en individuos que iniciaron la incubación en las dos primeras fechas consideradas. Para los machos que iniciaron la incubación en la tercera y cuarta fecha decreció entre el 8.2 y el 11%, y 7.8 y 10.5%, respectivamente. Se observó que a medida que avanzó el año, el costo del cuidado parental del segundo mes disminuyó mientras que aumentó con el peso del individuo. El costo del tercer mes de cuidado parental fue del orden del primero.

Al analizar el porcentaje total de peso perdido durante la incubación se observó que éste varió desde un 11 a un 20% en individuos que iniciaron la incubación en las dos primeras fechas, entre un 10 y un 18% en los que lo hicieron en la tercera y entre un 8 y un 17% en los de la cuarta fecha. En todos los casos las pérdidas de mayor magnitud se correspondieron con individuos de mayor peso mediante una relación lineal (para todas las fechas se obtuvo un $r^2 > 0.98$). La diferencia entre estos valores está asociada a la diferencia significativa que se observó en el peso que perdían los individuos que iniciaban la incubación en distintas fechas (ver Capítulo 6).

Este análisis permitió corroborar que tanto durante la incubación como durante el período de cuidado parental, el ñandú macho haría una gran inversión energética. Si se considera un cuidado parental de tres meses, los machos estarían perdiendo entre un 29 y un 35 % de su peso. Debido a esto, siempre y cuando estas estimaciones fueran correctas, sólo podrían hacer frente a este costo los machos cuyo peso al inicio de la incubación supere los 34 kg. En muchos casos los machos deberían culminar el cuidado parental antes de los tres meses, para evitar que su peso caiga por debajo de los 23kg.

El modelo también permitió estimar que el costo durante el segundo mes de cuidado parental es muy elevado. Esto se debe a que en este período los machos dedican muy poco tiempo a alimentarse y mucho a vigilar. Es recomendable realizar un mayor número de observaciones comportamentales de animales silvestres para corroborar esta información ya que, de ser correcta, puede justificar que a fin de reducir la inversión muchos machos lleguen a reducir el período de cuidado parental o asociarse a otro macho para lograrlo. Mientras que en el primer caso arriesgarían la supervivencia de los charos priorizando su propia vida, en el segundo compartirían la vigilancia ganando tiempo para alimentarse. Esta última hipótesis podría explicar el hecho de que en la vida silvestre se

suelen observar grandes grupos de charos con más de un macho (Codenotti y Alvarez, 1998; Lábaque et al., 1999; obs. pers.).

7.3 Estimación del porcentaje de machos de la población potencialmente reproductivos.

En este apartado se busca estimar la cantidad de machos de una población de ñandú que estaría en condiciones de reproducirse, lo que se asocia con alcanzar un peso mínimo de 34 kg, según lo analizado en el apartado anterior.

Esta cantidad de machos en condiciones de reproducirse está asociada con la conducta reproductiva que hayan tenido los miembros de la población, es decir, si se han o no reproducido durante el o los años anteriores, ya que el peso corporal perdido durante la reproducción no se recupera rápidamente (ver Capítulo 6).

Se plantean dos escenarios poblacionales extremos a fin de estimar la proporción de machos que podrían reproducirse exitosamente en función de su peso corporal. Cabe notar que una parte de estos machos dispuestos a incubar podrían abandonar su nido por factores tales como depredación del nido, disturbios del ganado o humanos y por condiciones climáticas, a destacar entre otras posibles (Fernández y Reboreda, 1998).

7.3.1 Metodología y simulaciones:

Partiendo de una población compuesta por 100 machos adultos, se estima el porcentaje de machos que alcanza pesos superiores a los 34 kg al inicio de la época reproductiva para dos escenarios extremos.

El primer escenario, considera una población en la que el año anterior no se ha reproducido ningún macho y que dos años antes lo ha hecho exitosamente el 5%. Como segundo caso se plantea una población en la cual el 20% de los machos se reproduce exitosamente cada año y cuida de los charos por tres meses. Ambas situaciones son extremas ya que en poblaciones silvestres no es habitual que ningún individuo se reproduzca ni que lo haga exitosamente el 20%. Si bien Fernández y Reboreda (1998) mencionan que sólo el 5% de los machos de una población se reproducen exitosamente,

hay un registro de una población de choique (*R. pennata*), la otra ratita que habita en Argentina, en la cual el 21.5% de los machos lo hace (Barri et al., 2009).

En cada escenario se simuló el peso corporal de cada individuo de la población hasta el inicio de época reproductiva teniendo en cuenta la historia reproductiva planteada para cada caso y posteriormente se determinó el porcentaje de individuos cuyo peso es superior a los 34 kg. Así por ejemplo, en un caso en el que ningún individuo se reprodujo el año anterior y el 5% lo hizo dos años antes, se simuló la dinámica del peso corporal de 95 individuos que no se reprodujeron en los dos últimos años y de 5 que lo hicieron hace dos años, y luego se calculó el porcentaje de individuos que alcanzan pesos superiores a los 34 kg.

Para cada escenario se simuló el peso corporal de individuos machos de 50 poblaciones a fin de obtener un porcentaje promedio de los potencialmente reproductivos.

Finalmente se compararon los resultados de las simulaciones con los datos obtenidos a partir de censos realizados en poblaciones silvestres (ver Apéndice I). El porcentaje de machos reproductivamente exitosos fue estimado en base a la cantidad de machos con charos que fueron observados en los censos realizados en la época post reproductiva (abril-mayo). Cuando se encontraban grandes grupos de charos con un solo macho se consideró que el grupo se había conformado por la fusión de varios grupos (Codenotti y Alvarez, 1998; Lábaque et al., 1999).

7.3.2 Resultados:

En el caso que ningún macho se haya reproducido el año anterior y que el 5% lo haya hecho dos años antes, se tuvo que el $38 \pm 3.48\%$ ($\bar{x} \pm de$) estaría en condiciones físicas de reproducirse exitosamente considerando que las condiciones se mantuvieron constantes durante todo el período. Esto quiere decir que el intervalo de consumo fue el mismo durante los tres años. En el otro escenario donde un 20% de los machos se reproduce exitosamente cada año se obtuvo que un $30.8 \pm 2.59\%$ estaría en condiciones físicas de hacerlo. Cabe aclarar que en ese 30.8% no hay individuos que se hayan reproducido el año anterior (ver Capítulo 6).

Luego consideramos que el 35% de los machos estarían en condiciones físicas de afrontar la reproducción considerando un cuidado parental de 3 meses. Esto no implica que el 35% de los machos se reproduzca exitosamente, ya que los machos deben competir entre ellos para obtener los harenes, y luego, una vez que nidifican, el nido debe subsistir hasta la eclosión de los pichones. En una población silvestre de la provincia de Buenos Aires se encontró que alrededor del 40-50% de los nidos iniciados son abandonados por predación, por disturbios y por condiciones climáticas adversas en el ñandú (Fernández y Reboreda, 1998), mientras que en el choique este valor fue algo menor (30%, Barri et al., 2009).

Posiblemente, los machos que se reproducen sean, por un lado, los elegidos por las hembras dado que éstos podrían maximizar su éxito reproductivo (selección intersexual) y/o, por otro, aquellos que han ganado la competencia con otros machos por la monopolización del grupo de hembras (competencia intrasexual) competencia que en muchos casos suele ser agresiva (Raikow, 1968, Brunning, 1974). A partir de esto se tiene que sólo el 16% de los machos podrían reproducirse exitosamente si consideramos que el 46% de los nidos son abandonados de acuerdo a los valores dados por Fernández y Reboreda (1998) para el ñandú. Este valor se encuentra dentro de los porcentajes obtenidos también para el choique por Barri et al. (2009) quien obtuvo un éxito del 21.5% un año y del 13% en el siguiente año.

A partir de los datos de los censos (ver Anexo I) se obtuvo que en la mayoría de los casos entre el 4 y 6% de los machos de la población se reprodujeron exitosamente cada año, obteniendo dos casos extremos, La Dorita y La Dormida en 2006 donde el 2.7% y el 20% de los machos se reprodujo exitosamente, respectivamente. Los porcentajes obtenidos en las cuatro poblaciones monitoreadas (Tabla 7.2) son muy similares a los obtenidos por Fernández y Reboreda (1998) para poblaciones de ñandú de la depresión del Salado en la provincia de Buenos Aires.

Los porcentajes de machos exitosos obtenidos a campo para el ñandú fueron muy inferiores a los estimados a partir del modelo. Esto se puede deber en parte a que los porcentajes obtenidos a partir de los censos se calcularon sobre el total de los machos de la población y no sobre quienes han alcanzado la madurez reproductiva. Sin embargo, tratamos de estimar el porcentaje de machos que se reprodujeron sin considerar aquellos que nacieron en la época reproductiva anterior a partir de los datos de La Limpia-La

Porteña de los años 2007 y 2008 obteniendo que el 7.7% de los machos se reprodujeron exitosamente. Este análisis se hizo sólo para este establecimiento y éste período ya que en este caso la población siempre creció, mientras que en los casos donde hubo decrecimiento poblacional no es posible saber si los que murieron fueron individuos juveniles que nacieron el año anterior o adultos. Este porcentaje podría incrementarse algo más si se excluyen los ñandúes nacidos durante las dos temporadas reproductivas anteriores, dado que se supone que los machos serían reproductivos a partir del segundo o tercer año de vida en estado silvestre (Bruning 1974).

Tabla 7.2: Porcentaje de machos de la población que se reprodujeron exitosamente en las poblaciones monitoreadas.

Lugar	La Dorita			Purtales	La Dormida			La Limpia-La Porteña		
	Año	2006	2008	2009	2006	2006	2007	2009	2006	2007
N° de machos	36	42	38	103	81	130	112	229	112	205
N° de machos con charos	1	2	2	5	16	10	7	17	19	10
Éxito reproductivo [%]	2.7	4.7	5.2	4.8	19.8	7.7*	6.3	7.4	17*	4.8

*Información obtenida de censos parciales

Otra de las posibles razones para la diferencia observada entre los censos y los resultados del modelo es que las tasas de consumo de los individuos de las poblaciones monitoreadas sean inferiores a las consideradas en las simulaciones del modelo hasta aquí presentadas (ver apartado siguiente). Como se mostró anteriormente, la ganancia en peso de los individuos depende de la tasa de ingesta además de los tiempo que el individuo asigna a las distintas actividades (ver Capítulo 6).

7.4 Impacto de la disponibilidad de alimento en relación al reclutamiento poblacional

Numerosos estudios han mostrado que la tasa de crecimiento de poblaciones animales es afectada por la disponibilidad de alimento (Sinclair, 1989). En animales silvestres, ésta se asocia tanto con las características del ambiente como con las condiciones climáticas. Analizar el impacto que tiene la disponibilidad de alimento en la dinámica del peso corporal es una forma indirecta de evaluar el efecto de las condiciones ambientales y/o climáticas en la dinámica del peso corporal, el cual puede afectar el reclutamiento.

En el modelo presentado en el capítulo 6 para los ñandúes machos, se trabajó con el intervalo de consumo de alimento [0.5, 1.8] expresados en kg MS/d de alfalfa para los machos. En este apartado se pretende evaluar el impacto que la disponibilidad de alimento tiene en la dinámica del peso corporal de los individuos y por lo tanto, en el reclutamiento poblacional. Es de esperar que, cuanto más alimento haya disponible, mayor podrá ser la tasa de consumo (siempre dentro de ciertos límites), con lo cual el peso de los individuos también será mayor, y en consecuencia, mayor será también el porcentaje de ellos que esté en condiciones físicas de reproducirse.

7.4.1 Simulaciones:

Con el objetivo de analizar cómo modificaciones en el intervalo de consumo afectan los pesos que pueden alcanzar los ñandúes machos, como así también la variabilidad en el peso corporal, se realizaron simulaciones de la dinámica del peso corporal considerando diferentes intervalos de consumo, todos contenidos en el intervalo [0.5, 1.8].

Posteriormente se simuló una restricción en la disponibilidad de alimento, para lo cual se propusieron intervalos de consumo cuyo límite superior fuera inferior al considerado en las simulaciones del capítulo 6, es decir inferiores a 1.8 kg MS/d de alfalfa. Los intervalos de consumo propuestos fueron: $I_1=[0.5,1.02]$, $I_2=[0.5, 1.18]$ e $I_3=[0.5, 1.35]$; donde los límites superiores se corresponden con el cuartil 1, la mediana y el cuartil 3 del consumo obtenido en los ensayos descritos en el capítulo 3, transformados a kg MS/d de

alfalfa. Con esos valores se simuló el comportamiento del peso corporal de los ñandúes machos durante 6 años.

Luego se inspeccionó, mediante simulaciones, cuál sería un posible intervalo mínimo con el cual los machos pudieran alcanzar pesos que les permitan reproducirse. Para ello se consideró que un macho podría reproducirse si al inicio de la incubación su peso fuera superior a los 34 kg (ver apartado 7.2) Se evaluaron posibles estrategias de reproductivas mediante simulaciones, es decir, se simuló el peso corporal de los individuos considerando que se reproducen todos los años, cada dos o cada tres años.

En todos los casos se simuló la dinámica del peso corporal de 500 individuos aplicando el modelo del capítulo 6 (Ecuación 6.1) al que únicamente se le modificó el intervalo de consumo de alimento y la estrategia de reproducción cuando fue necesario.

7.4.2 Resultados y discusión:

En todos los casos se observó que la dinámica del peso corporal alcanzó un equilibrio en un ciclo límite anual, como pudo observarse en el capítulo 6. El valor mínimo y máximo que alcanzó el peso corporal durante el año dependió de los límites del intervalo de consumo. Por ejemplo, tomando el intervalo de consumo [0.6, 1] el peso corporal alcanzó un valor mínimo de 21.6 kg y un máximo de 24.4 kg mientras que si el intervalo es [0.9, 1.1] el mínimo es de 27.7 kg y el máximo de 30.5 kg (Figura 7.1). En ambos casos se consideró que los individuos no se reprodujeron. Por otro lado, cuando el intervalo de consumo es de mayor rango, se tiene naturalmente una mayor variabilidad, es decir, el rango de los pesos diarios obtenidos es mayor. Lo contrario ocurre cuando el rango del intervalo de consumo es pequeño (Figura 7.1).

Si bien los valores que toma el peso corporal se modifican en función del intervalo de consumo considerado, el comportamiento de la función es el mismo para todos los intervalos, y como se mencionó en los capítulos anteriores, se comporta en forma inversa al fotoperíodo.

Al simular la dinámica del peso corporal durante 6 años para individuos que no se reprodujeron con los tres intervalos de consumo asociados a una restricción en la disponibilidad de alimentos ($I_1=[0.5,1.02]$, $I_2=[0.5, 1.18]$ e $I_3=[0.5, 1.35]$), se observó que

los individuos alcanzaron pesos muy por debajo de los 24, 26 y 29 kilogramos para cada uno de los intervalos respectivamente (Figura 7.2). Con estos pesos no sería posible que los individuos llegaran a obtener pesos que les permitieran reproducirse (ver apartado 7.2).

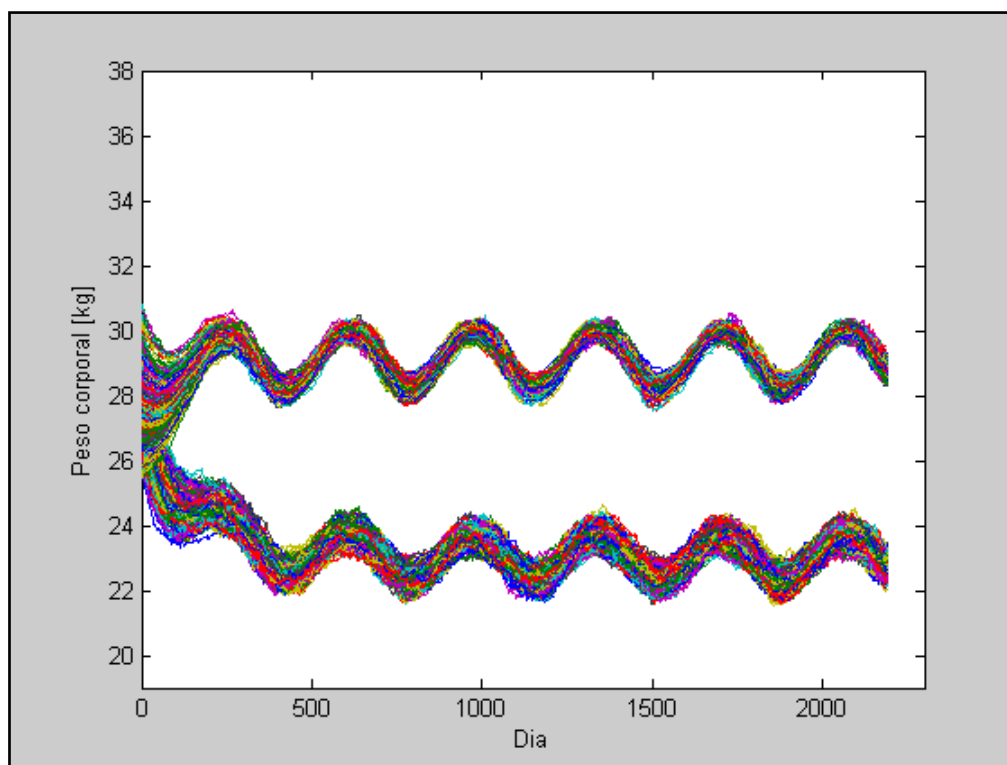


Figura 7.1: Dinámica del peso corporal del ñandú en función del intervalo de consumo. La banda superior corresponde al intervalo [0.9, 1.1] y la inferior a [0.6, 1.0], expresado en kg MS/d de alfalfa.

Posteriormente se buscó el límite inferior del intervalo con el cual algunos individuos podrían alcanzar pesos superiores a los 34 kilogramos para lograr reproducirse considerando como límite superior del intervalo al cuartil 3. Se observó que si el límite inferior del intervalo de consumo era 0.8 kg, los pesos corporales fueron inferiores a los 33 kg. Cuando se consideró 0.95 kg como el límite inferior del intervalo de consumo, se obtuvieron muchos individuos con pesos superiores a los 34 kg, una vez que se alcanzó el equilibrio (Figura 7.3). Proponiendo el intervalo de consumo de alfalfa, [0.95, 1.35], con el cual los animales alcanzan pesos que les permitirían reproducirse, se analizaron algunas estrategias reproductivas. Cabe notar que los equilibrios se modifican en función de la estrategia reproductiva seleccionada.

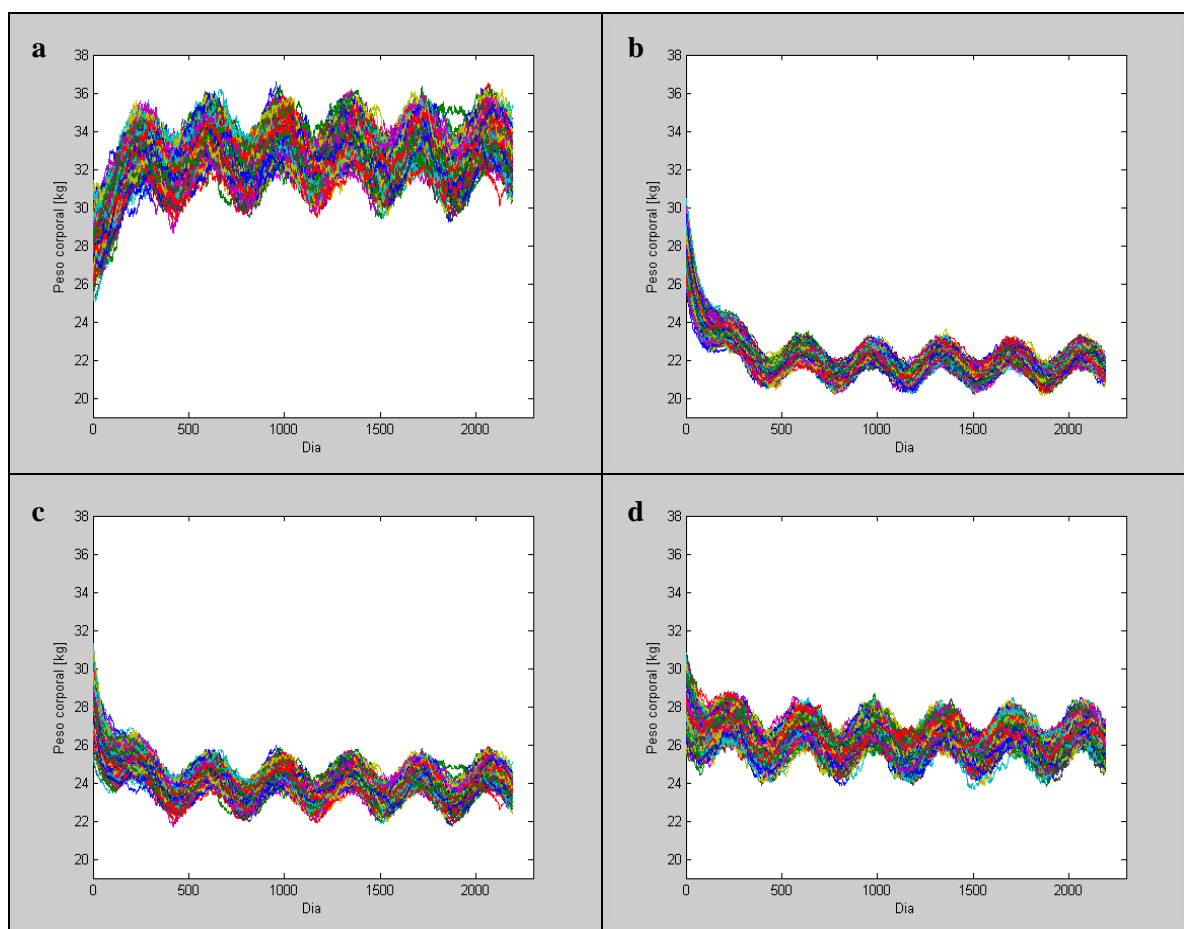


Figura 7.2: Comportamiento del peso corporal de ñandúes machos en función del intervalo de consumo: (a) [0.5, 1.81]; (b) [0.5, 1.02]; (c) [0.5, 1.18] y (d) [0.5, 1.35], expresados en kg MS/d de alfalfa

Con el intervalo encontrado, [0.95, 1.35], no es posible que los machos se reproduzcan todos los años ya que al año siguiente de haberse reproducido tienen pesos inferiores a los 33 kg cualquiera haya sido la fecha en la que se inició la incubación el año anterior. Sin embargo, si se reproducen año por medio los individuos logran alcanzar pesos superiores a los 34 kg, al igual que si se reproducen cada tres años (Figura 7.4). Es importante notar que no hay mucha diferencia en el peso que alcanzan los machos que se reproducen año por medio o cada tres años al inicio de la estación reproductiva. Por esta razón, como se mencionó en el capítulo 6, podría ser más eficiente la reproducción año por medio para maximizar el valor reproductivo.

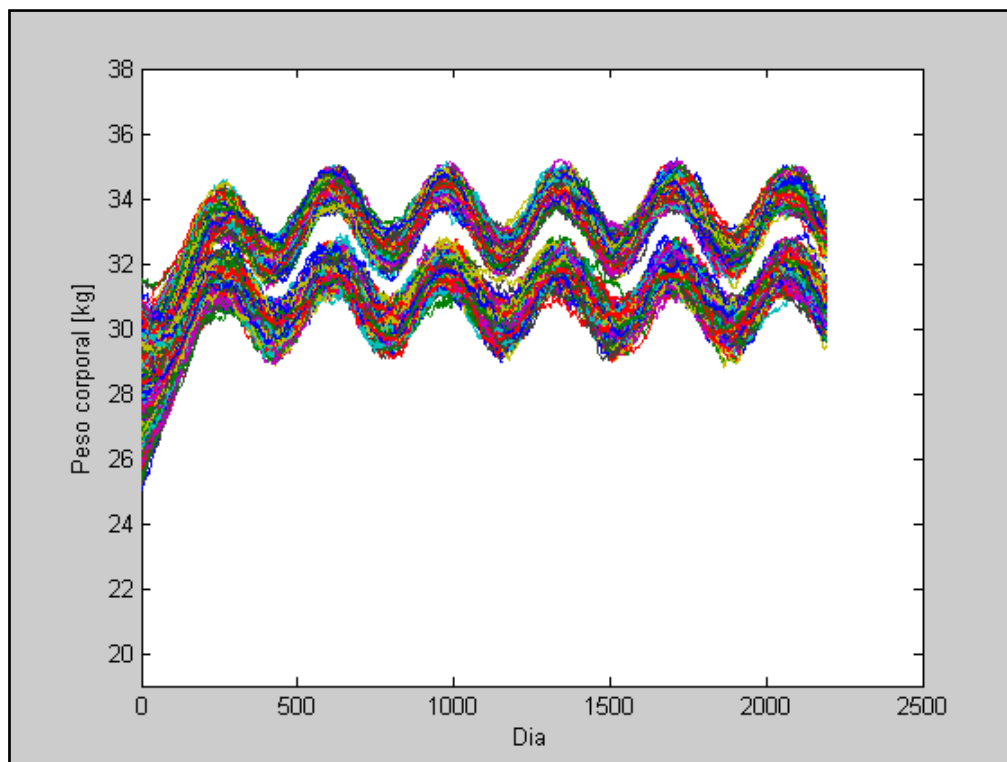


Figura 7.3: Dinámica del peso corporal de ñandúes machos durante 6 años considerando los intervalos de consumo, [0.8, 1.35] (banda inferior) y [0.95, 1.35] (banda superior), expresados en kg MS/d de alfalfa.

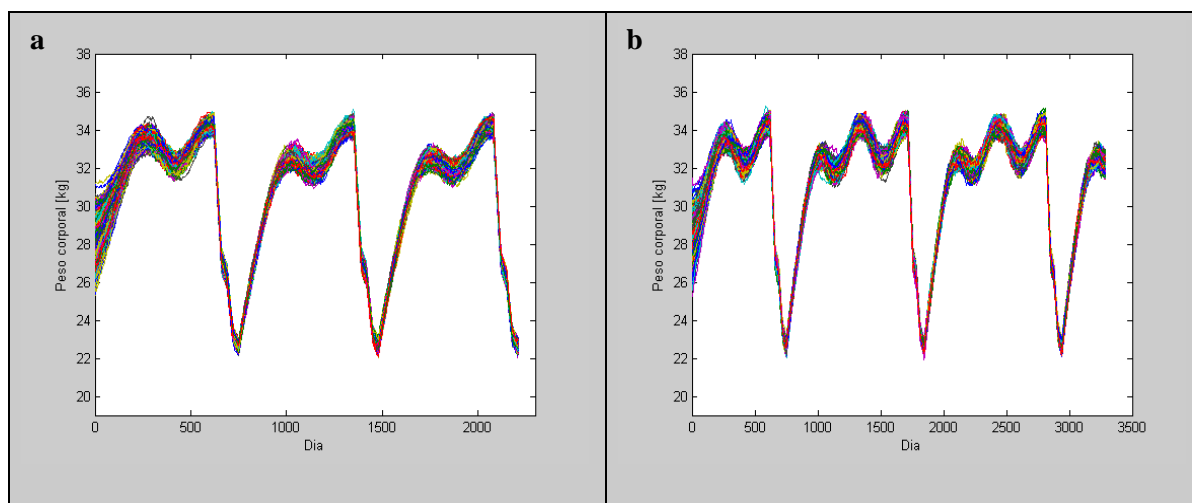


Figura 7.4: Dinámica del peso corporal de ñandúes machos considerando el consumo [0.95, 1.35] kg MS/d de alfalfa, (a) reproducción año por medio, (b) reproducción cada dos años.

7.5 Síntesis de resultados

En este capítulo se mostraron aplicaciones del modelo de balance energético construido a lo largo de este trabajo. Los resultados obtenidos a partir del modelo -el cual está sujeto a una serie de supuestos que se fueron haciendo durante el desarrollo del mismo o al principio de cada simulación- permiten inferir que:

- Debido al alto costo de la reproducción – entre un 29% y un 35% del peso del individuo – sólo pueden hacer frente a esto los machos cuyo peso al inicio de la incubación sea de al menos de 34 kg. Aún así, en muchos casos será necesario que el individuo culmine el cuidado parental antes de los tres meses, para que su peso no caiga por debajo de los 23kg.
- Alrededor del 35% de los machos de una población estarían en condiciones físicas de afrontar la reproducción considerando un cuidado parental de 3 meses y un consumo de alimento en el intervalo [0.5, 1.81] kg MS/d de alfalfa.
- En caso de restricciones en la disponibilidad de alimento se encontró que el intervalo de consumo [0.95, 1.35] expresados en kg MS/d de alfalfa permite que varios machos alcancen pesos superiores a los 34 kg al inicio de la época reproductiva. Sin embargo, con consumos en este intervalo no es posible que los machos se reproduzcan todos los años ya que al año siguiente de haberse reproducido tienen pesos inferiores a los 33 kg. Pero si se reproducen año por medio logran alcanzar pesos superiores a los 34 kg.
- El consumo de alimento conduce la dinámica del peso corporal. Se pudo observar cómo intervalos de consumo de mayor rango mostraron mayor variabilidad en los pesos corporales y por otro lado, mayores consumos, se correspondieron con equilibrios alrededor de valores de pesos corporales más altos.

Capítulo 8

Implicancias del modelo de balance energético

para el manejo del ñandú

8.1 Coexistencia entre el ganado doméstico y el ñandú: relación entre el consumo del ganado y el ñandú.

Debido al decrecimiento que mostraron las poblaciones de ñandúes en las últimas décadas (ver Capítulo 1), la especie fue incluida en el Apéndice II de CITES (Convention on International Trade in Endangered Species of Wild Fauna and Flora) en el año 1991 considerándola una especie amenazada. Esto implica que su comercialización esta regulada por la autoridad nacional competente.

A pesar que la caza de este especie está prohibida, la creencia de que existe competencia entre el ñandú y el ganado por el forraje ha llevado a que muchos productores ganaderos hayan tratado de eliminar a la especie de sus campos ya sea ahuyentándolos, matándolos y/o recolectando los huevos para evitar el crecimiento de las poblaciones. Lo mismo, e incluso con mayor énfasis, se observa entre los agricultores, quienes le atribuyen al ñandú grandes pérdidas en sus cultivos.

Sin embargo, existen investigaciones que desestiman estas creencias. Respecto a la competencia con el ganado se sabe que el ñandú es un ave altamente selectiva en su alimentación (Martella et al. 1996) que prefiere zonas con vegetación baja (Herrera et al. 2004) y que no compite significativamente con el ganado debido a la composición de sus dietas (Vacarezza et al., 2001 b). Por otra parte, al evaluar el consumo de alimento en un trigo y un avena, Comparatore y Yagueddú (2007) han encontrado que estos cultivos no son preferidos por el ñandú sino que éste consume las malezas de los mismos incluyendo importantes plagas vegetales como la espina colorada (*Solanum sisymbriifolium*), los cardos (*Carduus* spp.), el abrojo chico (*Xanthium spinosum*), la mostacilla (*Rapistrum rugosum*) y el abre puño (*Centaurea melitensis*); y además plagas animales como la oruga militar verdadera (*Pseudaletia adultera*).

En este capítulo se cuantificó la cantidad de forraje que requiere una población de ñandúes y se estimó cuál sería el impacto de ésta en la competencia con el ganado por

alimento considerando la superposición que existe entre ambas dietas. Por otro lado, a partir de censos realizados a campo, se analizó la coexistencia entre el ganado y el ñandú, cuantificando la proporción de potreros utilizados por ambos en relación a los ocupados por el ganado o los ñandúes solamente.

8.1.1 Metodología y simulaciones:

Para realizar la estimación de la cantidad de forraje que requiere una población de ñandúes se consideró que ésta se componía de 80 individuos adultos y que la relación de sexos es 1:1 (Carro y Fernández, 2008). Se consideraron dos situaciones respecto a la reproducción de los machos: (a) ninguno se reproduce, y (b) un 20% de los machos se reproducen exitosamente cada año y cuida de los charos por tres meses. En la situación (b) se supuso que los machos que se reprodujeron un año, al siguiente año culminan el cuidado parental, y que serán otros los individuos que se reproduzcan en ese año. Así, en un año habrá quienes cuidan de los charos y no se reproducen, y quienes incuban y realizan el cuidado parental de los pichones. Ambas situaciones son extremas debido a lo explicado en el capítulo anterior. En el caso de las hembras, según el modelo planteado, el consumo no se modifica en el caso que pongan o no huevos (ver Capítulo 6).

Para cada situación se simuló el consumo de alimento de 50 poblaciones a fin de calcular el consumo promedio de alimento de cada población y compararlo con el consumo del ganado. Las simulaciones se realizaron utilizando el mismo intervalo de consumo con el cual se trabajó en el capítulo 6.

Posteriormente se cuantificó el consumo de las poblaciones silvestres de ñandúes monitoreadas (ver Apéndice I) a fin de evaluar cuan importante es el impacto de la población de ñandú sobre la disponibilidad de alimento del ganado. Para realizar la comparación entre el consumo de las poblaciones de ñandú con el del ganado se calculó la cantidad de vacas a las que equivale el consumo de toda la población de ñandúes y se la comparó con la carga ganadera de cada uno de los establecimientos.

Con el fin de analizar si es posible la convivencia entre el ganado y el ñandú, en 15 de los relevamientos (ver Apéndice I) se registró si los potreros eran ocupados sólo por ñandúes, ñandúes y ganado o sólo por ganado. Con estos datos se obtuvo la proporción de potreros ocupados por el ganado, por el ñandú y por ambos. Luego, se calculó la cantidad

de potreros utilizados por ambos en relación a los que son ocupados por el ganado, debido a que es el ñandú quién puede moverse de un potrero a otro por si solo.

8.1.2 Resultados y discusión:

Al considerarse una población de 80 individuos cuya relación de sexos es 1:1 y en la cual el 20% de los machos se reproduce cada año, -lo que implica que un 20% de los machos cuida pichones un año mientras otro 20% incuba-, se obtuvo que el consumo de toda la población es de 30020.9 ± 43.6 kg MS/ año ($\bar{x} \pm de$). Si se considera que los individuos no se reproducen, el consumo de toda la población se incrementó a 30610.8 ± 32.9 kg MS/ año, lo que implica un consumo promedio de 382.6 ± 0.4 kg MS/ año/ individuo. Analizando cada sexo en forma separada, de las estimaciones anteriores se tiene que en promedio las hembras ingerirían 334 ± 1.46 kg MS/ año y los machos 398.9 ± 30.6 kg MS/ año.

Considerando que un bovino consume diariamente alrededor del 10% de su peso en pasto fresco (McDonald et al., 1975), un individuo de 400 kg consume unos 40 kg/d de pasto fresco lo que es alrededor de 12 kg MS/d, o, 4380 kg MS/año. A partir de estos datos se tiene que 11.5 ñandúes consumirían el equivalente a lo que consume una vaca si el solapamiento de las dietas fuera de un 100%. Las diferencias anatómicas y fisiológicas entre el bovino y el ñandú permiten que compartan en pastizales y pasturas naturalizadas no más del 50% de la dieta (Vacarezza, 2002), por lo que 23 ñandúes consumirían lo mismo que una vaca durante un año. Entonces, una población de ñandú de 80 individuos, donde todos fueron considerados adultos, consumiría durante todo el año la vegetación que consumen 3.5 vacas en el mismo período.

Finalmente, para cuantificar el impacto que las poblaciones silvestres de ñandúes ejercen sobre los establecimientos ganaderos en los cuales se encuentran se calculó el consumo de las cuatro poblaciones de ñandú que han sido monitoreadas (ver Apéndice I) y se lo expresó como la cantidad de vacas a las cuales corresponde ese consumo, considerando que las dietas se solapan en un 50%. Esta información junto al tamaño de cada población de ñandú y a la cantidad aproximada de ganado en cada establecimiento se muestra en la Tabla 8.1.

La información de la tabla permite ver que el impacto de las poblaciones de ñandú es insignificante cuando se compara la cantidad de ganado de los establecimientos y a la cantidad de éste a la que equivale cada una de las poblaciones de ñandú. Entonces, de acuerdo a esto, el consumo de alimento por parte del ñandú no constituye una justificación para que los propietarios de los campos ganaderos quieran eliminarlos.

Tabla 8.1: Descripción del tamaño de cuatro poblaciones de ñandúes del centro de la provincia de Buenos Aires y su consumo en relación al consumo del bovino.

Establecimiento	Tamaño promedio de la población adulta de ñandú	Vacas a las que equivale el consumo de toda la población de ñandú.	Cantidad de ganado aproximado en el establecimiento
La Dorita	75	3	1200
La Dormida	208	9	4900
La Limpia- La Porteña	480	21	5400
Purtales	172	7	900

Al cuantificar el consumo de una población de 80 ñandúes durante el año se obtiene que esta es aproximadamente de 15150 kg MS/año, esto es el equivalente a 2 ha de alfalfa si se considera que el rinde es de 7500 kg MS/ha (com. pers. F. Milano) y si los ñandúes sólo se alimentaran de este cereal.

Más allá de la baja competencia que tendría el ganado y la pérdida que podrían significar en 2 ha de cereal, los ñandúes generarían otros beneficios para la ganadería y la agricultura ya que el ñandú además de consumir algunos ítems similares a los que consume el ganado vacuno, también consume otro tipo de vegetación que no es consumida por el ganado doméstico y que en algunos casos son especies consideradas como malezas por los agricultores y los ganaderos (p.ej., *Carduus acanthoides*, *Phyla canescens*) (Caselli y Milano, 2001).

Si bien en los relevamientos se registró que en un 30% de los potreros convivieron el ganado y el ñandú (Figura 8.1), al estudiar la distribución del ñandú en relación a la presencia del ganado se observó que ésta no es al azar. Los ñandúes prefirieron poteros sin

ganado ($z = -2.21$, $p = 0.01$). Esto podría deberse a la composición y estado de la vegetación de los potreros o al hecho que los potreros sin ganado son más tranquilos debido a que no son frecuentemente recorridos por el personal del establecimiento.

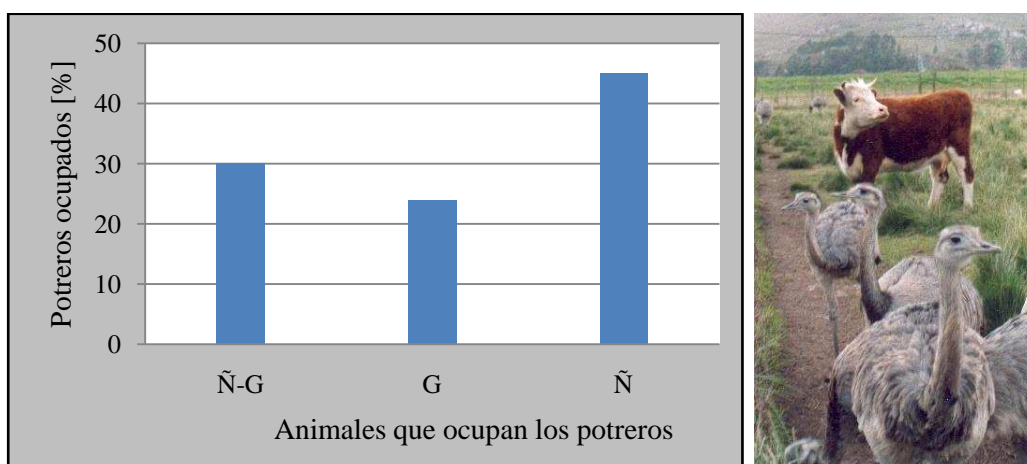


Figura 8.1: Proporción de potreros ocupados sólo por el ganado, sólo por ñandúes y por ambos.

Este análisis nos brinda una herramienta cuantitativa para alentar la conservación de esta especie amenazada ya que permite cuantificar el bajo impacto de las poblaciones de ñandú en relación al ganado como así también la agricultura.

8.2 Estimación de un intervalo de consumo de alimento para obtener individuos capaces de reproducirse todos los años en criaderos extensivos y semi- extensivos.

Desde hace varios años investigadores de la Universidad Nacional del Centro de la Provincia de Buenos Aires alientan y colaboran en la creación de criaderos extensivos - un bajo número de animales en grandes superficies de terreno- de ñandú. Los objetivos que se persiguen en la creación de estos criaderos son tanto de tipo ecológicos como socio-económicos (Milano y Vidal, 2004).

Inicialmente se trabajó en la Pampa Deprimida donde los suelos no son aptos para la agricultura y la baja rentabilidad de la producción del ganado bovino hacía necesaria la incorporación de alguna actividad paralela que permitiera incrementar la productividad por

hectárea sin grandes costos. Los criaderos extensivos permiten además de incrementar la productividad por hectárea, preservar una especie que se encuentra amenazada y conservar la biodiversidad del pastizal (Milano y Vidal, 2004). Por otra parte, la dieta de los ñandúes está compuesta por un alto porcentaje de plantas dicotiledóneas, poco consumidas por los bovinos en áreas de vegetación natural y presentes en condiciones de sobrepastoreo (Somlo et al., 1994). Además, el ñandú es fácil de arrear, y se encuentra en poblaciones silvestres en su hábitat natural en la región, lo cual permite desarrollar un sistema productivo mixto reforzando la producción de bovinos y contribuyendo a conservar la biodiversidad del pastizal.

En este apartado se busca adecuar el intervalo de consumo de alimento para obtener uno nuevo que permita que los machos sean capaces de reproducirse todos los años a fin de incrementar la capacidad reproductiva en criaderos extensivos donde el macho, al igual que en las poblaciones naturales, es quien incuba y cuida de los charos.

8.2.1 Simulaciones:

Con el objetivo de encontrar intervalos de consumo de alimento con los cuales los machos alcancen pesos que les permitan reproducirse todos los años se realizaron simulaciones del modelo de balance energético descrito en el capítulo 6 considerando los intervalos de consumo [1.02, 1.35] , [1.18, 1.35] y [1.02, 1.18]. Los límites superiores de los dos primeros intervalos se corresponden con el cuartil 3, y los inferiores con el cuartil 1 y la mediana, y el tercer intervalo tiene como límites al cuartil 1 y a la mediana de los consumos obtenidos en los ensayos descritos en el capítulo 3, transformados a kg MS de alfalfa.

Luego se simularon diferentes situaciones de manejo, tales como, (a) la reducción del período de cuidado parental y (b) la reducción del tiempo que el macho dedica a vigilar, a fin de lograr una reproducción exitosa todos los años.

En las simulaciones introducimos la reducción en la vigilancia suponiendo que el macho dedica la misma proporción del día a alimentarse durante todo el período de cuidado parental.

8.2.2 Resultados y discusión:

A partir de las simulaciones realizadas en los ítems anteriores parece no ser necesario incrementar el límite superior del intervalo, lo que incrementaría el costo económico, sino que bastaría con incrementar el límite inferior, lo que implicaría una disponibilidad de alimento mínima alta que podría garantizarse a partir de suplementar la dieta con balanceado.

Dado que se está analizando la situación para criaderos, es posible implementar técnicas de manejo que permitan que el macho no pierda tanto peso durante la reproducción. Esto podría ser, por ejemplo, haciendo que el macho cuide de los charos menos de tres meses o que reduzca el tiempo dedicado a la vigilancia e incremente el tiempo dedicado a la alimentación, ya sea durante todo el período o durante el segundo mes que es aquel en el que dedica muy poco tiempo a alimentarse. Esto puede hacerse encerrando a los ñandúes en corrales donde el macho se sienta protegido de depredadores o separando al macho de los charos por momentos en los cuales él podría alimentarse.

El primer intervalo, [1.02, 1.35], que requiere una menor cantidad de alimento mínimo, permite que los individuos tengan pesos entre los 33 y 36 kg durante todo el año si no se reproducen. Si se reproducen un año al año siguiente no alcanzan los 34 kg peso que les permitiría culminar el cuidado parental con pesos mayores a los 23 kg. Esto significa que no podrían reproducirse varios años seguidos.

Al considerar una reducción en el tiempo que el macho dedica a vigilar y manteniendo el cuidado parental de 3 meses se observó que los pesos corporales al culminar el cuidado parental estuvieron alrededor de los 24 kg y los pesos al año siguiente fueron en algunos casos a penas inferiores a los 34 kg (Figura 8.2). Por lo cual, si bien ésta no sería una estrategia a recomendar posiblemente algunos individuos podrían reproducirse exitosamente con ella.

Otra opción de manejo sería reducir el período de cuidado parental una vez que han nacido las crías. Reduciendo el cuidado parental a 2 meses y considerando que la proporción de tiempo empleado en vigilancia y alimentación es el mismo durante ambos meses, resulta que los machos podrían reproducirse todos los años alcanzando pesos nunca inferiores a los 24 kg (Figura 8.2). Además debemos mencionar que estos resultados se obtuvieron de simulaciones en las que se ha trabajado con datos de asignación de tiempo a

las distintas actividades correspondientes a animales silvestres. Es posible que los animales silvestres asignen menor tiempo a alimentarse debido a que deben asignar más tiempo a vigilar que los animales que se encuentran en criaderos, con lo cual resultaría factible que los pesos corporales sean mayores a los simulados.

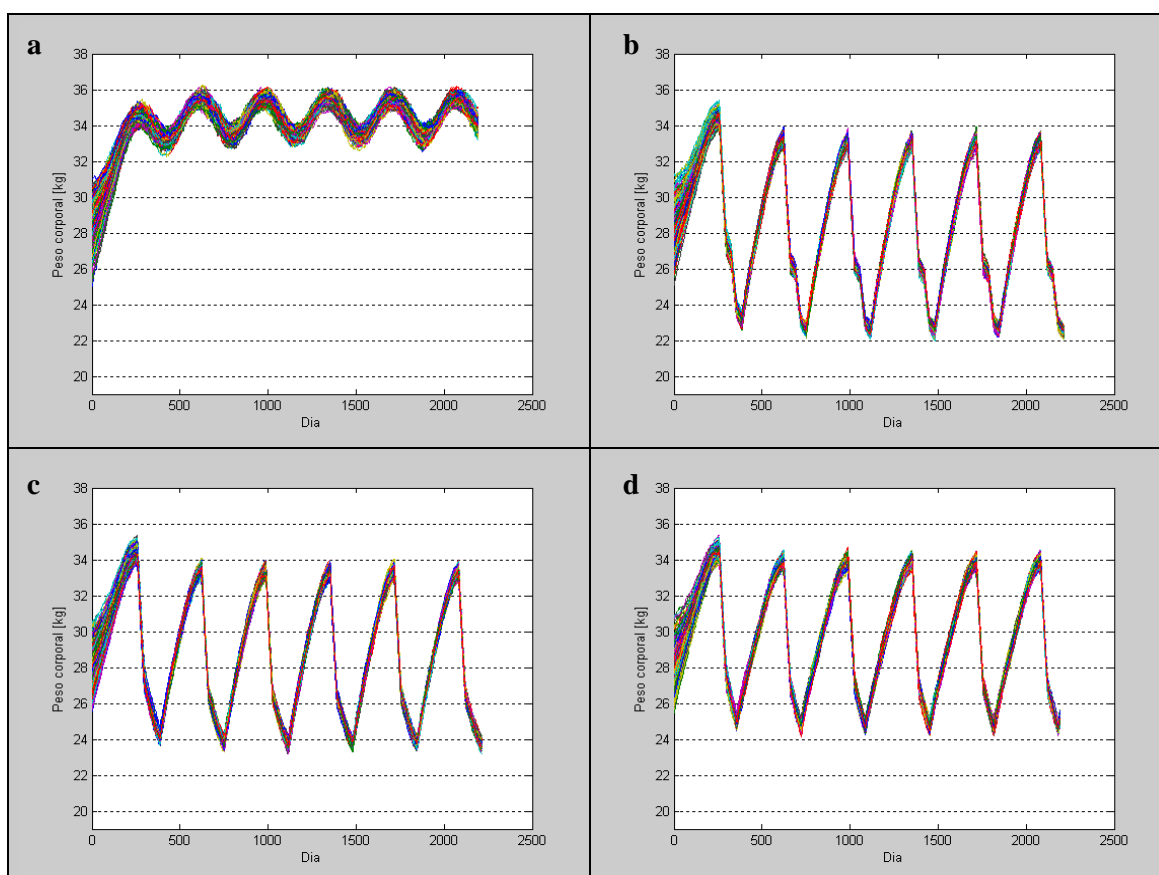


Figura 8.2: Dinámica del peso corporal del ñandú considerando el consumo dentro del intervalo [1.02, 1.35] kg MS/d de alfalfa, considerando (a) no reproducción, (b) el cuidado parental de 3 meses, (c) y (d) cuidado parental de 3 y 2 meses respectivamente, con igual asignación de tiempo a las actividades durante todo el periodo.

En el caso de los individuos que consuman dentro del intervalo [1.18, 1.35] kg MS/d de alfalfa, éstos podrían reproducirse y cuidar de los charos sin que su peso corporal se reduzca por debajo de los 24-25 kg, siempre considerando el tiempo de cuidado parental y el dedicado a las distintas actividades como se planteó originalmente, sin necesidad de implementar ninguna acción de manejo. Si se implementa un cuidado parental de 2 meses y se considera que la proporción de tiempo asignado a las distintas actividades es la misma

durante todo ese período, los pesos mínimos son superiores a los 26 kg. Cuando se considera el intervalo, [1.02, 1.18] kg MS/d de alfalfa, los individuos no alcanzan los 33.5 kg aún cuando no se reproduzcan. Si se reprodujeran con este peso tendrían que reducir el cuidado parental a un mes para poder finalizarlo con un peso de alrededor de 23.5 kg (Figura 8.3).

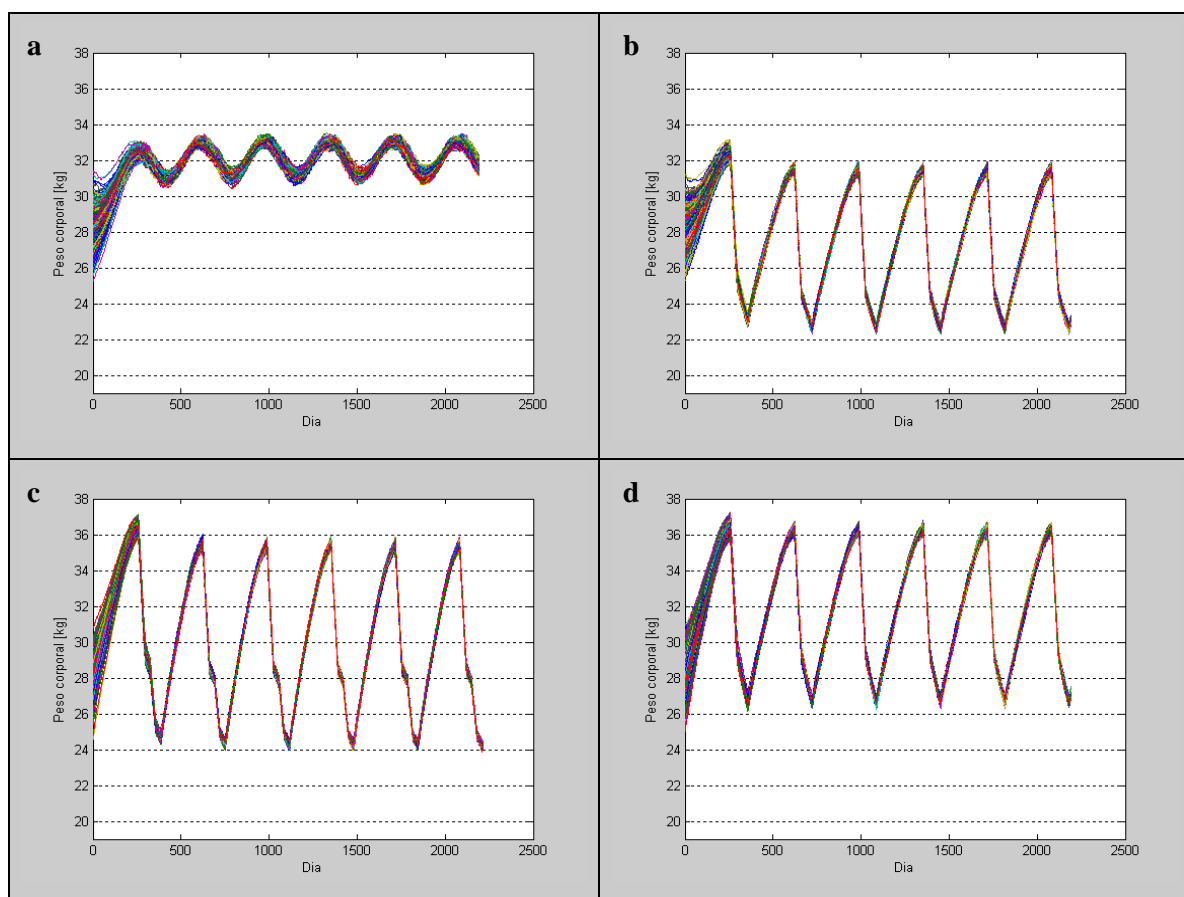


Figura 8.3: Dinámica del peso corporal de los machos de ñandúes considerando: (a) y (b) el consumo de alimento fue de [1.02, 1.18] kg MS/d de alfalfa y no se reprodujeron o bien el cuidado parental luego de la eclosión de los pichones se extendió sólo un mes, respectivamente; (c) y (d) el consumo de alimento fue de [1.18, 1.35] kg MS/d de alfalfa y el cuidado parental luego de la eclosión de los pichones fue de 3 y 2 meses respectivamente, con igual asignación de tiempo durante todo el período.

Dado que se están planteando estrategias para criaderos puede resultar más práctico expresar los tres intervalos de consumo en kg/d de balanceado, considerando una EM de 10.51 MJ/kg MS. De esta manera se obtienen los siguientes intervalos de consumo: el primer intervalo de consumo de alfalfa se corresponde con [0.89, 1.18], el segundo [1.03,

1.18] y el tercero [0.98, 1.18], en todos los casos medido en kg/d de balanceado. Dado que en los criaderos semi-extensivo los ñandúes son sólo suplementados con balanceados (F. Milano, com. pers.), un intervalo de consumo típico podría componerse parte con alfalfa y parte con balanceado de tal forma que la EM se corresponda con los intervalos mencionados anteriormente. Por ejemplo, el primer intervalo podría expresarse como [0.7, 0.9] kg MS/d de alfalfa y [0.3, 0.4] kg/d de balanceado.

Otras estrategias que se podrían implementar para reducir la gran pérdida de peso durante la reproducción podrían ser, por ejemplo: (a) colocar en los nidos huevos preincubados para disminuir el período de incubación; o (b) suministrarles alimento a los machos durante la incubación y/o durante el cuidado parental. Si bien la estrategia (b) tiene como costo el alimento balanceado habría que evaluar si no es más económica que la opción (a) la cual requiere tener una incubadora y realizar las tareas de mantenimiento e incubación de los huevos por cierto período.

8.3 Síntesis de resultados

- Dado que el porcentaje de superposición de las dietas del bovino adulto y el ñandú es del 50% se estimó que 23 ñandúes consumen lo mismo que un bovino durante un año, además de consumir otro tipo de vegetación no seleccionada por los bovinos, generalmente malezas.
- Se plantearon distintos escenarios de consumo y técnicas de manejo para maximizar la reproducción en criaderos semi-extensivos donde los machos incuban los huevos y cuidan de los charos. Las simulaciones permiten evaluar en qué medida técnicas que permitan al macho dedicar más tiempo a su alimentación le facilitan no perder tanto peso durante el cuidado parental. Con estas técnicas y manteniendo el consumo de alimento dentro del intervalo [1.02, 1.35] los machos podrían alcanzar pesos corporales que les permitieran reproducirse todos los años. Se observó que si se considera el consumo de alimento dentro del intervalo [1.18, 1.35] los machos podrían lograr reproducirse todos los años sin implementar ninguna técnica de manejo. En todos los casos los intervalos se expresan en kg MS/d de alfalfa.

Capítulo 9

Conclusiones de esta tesis

La complejidad de las ciencias biológicas hace que el desarrollo interdisciplinario del conocimiento sea esencial. El desarrollo de la teoría en biología comienza cuando observamos y queremos comprender el mundo natural. Analizando las observaciones se concibe una idea de cómo funciona ese mundo y a partir de esos conceptos surgen hipótesis y tesis que desembocan en la teoría. La teoría puede formalizarse utilizando modelos matemáticos que describan adecuadamente las variables y los procesos. Sin embargo, el modelo está limitado por las hipótesis que se tengan en cuenta y las variables que se elijan para representar la idea que se ha concebido de la realidad. Es imposible que un modelo capture completamente la realidad, podríamos considerarlo más como una caricatura que una imagen exacta porque todo modelo toma sólo los rasgos fundamentales y los pone bajo la lupa. La bondad del modelo reside en su habilidad para reflejar esas características esenciales que permitan identificar sin ambigüedades lo que sucede en la realidad. Muchas veces, el análisis que pueda hacerse con los modelos matemáticos es insuficiente y se debe recurrir a simulaciones computacionales (Mangel, 2006).

Para que los modelos matemáticos puedan producir resultados interesantes y útiles, es necesario que la investigación sea genuinamente interdisciplinaria. La investigación debe ser relevante desde el punto de vista biológico. Según Mangel (2006), los buenos modelos muestran como ocurren los procesos y permiten descifrar los mecanismos que los gobiernan. La descripción matemática de un fenómeno biológico no es una explicación biológica, sino que es una representación que permite detectar los procesos subyacentes y proponer y testear hipótesis a fin de evaluar su admisibilidad. Aún cuando todos los mecanismos fuesen conocidos y comprendidos, los modelos matemáticos se hacen necesarios para explorar las consecuencias de la manipulación de los parámetros que determinan los escenarios particulares (Murray, 1989).

La bondad de un modelo matemático depende de la evaluación que se pueda hacer sobre el mismo y dicha evaluación depende específicamente del objetivo de la construcción. Es necesario que el modelo sea simple y que tenga capacidad explicatoria, es decir que logre echar luz sobre las cuestiones que lo motivaron. Es deseable que el dominio

de aplicabilidad del modelo sea lo suficientemente grande como para cubrir todo un rango de situaciones, que sus parámetros tengan sentido biológico y puedan ser estimados, que produzca resultados razonables y verificables, y que sean compatibles con los principios ecológicos (Ellner y Guckenheimer, 2006).

En este trabajo se ha construido un modelo individual de balance energético para el ñandú (*Rhea americana*) que consideramos que satisface los requisitos mencionados y que, además, contribuye no sólo a un mejor conocimiento de la especie *Rhea americana* sino que aporta la posibilidad de una herramienta cuantitativa de conservación interesante. Si bien el modelo fue planteado para el ñandú puede aplicarse a otras especies modificándolo adecuadamente. En esta instancia, además de rever la formulación del modelo, se relacionan los resultados obtenidos con aspectos biológicos tanto a nivel individual como poblacional, ya que el modelo de balance energético desarrollado permite hacer inferencias respecto al reclutamiento poblacional.

9.1 El modelo: su formulación.

El modelo matemático-computacional de balance energético construido para proyectar la dinámica del peso corporal del ñandú adulto diariamente puede expresarse mediante el siguiente sistema de ecuaciones:

$$\begin{cases} E_a(t) = E_m \cdot C(t) \\ FMR(t) = \sum t_i \cdot c_i \\ P_g(t) = \frac{E_a(t) - FMR(t)}{b} \\ P(t) = P(t - 1) + P_g(t) \end{cases}$$

donde: $E_a(t)$ es la cantidad de energía que asimila el individuo el día t ; E_m la energía metabolizable del alimento; $C(t)$ la cantidad de alimento consumido el día t ; $FMR(t)$ la tasa metabólica de campo del día t ; t_i el tiempo dedicado a la actividad i ; c_i el costo asociado a la actividad i ; b la constante que transforma energía remanente en kilogramos de peso; $P_g(t)$ el peso ganado el día t ; $P(t)$ el peso del individuo el día t .

El sistema de ecuaciones permite conocer el peso corporal de un individuo diariamente. Para proyectar el peso durante un período prolongado simplemente hay que computar un sistema para cada día utilizando el valor estimado del peso corporal obtenido del sistema anterior. Debido a la diferencia que existe en el tiempo que los individuos de distinto sexo asignan a las distintas actividades, como así también la diferencia que existe en el costo asociado a la reproducción, fue necesario diferenciar entre sexos al momento de implementar computacionalmente el modelo. En cuanto al consumo diario de alimento, si bien no se observó ni un efecto estacional ni un efecto de sexo en los ensayos realizados, en las simulaciones sí se consideraron diferentes consumos para hembras y machos ya que los intervalos obtenidos no mostraron una superposición importante.

En relación a la constante que transforma energía remanente en peso se obtuvieron dos valores distintos, uno para ganancia y otro para pérdida de peso. En el primer caso, se obtuvo un valor de 11.66 kcal/g. Este valor fue elegido porque era el que mejor ajusta al comparar los pesos finales simulados por el modelo, utilizando como parámetros los datos de consumo, de comportamiento y los pesos iniciales de los animales que ganaron peso durante los ensayos, respecto de los pesos ganados observados en dichos ensayos. Por otra parte, el valor de la constante que permite estimar la pérdida de peso se estimó a partir de modelar el costo de la incubación suponiendo una pérdida del 20% del peso del individuo que incuba. Este valor resultó en 7.8 [kcal/g], cuya relación con la constante de ganancia de peso es 1.5. El hecho que la constante relacionada con la ganancia de peso sea mayor que la asociada a la pérdida de peso es consistente con el hecho que el costo energético de adquirir un gramo de peso es mayor que el de perderlo. Esto se debe al costo de alimentación, asimilación y almacenamiento no sólo de grasas, sino también de agua y otros nutrientes. Además, la relación que existe entre las constantes se encuentra dentro del intervalo que se obtiene a partir de las relaciones de otras especies (Kendeigh et al., 1977).

Cuando se estima la FMR, el fotoperíodo constituye una variable importante en la estimación de los costos, dado que determina el tiempo total durante el cual el animal está activo. Los comportamientos que adoptan los animales también tienen una fuerte influencia en la estimación de los costos, siendo el modelo muy sensible a la cantidad de tiempo que los animales dedican a alimentarse y caminar así como a la velocidad de desplazamiento. Si bien el peso corporal de los individuos afecta los costos asociados a las distintas actividades, y por lo tanto a la FMR, éste es una variable más y no la única, como lo es en los modelos tradicionales con los cuales se estima la FMR (Nagy et al., 1999; Tieleman y Williams, 2000; Nagy, 2001; Nagy, 2005; Speakman, 2005).

9.2 Lo que permite observar el modelo

De las simulaciones computacionales realizadas con el modelo se observó que la variación diaria del peso corporal del ñandú se ve afectada por modificaciones ya sea en la tasa de alimentación, en el patrón de comportamiento y/o en el fotoperíodo. Cuando cualquiera de estas variables se modificó, y las demás se mantuvieron constantes, se obtuvieron distintas ganancias de peso. Esto muestra que el gasto energético diario depende tanto de las características individuales como del ambiente. Además en las simulaciones en las que se proyectó el peso corporal de un individuo durante períodos de un año o más se observó que el máximo peso corporal era alcanzado por los individuos en el mes de agosto y luego éste decrecía incluso cuando los individuos no se reproducían. Esto se corresponde con la variación en el comportamiento del peso corporal observada en otras aves. Por ejemplo, Wiseman (1974) observó que el jilguero norteamericano (*Carduelis tristis*) alcanza su peso máximo en febrero y luego decrece, lo que, al vivir en el hemisferio norte, se corresponde con las características que presenta aquí el mes de agosto. Wiseman relaciona la variación del peso corporal del jilguero norteamericano con la temperatura del ambiente con un retraso de un mes, un retraso similar al observado en el gorrión de garganta blanca (*Zonotrichia albicollis*) (Odum, 1949). Esta relación inversa entre el peso corporal y la temperatura del ambiente se han encontrado también para varias especies de aves (e.g., Baldwin y Kendeigh, 1938; Odum, 1949; Helms y Drury, 1960). Si bien en el desarrollo de esta tesis no hemos relacionado la variación del peso corporal con la temperatura ambiente, sí lo hemos hecho con el fotoperíodo y éste se relaciona directamente con la temperatura ambiente. Los resultados obtenidos en las simulaciones de la dinámica del peso corporal son consistentes con el ciclo estacional del peso corporal de aves que disponen de suficiente alimento quienes durante la estación fría, fotoperíodo más corto, ganan peso y durante la estación cálida, fotoperíodo más largo, pierden peso (Baldwin y Kendeigh, 1938).

La reproducción en las aves requiere una inversión de tiempo y energía considerablemente mayor al costo de mantenimiento normal (King, 1973; Ricklefs, 1974). La inversión relativa de cada sexo a la reproducción varía ampliamente entre las aves, y consecuentemente, lo hacen también los costos reproductivos. En el 90% de las especies de aves ambos sexos comparten el cuidado de las crías aunque las hembras son quienes hacen la mayor inversión (Lack, 1968). En la mayoría de las especies restantes, las hembras son

quienes se dedican más al cuidado parental y sólo en el 1% de las especies son responsables los machos del cuidado de los huevos y de las crías (Lack, 1968). Las especies que presentan cuidado uniparental por parte del macho muestran una amplia variedad de sistemas de apareamiento, desde la monogamia social hasta combinaciones de poliandria y poliginia (Clutton-Brock, 1991) como se observa en el ñandú. En algunas especies, las demandas energéticas de la reproducción resultan en una pérdida de peso significativa (Ricklefs, 1974; Clark, 1979). En algunos animales, como por ejemplo ciertos pingüinos, las reservas grasas aumentan antes de la incubación y luego el peso decrece a medida que la grasa es consumida (Clark, 1979). En los casos donde el ave casi no se levanta del nido, la pérdida de peso es importante, como por ejemplo, el pingüino emperador (*Aptenodytes forsteri*) quien pierde por encima del 40% de su peso (Le Maho, 1977), el emu, (*Dromaius novaehollandiae*) alrededor del 17-20% (Dawson et al., 1984) y el kiwi (*Apteryx australis*) quien comparte parcialmente la incubación con las hembras pero aún así pierde alrededor del 23% de su peso (Taborsky y Brugger, 1994). El modelo construido además de simular la pérdida de peso del ñandú macho durante la incubación, nos permitió observar que tanto la fecha de inicio de la incubación como la longitud del cuidado parental pueden afectar el porcentaje de peso que pierden durante la reproducción y el peso con el cual estos individuos inician la próxima estación reproductiva. En este trabajo hemos observado que 34 kg sería el peso mínimo con el cual los machos podrían afrontar los costos de la reproducción sin poner en riesgo su vida, ya que individuos con pesos inferiores culminarían el cuidado parental con un peso menor al que tiene un ñandú al año de vida. Además, se obtuvo que los individuos que no se reprodujeron un año llegaron a la próxima estación reproductiva con pesos corporales superiores a aquellos que sí lo hicieron, los cuales no logran alcanzar los 34 kg. En algunas especies, incluso en aquellas que poseen cuidado biparental, como es el caso de los albatros (*Diomedea* spp.), el tamaño corporal y la longitud del período de cuidado parental de los pichones serían importantes en determinar si la reproducción ocurre anual o bianualmente (Prince et al., 1981). En el caso del ñandú esto no se conoce, ya que no existen registros de animales silvestres marcados y aún en los criaderos extensivos siempre se realiza algún tipo de manejo con el objetivo de aumentar el éxito reproductivo. Sin embargo, podemos imaginar que algo de esto podría ocurrir en el caso del ñandú si asociamos el hecho que los machos con charos dedican mucho menos tiempo a alimentarse que aquellos machos que no tienen

charos (Fernández y Reboveda, 2003) y que el porcentaje de machos que logran reproducirse exitosamente en poblaciones silvestres es bajo (Fernández y Reboveda, 1998; ver Tabla 7.2). Este menor tiempo dedicado a alimentarse que poseen los machos con charos podría asociarse a su vez a una no ganancia o menor ganancia de peso que la que tendrían los machos sin charos, por lo cuál sería posible que los machos de ñandú que han realizado cuidados parentales prolongados no se reproduzcan anualmente.

Por otra parte, en general en las aves la cantidad de huevos que una hembra pone está limitada por los requerimientos nutricionales de la formación de los huevos (Gill, 2007). En el caso del ñandú, la contribución de la hembra consiste exclusivamente en la puesta de huevos. El modelo de balance energético realizado para las hembras permitió observar que el peso perdido durante la puesta varió considerablemente en función de la cantidad de huevos que ponen durante toda la estación y no en la forma en que los pone. Esto significa que no hay diferencia en el peso que pierde la hembra si pone muchos huevos en un nido y pocos en otros, o si en todos pone la misma cantidad. Además, en las hembras, no se observó diferencia en los pesos al inicio de la época reproductiva entre quienes pusieron huevos y quienes no lo hicieron la temporada anterior. Posiblemente esto se deba a que las hembras culminan la puesta cuando aún los machos están incubando o recién iniciando el cuidado parental. El hecho de que sea el macho quien incuba los huevos y cuida los pichones libera a la hembra del cuidado parental, teniendo éstas la oportunidad de incrementar su éxito reproductivo a través de múltiples apareamientos. Esto, sumado al bajo costo de los huevos para la hembra, probablemente favorece la existencia de poliandria en esta especie, sin tener un costo a largo plazo por este comportamiento, tal como lo demuestran las simulaciones.

9.3 El modelo como una herramienta

Una vez el modelo ha sido calibrado (el modelo se ajusta a los datos) y corroborado (el modelo se ajusta a otro conjunto independiente de datos), es posible utilizarlo como una herramienta para analizar diferentes situaciones.

Al aplicar el modelo para analizar diferentes estrategias reproductivas, las simulaciones nos permitieron inferir que, en el caso de los machos, reproducirse año por medio podría ser una estrategia que ayude a que la reproducción sea exitosa ya que los

individuos que no se reproducen un año logran tener pesos corporales por encima de los 34 kg. Más aún, reproducirse año por medio sería la estrategia por la cual los machos pueden dejar mayor cantidad de descendientes. Sin embargo, no existen registros o datos acerca de cuál es la frecuencia con que estos animales se reproducen en estado silvestre. Fernández y Reborada (1998) sugieren que menos del 20% de los machos intentarían reproducirse cada año. Ellos vinculan esto con la proporción de machos que estaría fisiológicamente preparada para afrontar los costos asociados a la reproducción o a la baja cantidad de hembras que estarían en condiciones de poner huevos. En base a los resultados obtenidos en las simulaciones del modelo desarrollado nos inclinamos por el hecho de que la condición fisiológica de los machos es la responsable de la baja intención de reproducirse en poblaciones silvestres dado que si bien para las hembras la reproducción también implica un costo no despreciable, ellas son capaces de recuperar su estado fisiológico antes del inicio de la siguiente estación reproductiva.

Otra de las cuestiones que se analizó a partir del modelo fue el efecto que tiene la disponibilidad de alimento. Esta variable generalmente no es evaluada debido a que rara vez se la relaciona con el número de aves. El problema que presenta la escasez de alimento es que su efecto no se observa directamente dado que los individuos no pierden peso hasta morir por hambre. Sin embargo, las aves expuestas a escasez de alimento son más susceptibles a enfermedades o a ser predadas, por lo cual las causas últimas encubren la causa subyacente de sus muertes (Newton, 1998). Por otra parte, la escasez de alimentos puede reducir el tamaño de la población debido a una reducción en la tasa reproductiva. Este tipo de efecto puede ser difícil de detectar debido al retraso de tiempo entre la escasez de alimento y la reducción en el número de crías (Newton, 1998). Al simular situaciones con restricciones en la disponibilidad de alimento durante todo el período simulado se pudo observar cómo decrecen los valores límites de los equilibrios de la dinámica del peso corporal independientemente que el comportamiento cualitativo sea el mismo. Esta reducción en los pesos corporales afecta directamente la capacidad reproductiva de los individuos y por lo tanto la tasa de crecimiento poblacional.

También se empleó el modelo para analizar cuán perjudicial podría ser la presencia de esta especie en los establecimientos agrícola-ganaderos. Al considerar que las dietas de bovinos y ñandúes se superponen en un 50%, se obtuvo que 28 ñandúes adultos consumen lo mismo que un bovino durante un año, además de consumir otro tipo de vegetación no

seleccionada por los bovinos. Este resultado es similar al obtenido por Milano y Vacarezza (2005) quienes utilizaron otra metodología para analizar el efecto del ñandú en un campo de pastizales naturales. Esto, conjuntamente al gran porcentaje de potreros en los que hemos observado la coexistencia del ganado y el ñandú, nos permite, por un lado, alentar la cría del ñandú en establecimientos ganaderos, y por otro nos brinda herramientas para demostrar a los productores que el ñandú no produce en su establecimiento ningún efecto adverso. Más bien, esta ave es capaz de consumir especies vegetales o insectos que son perjudiciales para la ganadería y/o la agricultura.

Adicionalmente, el modelo se utilizó para simular el efecto de técnicas de manejo del ñandú en criaderos con el fin de aumentar el éxito reproductivo. Debido a que la longitud del período de cuidado parental es una de las variables que determina en algunas especies si la reproducción es anual o bianual (Prince et al., 1981), se simuló la dinámica del peso corporal al disminuir el tiempo de cuidado parental observándose que los machos no perdieron tanto peso como en los casos donde el cuidado parental se extiende por más tiempo. Entonces, el modelo permite evaluar otras estrategias que pueden ser empleadas en el manejo de esta especie, como por ejemplo, brindarle al macho alimento cerca del nido durante el período de incubación y posteriormente durante el cuidado parental, disminuir el período de incubación pre-incubando huevos, entre otras estrategias que tengan por objetivo disminuir el peso que pierden los machos durante la incubación.

Los resultados obtenidos en este trabajo, entonces, permiten establecer nuevas hipótesis acerca de los factores que están afectando el éxito reproductivo en el Ñandú Común, y ofrece herramientas que pueden ser implementadas en el manejo y conservación de sus poblaciones.

Bibliografía

- Adalsteinsson, S. (1979). The independent effects of live weight and body condition on fecundity and productivity of Icelandic ewes. *Journal of Animal Production*, 28:13-23.
- Aitchison, J. (1982). The statistical analysis of compositional data. *Journal of the Royal Statistical Society*, B44, 139-177.
- Aitchison, J. (1986). *The statistical Analysis of compositional data*. Chapman and Hall.
- Alexander, R. (1974). The evolution of social behaviour. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 5, 325-383.
- Angel, C. (1996). A review of ratites nutrition. *Animal Feed Science Technology*, 60, 241-246.
- Austin, O. L., Singer, A. (1961). *Birds of the world*. H. S. Zim (ed.). New York: Golden Press.
- Baldwin, S., Kendeigh, S.P. (1938) Variations in the weights of birds. *Auk*, 55, 416-467.
- Bazzano, G., Martella, M.B., Navarro J.L. (2004). Evaluación de la preferencia alimentaria y del costo-beneficio entre distintos alimentos usados en la cría de ñandú (*Rhea americana*). 1º Congreso Latinoamericano Sobre Conservación y Cría Comercial de Ñandúes. www.congresosvirtuales.net.
- Barri, F.R., Martella, M.B., Navarro, J.L. (2009). Reproductive success of wild Lesser Rheas (*Pterocnemia -Rhea- pennata pennata*) in north-western Patagonia, Argentina. *Journal of Ornithology*, 150, 127-132.
- Begenesic, F. (2002). *Hacia un país sojero*. Secretaría de Agricultura, Ganadería, Pesca y Alimentos.
- Bellis, L. M., Martella, M. B., Navarro, J. L., Vignolo, P. (1999). Experiencia de liberación de juveniles de ñandú reproducidos artificialmente. VI Congreso de Ornitología Neotropical, pp. 55-56. Monterrey y Saltillo, México: Sociedad de Ornitología Neotropical.
- Bellis, L., Martella, M., Navarro, J. (2004). Habitat use by wild and captive-reared greater rheas *Rhea americana* in agricultural landscapes in Argentina. *Oryx*, 3, 304-310 .

- Berryman, A. (2004). Limiting factors and population regulation. *Oikos*, 105, 667-670.
- Bertram, B. (1978). Living in groups: predators and prey. En J. Krebs, N. Davies (eds), *Behavioural Ecology: An Evolutionary Approach*. 1st Ed., pp. 64-96. Oxford: Blackwell Scientific Publications.
- Bertram, B. (1980). Vigilance and group size in ostriches. *Animal Behaviour*, 28, 278–286.
- Bertram, B. (1992). *The Ostrich Communal Nesting System*. Princeton: Princeton University Press.
- Bilenca, D., Miñarro, F. (2004). Identificación de Áreas Valiosas de Pastizal (AVPs) en las Pampas y Campos de Argentina, Uruguay y sur de Brasil. Fundación Vida Silvestre Argentina.
- Blake, E. (1977). *A manual of neotropical birds. Volumen 1. Spheniscidae (penguins) to Laridae (gulls and allies)*. Chicago and London: University of Chicago.
- Bolger, D.T., Alberts, A.C., Sauvajot, R.M., Potenza, P., Mc Calvin, C., Tran, D., Mazzoni, S, Soulé, M.E. (1997). Response of rodents to habitat fragmentation in coastal Southern California. *Ecological Applications*, 7, 552-563.
- Bonino, N., Bonvissuto, G., Pelliza, A., Somlo, R. (1986). Hábitos alimentarios de los herbívoros en la zona central del área ecológica sierras y mesetas occidentales de Patagonia. *Revista Argentina Producción Animal*, 6, 275.
- Buttemer, A, Dawson, T. J. (1989). Body temperature, water flux and estimated energy expenditure of incubating Emus. *Comparative Biochemistry and Physiology, A: Comparative Physiology*, 94, 21-24.
- Bruning, D. (1973). Breeding and rearing rheas in captivity. *International Zoo Yearbook*, 13, 163-172.
- Bruning, D. (1974). Social structure and reproductive behavior of the Greater Rhea. *Living Bird*, 13, 251-294.
- Bruning, D., Dolensek, E. (1986) Ratites. En M.E. Fowler (Ed.), *Zoo and wild animal medicine*, pp. 277-292. Philadelphia: WWSaunders Co.
- Bucher, E. H., Nores, M. (1988). Present status of birds in steppes and savannaas of northern and central Argentina. *ICBP Technical Publication*, 7, 71-79.

- Cabrera, M.C, del Puerto, M., Olivero, R., Godoy, Y.E., Malceñido, W., Bentancur, O., Saaduon, A. (2007). Growth of greater rhea (*Rhea americana*) males and females fed with different protein levels. *Archivos de zootecnia*, 56, 971-974.
- Cahuepé. M.A., León, R.J.C., Sala, O., Soriano, A. (1982). Pastizales naturales y pasturas cultivadas: dos sistemas complementarios y no opuestos. *Revista de la Facultad de Agronomía (UBA)*, 3, 1-11.
- Cahuepé. M.A., Hidalgo, L.G. (2005). La Pampa inundable: el uso ganadero y la historia regional como base de la sustentabilidad social, económica y ambiental. En: *La heterogeneidad de la vegetación de los agroecosistemas. Un homenaje a Rolando león*. Ed. M. Oeste.
- Cajal, J. (1988). The Lesser Rhea in the Argentine Puna Region: Present Situation. *Biological Conservation*, 45, 1-11.
- Calder, W.A, Dawson,T.J. (1978). Resting metabolic rate of ratites birds: the kiwi and the emu. *Comparative Biochemistry and Physiology*, A, 60, 479-481.
- Caro, T. (2005). *Antipredator Defences in Birds and Mammals*. Chicago: Chicago University Press.
- Carro, M. A., Fernández, G. J. (2008). Seasonal variation in social organization and diurnal activity budget of the Greater Rhea (*Rhea americana*) in the Argentinean pampas. *Emu*, 108, 167-173.
- Caselli, E., Milano, F. (2001). Densidad de *Carduus acanthoides* en un criadero extensivo de ñandú: observaciones preliminares. I Reunión Binacional de Ecología (XX Reunión Argentina de Ecología y X Reunión de la Sociedad de Ecología de Chile). Bariloche, Argentina. p.75.
- Cilliers, S.C., Hayes, J.P., Sales, J., Chwalibog, A., Du Preez, J.J. (1998). Research note: a comparison of metabolisable energy values of lucerne and barley between young and mature ostriches. *Archives Animal Nutrition*, 51, 77-82.
- Clark, G.A. (1979). Body weights of birds: a review. *Condor*, 81: 193-202.
- Clutton-Brock T. H. (1991). *The Evolution of Parental Care*. Princeton University Press, Princeton, New Jersey.

- Coddington, C., Cockburn, A. (1995). The mating system of free living emus. *Australian Journal of Zoology*, 43, 365-372.
- Codenotti, T.L. (1997) Fenología reproductiva y biometría de nidos, huevos y pollos del ñandú, *Rhea americana* en Rio Grande do Sul, Brasil. *Hornero* 14, 211-223.
- Codenotti, T., Alvarez, F. (1998). Adoption of Unrelated Young by Greater Rheas (Adopción de Pollos Extraños por el Ñandü *Rhea americana*). *Journal of Field Ornithology*, 61, 58-65.
- Codenotti, T., Alvarez, F. (2001). Mating behavior of the male Greater Rhea. *Wilson Bulletin*, 113, 85-89.
- Comparatore, V., Martínez, M. (1997). Dieta del ñandú (*Rhea americana*) en un agroecosistema del Partido de Villa Gessell, Prov. de Bs. As. Resúmenes XVIII Reunión Argentina de Ecología, p. 30. Buenos Aires, Argentina
- Comparatore, V. M., Yagueddú, C., Herrera, L. (2001). Hábito alimentario del Ñandú Común (*Rhea americana*) en un agroecosistema bonaerense. I Reunión Binacional de Ecología (XX Reunión Argentina de Ecología y X Reunión de la Sociedad de Ecología de Chile), p. 86. Bariloche, Argentina.
- Comparatore, V.M., Herrera, L., Yagueddú, C. (2004). Hábito alimentario y uso del hábitat por el Ñandú Común (*Rhea americana*) en un agroecosistema costero bonaerense. 1º Congreso Latinoamericano sobre Conservación y Cría Comercial de Ñandúes. www.congresosvirtuales.net
- Comparatore, V., Yagueddú, C. (2007). Diet of the Greater Rhea (*Rhea Americana*) in an agroecosystem of the flooding Pampa, Argentina. *Ornitologia Neotropical*, 18, 187-194.
- Cook, J.G., Johnson, B.K., Cook, R.C., Riggs, R.A., Delcurto, T., Bryant, L.D., Irwin, L.L. (2004) Effects of summer-autumn nutrition and parturition date on reproduction and survival of elk. *Wildlife Monograph*, 155, 1-61.
- Cooper, R.G., Horbanczuk, J.O., Fujihara, N. (2004). Nutrition and feed management in the ostrich (*Struthio camelus* var. *domesticus*). *Animal Science Journal*, 75: 175-181.

- Coulson, T., Catchpole, E.A, Albon, S.D, Morgan, B.J.T., Pemberton, J.M., Clutton-Brock, T.H, Crawler, M.J., Grenfell, B.T. (2001). Age, sex, density, winter weather, and population crashes in Soay sheep. *Science*, 292, 1528-1531.
- Crandall, L. (1929). The Struthious Birds. II The Ostriches and a Rhea. *Bulletin of the New York Zoological Society* , 32, 193-212.
- Crome, E. (1976). Some observation on the biology of the Cassowary in northern Queensland. *Emu*, 76, 8-14.
- Dani, S. (1993). A Ema (Rhea Americana): Biología, Manejo e Conservação. Belo Horizonte:, Brasil: Fundação Acangaú.
- Davel, S. (1911). Explotación zootécnica del ñandú americano . *Agronomía y Zootecnia-IV Congreso Científico, IX Sección, Tomo 1*, pp. 241-247. Santiago, Chile.
- Davis, S. (2002). Ratites and Tinamous: Tinamidae, Rheidae, Dromaiidae, Casuariidae, Apterygidae, Struthionidae. New York: Oxford University Press.
- de Boer, L.E. (1980). Do the chromosomes of the kiwi provide evidence for a monophyletic origin of the ratites? *Nature*, 287, 84-85.
- del Hoyo, J. (1992). *Handbook of the birds of the world. Volume I. Ostrich to Ducks*. Barcelona: Lynx Edicions.
- Delattre, P., Duplantier, J.M., Fichet-Calvet, E., Giraudoux, P. (1998). Environmental modifications and rodent ootbreaks: impact on agriculture and public health. *Cahiers Agricultures*, 7, 285-298.
- Dol'nik, V.R. (1968). Caloric value of the daily variation of body weight in birds. *International Studies on Sparrows, I. B. P., P. T. Sect. 2*: 89-95.
- Dol'nik, V.R., Gavrilov, V.M. (1971). Energy metabolism during flight of some passerines. En B. E. Bykhovskii (Ed) *Bird Migrations: Ecological and Physiological Factors*. pp. 288-296. New York: Halsted Press.
- Ellner, S.P., Guckenheimer, J. (2006). *Dynamic Models in Biology*. Princeton University Press. Princeton. New Jersey.
- Fernández, G., Reboreda, J. (1995). Adjacent nesting and egg stealing between males of the Greater Rhea *Rhea americana*. *Journal of Avian Biology*, 26, 321-324.

- Fernández, G. (1998). Ecología reproductiva del ñandú común (Rhea americana). Tesis Doctoral Facultad de Ciencias Exactas y Naturales, Universidad Nacional de Buenos Aires. Buenos Aires, Argentina.
- Fernández, G., Reboreda, J. (1998). Effects of clutch size and timing of breeding on reproductive success of Greater Rheas. *Auk*, 115, 340-348.
- Fernández, G., Reboreda, J. (2000). Egg losses and nest desertion in Greater Rheas. *Ibis*, 142, 29-34.
- Fernández, G., Reboreda, J. (2002). Nest-site selection by male Greater Rheas. *Journal of Field Ornithology*, 73, 166-173.
- Fernández, G., Capurro, A., Reboreda, J. (2003). Effect of Group Size on Individual and Collective Vigilance in Greater Rheas. *Ethology*, 109, 413-425.
- Fernández, G. J., Reboreda, J. C. (2003). Male parental care in Greater Rheas (*Rhea americana*) in Argentina. *Auk*, 120, 418-428.
- Fernández, G.J., Reboreda, J.C. (2007). Costs of large communal clutches for males and females Greater Rheas. *Ibis*, 149, 215-222.
- Fernández, G.J., Reboreda, J.C. (2008). Between and within clutch variation of egg size in Greater Rheas. *Wilson Journal of Ornithology*, 120, 674-682.
- Fernández Grecco, R.C. (1995). Principios de Manejo del Campo Natural. INTA, CERBAS, EEA Balcarce.
- Field, S. A., Tyre, A. J., Possingham, H. P. (2005). Optimizing allocation of monitoring effort under economic and observational constraints. *Journal of Wildlife Management*, 69, 473-482.
- Field, S. A., O'Connor, P. J., Tyre, A. J., Possingham, H. P. (2007). Making monitoring meaningful. *Austral Ecology*, 32, 485-491.
- Fjeldsa, J. (1988). Status of birds of steppe habitats of the Andean zone and Patagonia. ICBP Technical Publication, 7, 81-95.
- Fowler, M. (1991). Comparative clinical anatomy of ratites. *Journal of Zoo and Wildlife Medicine*, 22, 204-227.

- Fowler, M. (1993). Clinical Anatomy of Ratites. En: M.E. Fowler (ed), Zoo and Wild Animal Medicine: Current Therapy 3. Philadelphia: W.B. Saunders.
- Frisch, R. E., Hegsted, D. M., Yoshinaga, K. (1975). Body weight and food intake at early estrus of rats on a high fat diet. Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America, 72, 4172-4176.
- Furness, R.W. (1978). Energy requirements of seabird communities: a bioenergetics model. Journal of Animal Ecology, 47,39-53
- García Fernández, J. (1992). Propuesta de inclusión de Rhea americana en Apendice II de CITES. Subsecretaría de Agricultura y Ganadería, Ministerio de Economía de la República Argentina.
- Ghersa C.M., Martínez-Ghersa, M.A., León, R.J.C. (1998). Cambios en el paisaje pampeano. Su efecto sobre los sistemas de soporte de vida. En: O. Solbrig (Ed.) Hacia una agricultura más productiva y sostenible en la pampa argentina. Una visión general prospectiva interdisciplinaria. Editorial CPIA, Argentina.
- Ghersa, C. M. y León, R. J. C. (2001). Ecología del paisaje pampeano: consideraciones para su manejo y conservación. En: Z. Naveh y A. S. Lieberman (eds.) Ecología de Paisajes. Teoría y Aplicación. Editorial Facultad de Agronomía, Buenos Aires.
- Gill, F.B. (2007). Ornithology. Third Edition. W.H. Freeman and Company, New York.
- Giusepucci, J. (2009). Capítulo 1: La geografía. En P. Zubiaurre (Coord.), Ayacucho, una historia. Tomo 1. Libros del Espinillo, Historia Regional. 1ra edición.
- Godfray, H., Rees, M. (2002). Population growth rates: issues and an application. Philosophical Transactions of the Royal Society of London Biological Sciences, 357, 1307-1319.
- Grawford, E.C., Lasiewski, R.C. (1968). Oxygen consumption and respiratory evaporation of the emu and rhea. Condor, 70, 333-339.
- Guittin, P. (1985). Les struthioniformes en parc zoologique. These Doctorat, Universite Paris VII.
- Gurney, W.S.C., Nisbet, R. M. (1988). Ecological Dynamics. Oxford University Press. New York.

- Hall, A. J., Rebella, C. M., Ghera C.M., Culot, J.P. (1992). Field-Crop systems of the Pampas. En Pearson, C.J. (Ed.). *Field Crop Ecosystems. Ecosystems of the World*, pp. 413-450. Elsevier
- Handford, P., Mares, M. (1985). The mating systems of ratites and tinamous: An evolutionary perspective. *Biological Journal of the Linnean Society*, 25, 77-104.
- Hanski, I. (1999). *Metapopulation Ecology*, Oxford, U.K., Oxford University Press.
- Hanski, I., Gilpin, M. E. (1997). *Metapopulation Biology*, San Diego, Academy Press.
- Helms, C.W., Drury, W.A (1960) Winter and migratory weight and fat field studies on some North American buntings. *Bird-Banding*, 31, 1-40.
- Herrera, L., Comparatore, V., Lattera, P. (2004). Habitat relations of *Rhea americana* in an agroecosystem of Buenos Aires Province, Argentina. *Biological Conservation*, 3, 363-369.
- Hudson, W. (1920). *Birds of La Plata* . Vol 2: 230-236. Londres.
- IUCN (2011). IUCN Red List of Threatened Species. Version 2011.2. www.iucnredlist.org
- Jarman, P. J. (1974). The social organization of antelope in relation to their ecology. *Behaviour*, 48, 215-267.
- Jensen, J.M., Harvey-Johnson, J., Weiner, S.T. (1992). Chapter 4: Nutrition. En *Husbandry and medical management of ostriches, emus and Rheas*, pp. 23-30. Texas University, Texas.
- Kendeigh, S.C. (1963). Thermodynamics of incubation in the House Wren, *Troglodytes aedon*. En C.G. Sibley, J.J. Hickey, M.B. Hickey (Eds.). *Proceedings XIII International Ornithological Congress American Ornithologists' Union*, Baton Rouge, Louisiana , 884-904
- Kendeigh, S.C., Kontogiannis, J.E., Mazac, A., Roth, R.R. (1969). Environmental regulation of food intake by birds. *Comparative Biochemistry and Physiology*, 31, 941-957.
- Kendeighs, S.C. (1973). Energetics of reproduction in birds. En D. S. Farner (Ed.). *Breeding biology of birds*, 111-117. Washington, D.C.:National Academy of Science.

- Kendeigh, S.C, Dol'nik, J., Gavrilov, M. (1977). Avian energetic. En J. Pinowski, S.C. Kendeigh (eds.). Granivorous birds in ecosystems, pp. 127-204. Cambridge University Press, Cambridge, Inglaterra.
- King, J.R. (1973). Energetics of reproduction in birds En: D.S. Farmer (Ed.) *Breeding Biology of Birds*, pp. 78-120. National Academy of Science, Washington, DC.
- Kooijman, S.A.L.M. (2000). *Dynamic Energy and Mass Budgets in Biological Systems*. 2 ed. Cambridge University Press, Cambridge, Inglaterra.
- Krebs, C.J. (2002) Two complementary paradigms for analyzing population dynamics. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 357:1211-1219.
- Lábaque, M.C., Navarro, J.L., Martella, M.B. (1999). A note on chick adoption: a complementary strategy for rearing rheas. *Applied Animal Behaviour Science*, 63 :165-170.
- Lack, D. (1968). *Ecological idaptations for breeding in birds*. Methuen, London.
- Lasiewski, R.C., Dawson, W.R. (1967). A re-examination of the relation between standard metabolic rate and body weight in birds. *Condor*, 69:13-23.
- Le Maho, Y. (1977). The Emperor Penguin: a strategy to live and breed in the cold. *Journal of American Science*, 65, 680-693.
- Lewis, S., Grémillet, D., Daunt, F., Ryan, P., Crawford, R., Wanless, S. (2005). Using behavioural and state variables to identify proximate causes of population change in a seabird. *Oecologia*, 147, 606-614.
- Lombardi, C. (1994). Feeding and Vigilance in Wild Greater Rhea Harems. *Bird Behavior*, 10, 29-35.
- McDonald, P., Edwards, R. A, Greenhalgh, J. F. D. (1975) *Nutrición animal*. Zaragoza : Acribia.
- Maloney, S.K., Dawson, T.J. (1993). Sexual Dimorphism in Basal Metabolism and Body Temperature of a Large Bird, The Emu. *Condor*, 95, 1034-1037.
- Mangel, M. (2006). *The Theoretical Biologist's Toolbox*. University Press, Cambridge.
- Martella, M., Demaría, M. (1993). Uso de hábitat y patrón de actividad del ñandú. XVI Reunión Argentina de Ecología. Pto. Madryn, Chubut .p. 191.

- Martella, M., Navarro, J., Sahade, R., Tatian, M., Burgos, A. (1994). Breeding system of the Greater rhea *Rhea americana*. *Journal of Ornithology*, 135, 123.
- Martella, M., Renison, D., Navarro, J. (1995). Vigilance in the Greater Rhea: Effects of vegetation height and group size. *Journal of Field Ornithology*, 66, 215-222.
- Martella, M., Navarro, J., Gonnet, J., Monge, S. (1996). Diet of Greater Rhea an Agroecosystem of Central Argentina. *Journal of Wildlife Management*, 60, 586-592.
- Martella, M., Bellis, L., Navarro, J. (1998). New evidence about the mating system of *Rhea americana*. 22nd. International Ornithological Congress. Durban (Sudáfrica).
- Martella, M. (2004). Conservación del ñandú (*Rhea americana*) en Argentina: Implicancias Biológicas y Socioeconómicas. 1º Congreso Latinoamericano Sobre Conservación y Cría Comercial de Ñandúes. www.congresosvirtuales.net.
- Martella, M., Navarro, J. (2006). Proyecto Ñandú. Manejo de *Rhea americana* y *R. pennata* en Argentina. En M.L. Bolkovic, D. Ramadori (eds.). *Manejo de Fauna en Argentina: Programas de uso sustentable*, pp. 39-50. Dirección de Fauna Silvestre -Secretaría de Ambiente y Desarrollo Sustentable. Buenos Aires, Argentina:.
- May, R.M. (1973). *Complexity and Stability in Model Ecosystems*. Princeton: Princeton University Press.
- Mercogli, C. (1993). Observaciones ecológicas sobre el ñandú común (*Rhea americana* Rotschildi) en la reserva ecológica El Bagual, provincia de Formosa. Mar del Plata: Tesis de Licenciatura. Universidad Nacional de Mar del Plata.
- Milano, F., Alvarado, P., Cid, M., Yagueddú, C., Caselli, A. (1998). Uso de la vegetación por bovinos y ñandúes en dos ambientes de la Pampa Húmeda (Argentina). *Revista Argentina Producción Animal*, 18,136.
- Milano, F., Vidal, J.L. (2004). La cría extensiva de ñandúes y el pastoreo mixto con bovinos: un modelo productivo bajo normas ecológicas. 1º Congreso Latinoamericano Sobre Conservación y Cría Comercial de Ñandúes. www.congresosvirtuales.net.
- Milano, F., Vacarezza, G. (2005) ¿Cuánto dinero hace perder un ñandú silvestre en un campo con pastizales naturales? III Congreso Nacional de Manejo de Pastizales Naturales, Paraná.

Milner, J.M., Elston, D.A., Albon, S.D. (1999) Estimating the contributions of population density and climatic fluctuations to interannual variation in survival of Soay sheep. *Journal of Animal Ecology*. 68, 1235-1247.

Morris, W. F., Doak, D. F. (2002). *Quantitative conservation biology: theory and practice of population viability analysis*. Sinauer, Sunderland, Massachusetts.

Muñiz, F. (1885). El ñandú o avestruz pampeano. En *Vida y Escritos del Coronel Dr. Francisco Javier Muñiz*. (D.F. Sarmiento). F.Lajouane, Buenos Aires.

Murray, J.D. (1989). *Mathematical Biology*. Springer-Verlag. Berlin Heidelberg.

Myers, P., Master, L.L. (1983) Reproduction by *Peromyscus maniculatus*: size and compromise. *Journal of Mammalogy*, 64, 1-18.

Nagy, K.A. (1987). Field Metabolic rate and food requirement scaling in mammals and birds. *Ecology Ecological Monographs*. 57, 111-128

Nagy, K.A., Girard, I.A., Brown, T.K. (1999). Energetic of free-ranging mammals, reptiles and birds. *Annual Reviews of Nutrition*, 19, 247-277.

Nagy, K.A. (2001). Food requirements of wild animals: Predictive equations for free-living mammals, reptiles and birds. *Nutrition Abstracts and Reviews B*, 71, 21R-32R.

Nagy, K.A. (2005) Review: Field Metabolic Rate and Body Size. *The Journal of Experimental Biology*, 208, 1621-1625.

Newton, I. (1998). *Population limitation in birds*. Academic Press, London.

Odum, E. P. (1949). Weight variations in wintering White-throated Sparrows in relation to temperature and migration. *Wilson Bulletin*, 61, 3-14.

Ottoni, E.B. (2000). EthoLog 2.2 – a tool for the transcription and timing of behavior observation sessions. *Behavior Research Methods, Instruments, & Computers*, 32, 446-449.

Ono, K.A., Boness, D.J. (1996) Sexual dimorphism in sea lion pups: differential maternal investment, or sex-specific differences in energy allocation? *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 38, 31-41.

Oring, L. (1982). Avian mating systems. En D.S. Farner, J.R King, K.C Parkes (eds), *Avian Biology*. Vol. 6, 1-92. New York: Academic Press.

- Paoletti, G., Puig, S. (2007). Diet of the Lesser rhea (*Pterocnemia pennata*) and availability of food in the Andean Precordillera (Mendoza, Argentina). *Emu*, 107, 52-58.
- Penry, D. (1993). Digestive constraints on diet selection. En R.N. Hughes (Ed.), *Diet selection: an interdisciplinary approach to foraging behaviour*, pp. 32-55. Oxford: Blackwell Scientific Publication.
- Pereira, J., Quintana, R., Monge, S. (2003). Diets of plains vizcacha, greater rhea and cattle in Argentina. *Journal of Range Management*, 56, 13-20 .
- Press, W.H., Teukolsky, S.A., Vetterling, W.T., Flannery, B.P. (2007). Section 10.9. Quasi-Newton or Variable Metric Methods in Multidimensions. En *Numerical Recipes: The Art of Scientific Computing*, pp. 521-525. New York: Cambridge University Press.
- Prince, P.A., Ricketts, C., Thomas, G. (1981). Weight loss in incubating albatrosses and its implications for their energy and food requirements. *Condor*, 83, 238-242
- Pulliam, H., Caraco, T. (1984). Living in groups: is there an optimal group size? En J. Krebs, N. Davies (eds), *Behavioural Ecology: An Evolutionary Approach*, 122-147. 2nd ed. Oxford: Blackwell Science Publications.
- Rabinovich, J., Capurro, A., Folgarait, P., Kitzberger, T. (1987). Estado del conocimiento de 12 especies de la fauna silvestre de valor. pp. 6-7. En *Informe de la Federación Argentina de Comercialización e Industrialización de la Fauna*. Buenos Aires, Argentina.
- Rapoport, E.H. (1996). The flora of Buenos Aires: Low richness or mass extinction? *International Journal of Ecology and Environmental Sciences*, 22, 217-242
- Reboreda, J., Fernández, G. (1997). Sexual, seasonal and group size differences in the allocation of time between vigilance and feeding in the greater rhea, *Rhea americana*. *Ethology*, 103, 198-207.
- Reiss, M.J. (1989). *The Allometry of Growth and Reproduction*. Cambridge: Cambridge University Press.
- Ricklefs, R.E. (1974). Energetics of reproduction in birds En R.A. Paynter (Ed.) *Avian Energetics*. Nuttall Ornithological Club, Cambridge, Massachusetts, pp. 152-297.
- Ricklefs, R. (1996). Avian energetics, ecology, and evolution. En C.E. Carey, *Avian energetics and nutritional ecology*. New York.: Chapman & Hall.

- Sauer, E., Sauer, E. (1966). The behavior and ecology of the South African Ostrich. *Living Bird*, 5, 45-74.
- Sauer, J.R., Slade, N.A. (1987). Size-Based Demography of Vertebrates. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 18, 71-90
- Sarasqueta, D.V. (2004) Cría y reproducción de choiques en cautividad (*Rhea pennata*, syn. *Pterocnemia pennata*). 1º Congreso Latinoamericano Sobre Conservación y Cría Comercial de Ñandúes. www.congresosvirtuales.net.
- Shaffer, M. (1981). Minimum population size for species conservation. *BioScience*, 31, 131-134.
- Sibley, G. (1996). *Birds of the world*. Version 2.0. Thayer Birding Software. Cincinnati, Ohio.
- Sibley, G., Monroe Jr., B.L. (1990). *Distribution and Taxonomy of Birds of the World*. New Haven, CT: Yale University Press.
- Sibly, R.M., Hone, J. (2002) Population growth rate and its determinants: an overview. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 357, 1153-1170
- Sick, H. (1985). *Ornitologia brasileira, uma introdução*. 2 Vol. Brasília: Editora Universidade de Brasília.
- Sih, A. (1993). Effects of ecological interactions on forager diets: competition, predation risk, parasitism and prey behaviour. En R.N. Hughes (Ed.), *Diet selection: an interdisciplinary approach to foraging behaviour*, pp. 182-211 Oxford: Blackwell Scientific Publications
- Sinclair, A. (1989). Population regulation in animals. En J.M. Cherrett (Ed.), *Ecological concepts: the contribution of ecology to an understanding of the natural world*. Oxford: Blackwell Scientific Publications.
- Somlo, R.J., Bonvissuto, G.L., Sbriller, A. (1994). La influencia de la condición del pastizal sobre la dieta estacional de los herbívoros y el pastoreo múltiple en Sierras y Mesetas Occidentales de Patagonia. *Revista Argentina de Producción Animal*, 14, 187-207.
- Soriano, A., León, R.J.C., Sala, O.E., Lavado, R.S., Deregibus, V.A., Cauhepe, M.A., Scaglia, O.A., Velásquez, C.A., Lemcoff, J.H. (1991). *Rio de la Plata Grasslands*. En: R.T.

- Coupland (Ed.). Ecosystems of the World: 8A. Natural Grasslands, pp. 367–407. Londres: Elsevier.
- Speakman, J.R (2005) Review: Body size, energy metabolism and lifespan. *The Journal of Experimental Biology*, 208, 1717-1730.
- Stewart, J. (1994). Ratites. En B. Ritchie, G. Harrison, L. Harrison, *Avian Medicine: Principles and Applications*, pp. 1284-1326. Lake Worth, Florida: Wingers.
- Taborsky, M., Brugger, C. (1994). The functional significance of shared incubation. *Journal für Ornithologie*, 135,273.
- Taylor, C.R., Dmpel, R., Fedak, M., Schmidt-Nielsen, K., (1971). Energetic cost of running and heat balance in a large bird, the rhea. *American Journal of Physiology*, 221, 597-601.
- Tieleman, B.I., Williams, J.B., (2000). The adjustment of avian metabolic rates and water fluxes to desert environments. *Physiological and Biochemical Zoology*, 73, 461-479
- Turchin, P. (1999). Population regulation: a synthetic view. *Oikos*, 84, 153-159.
- Vacarezza, G., Cid, M., Milano, F. (2001 a). Late winter dietary overlap among Greater Rheas and domestic herbivores on the Argentinean Flooding Pampa. XIX International Grassland Congress, Sao Pedro-Sao Paulo, Brazil, pp. 830-831.
- Vacarezza, G., Cid M., Milano, F. (2001 b) Solapamiento y principales fuentes de variación de las dietas de ñandúes, bovinos y ovinos en la Pampa Deprimida bonaerense. 1er Encuentro (Argentina -Chile) Binacional de Ecología. Bariloche, p. 234.
- Vacarezza, G. (2002). Uso de la vegetación por el ñandú (*Rhea americana*) y su relación con herbívoros domésticos en la Depresión del Salado. Tesis de Maestría en Investigación Biológica Aplicada, Facultad de Agronomía, Universidad Nacional del Centro.
- Van Tyne, J., Berger, A. (1959). *Fundamentals of ornithology*. New York: John Wiley & Sons.
- Vignolo, P.E., Martella, M.B., Navarro, J.L., Maceira, N.O., Demaria M.R. (2001). Preferencia alimentaria y tasa de crecimiento en pichones de ñandú moro (*Rhea americana*). *Revista Argentina de Producción Animal*, 21, 9-16.

- Vignolo, P.E. (2005). Análisis comparativo costo-efectividad de dos sistemas de cría del ñandú (Rhea americana) diseñado para la introducción de ejemplares en la vida silvestre. Tesis de Maestría en Gestión Ambiental Agropecuaria, Facultad de Agronomía y Veterinaria, Universidad Nacional de Río IV.
- Walsberg, G.E. (1983). Avian ecological energetics. En D. S. Farner, J. R. King (eds.), *Avian Biology*. Academic Press, New York, pp. 161–220.
- Waller, T. (1991). Breve reseña del comercio argentino de Ñandú (*Rhea americana albescens* – Arribalzaga y Holmber, 1978): pasado, presente y futuro. *Revista Alerta*, 2, 8-10.
- Wiens, J.A., Innis, G.S. (1974). Estimation of energy flow in bird communities: a population bioenergetics model. *Ecology*, 55,730-746
- Williams, J.B., Siegfried, W.R., Milton, S.J., Adams, N.J., Deam, W.R.J., Du Plessis, M.A., Jackson, S. (1993). Field Metabolism, Water Requirements, and Foraging Behavior of Wild Ostriches in the Namib. *Ecology*, 74, 390-404.
- Williams, J.B. (1996). Energetics of avian incubation. En: C. Carey (Ed.). *Avian energetics and nutritional ecology*, pp. 375-415 New York: Chapman & Hall.
- Wiseman, A.J. (1975) Changes in body weight of American Goldfinches. *Wilson Bulletin*, 87, 390-411.
- Withers, P.C. (1983). Energy, water and solute balance of the Ostrich, Struthio camelus. *Physiological Zoology*, 56, 568-579.
- Yagueddú, C., Viviani Rossi, E. (1985). Composición botánica de la dieta del ñandú (*Rhea americana albescens*) en un pastizal de la pampa deprimida bonaerense. *Revista Argentina Producción Animal*, 5 , 51.

Anexo I

Monitoreo de poblaciones silvestres

A.1 Introducción

Los pastizales han sido los hábitats que más han sufrido transformaciones en todo el mundo. Éstos se han convertido en agroecosistemas que dieron origen a hábitats aislados incapaces de sostener la misma cantidad de especies que sostenían en su estadio original (Bolger et al., 1997). Tanto las aves como los mamíferos son muy sensibles a las transformaciones que el hombre produce en los agroecosistemas y responden a ellas en distintas escalas (Delattre et al., 1998).

Los pastizales proporcionan una serie de servicios ambientales que han sido generalmente subvaluados debido, en parte, a que dichos servicios no se comercializan en mercados formales ni envían señales acerca de los cambios que se puedan estar produciendo en la cantidad y, por sobre todo, en la calidad de sus suministros (Bilenca y Miñarro, 2004).

Los primeros cambios de los pastizales pampeanos fueron descriptos por viajeros durante la colonización española y portuguesa. Darwin, en su diario de viaje que realizó por estas tierras en 1833 a bordo del Beagle señalaba que "... pocos lugares han sufrido cambios tan marcados, desde el año 1535, cuando los primeros colonizadores de La Pampa desembarcaron con setenta y dos caballos y yeguas. Las incontables manadas de caballos, vacas y ovejas no sólo han alterado el aspecto general de la vegetación, sino que casi han hecho desaparecer al guanaco, al venado y al ñandú".

Hacia mediados del siglo XIX, con la llegada de los inmigrantes europeos, se inició una nueva serie de transformaciones en el uso y manejo del suelo y en la estructura y dinámica del paisaje regional. Durante este período tuvo lugar en Argentina lo que se dio a conocer como la "pampa agrícola cerealera" (Ghersa et al., 1998; Ghersa y León, 2001). Los cultivos más frecuentes eran el maíz, el trigo y el lino. Los alfalfares eran implantados una vez concluido el ciclo agrícola. Luego alrededor de 1970, la introducción de la soja marca un cambio en los modelos de uso agropecuario

caracterizado por la disminución de la actividad ganadera en detrimento del doble cultivo trigo-soja (Hall et al., 1992; Ghersa et al., 1998; Begenesic, 2002; Bilenca y Miñarro, 2004).

Algunos autores han remarcado la relativa pobreza que presenta la flora pampeana, y en particular la provincia de Buenos Aires, al compararla con la riqueza florística que se aprecia en otras áreas de clima templado de las mismas dimensiones. Según Rapaport (1996) éste puede ser el resultado de la invasión masiva de ganado doméstico entre los siglos XVI y XIX y de la invasión de plantas exóticas asociadas a éste proceso. Por otra parte Sarmiento (1996, citado en Bilenca y Miñarro 2004) señala que las características ecológicas del pastizal pampeano actual son el resultado de la interacción de una serie de procesos que incluyen cortas fases de sequía o de inundación, suelos ricos y próximos a la neutralidad, herbivoría y propagación de incendios.

Dentro de la ecoregión de los pastizales pampeanos, la Pampa Deprimida es un área de nueve millones de hectáreas con suelos limitantes para la agricultura por lo que un 75% está ocupada por pastizales naturales y, por tanto, dedicada a la ganadería de cría (producción de terneros) (Fernández Grecco, 1995). Los establecimientos ganaderos más avanzados implementan un manejo del pastizal natural con subdivisiones de potreros según comunidades vegetales, rotaciones, descansos, fertilización y siembra de pasturas, lo que implica gastos energéticos y, por ende, cierta dependencia de insumos (combustible, fertilizantes). A esto se suma el impacto sobre la biodiversidad y estabilidad del sistema que generan el pastoreo, las plantas exóticas y los agroquímicos (Cahuepé et al., 1982). Aún así, con un adecuado conocimiento del pastizal como del sistema productivo ganadero se puede aumentar la producción ganadera conservando la riqueza del pastizal (Cahuepé e Hidalgo, 2005), con lo cual la conservación del pastizal y la ganadería, en ciertos aspectos, van en la misma dirección. Así lo demuestra el hecho de que un porcentaje importante de la región está cubierta de especies de dicotiledóneas exóticas que, no siendo consumidas por el ganado vacuno, son consideradas malezas (Fernández Grecco, 1995).

El paisaje es modificado en forma continua. Generalmente éste es fragmentado, lo cual incide tanto en el comportamiento individual de sus habitantes como en la

dinámica de sus poblaciones (Hanski, 1999; Hanski y Gilpin, 1997). Por lo tanto, entender el comportamiento individual y la dinámica poblacional de las especies que son afectadas es imprescindible para desarrollar estrategias de manejo y monitoreo.

El monitoreo es la herramienta apropiada para evaluar el resultado del manejo, debido a que éste puede entonces ser empleado para implementar acciones futuras (Field et al., 2005, 2007). Lamentablemente, para muchas especies, sus dinámicas poblacionales no están bien estudiadas, y se carece de programas de monitoreo.

El ñandú, *Rhea americana*, está incluido por IUCN (2011) entre las especies amenazadas. En esta categoría se agrupan las especies susceptibles a pasar a la situación de especies en peligro de extinción, ya sea por exceso de caza, por destrucción de su hábitat o por otros factores. Por consiguiente, es necesario establecer acciones de manejo a fin de poder preservar la especie, pero para esto es necesario conocer básicamente el tamaño de las poblaciones que actualmente existen en la región, su dinámica y el contexto en el que se encuentran.

En este Anexo se describe la situación de cuatro poblaciones de ñandú que habitan la Pampa Deprimida.

A.2 Sitio de estudio

Entre mayo de 2006 y mayo del 2009 se estudiaron las poblaciones de ñandú en los Establecimientos La Limpia-La Porteña, Purtales, La Dormida y La Dorita. Los dos primeros están situados en la localidad de Ayacucho (37°09'S, 58°29'O) y los otros dos en la de Rauch (36°46'S, 49°06'O), ambas en la Provincia de Buenos Aires.

Los sitios de estudio se encuentran en la denominada Pampa Inundable, de la cual forma parte la cuenca del Río Salado. Éste recorre un área plana, formando lagunas y bañados. Debido a la falta de pendiente muchos afluentes llegan a él sólo en épocas de grandes crecientes, produciendo inundaciones. En la zona de Ayacucho y de Rauch las causas de inundaciones se deben a varios factores, pero fundamentalmente a la baja altitud que poseen –entre los 30 y 90 metros sobre el nivel del mar- y a la escasa pendiente, a lo que se le suma la cercanía al Sistema de Tandilia que actúa como un importante centro de dispersión de aguas pluviales hacia el Río de la Plata y el

Atlántico. Además, el diseño de la red vial, frecuentemente en dirección transversal al del flujo del agua, provoca la formación de grandes diques de contención y esto en algunos lugares se agudiza debido a que las vías del ferrocarril se encuentran en paralelo con las rutas impidiendo el escurrimiento (Giusepucci, 2009).

El clima en la zona de Ayacucho y de Rauch es templado y húmedo con una temperatura media anual de 15.4°C, siendo la máxima media de 22°C y la mínima media de 8°C. La región presenta dos estaciones de lluvias bien definidas, otoño y primavera, en las que se concentra la mayor parte de la lluvia anual que se registra en la zona, siendo la media anual de 1.028 mm. Durante el invierno esta región se encuentra azotada por las masas de aire de origen antártico que producen repentinos y acentuados cambios de tiempo. De esa procedencia son los vientos Pampero y Sudestada que son los que se registran en la zona. El Pampero consiste en un avance de aire frío a través de la estepa y la pampa, con rumbo SO a NE, que desplaza y levanta masas de aire caliente, originando lluvias en su frente avanzado y una brusca caída termométrica. El llamado Sudestada se desplaza inicialmente en el mismo rumbo que el Pampero, pero a través del Atlántico Sur, y culmina finalmente, sobre la cuenca fluvial del Plata, donde se localiza un centro ciclónico (Giusepucci, 2009).

Los suelos en la zona de estudio son del tipo alfisoles. Se caracterizan por ser suelos minerales usualmente húmedos, con problemas de drenaje, y cuyo contenido de materia orgánica es de mediano a bajo. Son suelos que presentan ciertas limitaciones, como por ejemplo, alta susceptibilidad a la erosión hídrica, permeabilidad muy lenta, exceso de humedad y escasa profundidad de suelo útil.

La vegetación no es homogénea sino que varía en relación a las características de los suelos. En las lomas y medias lomas donde los suelos son arcillosos-arenoso y ligeramente ácidos la vegetación es una pseudoestepa de gramíneas cespitosas entre las que crecen especies no graminiformes. Las especies dominantes son *Bothriochloa laguroides*, *Piptochaetium montevidense*, *Stipa neesiana*, *Aristida murina* y *Stipa papposa*. En menor medida se observan *Paspalum dilatatum*, *Piptochaetium bicolor*, *Briza brizoides*, *Melica brasiliana*, *Stipa charruana* y *Stipa philippii*. Principalmente en primavera, las hierbas bajas o rastreras que aparecen entre las matas de gramíneas son *Berroa gnaphalioides*, *Chevreulia sarmentosa*, *Hypochoeris megapotamica*,

Hypochoeris grisebachii, *Phyla canescens*, *Adesmia bicolor*, *Tragia geranifolia*, *Alophia amoena*, *Oxalis mallobolba*, entre otras. Además hay especies introducidas como por ejemplo, *Medicago polymorpha*, *Medicago minima*, *Carduus acanthoides*, *Carthamus lanatus*, *Cynara cardunculus*, *Avena barbata* entre otras.

La vegetación de los suelos inundables con largos períodos de sequías está compuesta principalmente de *Eryngium eburneum* que es acompañada por *Eryngium serra*, *Senecio brasiliensis*, *Apium leptophyllum*, *Pluchea sagittalis* entre otras. Mientras que en suelos bajos e inundados, durante la estación lluviosa predomina *Solanum malacoxylum* que suele encontrarse con *Glyceria fluitans*, *Chaetotropis elongata*, *Phalaris angusta*, *Juncus microcephalus* y *Eleocharis macrostachya*.

En las zonas bajas salobres, con suelo arcilloso, pobre y con sales solubles abundantes se observan praderas de pasto salado que se componen principalmente de las gramíneas *Distichlis spicata* y *Distichlis scoparias*. Las especies dominantes son acompañadas por dicotiledóneas rastreras como *Sida leprosa*, *Phyla canescens*, *Polygonum camporum*, *Sisyrinchium platense*, *Atriplex montevidensis* y varias especies de *Spergularia*. Algunas especies adventicias como *Lolium multiflorum* se ha aclimatado a estos suelos.

En las zonas donde el suelo es bajo y húmedo no salobres la especie dominante es *Paspalum quadrifarium* (paja colorada). Entre ellas crecen especies como *Phalaris angusta*, *Melica brasiliana*, *Phyla canescens*, *Stipa philippii*, *Lolium multiflorum*, *Briza minor*, *Bromus hordaceus*, *Phyla canescens*.

Los campos de esta zona son principalmente ganaderos donde también se hace cría de ovinos, equinos y muy poca agricultura debido a las características del suelo. La estancia La Dormida tiene una extensión de 7000 ha que al inicio del estudio estaban en su totalidad dedicadas a la ganadería y cuya población de ñandúes era aproximadamente de 300 individuos. Esta estancia tiene varios potreros con pajonales de paja colorada, sitios muy aptos para la nidificación de los ñandúes debido a que en ellos los nidos permanecen ocultos (Herrera et al., 2004; Bellis et al., 2004). Las estancias La Limpia y La Porteña que por encontrarse una al lado de la otra, en este trabajo se considera como un único sitio, tiene una superficie total de 7800 ha. Su principal actividad es la cría de bovinos haciendo muy poca agricultura, la cual está

principalmente relacionada al cultivo de cebada. La población de ñandúes al inicio del estudio fue de aproximadamente 600 animales. El establecimiento Purtales consta de 1300 ha de las cuales 140 ha estuvieron dedicadas durante todo el estudio al cultivo intercalando soja con maíz. Al inicio del estudio, el resto del campo estaba dedicado a la cría de ganado bovino y en menor escala ovino, y en ese momento la población de ñandúes era de 260 animales. La Dorita consta de 1700 ha de las cuales alrededor de 100 ha son sembradas cada año ya sea con soja, sorgo o maíz. El resto del campo es utilizado para hacer ganadería y la población de ñandúes al inicio del estudio fue de 80 animales.

En ninguno de estos establecimientos se hace uso del ñandú como recurso económico.

A.3 Metodología

Durante el período 2006-2009 se realizaron uno o dos censos al año en cada uno de los establecimientos a fin de monitorear las poblaciones.

Los relevamientos se realizaron desde un vehículo recorriendo los campos en forma sistemática. En algunos casos la presencia del vehículo ocasionaba corridas que provocaban la unificación de varios grupos. En cada censo se contabilizó la cantidad total de animales avistados, diferenciando entre sexo y entre juveniles y adultos, cuando fue posible, y se registró la conformación de los grupos.

En 15 de los censos realizados se registró la utilización de los potreros por los ñandúes, el ganado y/o ambos.

Además de los datos relacionados a las poblaciones de ñandú, en cada establecimiento se registró si se presentaban cambios en el uso de la tierra y si se observaba algún cambio de actitud de parte de los encargados y/o propietarios en relación a la presencia del ñandú en su campo.

A.4 Resultados

En la mayoría de los casos se encontró una mayor densidad en los censos realizados luego de la época reproductiva cuando se observaron machos con charos. En

los censos realizados al inicio de la época reproductiva, septiembre-octubre, se visualizaron harenes constituidos en su mayoría por 4 o 6 hembras y un macho, machos solitarios y grupos constituidos principalmente por juveniles. En la Figura A.1 se muestra la densidad poblacional en cada uno de los sitios censados durante el período de estudio.

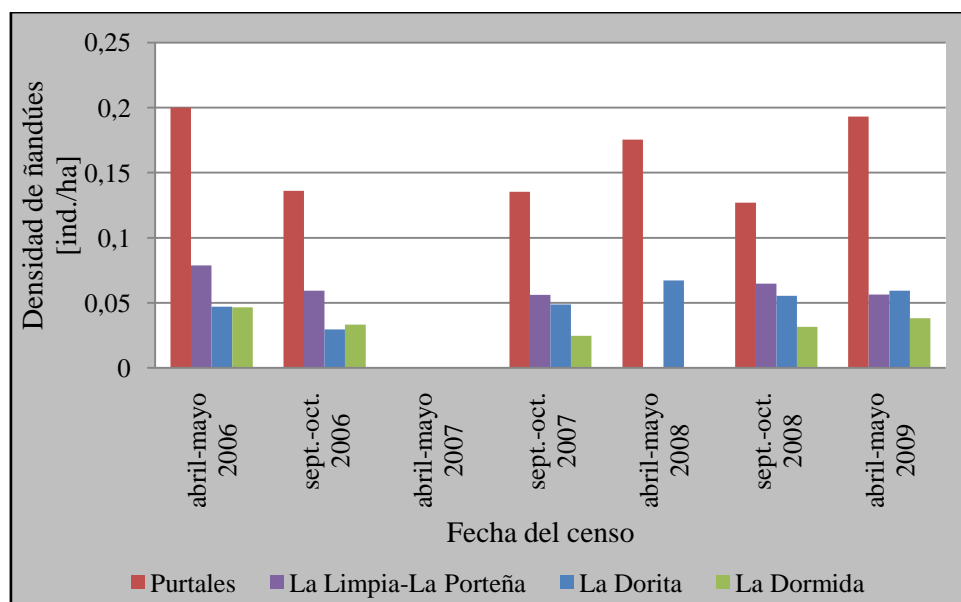


Figura A.1: Densidad poblacional en los cuatro establecimientos durante el periodo 2006-2009.

El establecimiento Purtales es el que presentó una mayor densidad durante todo el estudio. Es importante mencionar que a pesar de haber incrementado la agricultura, sembrando trigo-soja en uno de los potreros en los últimos años, la densidad se mantuvo relativamente constante, especialmente si se comparan los resultados de los censos de septiembre-octubre.

En las estancias La Limpia-La Porteña se observó una estabilidad en la densidad también cuando se compararon los censos de septiembre-octubre. Durante el período de septiembre-octubre 2008 y abril-mayo 2009 se observó una pequeña reducción en la densidad de ñandúes en este establecimiento, posiblemente asociado con el incremento de la agricultura. El encargado mencionó que estaban ahuyentando a los ñandúes de los potreros cultivados para evitar que se comieran los sembrados.

En La Dorita se observó un pequeño crecimiento de la población de ñandúes cuando se compara la densidad de los censos de septiembre-octubre de los distintos años. En cambio, en La Dormida se registró una reducción en la densidad en septiembre-octubre 2007, aunque al año siguiente la densidad volvió a ser similar a la del 2006.

En todos los casos, excepto en La Dormida durante el último año, los censos post-reproductivos registran más individuos que los de septiembre-octubre. Esto puede deberse fundamentalmente a que en el censo post-reproductivo se cuentan los individuos reclutados el año anterior. Una parte de estos individuos no sobrevivirán hasta el siguiente censo de septiembre-octubre (Fernández y Reboreda, 2003).

En todas las poblaciones monitoreadas se observa una relativa estabilidad cuando se comparan las densidades de los censos de septiembre-octubre, censo en el que ya todos los individuos han sobrevivido a más de los 8 meses de vida, período a partir del cual la supervivencia no es crítica.

A.5 Discusión

A partir de los censos hemos analizado el comportamiento de cuatro poblaciones silvestres. Se observó que las poblaciones se encuentran en cierto equilibrio al comparar las densidades de septiembre-octubre aunque existen diferencias con los censos de abril-mayo, momento en que las densidades podrían estar muy afectadas por los charos que posiblemente no sobreviven al invierno (Fernández y Reboreda, 2003).

Es importante mencionar que si bien en los sitios estudiados no se utiliza el ñandú como un recurso económico, las poblaciones sufren de la caza furtiva. Aún cuando durante el período de estudio en ninguno de los establecimientos se dieron matanzas masivas, los encargados o dueños nos comentaron sobre la problemática de los cazadores que ingresan ilegalmente a los campos.

El hecho que las densidades se mantengan relativamente constantes, a pesar que el éxito reproductivo es apenas de alrededor del 5%, es interesante desde el punto de vista de la conservación. Sin embargo, esta información no es suficiente para garantizar que estas poblaciones no tengan riesgo de extinción, dado que existe una serie de

factores estocásticos, no previsibles, que pueden afectar la dinámica de las poblaciones. Estos factores pueden, inicialmente, ser clasificados como demográficos, haciendo referencia a procesos intrínsecos, o ambientales, como por ejemplo, cambios en el hábitat o el clima (May, 1973). Posteriormente, Shaffer (1981) adicionó los factores genéticos, los cuales hacen referencia a cambios aleatorios en las frecuencias de alelos debido al flujo genético, efectos fallidos, o endogamia. La herramienta adecuada para cuantificar el riesgo de extinción sería el análisis de viabilidad poblacional (PVA) para el cual se requiere o bien, largas series de datos de censos, o información muy detallada en relación a la tasas de supervivencia y reproducción a fin de mediante simulaciones analizar el efecto de diferentes procesos estocásticos en función de cómo éstos afectan las tasas anteriormente mencionadas (Morris y Doak, 2002).

Finalmente, la baja competencia por el alimento que existe entre el ñandú y el ganado, y la buena convivencia que muestran al compartir potreros donde los ñandúes se observan en medio del ganado, permite inferir que la reintroducción de la especie en campos donde ha desaparecido podría ser posible. Para esto, es necesario conocer cuál sería el número mínimo de individuos necesarios para que la población sea viable y analizar diferentes alternativas de manejo para incrementar el éxito reproductivo al menos durante los primeros años, además de garantizar un control efectivo de la caza furtiva.