

Tesis Doctoral

Inversión parental en el Pingüino de Magallanes (*Spheniscus magellanicus*): asincronía de eclosión, causas próximas y últimas

Barrionuevo, Melina

2015-06-25

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:

Barrionuevo, Melina. (2015-06-25). Inversión parental en el Pingüino de Magallanes (*Spheniscus magellanicus*): asincronía de eclosión, causas próximas y últimas. Facultad de Ciencias Exactas y Naturales. Universidad de Buenos Aires.

Cita tipo Chicago:

Barrionuevo, Melina. "Inversión parental en el Pingüino de Magallanes (*Spheniscus magellanicus*): asincronía de eclosión, causas próximas y últimas". Facultad de Ciencias Exactas y Naturales. Universidad de Buenos Aires. 2015-06-25.

EXACTAS UBA

Facultad de Ciencias Exactas y Naturales



UBA

Universidad de Buenos Aires



UNIVERSIDAD DE BUENOS AIRES
FACULTAD DE CIENCIAS EXACTAS Y NATURALES

Departamento de Ecología, Genética y Evolución

Inversión parental en el Pingüino de Magallanes (*Spheniscus magellanicus*): asincronía de eclosión, causas próximas y últimas

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

Lic. Melina Barrionuevo

Director de Tesis: Dr. Esteban Frere

Consejero de estudios: Dr. Juan Carlos Reboreda

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

Buenos Aires, 2015

Inversión parental en el Pingüino de Magallanes (*Spheniscus magellanicus*): asincronía de eclosión, causas próximas y últimas

RESUMEN—Durante los años 2010 a 2013 se estudió la biología reproductiva del Pingüino de Magallanes (*Spheniscus magellanicus*) que se reproduce en la Isla Quiroga, Santa Cruz, Argentina (47°45´S, 65°53´W). Investigando la inversión parental que realizan los padres en los huevos de una misma nidada, y las consecuencias que esa inversión y otras variables provocan en el crecimiento y mortalidad de los pichones. Además, se investigó la asincronía de eclosión mediante tres aproximaciones diferentes: a) cómo se establece; b) las consecuencias que genera en el crecimiento y la mortalidad de los pichones; y c) el valor adaptativo de la asincronía, poniendo a prueba la “Hipótesis de Reducción de Nidada” a través de manipulaciones de la asincronía de eclosión. Se encontró que las hembras en mejor condición física pusieron segundos huevos más grandes que primeros, y que en el año “bueno” el tamaño de la yema de los segundos huevos fue más grande que la de los primeros. La condición física de los machos determinó la cantidad de pichones criados y el crecimiento del pichón en nidadas con un pichón independizado. Además, el crecimiento también se relacionó con el volumen del huevo y en nidadas tardías los pichones crecieron más rápido cuando los padres fueron de mejor condición. La yema y el año influyeron en la supervivencia, en el año “malo” los segundos pichones murieron más. El grado de asincronía de eclosión dependió de la temperatura del primer huevo durante la puesta, de la diferencia de temperatura entre los segundos y primeros huevos a lo largo de la incubación y del tamaño inicial del parche de incubación. A pesar de no tener un rol en los nidos controles, la asincronía de eclosión en los nidos manipulados afectó el peso y la supervivencia de los pichones en función de su orden de eclosión y el año de estudio. En las nidadas asincrónicas durante el año “malo”, los segundos pichones murieron en mayor proporción que los primeros. En este año, los pichones de las nidadas asincrónicas murieron antes y pesaron más a la independencia que los pichones de las nidadas sincrónicas. Si bien estos son indicios a favor de la “Hipótesis de Reducción de Nidada” en esta especie, no se puede aseverar que así sea debido a que los segundos pichones de nidadas asincrónicas no murieron más en proporción que los segundos de nidadas sincrónicas. La asincronía de eclosión pareciera ser el resultado de una limitación fisiológica a nivel del parche de incubación que provoca un retraso en el comienzo de la incubación y que su efecto sobre los pichones tendría importancia durante años “malos”.

PALABRAS CLAVES—Asincronía de eclosión, crecimiento de pichones, incubación, inversión parental, Pingüino de Magallanes, reproducción, *Spheniscus magellanicus*, temperatura de los huevos.

Parental investment in Magellanic Penguin (*Spheniscus magellanicus*): hatching asynchrony, proximate and ultimate causes

ABSTRACT— During the years 2010-2013, we studied the breeding biology of Magellanic Penguin (*Spheniscus magellanicus*) at Quiroga Island, Santa Cruz, Argentina (47 ° 45'S, 65 ° 53'W). We investigated parental investment between and within clutches of eggs, and the consequences of that investment and other variables in nestling growth and survival. In addition, we explore hatching asynchrony through three different approaches: a) the mechanisms through which it is established; b) the consequences it has on the growth and mortality of chicks; c) the adaptive significance of asynchrony, by testing the "Brood Reduction Hypothesis" through a manipulation of the hatching asynchrony. We found that females in better body condition laid larger second eggs than females in bad body condition and in the "good" year second laid eggs had larger yolk areas than first eggs. The body condition of males determinates the number of nestlings that fledge per nest, and, in those nests where only one chick fledge, the growth of nestlings. Moreover, nestling growth was also associated with egg volume and late-breeders had nestlings that grew faster when parents were in better condition. Yolk and year influenced nestling survival, in the "poor" year second nestlings died more often than first. Hatching asynchrony depended on the egg temperature during the laying period, on the temperature difference between the second and first eggs along the incubation period, and on brood patch area. Although hatching asynchrony did not influence nestling performance in control nests, it do affected the weight and survival of chicks in manipulated nests, according to their hatching order and the study year. In those nests, hatching asynchrony was manipulated and forced. In asynchronous clutches during the "poor" year, the second chick died more often than the first. This year, the chicks died before in asynchronous clutches and nestlings weight at fledging was heavier than in synchronous clutches. While these are evidence in favor of the "Brood Reduction Hypothesis", it is not totally fulfill because the second nestling of asynchronous clutches did not die more often or weight less at fledging than the second nestling of synchronous clutches. Hatching asynchrony seems to be the result of a physiological constraint of the brood patch that causes a delay in the onset of incubation and would affect the nestlings mostly in "bad" years.

KEY WORDS— breeding biology, egg temperature, hatching asynchrony, incubation, Magellanic Penguin, nestling growth, parental investment, *Spheniscus magellanicus*.

AGRADECIMIENTOS

Quiero agradecer a todos los que me ayudaron y apoyaron en la realización de mi tesis de doctorado:

A Esteban Frere, mi director de tesis, que confió en mí para llevar adelante esta tesis. Me permitió trabajar con independencia pero siempre predispuesto a ayudarme en todo lo que necesité, facilitándome los recursos, la logística del trabajo de campo, corrigiendo en tiempo record mis mails y hasta haciendo de apoyo psicológico. Por entenderme aunque me es tan difícil expresarme. Por contagiarme la pasión por la Patagonia verdadera (la rebelde) y por el pequeño pájaro bobo.

A la Fundación Temaiken por confiarnos sus valiosos colaboradores sin los cuales nada hubiese sido posible. Su paciencia, conocimientos, ganas de aprender y predisposición, a pesar de las condiciones de trabajo y los vientos, hicieron mi trabajo más fácil. Pablito, Isma, Cris, Guillermo, Martin y Adrian gracias totales. Carina Righi gracias por confiar en este proyecto.

A la Universidad Nacional de la Patagonia Austral por los fondos y el amplio espacio que tienen en el Centro de Investigaciones de Puerto Deseado con todas las facilidades que se necesitan para trabajar. A Wildlife Conservation Society, por los fondos otorgados a Esteban Frere que permitieron financiar este estudio y al CONICET por la beca doctoral que me permitió llevar adelante este estudio

A Marcos Oliva Day, Malala y a los chicos de la Fundación Conociendo Nuestra Casa, por la compañía en el campo, por estar siempre al pie del cañón colaborando y lo más importante por enseñarme que *"No se puede querer ni cuidar aquello que no se conoce"*.

A Javier y Ricardo de Darwin Expediciones y a Annick por su ayuda en el campo cada vez que fue necesario. Memorables rescates con mal clima!

A los investigadores del Centro de Investigaciones de Puerto Deseado: Alejandro, Ana y Titina, y a vos Diego gracias por ser mi compañero de oficina (la pasamos bien!) y estar siempre para dar una mano.

A la Universidad de Buenos Aires, y a todos los ciudadanos que permiten que se financie, por su educación de excelencia y gratuita.

A Gustavo Fernández, Andrea Raya Rey y Valentina Ferretti por tomarse el tiempo y la paciencia de leer mi tesis.

A mi familia: Pau, Mamá, Papá, Abu, hermanos y sobrinos, simplemente por seguirme hasta el fin del mundo y permitirme ser libre. Pau, gracias por ser mi compañero de

rutas. Mamá, Abu, mujeres fuertes, ejemplos de mi vida. A mis amigos del alma, aquellos del jardín y de la facultad, por seguir juntos a la par a pesar de las distancias. A Flor por mostrarme cuan bella es la biología reproductiva. A mi hijo por complicarme la vida de la manera más hermosa que jamás pude imaginar.

Puerto Deseado, como siempre acertadas palabras de Darwin: "No creo haber visto jamás un lugar más alejado del resto del mundo que esta grieta de rocas en medio de la inmensa llanura". No todos los ojos saben apreciar tu cielo infinito, tus atardeceres mágicos y tu oasis: la Ría.

Pingüinitos queridos, como dijo Neruda: "...del océano en desorden, immaculado pasajero, emerge de luto nevado... aquel pájaro religioso no necesitaba volar, no necesitaba cantar, y aunque su forma era visible sangraba sal su alma salvaje..."



A Pablo y a nuestro primer pichón, Felipe



ÍNDICE

Introducción General

1.1-Marco Teórico	1
1.2-Sitio de estudio	4
1.3-Especie de estudio	5
1.4-Metodología	10
1.4.A-Trabajo de campo	10
1.4.B-Consideraciones estadísticas	14
1.5-Objetivos	15
1.6-Organización de la tesis	16

Capítulo 2

Inversión parental en el Pingüino de Magallanes

2.1-Resumen	18
2.2-Introducción	19
2.3-Objetivos	23
2.4-Metodología y análisis estadísticos	24
2.4.A-Metodología	24
2.3.B-Análisis estadísticos	26
2.5-Resultados	26
2.5.A-Éxito de eclosión.....	26
2.5.B-Variación en el volumen de los huevos y el área de la yema	27
2.5.C-VARIABLES que afectan el volumen del huevo y el área de la yema	27
2.6-Discusión	31

Capítulo 3

Incubación de los huevos del Pingüino de Magallanes: temperaturas durante la puesta, trayectoria de las temperaturas de incubación, sus causas y anomalías

3.1-Resumen	36
3.2-Introducción	37
3.3-Objetivos	40
3.4-Metodología	40

3.4.A-Registro de la temperatura de los huevos	40
3.4.B-Causas de la trayectoria de las temperaturas de incubación	42
3.4.B.i-Experimento de la incubación completa	43
3.4.B.ii-Medición del parche de incubación	44
3.4.B.iii-Posturas de los adultos durante la incubación	46
3.5-Análisis estadísticos	46
3.6-Resultados	47
3.6.A-Validación de la metodología	47
3.6.B-Período de incubación: duración y factores que lo afectan.....	48
3.6.C-Período de incubación: temperaturas de los huevos y temperaturas anómalas.....	49
3.6.D-Detalles del intervalo de puesta: temperaturas de los huevos y patrones	54
3.6.E-Causas de la trayectoria de las temperaturas de incubación	56
3.6.E.i-Experimento de la incubación completa	56
3.6.E.ii-VARIABLES que afectan la temperatura de incubación	58
3.6.E.iii-Posturas de los adultos durante la incubación.....	60
3.7-Discusión	61
3.7.A-Período de incubación: duración, temperaturas de los huevos y anomalías	62
3.7.B-Detalles del intervalo de puesta: temperaturas de los huevos y patrones	64
3.7.C-Causas de la trayectoria de las temperaturas de incubación	65

Capítulo 4

Parche de incubación en el Pingüino de Magallanes

4.1-Resumen	69
4.2-Introducción	70
4.3-Objetivos	73
4.4-Metodología y análisis estadísticos	74
4.4.A-Metodología	74
4.4.B-Análisis estadísticos	74
4.5-Resultados	76
4.6-Discusión	85

Capítulo 5

Factores que afectan el crecimiento de los pichones de Pingüino de Magallanes

5.1-Resumen	90
5.2-Introducción	91
5.3-Objetivos	94
5.4-Metodología y análisis estadísticos	95
5.4.A-Metodología	95
5.4.B-Análisis estadísticos	95
5.5-Resultados	100
5.5.A-Asincronía de eclosión	100
5.5.B-VARIABLES QUE AFECTAN EL PESO Y TAMAÑO DEL PICHÓN EN EL DÍA DE ECLOSIÓN	101
5.5.C-Curvas de crecimiento de los pichones	105
5.5.D-VARIABLES QUE AFECTAN EL CRECIMIENTO DE LOS PICHONES	107
5.5.D.i-Nidadas con un vs. nidadas con dos pichones independizados	107
5.5.D.ii-Crecimiento de los pichones provenientes de nidadas con un pichón independizado	108
5.5.D.iii-Crecimiento de los pichones provenientes de nidadas con dos pichones independizados	109
5.5.D.iv-Análisis incluyendo pichones no independizados	112
5.5.E-Éxito de eclosión	113
5.5.F-Supervivencia de los pichones	113
5.5.G-VARIABLES QUE AFECTAN LA SUPERVIVENCIA DE LOS PICHONES	115
5.5.H-Efecto de la yema en el crecimiento y supervivencia de los pichones	117
5.6-Discusión	120

Capítulo 6

Factores que afectan la asincronía de eclosión en el Pingüino de Magallanes

6.1-Resumen	127
6.2-Introducción	128
6.3-Objetivos	129
6.4-Metodología y análisis estadísticos	129

6.4.A-Posición de los huevos durante la incubación	129
6.4.B-Temperatura de la cáscara del huevo a la cual comienza el desarrollo embrionario	130
6.4.C-Temperatura de los huevos y parche de incubación	132
6.4.D-Experimento de comienzo de la incubación	133
6.4.E-Análisis estadísticos	134
6.5-Resultados	135
6.5.A-Posición de los huevos durante la incubación	135
6.5.B-Temperatura de la cáscara del huevo a la cual comienza el desarrollo embrionario	135
6.5.C-VARIABLES que afectan la asincronía de eclosión	136
6.5.D-Experimento de comienzo de la incubación	145
6.6-Discusión.....	146

Capítulo 7

Causas últimas de la asincronía de eclosión en el Pingüino de Magallanes: Hipótesis de Reducción de Nidada

7.1-Resumen	152
7.2-Introducción	153
7.3- Hipótesis y predicciones.....	159
7.4-Metodología y análisis estadísticos.....	160
7.4.A-Metodología.....	160
7.4.B-Análisis estadísticos.....	162
7.5-Resultados	163
7.6-Discusión.....	173
<i>Consideraciones finales</i>	176
<i>Literatura citada</i>	180

CAPÍTULO 1

INTRODUCCIÓN GENERAL

1.1 MARCO TEÓRICO

Los conceptos de Darwin son las bases de la biología moderna. Una síntesis actualizada expresaría que los individuos son variables como resultado de las mutaciones, la segregación y la recombinación de alelos, y pasan esos caracteres a su progenie. En la mayoría de las generaciones se producen más crías de las que pueden sobrevivir, y los que sobreviven y se reproducen son los que tienen la combinación de alelos que mejor se adapta al medio. Tanto la reproducción y la supervivencia dependen de los comportamientos, por lo tanto la selección favorecerá a aquellos con comportamientos que maximicen su contribución genética futura.

El esfuerzo reproductivo está íntimamente ligado a la eficacia biológica, y depende de la energía que depositen en la reproducción. Lack (1947) postuló que en un solo intento reproductivo los padres deben producir el máximo número de pichones que puedan criar. En cada intento reproductivo los padres realizan una determinada inversión parental a través del cuidado parental. La inversión parental se define como cualquier cuidado parental que reduce el valor reproductivo residual de los padres (Trivers 1972), y el cuidado parental como toda forma de comportamiento otorgada por los padres que aumenta la eficacia biológica de las crías. Sin embargo, cuanto más inviertan en un intento, menos podrán invertir en intentos futuros (Ricklefs 1977). En este sentido, la reproducción conlleva costos para los padres (Clutton-Brock 1991, Martin 2002, Hanssen et al. 2005), no

solamente al alimentar a los pichones, sino también al producir (Williams 1995) y al incubar los huevos, y estos costos afectan el futuro rendimiento reproductivo (Moreno y Sanz 1994, Reid et al. 2002). Por lo tanto, lo óptimo sería invertir en cada intento de acuerdo a la perspectiva de vida de cada individuo (Williams 1966). Los padres raramente distribuyen la inversión parental de manera equitativa, no solamente entre intentos reproductivos, sino también dentro de la misma nidada, al depositar diferencialmente los recursos en los huevos y también al alimentar diferencialmente los pichones.

Una mayor inversión en los huevos genera un beneficio en los pichones. Huevos más grandes tienen un mayor éxito de eclosión (Perrins 1996), y resultan en pichones más pesados (Birkhead y Nettleship 1982, Rafferty et al. 2005, Whittingham et al. 2007), con tasas de crecimiento mayores (Christians 2002, Whittingham et al. 2007) y mayor supervivencia (Carey 1996). En algunas especies el tamaño de los huevos varía dentro de las nidadas (Mead y Morton 1985, Williams et al. 1993). Algunos autores proponen que esta diferencia podría ser adaptativa y manipulada para compensar o acentuar los efectos de la asincronía de eclosión (Slagsvold et al. 1984). En el primer caso el último huevo sería mayor (“Hipótesis de Supervivencia de Nidada”) y en el segundo el último huevo sería menor (“Hipótesis de Reducción de Nidada”) (Clark y Wilson 1981).

Una vez que se establece el tamaño de la nidada, puede haber una reducción secundaria del tamaño que se seleccionaría bajo una situación de recursos impredecibles. Durante la etapa de cría de pichones, si el alimento es escaso puede existir una competencia entre los pichones que, desde la perspectiva del padre, generaría una pérdida de energía y además a pichones en peores condiciones (Ricklefs 1983, O'Connor 1984). La asincronía de eclosión de los huevos de una nidada puede desarrollar una jerarquía de tamaño entre los

pichones que disminuiría la competencia y provocaría rápidamente la reducción de nidada (Lack 1968, Magrath 1990). Entonces las hembras podrían poner una puesta sobredimensionada que luego sería ajustada en función de los recursos disponibles (Forbes et al. 2002). Sin embargo, a veces, cuando el alimento es abundante, este mecanismo igualmente genera mortalidad del último pichón, por lo tanto los nidos sincrónicos tienen un mejor éxito que los asincrónicos en condiciones favorables (Pijanowski 1992). Pero, si el ambiente es muy variable de un año a otro, la desventaja de nidadas asincrónicas cuando el alimento es abundante, se vería compensada con años de baja abundancia. Esta hipótesis es llamada “Hipótesis de Reducción de Nidada” (Lack 1947).

Sin embargo, tanto el tamaño del huevo como la asincronía de eclosión podrían no ser adaptativos y ser una consecuencia de variaciones en la condición física de las hembras y/o en los factores ambientales, y/o el resultado de restricciones fisiológicas y/o energéticas (Mead y Morton 1985, Leblanc 1987, Nilsson y Svensson 1993).

El establecimiento de la asincronía de eclosión está relacionado con el comienzo de la incubación (Clark y Wilson 1981, Wiebe et al. 1998), por lo tanto, el control de la asincronía de eclosión estaría dado por el momento en que los padres comienzan efectivamente la incubación. Si el comienzo de la incubación es cuando finaliza la puesta, entonces los pichones nacerían sincrónicamente, pero si ocurriese durante la puesta lo harían asincrónicamente. Sin embargo, en pocas oportunidades se ha comprobado cuándo comienza efectivamente la incubación y si esto genera la asincronía de eclosión (Haftorn 1981, Wiebe et al. 1998, Wang y Beissinger 2009, Johnson et al. 2013). Entender cómo se establece la asincronía y los factores que la afectan podría ser clave para dilucidar su valor adaptativo.

1.2 SITIO DE ESTUDIO

Este estudio se llevó a cabo en la localidad de Puerto Deseado, Provincia de Santa Cruz, Argentina ($47^{\circ}45'S$, $65^{\circ}53'W$) (Fig. 1.1). Allí se encuentra localizada la Reserva Provincial Ría Deseado, esta reserva consta de una serie de islas sobre la Ría Deseado, pertenecientes a la eco-región estepa patagónica (Fig. 1.1). El clima de la región es templado-frío, árido de meseta con temperaturas anuales que no superan los $16^{\circ}C$ promedio, precipitaciones que no superan los 200 mm de media anual (humedad relativa 65.5%), y vientos fuertes predominantes del oeste (Torlaschi y Cedrola 2014).

El sitio de muestreo es la Isla Quiroga (Fig. 1.1), situada en la Ría Deseado, allí se encuentra una colonia reproductiva de Pingüino de Magallanes (*Spheniscus magellanicus*), que consta de 1500 parejas reproductivas (Frere no publicado). Esta isla está a 80 m de la costa (en bajamar—6 metros de amplitud entre la baja y alta mar) y mide en su máxima longitud 600 m (oeste-este) y en su máxima amplitud 98 m (norte-sur). En la isla no existe la fauna terrestre pero si hay gran variedad de aves que nidifican: Gaviota Cocinera (*Larus dominicanus*), Gaviotín Sudamericano (*Sterna hirundinacea*), Pato Crestón (*Anas specularioides*), Ostrero Negro (*Haematopus ater*) y Pato Vapor Volador (*Tachyeres patachonicus*). Las últimas cuatro especies se reproducen esporádicamente en la isla, mientras que la colonia de gaviotas se encuentra bien establecida con gran cantidad de nidos (aproximadamente 1000 nidos) (Barrionuevo, obs. pers.). De estas aves solamente la Gaviota Cocinera es un predador de huevos y pichones del Pingüino de Magallanes (Yorio y Boersma 1994a). En la isla la vegetación predominante son las zampas (*Atriplex*

sagittifolia) y jumes (*Suaeda divaricata*) debajo de los cuales los pingüinos realizan sus nidos.



Figura 1.1. a) Mapa de la Argentina en donde se localiza la ciudad de Puerto Deseado en la Provincia de Santa Cruz y otras colonias importantes de Pingüino de Magallanes (Punta Tombo—al norte, y Cabo Vírgenes—al sur). b) Imagen del Google Earth donde se puede ver la Ría Deseado y se detalla la Isla Quiroga a través de otra imagen de Google Earth y de una foto de la isla donde se muestra la vegetación y fisonomía de la misma. c) Esquema de la Ría Deseado.

1.3 ESPECIE DE ESTUDIO

El Pingüino de Magallanes se distribuye durante la época reproductiva a lo largo del océano Atlántico desde el centro de la provincia de Río Negro, Islote Redondo, hasta el sur de Argentina en el Canal Beagle (Isla Martillo), incluyendo las Islas Malvinas; y a lo largo del Pacífico desde el Cabo de Hornos hasta la Isla de Algarrobo en Chile (Schiavini et al. 2005). En las costas de la Patagonia Argentina se han relevado unas 63 colonias con unas

950 000 parejas reproductivas (Schiavini et al. 2005). En general se ve un aumento en la cantidad de parejas reproductivas a lo largo de las colonias (Gandini y Frere 1998, Schiavini y Raya Rey 2001), pero en algunas pocas, como por ejemplo la colonia de Punta Tombo, se ha mostrado un marcado descenso en su población (Boersma 1997).

El Pingüino de Magallanes presenta dimorfismo de tamaño entre los sexos, los machos son entre un 5 y un 15% más grandes que las hembras (Agnew y Kerry 1995) (Fig. 1.2). Los machos tienen mayor pico (ancho y largo) y tamaño del ala, y son más pesados que las hembras (Scolaro et al. 1983). Además, también se encontraron diferencias de tamaño de acuerdo a las colonias (Gandini et al. 1992).

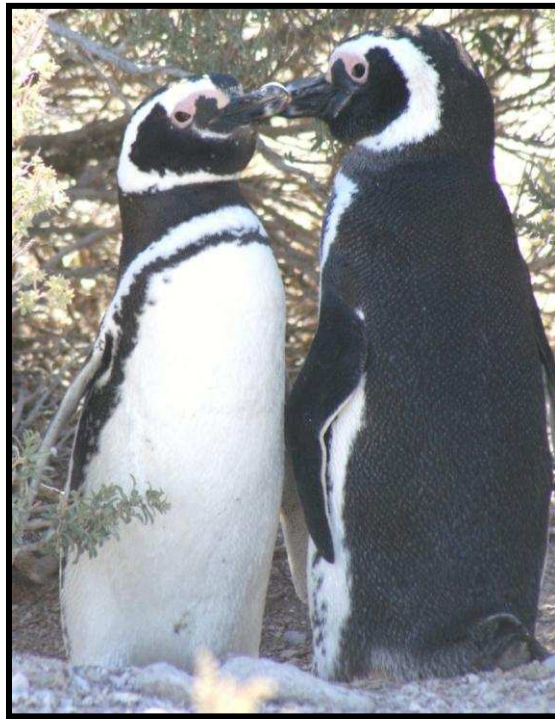


Figura 1.2. Hembra (izquierda) y macho (derecha) del Pingüino de Magallanes (*Spheniscus magellanicus*)

El Pingüino de Magallanes nidifica en sitios de climas templados-cálidos hasta climas subantárticos. Esta especie realiza sus nidos debajo de arbustos o en cuevas en el suelo, pero también nidifica sobre suelos sin cobertura (Boswall y MacIver 1975). El tipo de nido no afecta a la predación de huevos ni a la supervivencia de los pichones, sin embargo, entre los que nidifican bajo arbustos se ha visto que nidos con mayor cobertura tienen un mejor éxito reproductivo (Frere et al. 1992). El éxito reproductivo también depende de la localización de los nidos en la colonia, los periféricos tienen menor éxito que los del centro de la colonia (Frere et al. 1992). Los pingüinos de la Isla Quiroga nidifican debajo de arbustos habiendo dos o tres nidos de cuevas y algunos otros (10 aproximadamente) sin cobertura alguna (Barrionuevo obs. pers.).

El Pingüino de Magallanes es una especie de cuidado biparental y su ciclo reproductivo se extiende desde septiembre hasta abril. En septiembre los machos llegan a los sitios reproductivos y defienden y aclimatan los nidos antes de la llegada de las hembras (Boersma et al. 1990). A principios de octubre las hembras realizan la puesta de los primeros huevos, la puesta en las colonias es mayormente sincrónica, prolongándose por dos o tres semanas (Boersma et al. 1990, Frere et al. 1996, Yorio et al. 2001). En la gran mayoría de los nidos el tamaño de nidada es de dos huevos (Boersma et al. 1990, Frere et al. 1998, Yorio et al. 2001) y el intervalo de puesta es de 4 días (Boersma et al. 1990). El período de incubación (definido como los días transcurridos entre la puesta y la eclosión de los huevos) dura unos 41 días para los primeros huevos y 39 días para los segundos huevos puestos en Punta Tombo (Rebstock y Boersma 2011). Mientras que en Cabo Vírgenes los primeros huevos eclosionan en 42 días y los segundos en 40 días (Frere et al. 1996). Por lo general, durante el intervalo de puesta los machos cuidan el huevo (Boersma 1990), pero

ambos padres están presentes en los nidos. Los dos adultos incuban los huevos, mayormente las hembras toman el primer turno de incubación que dura 15 días (desde que finaliza la puesta), luego, los machos incuban los huevos por 17 días y finalmente se turnan en turnos cortos hasta la eclosión (Boersma et al. 1990, Yorio y Boersma 1994b).

Las principales causas de pérdida de huevos son la predación (Frere et al. 1998) y la deserción debido a las condiciones climáticas (Frere et al. 1998) o a la condición física de los padres (Yorio y Boersma 1994b). Tanto los primeros como los segundos huevos puestos tienen igual probabilidad de ser perdidos (Yorio y Boersma 1994a). El éxito de eclosión (huevos eclosionados/huevos puestos) varía según la colonia y los años estudiados, con un mínimo en Cabo Vírgenes del 32% (Frere et al. 1998) y un máximo en Punta Tombo del 91% (Yorio y Boersma 1994a). Los huevos eclosionan con una asincronía de -1 a 4 días (Boersma et al. 1990). Los pichones son cuidados y alimentados por los padres por un lapso de 90 días en promedio en colonias del norte (Boersma et al. 1990) y 69 días en promedio en colonias del sur (Frere et al. 1996). La principal causa de mortalidad de los pichones es la falta de alimento (Boersma et al. 1990), sin embargo bajo condiciones climáticas adversas también se registraron altas tasas de mortalidad (Frere et al. 1998). El éxito reproductivo depende de las colonias y de los años de estudio, por ejemplo puede variar entre 0.19 – 0.83 pichones/nido en la misma colonia (Frere 1993), y se reportaron valores tan bajos como de 0.02 pichones/nido en Punta Tombo (Boersma et al. 1990). En las colonias de la Ría Deseado este valor es en promedio de 0.9 pichones/nido (rango: 1.22 – 0.6, 11 años de registros; Frere no publicado). Esta especie de pingüino tiene reducción de nidada facultativa, es decir presenta mortalidad de algunos pichones de su nidada bajo condiciones ecológicas desfavorables (Lamey 1990).

Mayormente, los predadores de huevos y pichones son la Gaviota Cocinera, el Skúa (*Catharaeta antaretica*), el armadillo (*Chaetophraetus villosus*) y el zorro gris (*Dusieyon griseus*) (Conway 1971). Otras fuentes de mortalidad importantes para los pingüinos son la captura incidental por pesquerías, la escasez de alimento causado por la pesca incidental de peces que constituyen la mayor parte de la alimentación de los pingüinos (Gandini et al. 1999), y el empetrolamiento (Gandini et al. 1994).

La alimentación en la época de cría varía en función de la distribución latitudinal de las colonias estudiadas (Frere et al. 1996). Principalmente consumen anchoíta (*Engraulis anchoita*), merluza común (*Merluccius hubbsi*), calamar (*Loligo spp.*), sardina fuegiana (*Spattus fuegensis*), pejerrey (*Austroatherina spp*) y róbalo (*Eleginops maclovinus*). Los viajes de forrajeo son más largos durante la incubación que en la etapa de pichones, no difieren entre sexos y determinan el éxito del nido, cuanto más cerca del nido forrajean mayor cantidad de pichones crían (Boersma y Rebstock 2009a). Además, los viajes de forrajeo dependen del éxito reproductivo de la colonia y del tamaño del individuo (Walker y Boersma 2003). Sala et al. (2012), estudiando el forrajeo en la etapa de pichones, encontraron que los adultos de las colonias de Puerto Deseado tienen que realizar un mayor esfuerzo y son menos exitosos en los viajes que pingüinos de colonias más al norte y al sur.

La migración comienza aproximadamente en abril y se ha visto que es en dirección norte sobre la costa de Argentina (Stokes et al. 1998, Pütz et al. 2000, 2007), llegando incluso hasta las costas del sur de Brasil. En este sentido, se hallaron en Florianópolis (Brasil) un ejemplar proveniente de la colonia reproductiva de Cabo Vírgenes (Frere et al. 1996) y varios ejemplares provenientes de Punta Tombo (Stokes et al. 2014). Estos

resultados sugieren una ruta de migración similar para todas las colonias de la costa de Argentina (Stokes et al. 2014).

1.4 METODOLOGÍA

1.4.A Trabajo de campo

Este trabajo se realizó durante las temporadas reproductivas 2010 a 2013. En los siguientes capítulos, a no ser que se afirme lo contrario, se utilizarán nidos a los que se les realizó el procedimiento que se describirá a continuación.

Cada año, a partir de fines de septiembre, se eligieron al azar unos 400 nidos activos, es decir con una pareja estable a lo largo de las sucesivas revisiones. Los nidos se identificaron con cinta de señalización no adhesiva (Tapebrothers, Longwood, FL) y sobre la cinta se escribió el número del nido (consecutivos de acuerdo a un recorrido establecido) con marcador indeleble para poder revisarlos diariamente. Muchos de esos nidos no fueron nidos con puesta efectiva o fueron descartados utilizando en total 200 nidos aproximadamente cada año. Dado que se sabe que los Pingüinos de Magallanes son fieles a los nidos a través de las temporadas reproductivas (Boersma et al. 1990), todos los años se marcaron nidos distintos a los 200 nidos utilizados en años previos, así se evitó repetir la pareja reproductiva. Además, con ese objetivo, tanto machos como hembras fueron anillados cuando se los capturó para estimar su condición física. Durante el primer año se utilizaron anillos de acero inoxidable (Lambournes-Porzana, East Sussex, UK) que se colocan en la aleta derecha de los individuos. Sin embargo, al observar reiteradas lastimaduras en las aletas se los reemplazó por anillos del tipo “etiqueta” de metales de 2 x 10 mm (National Band and Tag Company, Newport, KY). Estos fueron colocados en la

membrana interdigital externa de la pata derecha en hembras y la pata izquierda en machos. Todos estos anillos tienen numeración única.

El trabajo de campo se llevó a cabo por la mañana, salvo en escasas excepciones cuando el clima no lo permitió y se trabajó por la tarde. Se revisaron los nidos diariamente hasta la finalización del intervalo de puesta para registrar la fecha de puesta de los huevos. En el día de puesta cada huevo fue numerado con marcador indeleble según su orden de puesta (a partir de ahora: H1 = primer huevo puesto, H2 = segundo huevo puesto), este rótulo duró hasta el momento de la eclosión. Luego, se midió el largo (distancia entre ambos polos) y el ancho (en su máximo punto) de cada huevo con un calibre Vernier (± 0.1 mm, Mitutoyo, Illinois, USA). Con estas medidas se estimó el volumen de los huevos utilizando diferentes ecuaciones para H1 y H2 como recomiendan Boersma y Rebstock (2010):

$$\text{Volumen H1} = 1.699 + (0.497 \times \text{largo} \times \text{ancho}^2)$$

$$\text{Volumen H2} = 8.272 + (0.476 \times \text{largo} \times \text{ancho}^2)$$

Una vez finalizada la puesta, se revisaron los nidos cada 4 días para controlar si ambos huevos estaban en el nido y que adulto (macho, hembra o ambos) se encontraba incubando.

En el día de la puesta del segundo huevo y cuando los machos regresaron de forrajear para tomar su turno de incubación, se estimó la condición física de las hembras y de los machos—respectivamente. Para ello, se capturaron los individuos cuando estaban en sus nidos sujetándolos del tarso con un gancho de 1 metro de largo de hierro y arrastrándolos por fuera del nido hasta tomarlos por el cráneo. Luego, se les midió con una regla (± 1 mm) la pata derecha (desde la curva del tarso hasta la uña del dedo medio) y el

ala derecha (de la articulación entre el húmero y el radio-cúbito a la punta de la aleta). También se les midió, con el calibre (± 0.1 mm), el largo del pico (desde el punto donde la mandíbula superior emerge de las plumas hasta la punta del pico) y el ancho del pico (a la altura de las narinas). Por último, se los pesó con una balanza de resorte (± 25 g, Pesola AG, Baar, Suiza). Para ello se los rodeó por debajo de las aletas con una cinta de tela resistente a la cual se le enlazó la balanza, por lo tanto los individuos colgaban verticalmente de la misma. Con las medidas se realizó un Análisis de Componentes Principales (PCA) y luego se hizo una Regresión Simple entre el Componente Principal del PCA (variable predictora) y el peso de los adultos (variable dependiente). Los residuales de esta regresión fueron utilizados como valores estimados de la condición corporal (Yorio et al. 2001) y el Componente Principal como índice del tamaño corporal. En función del objetivo hubiese sido conveniente estimar la condición física de las hembras antes de la puesta o la de los machos en el mismo momento que las hembras. Sin embargo, por cuestiones metodológicas y para minimizar el disturbio en los nidos (dado que los adultos en ese momento se encuentran proclives a abandonar el nido), se realizaron las capturas cuando se indicó.

A partir de los 35 días de puesto el primero huevo y hasta la eclosión del último huevo se registraron los nidos diariamente para establecer la asincronía de eclosión. En algunos pocos nidos sincrónicos no se pudo establecer de qué huevo provenía cada pichón. Sin embargo, si en algún nido se encontró a ambos huevos picados o a uno, pero este huevo pertenecía a un nido manipulado para lograr la sincronía (capítulo 7), se le pintó la parte del pico que quedaba expuesta a través de la cáscara rota con marcador indeleble para poder reconocerlo luego de la eclosión. En el día del nacimiento del primer pichón, éste se midió

(las mismas medidas que en los adultos, pero todas ellas con calibre Vernier, ± 0.1 mm: ala, pata, ancho de pico y largo de pico), se pesó (con balanza de resorte, ± 1 g) y se rotuló (utilizando marcador Sharpie indeleble, se pintaron el ala y la pata derecha). En día del nacimiento del segundo pichón, se realizó el mismo procedimiento sobre este pichón, pero se le pintó el ala y la pata izquierda, y además se midió y pesó al primer pichón nacido. Si la nidada era sincrónica se pesaron, midieron y rotularon ambos pichones al mismo tiempo, del lado derecho los que provenían del primer huevo puesto y del lado izquierdo los que provenían del segundo huevo puesto. En el caso de no conocer de qué huevo provenía cada pichón se los marcó al azar. A partir de ese momento se revisaron los nidos cada 3 días para pesar y cada 6 días para medir ambos pichones hasta aproximadamente los 50 días de edad. A medida que los pichones crecieron se cambió la precisión de las balanzas: < 300 g: ± 2 g, $301 < 500$ g: ± 5 g, $501 < 1000$ g: ± 10 g, < 1001 g: ± 25 g (todas balanzas de resorte Pesolas). Además, hasta los 24 días de edad, se tomaron las medidas de la pata y el ala con el calibre Vernier (± 0.1 mm) pero luego se lo reemplazó por la regla (± 1 mm). En el caso de los pichones el tamaño corporal se estimó de la misma manera que en los adultos. Se asumió que un pichón se independiza si a la edad de 52 días pesaba más de 1900 g y había comenzado a mudar las plumas (Reid y Boersma 1990, Boersma y Rebstock 2009b).

La repetición de la metodología a lo largo de las temporadas reproductivas es importante porque permite registrar la variación del comportamiento en diferentes escenarios. El año es utilizado como un indicador de las variables ambientales que experimentan los pingüinos durante cada temporada reproductiva (Boersma 2009). Años “malos” son de bajo éxito reproductivo y años “buenos” de alto éxito reproductivo. En los nidos controles, en los cuales no se realizó ningún tipo de manipulación, más allá del

seguimiento del nido y la medición de las variables mencionadas en este capítulo , se estimó el éxito reproductivo como la cantidad de pichones que se independizan en función de la cantidad de nidos. Si el éxito alcanzado está por debajo del valor promedio el año se catalogó como “malo”, pero si el éxito está por arriba del valor promedio el año fue “bueno”. El éxito reproductivo promedio en la Isla Quiroga es de 0.9 pichones independizados/nidos (11 años de registros, Frere no publicado).

La temperatura por hora fue suministrada por el Servicio Meteorológico Nacional y corresponden a la estación de Puerto Deseado situada a 2.5 km de la zona de muestreo.

1.4.B Consideraciones estadísticas

En la mayoría de los casos se realizaron los análisis estadísticos a través de modelos lineales (LM), modelos lineales mixtos (LMM), modelos lineales generalizados (GLM) y modelos lineales generalizados mixtos (GLMM). En los capítulos 4 y 5 también se realizaron modelos mixtos no lineales (NLMM). Para éste último caso se evaluaron las curvas que mejor ajustaban los datos con el programa Sigma Plot 10.0 (Systat Software 2006). Para ello, se graficaron los datos y se ajustaron a distintas ecuaciones hasta obtener la de mejor R^2 . Para todos los modelos se utilizó el paquete estadístico R (v.2.12.1, R Development Core Team 2010). En todos los casos se seleccionó el modelo mínimo de la estructura de componentes fijos utilizando un procedimiento de selección de variables hacia atrás (“Backwards Analysis”, Crawley 2007): se removieron los términos no-significativos uno a uno de acuerdo a un orden decreciente de complejidad (primero las interacciones más complejas, de estar presentes en el modelo) y luego de acuerdo a un orden decreciente del valor de P . Los valores que se reportan son los otorgados por la salida estadística del

modelo mínimo. También se reportan los resultados del ANOVA comparando un modelo con y otro sin la variable en cuestión. En los LMM se reportan el estadístico Razón de verosimilitud (L-ratio, “likelihood ratio statistic” en inglés). En los GLM se reportan la diferencia de la varianza residual de cada modelo (“deviance” en inglés). En los GLMM y GLM el ANOVA se realiza con el estadístico Chi-cuadrado. De ser necesario se realizaron comparaciones múltiples con Contrastes de Tukey con el paquete estadístico “glht” (“multcomp”). De haber utilizado modelos mixtos el efecto aleatorio se testeó comparando el modelo completo, con todas las variables, con y sin el factor aleatorio con una prueba de cociente de verosimilitud (Zuur et al. 2009). En los modelos GLMM se comprobó si existía sobre-dispersión, pero no hubo necesidad de corregir los modelos (Zuur et al. 2009). También se utilizaron los paquetes “nlme” para LMM, “nlme” y “lattice” para NLMM, “stats” para GLM y “lme4” para GLMM. Para todos los otros análisis se utilizó el paquete estadístico Statistica (v.7, Statsoft Inc. 2004) y para los gráficos el paquete Sigma Plot (v.10, Systat Software Inc. 2006). Todos los valores se reportan como valores medios \pm error estándar y se consideran las diferencias significativas con $P < 0.05$. Los valores del estadístico t se reportan con los grados de libertad como subíndice.

1.5 OBJETIVOS

Objetivo general:

Estudiar, en el Pingüino de Magallanes, los patrones de inversión parental dentro de la nidada, los mecanismos que establecen la asincronía de eclosión y sus consecuencias en el crecimiento y supervivencia de los pichones.

Objetivos específicos:

- 1) Evaluar aspectos de la biología reproductiva de esta especie en una colonia de la Ría Deseado.
- 2) Analizar la inversión parental realizada en los huevos, estudiar el dimorfismo de tamaño y contenido dentro de la nidada.
- 3) Estudiar las temperaturas de incubación de ambos huevos de la nidada desde la puesta y a lo largo de toda la incubación. Investigar las variables que afectan las temperaturas de los huevos.
- 4) Evaluar el desarrollo del parche de incubación y las variables que lo afectan.
- 5) Analizar el crecimiento de los pichones y su supervivencia estudiando los posibles factores que influyen en el desarrollo de los pichones.
- 6) Investigar los factores que afectan a la asincronía de eclosión.
- 7) Poner a prueba la “Hipótesis de Reducción de Nidada” para determinar el carácter adaptativo de la asincronía de eclosión.

1.6 ORGANIZACIÓN DE LA TESIS

Esta tesis está dividida en ocho capítulos. En el primer capítulo se plantea el marco teórico, el sitio de estudio, la especie de estudio, la metodología básica que se utilizará a lo largo de toda la tesis y los objetivos. A su vez, en cada capítulo posterior, se plantea la introducción con los objetivos correspondientes a cada capítulo, la metodología y análisis estadísticos (donde se detalla lo que se realizó específicamente en cada capítulo más allá de la metodología general descrita en el capítulo 1), los resultados y la discusión y conclusiones. En el capítulo 2 se analiza la inversión parental de las hembras sobre los huevos, específicamente el dimorfismo dentro de la nidada y las variables que lo afectan, y,

a través de una técnica no destructiva, la cantidad de yema depositada. En el capítulo 3 se analiza detalladamente la etapa de incubación de los huevos: las temperaturas que reciben los huevos durante la puesta y a lo largo de toda la incubación, es decir la trayectoria de las temperaturas de incubación, las posibles explicaciones ante la trayectoria hallada y la presencia de anomalías. En el capítulo 4 se describe el desarrollo del parche de incubación de los adultos y las posibles fuentes de variación de su tamaño y temperatura. En el capítulo 5 se analiza el crecimiento y la supervivencia de los pichones, y las variables que los afectan. En el capítulo 6 se estudian los factores que afectan a la asincronía de eclosión y cómo esta se establece. En el capítulo 7 se evaluó la posibilidad que la asincronía de eclosión sea un mecanismo adaptativo poniendo a prueba la “Hipótesis de Reducción de Nidada”. Por último, en el capítulo 8 se integran los resultados a través de una conclusión general.

CAPÍTULO 2

INVERSIÓN PARENTAL EN LOS HUEVOS DEL PINGÜINO DE MAGALLANES

2.1 RESUMEN—En aves, huevos más grandes pueden ser energéticamente costosos para las hembras pero beneficiosos para las crías. Las variaciones de tamaño dentro de una misma nidada pueden deberse a causas próximas y últimas. El objetivo de este capítulo fue evaluar en el Pingüino de Magallanes (*Spheniscus magellanicus*) la inversión parental en los huevos durante las temporadas reproductivas 2010-2012 en la localidad de Puerto Deseado, Santa Cruz (47°45'S, 65°53'W). Para ello, se realizó un estudio correlacional en el cual se evaluaron cuáles variables (condición física de los padres, año de estudio, fecha de puesta del primer huevo y orden de eclosión) afectan el volumen y el tamaño de la yema de los huevos. Para estimar ésta última se utilizó una técnica de transiluminación no destructiva. Se encontró que hembras en buena condición física pusieron segundos huevos más grandes y que en los años “buenos” las yemas de los segundos huevos fueron más grandes que las de los primeros huevos. Estos resultados llevan a inferir un posible valor adaptativo de la variación del tamaño de los huevos dentro de las nidadas.



2.2 INTRODUCCIÓN

Trivers (1972) definió la inversión parental como cualquier acción de los progenitores que aumente la probabilidad de supervivencia de las crías para que estas puedan reproducirse, pero a expensas de un costo para el valor reproductivo de los padres. Se ha visto que los costos generados para la producción de los huevos son importantes (Monaghan et al. 1995, 1998, Monaghan y Nager 1997, Thomson et al. 1998, Visser y Lessells 2001, Williams 2005). En pingüinos la producción de huevos parece ser costosa, por ejemplo, el Pingüino Adélia (*Pygoscelis adeliae*) necesita el 2.5% de masa muscular para la producción de sus dos huevos (Astheimer y Grau 1985). Además, la baja tasa de reposición de huevos (Astheimer y Grau 1985), el gran espesor de la cáscara (Williams et al. 1982, Boersma et al. 2004) y la anemia hallada en hembras durante la puesta (Crossin et al. 2010) serían indicios a favor del alto costo que conlleva la producción de huevos en pingüinos.

El tamaño de los huevos es mayormente heredable (Potti 1993), sin embargo son varios los factores que se estudian como fuentes de variaciones a) entre y b) dentro de las nidadas:

a) Varios estudios han encontrado una relación positiva entre la masa de los huevos y la condición física de las hembras (Christians 2002). Esta relación podría explicarse porque, como la formación de los huevos deriva de las grasas y proteínas de la hembra, la condición de las mismas puede afectar a la cantidad de recursos que se depositan en los huevos. Incluso, hembras con mayor experiencia ponen huevos más grandes (Hipfner et al. 2003). En cuanto a la abundancia de alimento, en aves marinas, se han encontrado relaciones positivas entre la misma y volumen de los huevos (Pierotti y Bellrose 1986, Regehr y Montevecchi 1997), e incluso la suplementación de alimento tuvo resultados

positivos sobre el volumen de los huevos (Hiom et al. 1991). En el caso de los pingüinos es muy difícil estimar la abundancia de alimento, la cual cambia drásticamente de un año a otro. Es por ello que suele utilizarse el año como una medida estimativa de la abundancia de alimento (Frere et al. 1998, Boersma 2008, Boersma y Rebstock 2009b) y se habla de “buenos” o “malos” años en función del éxito reproductivo de las colonias de pingüinos de la localidad. Las temperaturas ambientales y las precipitaciones también se relacionaron con el tamaño de los huevos, éstas pueden influir en la disponibilidad de alimento de ciertas especies (Taylor 1963, Eeva et al. 2000), por otro lado pueden afectar la termorregulación de las hembras y por lo tanto su desgaste energético (Ojanen 1983, Jarvinen y Ylimaunu 1986, Nager y Noordwijk 1992). Finalmente, la fecha de inicio de la puesta de huevos y la masa de los huevos también se relacionan. Algunos autores proponen que en realidad son otras variables, como la abundancia de alimento o la temperatura ambiente, las responsables de este efecto, dado que se deterioran con el avance de la temporada (Magrath 1992, Nooker et al. 2005).

b) Dentro de una misma nidada pueden haber distintos patrones de tamaño de huevos: estos pueden aumentar con el orden de puesta (Mead y Morton 1985), disminuir (Nisbet y Cohen 1975), y aumentar y luego disminuir (Williams et al. 1993). Algunos autores sugieren que, en ambientes variables, los recursos pueden ser depositados diferencialmente en los huevos de una misma nidada para así aumentar el valor reproductivo de algunas crías (Styrsky et al. 2002, Hargitai et al. 2005, pero ver Whittingham et al. 2007). De este modo, en nidadas con eclosión asincrónica, donde se establece una jerarquía de tamaño que perjudica al último pichón en nacer (Clark y Wilson 1981), si el último huevo fuera más grande entonces esto posibilitaría su supervivencia,

porque un huevo más grande compensaría esa desventaja de nacer más tarde—Hipótesis de Supervivencia de Nidada (Howe 1978, Rydén 1978, Clark y Wilson 1981). Por el contrario, si el último huevo en eclosionar fuese más chico, esto acentuaría la desventaja en la competencia—Hipótesis de Reducción de Nidada (Parsons 1970, 1975, O'Connor 1979, Slagsvold et al. 1984). Las hembras de este modo buscarían contrarrestar los efectos de la asincronía (Ferrari et al. 2006) o evitarían invertir en huevos que tienen una perspectiva de supervivencia baja (Williams et al. 1993, Riehl 2010). Sin embargo, otros autores sugieren que el tamaño de los huevos puede estar influenciado por limitaciones hormonales. La Hipótesis Hormonal (Leblanc 1987) postula que el comienzo de la incubación genera una reducción en la masa de los últimos huevos debido al aumento de la prolactina (la cual produce una reducción en el tamaño de los folículos). Por el contrario, otros autores postulan que los limitantes energéticos durante la formación del huevo son más importantes que las respuestas adaptativas (Nilsson y Svensson 1993). De este modo se vio que la edad (Sydeman y Emslie 1992) o la condición física de la hembra (Stryrsky et al. 2002, Ardia et al. 2006) afectan a la masa de los huevos. En este caso los últimos huevos deberían ser más pequeños lo que indicaría un deterioro en las reservas de las hembras (Pierotti y Bellrose 1986). El aumento del alimento con el avance de la temporada se relacionó con un incremento en el tamaño de los huevos dentro de las nidadas (Perrins 1970, Hargitai et al. 2005, Ardia et al. 2006). Además, también se hallaron relaciones con la temperatura ambiental (Hargitai et al. 2005) y con la fecha de puesta de los huevos, las nidadas tempranas tenían segundos huevos más grandes, mientras que nidadas tardías tenían primeros huevos más grandes (D'Alba y Torres 2007).

En otras especies se han estudiado los componentes del huevo. La albúmina es la mayor fuente de agua del huevo (88%) y también contiene grandes cantidades de proteínas (11%), carbohidratos (0.5-0.9%) y lípidos (0.002-0.2%). La yema tiene una menor cantidad de agua (48%), un 33% de lípidos, 17% de proteínas, 0.2% de carbohidratos (Burley y Vadehra 1989). Por lo tanto la yema es la mayor fuente de lípidos y micronutrientes maternos para el embrión. La yema, además, contiene hormonas androgénicas (Schwabl 1993), carotenoides (Bortolotti et al. 2003), esteroides (Schwabl 1993) e inmunoglobulinas que confieren la primera respuesta inmune al pichón (Graczyk et al. 1994). En estudios recientes se ha visto la importancia que tiene la albúmina en el éxito de eclosión y en el crecimiento y supervivencia de los pichones (Hill 1993, Finkler et al. 1998, Ferrari et al. 2006, Alquati et al. 2007). Sin embargo, esta importancia puede residir en la proporción total del huevo que ocupa la yema, si es grande más recursos para el embrión provienen de ella (Sotherland y Rahn 1987). La composición de los huevos (sus nutrientes) varía con la fecha de puesta, el orden de puesta, el tamaño de la nidada, la locación, el ambiente, la edad de la hembra y el año (Ojanen et al. 1981, Arnold 1991, Eeva et al. 2011, Rémes et al. 2011, Welty et al. 2012). El contenido de los huevos tiene efectos determinantes en el fenotipo de los pichones (Williams 1994).

En el Pingüino de Magallanes el volumen del huevo fue ampliamente estudiado en otras colonias más al norte (Boersma et al. 2013) y más al sur (Frere 1993) que el sitio de estudio de esta tesis. En este sentido, encontraron que los primeros huevos eran 2% más grandes que los segundos (Boersma et al. 1990, Yorio et al. 2001, Rafferty et al. 2005), pero estos estudios utilizaron una ecuación para calcular el volumen de los huevos que se demostró no ser tan precisa (Boersma y Rebstock 2010). Boersma y Rebstock (2010),

utilizando la ecuación correcta, encontraron que solamente en 5 de 24 años los segundos huevos fueron significativamente más grandes que los primeros, en el resto de los años no hubo diferencia.

2.3 OBJETIVOS

El objetivo de este capítulo es estudiar qué factores próximos afectan la inversión parental en los huevos (volumen y yema de los huevos) del Pingüino de Magallanes. Este estudio mejora y profundiza el conocimiento obtenido hasta ahora en el campo de la inversión parental en los huevos del pingüino, y además evalúa por primera vez el contenido de los huevos utilizando una técnica no invasiva. Por otro lado, la mayoría de los estudios mencionados anteriormente en la especie de estudio se realizaron en la colonia de Punta Tombo (44°02'S, 62°11'W) en donde la mortalidad de los pichones es alta, menos de un pichón cada 4 se independizan (Boersma et al. 1990, Boersma y Stokes 1995) y la población ha estado decreciendo durante los últimos 20 años (Boersma 2008). Por el contrario, la colonia de la Isla Quiroga tiene un promedio del éxito reproductivo alto (0.9 pichones independizados/nido; años: 1991-2010) y ha ido aumentando en los últimos 20 años (Frere, no publicado). Por lo tanto se esperan diferentes patrones de inversión parental entre colonias dadas las diferencias ecológicas.

Hipótesis:

El dimorfismo de los huevos dentro de la nidada en el Pingüino de Magallanes sigue un patrón que se ajusta a la Hipótesis de Reducción de Nidada.

Predicciones:

- 1) Los últimos huevos y sus yemas tendrán volúmenes y áreas (respectivamente) más chicas que los primeros.
- 2) Hembras con buena condición física tendrán huevos de mayor volumen y con áreas de yemas más grandes que hembras de mala condición.
- 3) En años “malos” el volumen del huevo y el área de las yemas será menor que en años “buenos”, y en años “malos” se verá acentuada la diferencia de volumen y área de la yema dentro de la nidada a favor del primer huevo.

2.4 METODOLOGÍA Y ANALÍISIS ESTADÍSTICOS

2.4.A Metodología

En este capítulo se utilizaron datos de las temporadas reproductivas 2010, 2011 y 2012, en cada año se usaron 139, 143 y 187 nidos respectivamente, en total 496 nidos (938 huevos). En esos nidos se siguió el procedimiento previamente descrito en la metodología del capítulo 1. Además, cada año a una sub-muestra de 94 nidos en total (188 huevos) (2010 = 19 nidos, 2011 = 29 nidos y 2012 = 46 nidos) se les midió el área de la yema. Para ello, en el día de la puesta de cada huevo, se tomó una foto del huevo en un ovoscopio especialmente diseñado para transiluminar los huevos de pingüinos (Fig. 2.1). El ovoscopio es un recinto oscuro que consta de dos cámaras, la cámara inferior tiene una lámpara de LED de 24 bulbos (6 Watts – 90 lumens/watt) en el piso de la misma. Se utiliza una lámpara LED (luz fría) para no intervenir en la incubación del huevo. Ambas cámaras están conectadas a través de un orificio situado en el medio del piso de la cámara superior y techo de la inferior, por donde pasa la luz de la lámpara. El huevo se coloca arriba de este orificio en la cámara superior sobre un soporte plateado que concentra la luz en el huevo, este

soporte y el orificio son de menor tamaño el huevo. La cámara superior posee una tapa que se retira al momento de colocar el huevo en el ovoscopio y se vuelve a colocar luego. La tapa posee un orificio, situado también en el medio de la misma, en donde encaja perfectamente el zoom de la cámara fotográfica (Pentax, OPTIO E40, 8.1MP, 3 X Optical zoom, RICOH Imaging Company, CO, USA). El ovoscopio no presenta ninguna filtración de luz para permitir que toda la luz se concentre sobre el huevo.

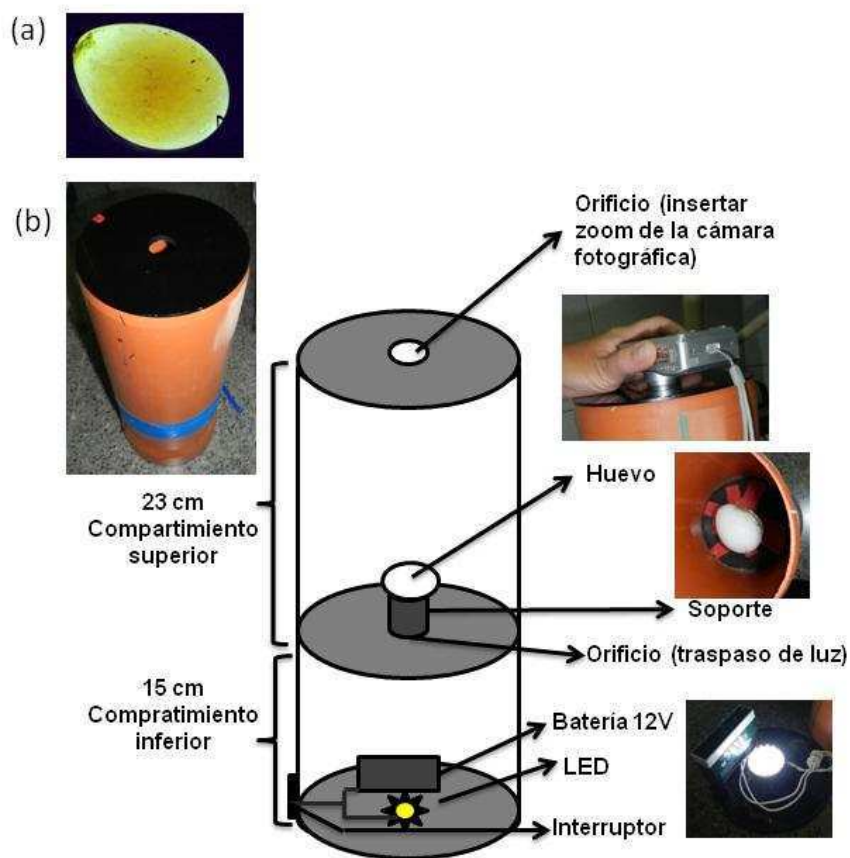


Figura 2.1. a) Imagen tomada en el ovoscopio donde se puede observar la yema transiluminada. b) Esquema del ovoscopio con detalles de fotos.

Las fotos se tomaron con la función macro realizando foco manual y sin flash. Las fotos fueron analizadas con el software Image Pro-Plus 4.5 (Media Cybernetics 2002)

utilizando la herramienta “Trace” (en “Measurements” → “Create polygon feature”). Se marcó el perímetro de la yema y el programa estimó el área de la misma en píxeles. Además, del mismo modo, se estimó el área total del huevo.

2.4.B Análisis estadísticos

Para analizar los factores que afectan al volumen del huevo y el área de la yema se utilizaron dos modelos lineales mixtos con familia “Gaussiana” y función de enlace “identidad”. En estos modelos el efecto aleatorio fue el nido, para controlar por la falta de independencia de los huevos que pertenecen a un mismo nido. En cada uno de los modelos el volumen del huevo y el área de la yema fueron las variables respuesta. Los efectos fijos fueron la condición física de la hembra y del macho, la fecha de puesta (estandarizada como la desviación de la mediana para cada año), el año (incluido como un factor de tres niveles: 2010, 2011 o 2012) y el orden de puesta (incluido como un factor de dos niveles: primeros huevos puestos = H1 o segundos huevos puestos = H2). Además, se analizó el efecto de las siguientes interacciones: condición física de la hembra y orden de puesta, condición física del macho y orden de puesta, y año y orden de puesta.

2.5 RESULTADOS

2.5.A Éxito de eclosión

El éxito de eclosión fue del 73% (huevos eclosionados/huevos puestos; $N = 339$ huevos). El 22.7% de los huevos no eclosionados tuvieron fallas en el desarrollo embrionario o los huevos fueron infértiles. El 72% de los huevos fueron predados (o abandonados por sus padres y como consecuencia predados) y el 5.3% de los huevos se perdieron debido a que

los nidos se inundaron durante las mareas extraordinarias. Esta última causa se encuentra sesgada, dado que en el 2010 se seleccionaron al azar nidos que estaban muy cerca del borde de la isla y que son propensos a sufrir inundaciones, y en los siguientes años se evitaron estos nidos.

2.5.B Variación en el volumen de los huevos y el área de la yema

El volumen de los huevo osciló entre los 71.6 cm³ y 168.9 cm³ (\bar{x} volumen del huevo = 110.8 ± 0.3 cm³, $N = 938$ huevos). La media de la yema fue de 1.07 megapixels (S.E = 0.007 megapixels, $N = 188$ huevos) y su rango osciló entre 1.37 y 0.81 megapixels. El área de la yema ocupó entre un 65% y 89% del área total del huevo (promedio = 80%). El volumen del huevo explicó en un 53% el área de la yema (Regresión Simple, $R^2 = 0.529$, $P < 0.0001$, $N = 188$ huevos).

2.5.C Variables que afectan el volumen del huevo y el área de la yema

El volumen del huevo se relacionó significativamente con la condición física de ambos padres, con el orden de puesta y con la interacción entre la condición física de la hembra y el orden de puesta (Tabla 2.1). Hembras cuyas parejas tuvieron una mayor condición física pusieron huevos más grandes que hembras apareadas con machos de menor condición física. Además, hembras con una mejor condición física pusieron segundos huevos más grandes que primeros huevos, mientras que hembras con menor condición pusieron primeros huevos más grandes que segundos (Fig. 2.2).

Tabla 2.1. Modelo lineal mixto donde se analiza el volumen de los huevos del Pingüino de Magallanes. Se muestran los efectos fijos del modelo mínimo, y el efecto aleatorio, los valores estimados y los valores de t y P ($N = 469$ nidos, 938 huevos).

Efecto				
Fijo – Modelo Final				
Intercepto (OP ^a H1 ^b)	VE ^c	SE	t	P
Condición física de la hembra	110.4	0.42	264.9	< 0.0001
Condición física del macho	9.11	1.63	5.57	< 0.0001
OP ^a H2 ^b	1.78	0.79	2.23	0.026
Condición física de la hembra x OP ^a H2 ^b	2.36	0.39	5.97	< 0.0001
Aleatorio				
Nido	χ^2	P		
	168.3	< 0.0001		

^aOP = orden de puesta

^bH1 = primeros huevos puestos, H2 = segundos huevos puestos

^cVE = Valor estimado

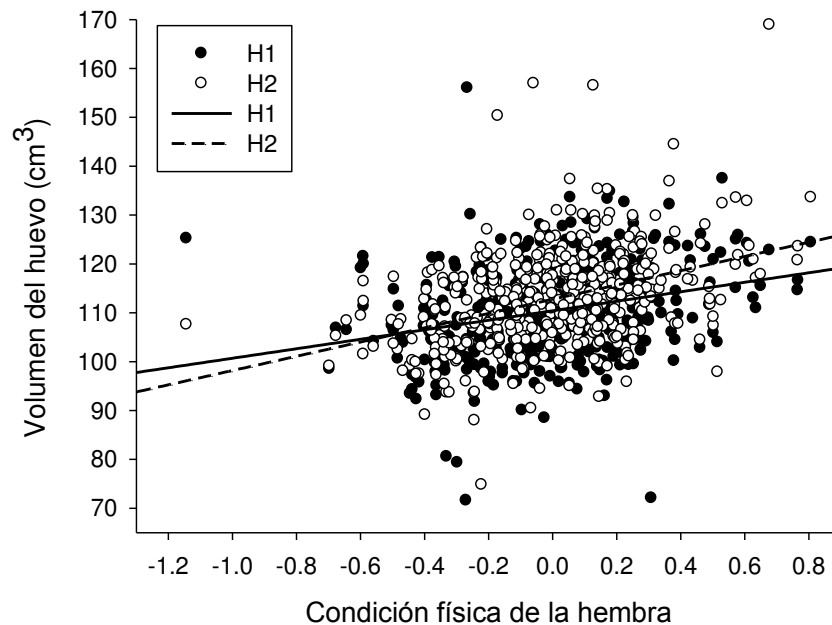


Figura 2.2. Relación entre la condición física de la hembra y el volumen del huevo del primer huevo puesto (H1, círculos negros) y el volumen del huevo del segundo huevo puesto (H2, círculos blancos) ($N = 938$ huevos). Las curvas de la regresión se muestran con línea sólida (H1) y línea discontinua (H2), las ecuaciones son:

$$\text{Volumen H1} = 110.4 + 9.72 \times \text{Condición física de la hembra}$$

$$\text{Volumen H2} = 112.8 + 14.6 \times \text{Condición física de la hembra}$$

Por otro lado, el área de la yema se relacionó significativamente con la condición física de ambos padres, el orden de puesta, el año y la interacción entre orden de puesta y año (Tabla 2.2). Las hembras con mejor condición física de la colonia pusieron huevos con yemas más grandes que las hembras de menor condición ($t = 3.39$, $P = 0.001$), y al aparearse con machos en mejor condición física sus huevos también tuvieron yemas mayores que hembras de menor condición ($t = 1.99$, $P = 0.04$). Las yemas, tanto de los primeros huevos puestos como de los segundos, del 2012 fueron significativamente más pequeñas que las yemas de los primeros y segundos huevos puestos de los años 2010 y 2011, no habiendo diferencias significativas entre las yemas de los primeros y segundos huevos puestos en el año 2012. Sin embargo, durante el 2010, las yemas de los primeros huevos puestos fueron significativamente más chicas que las yemas de los segundos huevos puestos. Este patrón se mantuvo en el año 2011 aunque no resultó significativo (Fig. 2.3, estadísticos se muestran en la figura).

Tabla 2.2. Modelo lineal mixto donde se analiza el área de la yema de los huevos del Pingüino de Magallanes. Se muestran los efectos fijos del modelo mínimo, el efecto aleatorio, los estadísticos ($N = 94$ nidos, 188 huevos).

Efecto		
Fijo – Modelo Final	L-ratio	P
Año	33.9	< 0.0001
Condición física de la hembra	11.5	< 0.0001
OP ^a x año	7.07	0.02
Condición física del macho	4.16	0.04
OP ^a	4.16	0.04
Aleatorio	χ^2	P
Nido	30.6	< 0.0001

^aOP = orden de puesta

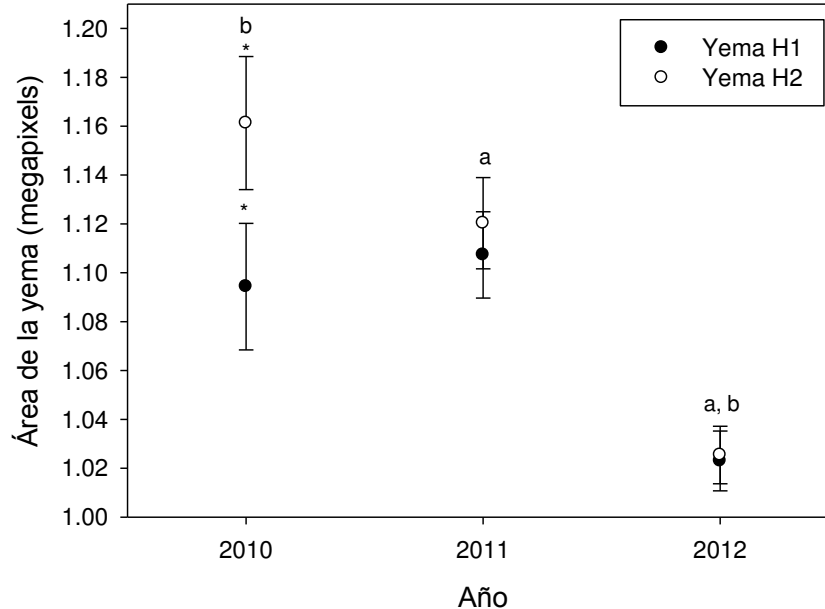


Figura 2.3. Área de las yemas de los huevos (yemas de primeros huevos puestos = Yema H1 (YH1), círculos negros; yemas de segundos huevos puestos = Yema H2 (YH2), círculos blancos) en función del año de estudio (2010, 2011, 2012) ($N = 188$ huevos). El análisis de Contrastes de Tukey denota diferencias significativas entre: $YH1_{2010}$ vs. $YH1_{2012}$, $YH1_{2010}$ vs. $YH2_{2012}$, $YH2_{2010}$ vs. $YH1_{2012}$, y $YH2_{2010}$ vs. $YH2_{2012}$ (todos $P < 0.011$); $YH1_{2011}$ vs. $YH1_{2012}$, $YH1_{2011}$ vs. $YH2_{2012}$, $YH2_{2011}$ vs. $YH1_{2012}$, y $YH2_{2011}$ vs. $YH2_{2012}$ (todos $P < 0.001$) y $YH1_{2010}$ vs. $YH2_{2010}$ ($P = 0.008$). Las diferencias significativas dentro de las mismas nidadas se muestran con asteriscos (*), mientras que las diferencias entre años se muestran con letras (a, b). Se muestran las medias \pm SE.

Se encontró una relación significativa y positiva entre la condición de las hembras y los machos pertenecientes a la misma pareja (correlación de Spearman: $R^2 = 0.187$, $P < 0.0001$, $N = 466$ parejas), hembras en mejor condición se aparearon con machos en mejor condición. Por otro lado, se analizó si había diferencias en la condición física de los adultos entre los años estudiados y no se encontraron diferencias significativas para hembras (condición física de las hembras: $\bar{x}_{2010} = -0.048$, $\bar{x}_{2011} = 0.047$, $\bar{x}_{2012} = 0.043$; ANOVA de una vía, $F_{(2,468)} = 0.55$, $P = 0.58$, $N = 469$ hembras), ni para machos (condición física de los

machos: $\bar{x}_{2010} = -0.098$, $\bar{x}_{2011} = 0.016$, $\bar{x}_{2012} = 0.037$; ANOVA de una vía, $F_{(2,465)} = 0.01$, $P = 0.99$, $N = 466$ machos).

2.6. DISCUSIÓN

Los resultados de este capítulo demuestran que el dimorfismo en el volumen del huevo y el área de la yema pueden variar de acuerdo a la condición física de la hembra y el año de estudio, respectivamente. La variación dentro de las nidadas pareciera estar direccionada a compensar las posibles desventajas causadas por la asincronía de eclosión cuando las condiciones ambientales lo permiten.

A pesar que el volumen del huevo y el área de la yema se correlacionaron significativamente, no lo hicieron a un nivel esperado (53%), demostrando la importancia de estudiar ambas variables. Más aún, diferentes variables estudiadas afectan a los distintos componentes del huevo. El área ocupada por la yema en función del total del huevo (80%) permite inferir la importancia que debe tener la misma para la nutrición del embrión.

La condición física de la hembra fue una de las variables que afectó significativamente a la inversión en los huevos (tanto al volumen de los huevos como al área de la yema). En muchos paseriformes también existe esta relación positiva (Christians 2002, Hargitai et al. 2005, Ardia et al. 2006). Inclusive, Yorio et al. (2001) encontraron esta relación en el Pingüino de Magallanes. Más aún, las hembras que se aparearon con machos en mejor condición pusieron huevos de mayor volumen y con mayores yemas. Esta relación podría reflejar que las hembras ajustan la inversión en los huevos de acuerdo a la condición del macho (Cunningham y Russell 2000), o ser el resultado de que hembras en mejor

condición se aparean con machos en mejor condición. Al respecto, se encontró una relación positiva entre la condición física de los adultos de la pareja.

El año fue otro factor que, si bien no se relacionó con el volumen de los huevos, sí lo hizo con el área de la yema. En la misma especie, Frere et al. (1998) encontraron en la colonia de Cabo Vírgenes que el volumen de los huevos sí difería entre años, pero Rafferty et al. (2005) tampoco hallaron una relación. Contrariamente a lo hallado en este capítulo, Rafferty et al. (2005) indicaron que las hembras son consistentes en como depositan los recursos a lo largo de los años. La yema es la principal fuente de nutrientes del embrión, por lo cual es probable que sea muy influenciada por la abundancia de alimento o las condiciones ambientales que varían entre los años.

También se encontró una gran variación dentro de las nidadas tanto en el volumen del huevo como en el área de la yema. Al agrupar los datos de los tres años analizados, se encontró que los segundos huevos fueron más grandes que los primeros (2.63% mayores), contrario a la predicción de este capítulo y a lo encontrado en otros estudios (Rafferty et al. 2005, pero ver Boersma y Rebstock 2010). Este patrón de dimorfismo de tamaño es común en otras aves paseriformes (Mead y Morton 1985, Whittingham et al. 2007) e incluso en el género *Eudyptes* de pingüinos (Williams 1995). El hecho de haber hallado una mayor inversión en los segundos huevos cuando éstos tienen una mayor probabilidad de supervivencia (porque las hembras están en mejor condición física para afrontar la crianza de dos pichones o porque el año es “bueno” y hay más abundancia de alimento), lleva a inferir el posible valor adaptativo del dimorfismo en el tamaño de los huevos. Entonces, las hembras podrían invertir más en los segundos huevos para proveerles una ayuda extra, ante la asincronía que provoca la asimetría de tamaño, bajo ciertas condiciones favorables. Un

indicio a favor de esta tendencia de beneficiar al segundo huevo es la menor asincronía de eclosión de este sitio de estudio (capítulo 5) con respecto a otros sitios (Boersma et al. 1990). Esto permitiría aplacar la ventaja inicial de nacer antes del primer pichón, dado que el plazo para alimentarlo antes que nazca el segundo pichón es menor. Además, en esta colonia el éxito reproductivo es alto comparado con otras colonias (Schiavini et al. 2005), es decir los adultos tienden a criar más exitosamente a ambos pichones de la nidada. En este sentido, en dos de los años estudiados casi el 80% de los nidos lograron criar a ambos pichones (capítulo 5), mientras que en colonias más al sur un máximo de 37% de los nidos crían exitosamente a ambos pichones (Frere et al. 1998). Boersma y Rebstock (2009b) propusieron que el dimorfismo en la nidada es costoso más que adaptativo. Sin embargo, en dicho trabajo (Boersma y Rebstock 2009b) el grado de dimorfismo estudiado es de un 88% (Boersma y Rebstock 2009b), lo cual dista de ser el dimorfismo real, sino que se trata de nidadas con patrones excepcionales.

Por otro lado, también podría suceder que, dado que las hembras están en una buena condición física y el año es “bueno”, con abundante alimento, entonces las hembras no se vean limitadas al momento de invertir en los huevos y pongan huevos más grandes. Lo cual explicaría un mayor tamaño general de los huevos de las nidadas, pero no el dimorfismo dentro de las nidadas. Para explicar el dimorfismo dentro de las nidadas, las hembras tendrían que haber experimentado un aumento de los recursos entre la formación de los huevos (Perrins 1970, Galbraith 1988, Jarvinen 1991). Como el pingüino basa la formación de sus huevos en reservas, sería esperable que, si esas reservas se reducen a medida que transcurre el tiempo, el segundo huevo sea más pequeño y no más grande. Sin embargo, las condiciones ambientales, en especial del mar (Monaghan et al. 1998), durante la

acumulación de esas reservas sí podrían afectar la inversión en los huevos. En el Pingüino de Macaroni (*Eudyptes chrysolophus*) se encontró que el patrón de dimorfismo de tamaño en la nidada podría ser consecuencia de los efectos de arrastre “carry-over effects” de la migración (Crossin et al. 2010). En este ejemplo las hembras están migrando cuando forman el primer huevo, no así con el segundo huevo, por lo cual tienen un gran desgaste y la yema se ve limitada durante la formación del primer huevo, y por ello estos son más pequeños. Para comprobar esto en Pingüino de Magallanes sería necesario saber cuándo, en el marco de la formación de los huevos, arriban a la colonia o a áreas cercanas.

Parte de la falta de dimorfismo que se encuentran en colonias más al norte (Boersma y Rebstock 2010), en comparación con la colonia de este estudio, podría deberse a que los pingüinos de las colonias del sur están expuestos a un mayor efecto migratorio, si es que migran a los mismos puntos no reproductivos que los pingüinos que se reproducen más al norte, como se ha demostrado en un reciente estudio (Stokes et al 2014). Si las distintas colonias migran a distintos lugares para pasar el invierno, dependiendo de la calidad del hábitat podría ser la variación que se observe en el tamaño de los huevos. En este sentido el tamaño de los huevos está delimitado por la calidad de alimentación antes de la migración (Sorensen et al. 2009), y el arribo a los sitios de verano y el éxito reproductivo dependen de la calidad del hábitat de invierno (Marra et al. 1998, Norris et al. 2004). Por lo tanto, las variaciones interanuales e incluso entre hembras de distinta condición también pueden explicarse por este efecto que se traslada de la migración a la reproducción. Hacen falta estudios de localización de los Pingüinos de Magallanes durante el invierno y de fechas exactas de llegada a la colonia y puesta de huevos para poder profundizar en este tema.

En conclusión, se encontró que la inversión parental en los huevos dentro de la nidada no es una característica estática sino que varía con la condición física de los padres y con el año. Bajo determinadas circunstancias (mejor condición física de las hembras y años con mayor éxito reproductivo—“buenos” años) las hembras invierten más en los segundos huevos, ya sea por limitaciones fisiológicas, efectos de arrastre de la migración, o por una ventaja adaptativa. Los parámetros poblacionales reproductivos de la colonia Isla Quiroga indican que una gran cantidad de segundos pichones sobreviven y que la asincronía de eclosión es menor que en otras colonias ya estudiadas. Estos resultados muestran que bajo diferentes condiciones ambientales, que pueden variar entre colonias y años, el Pingüino de Magallanes modifica la inversión que realiza en sus huevos.

CAPÍTULO 3

INCUBACIÓN DE LOS HUEVOS DEL PINGÜINO DE MAGALLANES: TEMPERATURAS DURANTE LA PUESTA, TRAYECTORIA DE LA TEMPERATURAS DE INCUBACIÓN, SUS CAUSAS Y ANOMALÍAS.

3.1 RESUMEN—En aves, la incubación de los huevos es un proceso costoso. Muchas aves comienzan a incubar antes que finalice la puesta y la mayoría lo hace a temperaturas altas y muy constantes, dado que pequeños cambios en las temperaturas de incubación pueden afectar el normal desarrollo del embrión. En este capítulo se estudió en el Pingüino de Magallanes (*Spheniscus magellanicus*) que nidifica en la Isla Quiroga, Santa Cruz (47°45'S, 65°53'W) la temperatura de los huevos durante la puesta y a lo largo de la incubación, a través de sensores de temperaturas colocados en cada huevo de la nidada. Se analizó la trayectoria de las temperaturas de incubación y la existencia de anomalías (disminuciones o grandes variaciones en la temperatura de incubación) y si estas afectan el desarrollo de los pichones. Además, se investigaron las posibles explicaciones de la trayectoria de incubación hallada. Se encontró que las temperaturas de incubación aumentan lentamente y alcanzan recién la temperatura máxima a los 17 días de puesto el primer huevo, no habiendo diferencias de temperaturas entre los primeros y segundos huevos puestos. Esta trayectoria de las temperaturas de incubación no es el resultado de una necesidad térmica del embrión ni tampoco de las posturas que toman los adultos a lo largo de la incubación, sino que es una consecuencia del desarrollo retrasado del parche de incubación, que comienza a crecer y a aumentar su temperatura desde la puesta del primer huevo. La temperatura del huevo está relacionada directamente con el área del parche durante la primera mitad de la incubación. Por otro lado, se encontraron caídas de temperaturas de hasta 9°C por 6 hs y grandes variaciones diarias de temperatura (de hasta 20°C) que no afectan el desarrollo del embrión y que comprenden un porcentaje significativo de los nidos (20%).



3.2 INTRODUCCIÓN

En aves, la incubación genera costos considerables para los padres (Vleck 1981, Williams 1996, Monaghan y Nager 1997, Reid et al. 2002), en especial en aves que viven muchos años (Hanssen et al. 2005). La incubación es un proceso sumamente importante dado que permite el correcto desarrollo del embrión (Webb 1987). Como el ambiente que rodea al huevo es fluctuante y los embriones no tienen gran capacidad de termorregular por sí mismos, los padres deben regular la temperatura de los huevos para que los embriones puedan desarrollarse correctamente. Temperaturas estables y altas durante la incubación son prerequisites para el crecimiento y maduración normal del embrión (Webb 1987, Deeming y Ferguson 1991, Olson et al. 2006). Al modificar levemente las temperaturas de incubación se ha visto un aumento en el período de incubación, muerte del embrión (Romanoff et al. 1938, Bennett et al. 1981), malformaciones y cambios en el fenotipo (DuRant 2011). Sin embargo, en aves marinas, el enfriamiento de los huevos parece ser un mecanismo común que causa un aumento en el período de incubación (Boersma y Wheelwright 1979, Boersma et al. 1980, Vleck y Kenagy 1980, Murray et al. 1983).

El comienzo de la incubación es variable, pero la mayoría de las especies llegan a una temperatura alta y estable (incubación completa, “full incubation”) durante la puesta, (Wang y Beissinger 2011). Existen varias hipótesis que proponen, que, dado que la incubación es un mecanismo costoso, sería evolutivamente favorable comenzar la incubación temprano, acortando el período de incubación. Por ejemplo, comenzar la incubación temprano: 1) minimizaría la exposición a predadores tanto a nivel de los huevos como de los pichones al acelerar la independencia de éstos (“Nest Predation Hypothesis”, Hipótesis de Predación del Nido; Dunlop 1910). 2) Favorecería el éxito de la nidada en el

caso que las variables climáticas y la abundancia de alimento se deterioren a medida que la temporada avanza (“Hurry-up Hypothesis”, Hipótesis de Apresuramiento; Slagsvold 1986). 3) Impediría que el huevo pierda la viabilidad del huevo. La temperatura ambiente, en especial en climas cálidos, podría desencadenar el comienzo de la incubación. Temperaturas inferiores a las de la incubación completa son perjudiciales para el embrión (“Egg-viability Hypothesis”, Hipótesis de la Viabilidad del Huevo; Veiga 1992). 4) Reaseguraría los nidos en especies en las cuales los sitios de nidificación son limitados (“Limiting Breeding Opportunities Hypothesis”, Hipótesis de Sitios de Nidificación Limitados; Beissinger y Waltman 1991, Beissinger 1996). 5) Por último, evitaría que una nidada sea parasitada por la misma especie (Wiley y Wiley 1980) o por otras especies (Romagnano et. al 1990) (“Brood Parasitism”; Hipótesis de Parasitismo de Cría).

Sin embargo, algunas especies alcanzan la incubación completa luego de que la puesta finalice y bien entrado el período de incubación (Barrett 1980, Massaro et al. 2006); en este sentido la temperatura aumenta progresivamente a medida que la incubación avanza. En este capítulo se proponen algunas explicaciones ante esta trayectoria de las temperaturas de incubación: 1) el embrión es muy sensible a los requerimientos térmicos (Webb 1987), por lo tanto quizás necesite una temperatura de incremento progresivo y se vea perjudicado cuando son incubados directamente a altas temperaturas. 2) Una restricción fisiológica, como por ejemplo un desarrollo retardado del parche de incubación, que impide que la temperatura de incubación aumente rápidamente (St. Clair 1992). 3) El comportamiento de los padres durante esta etapa, por ejemplo al cambiar la atención al nido a medida que la incubación avanza (Drent 1970, St. Clair 1992). El comportamiento de los padres puede cambiar en función de la condición de los mismos (Pearse et al. 2004), el

momento del día (Weathers y Sullivan 1989), o la temperatura ambiente (Conway y Martin 2000). Sin embargo, en algunas aves marinas, no cambia la atención al nido, sino las posturas de incubación (St. Clair 1992). En particular, en pingüinos los adultos prestan 100% de atención al nido una vez comenzada la puesta (Deeming 2002) y son las posturas las que cambian a medida que la incubación avanza: de estar parados al lado de los huevos a estar acostados sobre los mismos (St. Clair 1992, Williams 1995).

Algunos estudios registraron la temperatura de los huevos de pingüinos (Weinrich y Baker 1978, St. Clair 1992, De León et al. 2001, Poisbleau et al. 2011), encontrando que la temperatura promedio de incubación es menor que en otros órdenes de aves (Webb 1987). En el género *Eudyptes* la temperatura máxima se alcanza recién durante la segunda mitad de la incubación (St. Clair 1992). En el Pingüino Adélia (Weinreich y Baker 1978) y en el Pingüino Penacho Amarillo *Eudyptes chrysocome chrysocome* (Burger y Williams 1979) se ha visto que la supervivencia de los embriones no requiere tanta precisión de la temperatura. Sin embargo, en el Pingüino Papúa (*Pygocelis papua*) y en el Pingüino del Cabo (*Spheniscus demersus*) se ha visto que alcanzan el máximo de temperatura inmediatamente después de la puesta y que su temperatura es muy precisa (Burger y Williams 1979). En otra colonia de Pingüinos de Magallanes la temperatura aumenta progresivamente alcanzando un máximo de 34.16°C recién en el día 17 desde la puesta del primer huevo (Rebstock y Boersma 2011).

El estudio de las temperaturas de los huevos durante la incubación y el momento en el que empieza la incubación completa son importantes, dado que en algunas especies establecen la asincronía de eclosión (Ricklefs 1993, Wiebe et al. 1998). La asincronía de eclosión juega un papel fundamental en la biología reproductiva porque puede afectar el

crecimiento y la supervivencia de los pichones de una misma nidada (Stokland y Amundsen 1988, Viñuela 1996).

3.3 OBJETIVOS

El objetivo de este capítulo es estudiar la temperatura de incubación en el Pingüino de Magallanes. En especial, las temperaturas durante el intervalo de puesta, la trayectoria de las temperaturas a medida que la incubación avanza, la posible presencia de anomalías y las diferencias entre los dos huevos de la nidada. Luego, se intentará encontrar las posibles causas de la trayectoria de las temperaturas de incubación: a) una limitación en la temperatura que necesita el embrión para su correcto desarrollo, b) un retraso en el desarrollo del parche de incubación, y/o c) una modificación del comportamiento de incubación de los adultos—modificación de las posturas de incubación.

3.4 METODOLOGÍA

Se utilizaron nidos de los años 2010 a 2013. A cada nido se le realizó la metodología descrita en el capítulo 1 para registrar el día de puesta, medir los huevos para estimar volúmenes, controlar la incubación, registrar la eclosión y pesar los pichones. Se define el período de incubación como los días transcurridos desde la puesta del huevo hasta que eclosiona.

Además se realizaron los siguientes métodos:

3.4.A Registro de la temperatura de los huevos

Cada año se seleccionó al azar una sub-muestra de nidos: 2010 = 15, 2011 = 27, 2012 = 34 y 2013 = 13. En el día de la puesta a cada huevo se le colocó un sensor de temperatura

iButton (DS1921G#F50; $\pm 0.5^{\circ}\text{C}$, Maxim Integrated, San José CA, US) previamente programado con el programa de computación “OneWireViewer iButton” (suministrado con los sensores). Los sensores registraron la temperatura cada 15 minutos hasta que los huevos tuvieron 31 días de haber sido puestos, luego se los removió para evitar fallas en la eclosión. Los sensores tienen una capacidad de registros limitada, por lo cual a los 15 días de colocados fue necesario remover el sensor, descargar los datos y programarlos nuevamente. Cada sensor fue adherido a la cáscara del huevo con cinta adhesiva médica—que permite que el embrión siga respirando—entre ambos polos del huevo (Fig. 3.1). Algunos de estos sensores se soltaron de los huevos y otros pertenecían a huevos predados, por lo tanto se registró la temperatura de 61 nidos de manera completa, desde la puesta hasta el fin de la incubación.



Figura 3.1. Izquierda, sensor de temperatura iButton colocado sobre los huevos de Pingüino de Magallanes; derecha, sensor adherido a través de la cinta adhesiva médica. El sensor tiene un tamaño de 17.35 x 5.89 mm.

Dado que los pingüinos rotan los huevos durante la incubación, es probable que los sensores hayan quedado en contacto directo con el parche de incubación, en contacto con el

sustrato del nido o en el medio, y esto podría alterar los registros. Para comprobar que los registros no hayan sido afectados por la rotación de los huevos, durante el año 2012 se le colocaron dos sensores de temperatura al mismo huevo en lados opuestos de mismo—también entre los polos—($N = 2$ huevos). Además, se colocó un tercer sensor en el polo superior del huevo (como en Rebstock y Boersma 2011). La temperatura se registró por tres días cada 5 minutos al mismo tiempo para los tres sensores de cada huevo, de modo de tener valores comparativos. La decisión de colocar el sensor en un costado del huevo y no como en Rebstock y Boersma (2011) se debe a que el embrión flota en la superficie de la yema, por lo tanto la temperatura en el medio del huevo sería un mejor estimativo de la temperatura que recibe el embrión (Beaulieu et al. 2010). Por otro lado, muchas otras metodologías son utilizadas para registrar la temperatura de los embriones con mayor precisión que la de este trabajo (Webb 1987, Weathers y Sullivan 1989, Hepp 2004, Niizuma et al. 2005). Sin embargo, como se verá en los siguientes capítulos, el principal objetivo es continuar con el normal desarrollo del embrión y además comparar la temperatura de los dos huevos de la nidada. Esas otras metodologías interfieren con el tamaño de la nidada y/o con el desarrollo embrionario al utilizar huevos falsos o inviables.

3.4.B Causas de la trayectoria de las temperaturas de incubación

Dada la trayectoria de temperaturas de incubación hallada en este mismo capítulo para el Pingüino de Magallanes se plantearon tres posibles explicaciones al respecto: i) se realizó un experimento de incubación completa para comprobar si es que los embriones se ven perjudicados cuando son incubados directamente a altas temperaturas y requieren una temperatura de incremento progresivo. ii) Se midió el desarrollo del parche de incubación

para evaluar si es debido a una limitación causada por un retraso en el mismo. iii) Se realizaron observaciones en los nidos para determinar si es debido a cambios posturales de los adultos a lo largo de la incubación.

3.4.B.i *Experimento de la incubación completa*

Se incubaron los huevos desde el día de la puesta a temperatura máxima y constante (i.e. la temperatura de incubación completa hallada en este mismo capítulo—34°C), y se evaluaron los efectos que tuvo este tipo de incubación sobre la eclosión de los huevos y el estado de los pichones en el día de la eclosión. Para ello, durante el año 2012, se removieron en el día de la puesta 10 segundos huevos de sus nidos y se colocaron en su lugar huevos de yeso. Se utilizaron solamente los segundos huevos para que no haya variaciones en función del orden de puesta del huevo. Se marcaron los huevos con el número del nido con marcador indeleble y luego se los colocó en una incubadora (Simen Premium, Argentina) situada en el laboratorio, a 3.5 km de la isla de estudio. La temperatura de la incubadora fue constante a 34°C y las condiciones de humedad se mantuvieron constantes colocando un recipiente con agua en el interior de la incubadora que fue relleno diariamente a un mismo nivel. Después de 18 días de incubación, se devolvieron los huevos a sus nidos originales. En este momento de la incubación la temperatura de los huevos de esta colonia ya es constante y a 34°C (resultados de este mismo capítulo). El traslado de los huevos del campo a la incubadora y viceversa se realizó a temperatura ambiente. Una vez devueltos los huevos fueron medidos para estimar su volumen. Luego, se controlaron los nidos para evaluar si estos huevos eran predados y para registrar la eclosión, y en el día de la eclosión los pichones fueron pesados y medidos. Se siguieron revisando regularmente los nidos para

controlar el crecimiento y la supervivencia de los pichones. Para poder evaluar si estos valores estuvieron dentro de los parámetros esperados, se utilizaron nidos no manipulados del año 2012 ($N = 31$ nidos).

3.4.B.ii *Medición del parche de incubación*

Para evaluar el desarrollo del parche de incubación se tomó una sub-muestra de los nidos en los cuales se registró la temperatura de los huevos ($N = 12$ parejas cada año, años: 2012 y 2013). Se capturaron a los adultos para medirles el parche de incubación en el día de la puesta del primer huevo (día 0), del segundo huevo (día 4) y luego cada 6 días hasta los 34 días de incubación—0, 4, 10, 16, 22, 28 y 34 días desde la puesta del primer huevo. La primera vez se determinó el sexo de los adultos capturados a través del ancho del pico (Gandini et al. 1992), y luego se los anilló como se describe en el capítulo 1. Por lo tanto en las siguientes visitas el sexo era identificable a simple vista a través del anillo.

Lo primero que se midió fue la temperatura del parche con el termómetro digital ($\pm 0.1^\circ$ C, Pro-check, CABA, Argentina) para evitar que la misma disminuya por el manipuleo del animal. Sin embargo, la latencia de la manipulación—el tiempo que transcurre entre el momento que se captura al individuo y se mide la temperatura—fue menor a unos minutos. Además, la temperatura ambiente no fue tan fría como para afectar esta medición. No obstante, se promediaron los datos de temperatura ambiente para cada día, controlando la temperatura del parche por la temperatura ambiente. Para medir la temperatura del parche se colocó el termómetro en la zona inferior del parche y se envolvió el sensor del termómetro con la piel del parche—para que no interfiera la temperatura ambiente, luego se esperó a que la temperatura del termómetro se estabilice (Fig. 3.2). Posteriormente, se

midió el ancho del parche con un calibre (± 0.1 mm) en su parte más ancha estirando la piel de esta zona. También se midió el largo del parche con una regla (± 1 mm), colocando la misma en la parte superior del parche (donde comienza la zona sin pluma) y midiendo hasta la zona donde finaliza el área desplumada. El área se calculó como la mitad del producto del ancho por el largo (St. Clair 1992).

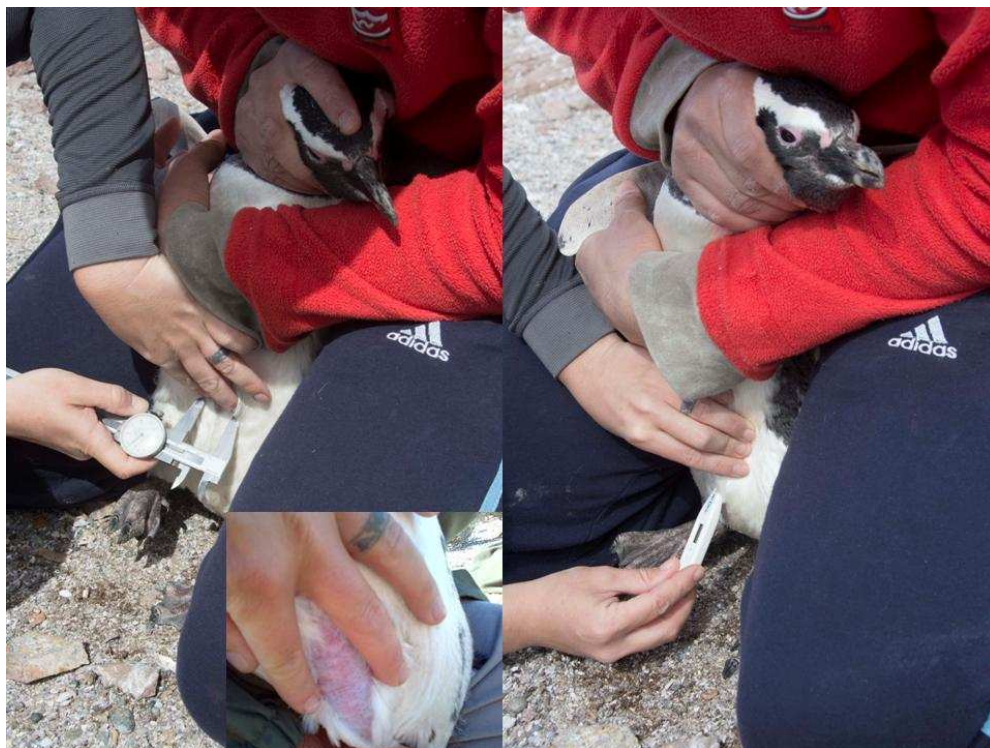


Figura 3.2. Medición del ancho (izquierda) y temperatura (derecha) del parche de incubación del Pingüino de Magallanes.

Mayormente durante la puesta y algunas veces a lo largo de la incubación ambos padres están presentes en el nido. Sin embargo, para evitar perturbar en exceso a los adultos, en el día de la puesta se capturó a la hembra (por lo general ellas toman el primer

turno de incubación), y en las siguientes visitas al individuo que estaba acostado sobre los huevos.

3.4.B.iii *Posturas de los adultos durante la incubación*

Durante las temporadas 2011 y 2012 se registraron las posturas de los adultos en 160 nidos. En el día de puesta de cada huevo y luego cada 4 días hasta la eclosión se chequearon los nidos. Los registros se realizaron a 5 metros aproximadamente del nido para evitar influir en la postura de los adultos. Las posturas se catalogaron como: “acostado” cuando el adulto estaba en posición horizontal y ningún huevo era visible a simple vista; “sentado” cuando el adulto estaba parado pero parcialmente recostado sobre los huevos, por lo cual éstos quedaban semi-expuestos; y “parado” cuando el adulto estaba parado en el nido y los huevos quedan totalmente expuestos. A pesar que estos datos no se basan en observaciones exhaustivas sobre cada nido, el número de nidos observados es muy alto y debería poder detectar si es que existiese una variación en la postura.

3.5 ANÁLISIS ESTADÍSTICOS

Para evaluar los factores que afectan el período de incubación, se realizó un modelo lineal mixto con distribución “Gaussiana” y función de enlace “identidad”. El período de incubación fue la variable respuesta, el nido el efecto aleatorio y los efectos fijos: año (4 niveles: 2010-2011-2012-2013), orden de eclosión (1^{ero}, 2^{do} huevo), fecha de puesta del primer huevo, volumen del huevo y condición física de los padres (hembras y machos).

Para evaluar el efecto de una incubación alta y constante (trayectoria completa) en el peso y tamaño corporal de los pichones en el día de la eclosión (3.4.C.i), se realizaron

dos modelos lineales mixtos con distribución “Gaussiana” y función de enlace “identidad”. El peso o el tamaño del pichón fueron las variables respuestas, el nido el efecto aleatorio y como efectos fijos se utilizaron: el volumen de los huevos, el tipo de trayectoria de las temperaturas (completa vs. progresiva—nidos sin incubación artificial) y la interacción entre ambos.

Para evaluar el efecto del parche de incubación sobre la temperatura de incubación se realizó un modelo lineal mixto con distribución “Gaussiana” y función de enlace “identidad”. El promedio de temperaturas de los huevos de los días previos a cada medición del parche (promedio de los intervalos de los días: 0–3, 4–9, 10–15, 16–21, 22–27 y 28–33) fue la variable respuesta. Se incluyó el área y la temperatura del parche, el volumen total del huevo, el día de incubación de la medición del parche (como un número entero) como efectos fijos. También se añadió al modelo las interacciones: día de incubación y área del parche, y día de incubación y temperatura del parche. Como efectos aleatorios se incluyó al nido y a la identidad del huevo para tener en cuenta la falta de independencia de los huevos de la misma nidada y de las mediciones tomadas sobre los mismos huevos.

3.6 RESULTADOS

3.6.A Validación de la metodología

No se encontraron diferencias significativas en la temperatura registrada entre los sensores de temperatura colocados en los mismos huevos en lados opuestos (t-test pareado: *Huevo a*: $t_{569} = 1.85$, $P = 0.07$, $N = 579$; *Huevo b*: $t_{578} = -0.69$, $P = 0.48$, $N = 579$). La diferencia de temperatura promedio registrada entre ambos lados fue para el *Huevo a* $5.51 \pm 0.17^{\circ}\text{C}$ y para el *Huevo b* $3.74 \pm 0.11^{\circ}\text{C}$. En cuanto al sensor colocado en el polo del huevo y los

colocados en ambos lados, no se encontraron diferencias significativas entre las temperaturas para el *Huevo a* (ANOVA un factor: $F_{2,1706} = 0.77$, $P = 0.46$), pero si para el *Huevo b*. Siendo la temperatura de ambos lados menor que la temperatura del polo (t-test pareado: *lado A* vs. polo: $t_{578} = -7.59$, $P < 0.0001$, $N = 579$; *lado B* vs. polo: $t_{578} = -10.9$, $P < 0.0001$, $N = 579$).

3.6.B Período de incubación: duración y factores que lo afectan

En el modelo en el cual se analizaron los factores que afectan el período de incubación, se encontró que el período difirió entre los primeros y segundos huevos puestos, y también entre el año 2010 y el 2011 (Tabla 3.1). Los primeros huevos tardan aproximadamente 2 días más en eclosionar que los segundos huevos y el período de incubación de los huevos del 2010 es menor que el de los huevos del 2011. La diferencia entre años radica en el primer huevo puesto ($\bar{x}_{2010} = 40.77 \pm 0.22$; $\bar{x}_{2011} = 41.67 \pm 0.24$), dado que los segundos no presentan diferencias ($\bar{x}_{2010} = 38.87 \pm 0.14$; $\bar{x}_{2011} = 38.96 \pm 0.16$). La fecha de puesta de los primeros huevos, la condición física de los padres y el volumen de los huevos no influyeron en el período de incubación de los huevos (Tabla 3.1).

Tabla 3.1. Modelo lineal mixto en donde se analiza el período de incubación de los huevos del Pingüino de Magallanes. Se muestra el modelo final, y las variables no significativas analizadas ($N = 206$ huevos).

Modelo final	Valor	T	DF	P
Intercepto ($OP^a = 1^{er}$, año = 2010)	40.9			
$OP^a 2^{do}$	-2.27	-19.7	102	<0.0001
2011	0.49	2.13	99	0.03
2012	0.12	0.54	99	0.59
2013	0.004	-0.01	99	0.99
Variables no-significativas	L-ratio	P		
Fecha	1.32	0.25		
Condición física de la hembra	0.95	0.33		
Condición física de los machos	0.43	0.51		
Volumen	0.37	0.54		

^aOP = Orden de puesta: 1^{er} y 2^{do} huevo puesto

3.6.C Período de incubación: temperaturas de los huevos y temperaturas anómalas

La temperatura media diaria de los huevos aumenta progresivamente a medida que el período de incubación avanza, ajustándose a curvas logarítmicas (Fig. 3.3). La tasa de aumento de la temperatura fue mayor para el primer huevo puesto que para el segundo, y la temperatura a la cual comienzan a ser incubados los primeros huevos es menor que la de los segundos (ver ecuaciones Fig. 3.3). Los primeros huevos alcanzan los 32°C a los 13 días desde su puesta, mientras que los segundos huevos alcanzan esa temperatura a los 11 días. Ambos huevos se estabilizan a los 17 días de puesto cada uno a $34.2 \pm 0.1^\circ\text{C}$ —temperatura completa (Fig. 3.3). Es decir, que si se comparan las temperaturas de los huevos al mismo momento del período de incubación, el primer huevo alcanza la temperatura completa antes que el segundo. Una vez finalizada la puesta las temperaturas de ambos huevos no presentaron diferencias significativas ($\bar{x}_{\text{primer huevo}} = 31.958^\circ\text{C}$, $\bar{x}_{\text{segundo huevo}} = 31.957^\circ\text{C}$; t-

tets pareado: $t_{241} = 0.05$, $P = 0.96$). Sin embargo, si se compara la temperatura de los huevos desde que cada uno fue puesto, los primeros huevos recibieron en promedio menos temperatura que los segundos ($\bar{x}_{\text{primer huevo}} = 29.91^{\circ}\text{C}$, $\bar{x}_{\text{segundo huevo}} = 31.62^{\circ}\text{C}$; t-tets pareado: $t_{281} = -8.21$, $P < 0.0001$).

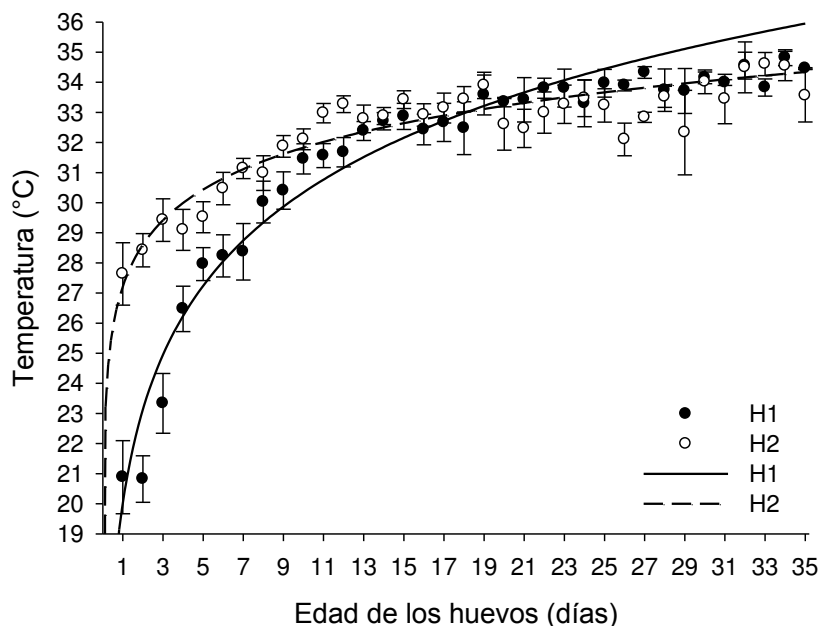


Figura 3.3. Temperaturas medias diarias y sus errores estándares a lo largo del período de incubación de los primeros (H1, círculos negros) y segundos (H2, círculos blancos) huevos. El eje x representa la edad de cada huevo, comenzando con el día de puesta (1) de cada huevo. Las líneas representan los ajustes a curvas logarítmicas, línea continua para los 1^{eros} huevos y línea discontinua para los 2^{dos} huevos ($N = 61$ nidos):

Temperatura media diaria del 1^{er} huevo = $20.36 + 4.29 \ln(\text{edad del huevo})$; $R = 0.86$.
Temperatura media diaria del 2^{do} huevo = $27.29 + 1.95 \ln(\text{edad del huevo})$; $R = 0.67$.

En los primeros huevos puestos, las temperaturas diarias máximas a lo largo de la incubación se mantuvieron constantes ($\bar{x} = 37.9 \pm 0.1^{\circ}\text{C}$). Las temperaturas diarias mínimas fueron bajas durante los primeros cuatro días de incubación ($\bar{x} = 18.1 \pm 0.5^{\circ}\text{C}$) y luego aumentaron a partir del 8^{vo} día de incubación a una temperatura promedio de $24.7 \pm$

0.2°C (Fig. 3.4) (Coeficiente de correlación Pearson de la temperaturas mínimas en función del avance de la incubación: $R^2 = 0.74$, $P < 0.01$). El rango de temperaturas diario (máxima diaria menos mínima diaria) una vez finalizada la puesta (edad del primer huevo = 4) fue de $10.04 \pm 0.3^\circ\text{C}$ en promedio.

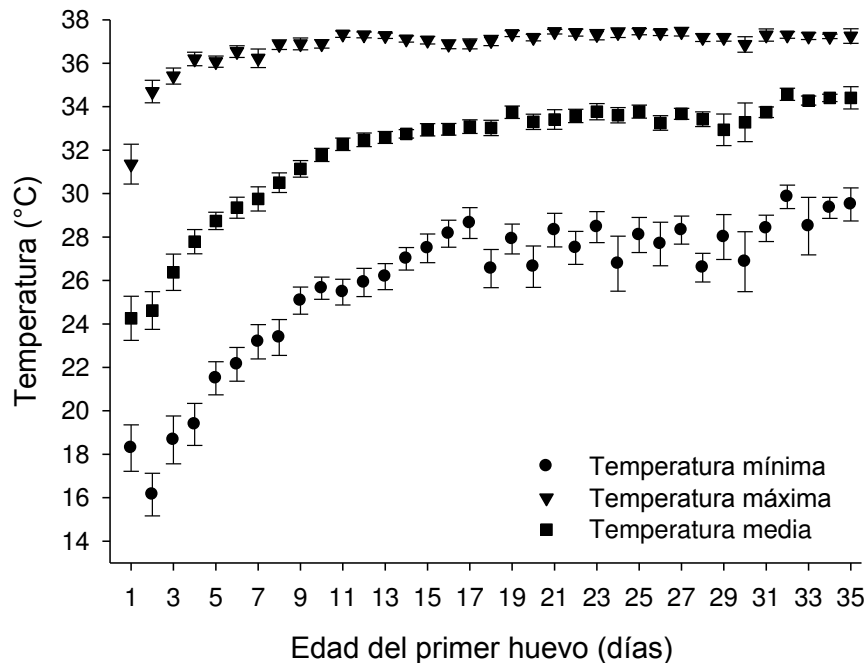


Figura 3.4. Temperaturas promedias diarias (cuadrados), máximas (triángulo invertido) y mínimas (círculos) a medida que avanza la incubación. Los valores utilizados son los de los primeros huevos puestos en la nidada, se muestran las medias con los errores estándares.

En los nidos estudiados en el año 2010 (14 nidos) se buscaron nidos con temperaturas atípicas (nidos atípicos); i.e. que no presenten la trayectoria de temperatura hallada en la Figura 3.3. a medida que avanza la incubación (nidos típicos—se utilizaron nidos del 2010 para realizar las comparaciones). Se encontró un nido con un rango diario de temperatura más amplio que los nidos de trayectoria típica (t-test rango de temperatura

diaria de nido típico vs. nido atípico: $z_{58} = -5.13$, $P < 0.0001$, $N = 30$ días; Fig. 3.5). El rango de temperatura promedio para el primer huevo fue de $13.91\text{ }^{\circ}\text{C} \pm 0.88^{\circ}\text{C}$ y para el segundo de $14.14\text{ }^{\circ}\text{C} \pm 0.78^{\circ}\text{C}$, no presentando diferencias significativas entre ellos (t-test pareado primero vs. segundo huevo: $t_{29} = 1.36$, $P = 0.18$, $N = 30$ días).

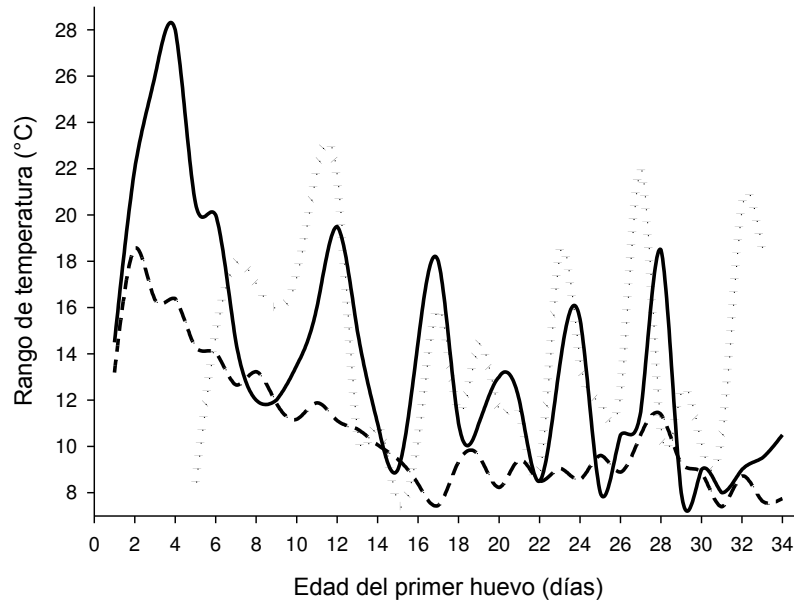


Figura 3.5. Rango de temperatura diaria (temperatura máxima diaria – temperatura mínima diaria) del primer huevo (línea sólida) y del segundo huevo (línea punteada) del nido atípico de Pingüino de Magallanes a medida que avanza la incubación—medida a partir del día de puesta del primer huevo, y rango de temperatura diaria de los nidos típicos (promedio del rango de ambos huevos del nido) (línea discontinua).

En otros dos nidos (Na, Nb) la temperatura de los huevos cayó por debajo de lo esperado entre los 25 y 29 días de incubación (Tabla 3.2). Sin embargo, los segundos huevos alcanzaron temperaturas menores que los primeros huevos (t-test pareado primeros vs. segundos huevos: Na: $t_{23} = 5.55$, $P < 0.01$; Nb: $t_6 = 19.59$, $P < 0.01$).

Tabla 3.2. Temperatura de los huevos (media, mínima) registrada durante la caída de temperatura, y su duración en dos nidos (Na, Nb) del Pingüino de Magallanes.

Nido – Huevo	Temperatura media (°C)	Temperatura mínima (°C)	Duración de la caída (hr)
Na – H1 ^a	16.4	10.5	6:15
Na – H2 ^a	11.7	6.50	9:00
Nb – H1 ^a	20.4	17.0	1:50
Nb – H2 ^a	12.8	9.00	2:00

^aH1 = primeros huevos puestos, H2 = segundos huevos puestos

De estos tres nidos atípicos solamente un huevo desapareció al día siguiente de haber comenzado a eclosionar, mientras que los otros pichones eclosionaron y se independizaron. Incluso, el peso al nacimiento fue similar entre los pichones de los nidos atípicos y los nidos típicos (t-test típicos vs. atípicos: $t_{18} = -1.23$, $P = 0.23$). En los tres nidos atípicos la condición física de las hembras y los machos fue menor que la de los nidos típicos, aunque esta diferencia no resultó significativa (hembras: $\bar{x}_{\text{nido-típico}} = 0.07$, $SD = 0.26$; $\bar{x}_{\text{nido-atípico}} = -0.12$, $SD = 0.22$; t-test: $t = 0.81$, $P = 0.42$. Machos: $\bar{x}_{\text{nido-típico}} = 0.03$, $SD = 0.39$; $\bar{x}_{\text{nido-atípico}} = -0.04$, $SD = 0.09$; $t = 0.25$, $P = 0.36$). Por otro lado, el período de incubación de los primeros huevos puestos fue de: 40, 41 y 42 días, mientras que el de los segundos huevos fue de 40 y 39 días. No se encontraron diferencias significativas entre el período de incubación de estos huevos y los huevos de nidos típicos del año 2010 (t-test nidos típicos vs. nidos atípicos: primeros huevos: $t_{40} = 0.03$, $P = 0.97$; segundos huevos: $t_{42} = -0.84$, $P = 0.41$).

3.6.D Detalles del intervalo de puesta: temperaturas de los huevos y patrones

La temperatura promedio de los huevos durante la puesta fue de 22.50 ± 0.36 °C, un nido presentó un promedio mínimo de 15.17 °C y otro un máximo de 30.66 °C. Existieron diferencias significativas entre las temperaturas diarias durante la puesta (ANOVA una-vía: $F_{4,283} = 20.26$, $P < 0.0001$; Fig. 3.6). La temperatura durante el día de la puesta (d0) fue mayor que la temperatura de los siguientes dos días (d1 y d2), pero menor que la temperatura del día de la puesta del segundo huevo (d4). Además, las temperaturas de los d1 y d2 fueron menor que la de los dos siguientes días. El rango de temperaturas diario durante la puesta para los primeros huevos fue amplio: de 16 ± 0.18 °C en promedio. Se encontró un rango mínimo de 8 °C y un máximo de 28 °C.

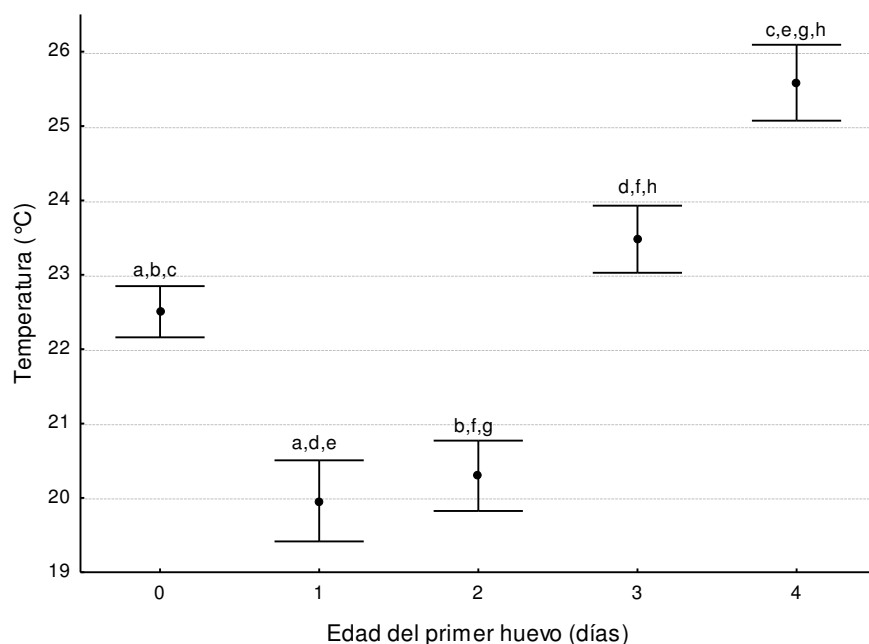


Figura 3.6. Temperatura del primer huevo durante la puesta, desde el día de su puesta (d0) hasta el día de la puesta del segundo huevo (d4). Los valores medios fueron: $\bar{x}_{d0} = 22.50 \pm 0.36$ °C, $\bar{x}_{d1} = 19.96 \pm 0.57$ °C, $\bar{x}_{d2} = 20.29 \pm 0.49$ °C, $\bar{x}_{d3} = 23.48 \pm 0.47$ °C, $\bar{x}_{d4} = 25.6 \pm 0.54$ °C. Se muestran las medias \pm errores estándares y diferencias significativas con letras (Test-LSD; $P_{a,c,d,e,f,g} < 0.0002$, $P_b = 0.001$, $P_h = 0.005$).

Durante los 4 días que dura el intervalo de puesta, y el primer huevo está solo en el nido, se pudieron distinguir 8 patrones distintos de temperatura (Fig. 3.7), teniendo en cuenta previos trabajos por Wang y Beissinger (2009). A partir de ahora estos patrones se los mencionará como: patrones de comienzo de la incubación (PCI). La mayoría de los huevos ($N = 19$ nidos) presentaron un PCI del tipo “forma-V”, los patrones “aumento-chato” y “aumento-lento” se registraron en 11 huevos cada uno, 6 nidos tuvieron el patrón “pulsado”, los patrones “escalonado” y “forma-V invertida” se los encontró en 4 nidos cada uno, y los patrones “chato” y “pulsado invertido” en 3 nidos cada uno (Fig. 3.7).

Estos patrones son de distintas parejas por lo tanto no se pudo ver si el PCI es algo característico de cada individuo. No se encontró que las condiciones físicas (Kruskal-Wallis: hembras: $H = 4.43$, $P = 0.73$; machos: $H = 7.69$, $P = 0.36$) o tamaños corporales de los padres (hembras: $H = 6.41$, $P = 0.49$; machos: $H = 8.42$, $P = 0.29$), la fecha de puesta ($H = 6.58$, $P = 0.47$), el volumen del huevo ($H = 5.96$, $P = 0.54$), y la temperatura ambiente durante la puesta ($H = 12.10$, $P = 0.97$) difieran entre los PCI.

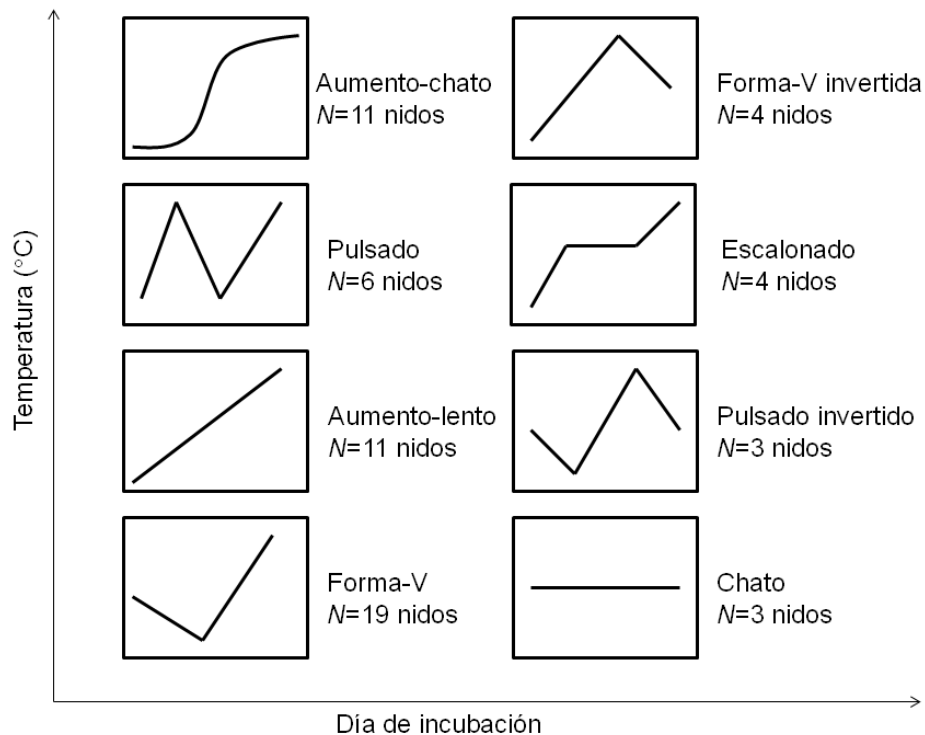


Figura 3.7. Esquemas que caracterizan la temperatura de los primeros huevos puestos durante el intervalo de puesta en el Pingüino de Magallanes—patrones de comienzo de la incubación. Cada cuadrado representa un patrón dentro del cual el eje x representa el avance de la incubación, es decir la edad del primer huevo (desde el día de puesta: 0, hasta el día anterior a la puesta del segundo huevo) y el eje y representa la temperatura de los huevos.

3.6.E Causas de la trayectoria de las temperaturas de incubación

Se muestran los resultados para intentar dilucidar las posibles explicaciones ante la trayectoria de las temperaturas de incubación hallada en la Figura 3.3.

3.6.E.i Experimento de la incubación completa

Los huevos incubados en la incubadora (a temperatura alta (34°C) y constante—temperatura completa) tuvieron un éxito de eclosión del 80%, muy similar a lo encontrado

en esta especie (73%, capítulo 2). Estos huevos eclosionaron con un período de incubación de entre 40 a 46 días, excluyendo el huevo que eclosionó con 46 días, eclosionaron con una media de 41.14 ± 0.67 días. Este período es mucho mayor al período que tienen los segundos huevos en Pingüino de Magallanes: 38.9 ± 0.09 días.

El tipo de trayectoria de la temperaturas de los huevos (progresiva: temperaturas que aumentan progresivamente en nidos del campo—como se observa en la sección 3.6.C—vs. completa: temperaturas que son altas (34°C) y constantes generadas en la incubadora) no afectó el peso o tamaño corporal de los pichones (Tabla 3.3). Sin embargo, los huevos asignados a la trayectoria completa fueron más pequeños que los de la trayectoria progresiva ($\bar{x}_{\text{completa}} = 112.73 \text{ cm}^3$, $\text{SD} = 9.62$; $\bar{x}_{\text{progresiva}} = 98.90$, $\text{SD} = 13.09$; t-test: $t_{37} = 3.36$, $P = 0.002$), como se puede observar su significancia en el modelo (Tabla 3.4). Por lo tanto (y dada la relación entre peso de los pichones y volumen de los huevos como se vio en el capítulo 2), el peso de los pichones también fue menor en la trayectoria completa ($\bar{x}_{\text{completa}} = 83.74 \text{ g}$, $\text{SD} = 7.62$; $\bar{x}_{\text{progresiva}} = 75.63$, $\text{SD} = 5.18$; t-test: $t_{37} = 2.83$, $P = 0.07$), aunque no significativo.

El crecimiento y la supervivencia de los pichones, en general, se ven afectados por muchas variables (capítulo 5). Por lo cual un análisis de estos parámetros no sería adecuado. Sin embargo, la supervivencia de los pichones pertenecientes a la trayectoria completa es del 71%, mientras que los pichones de la trayectoria progresiva tienen una supervivencia del 81%. No obstante, de los 31 nidos con la trayectoria progresiva solamente 4 nidos tuvieron asincronías de 3 o 4 días, mientras que en la trayectoria completa el 86% de los nidos tuvieron estas asincronías. Por ello, si se compara la

mortalidad de los pichones con asincronías de 3 o 4 días entre trayectorias de temperaturas de incubación no se encontraron diferencias ($z = -1.22$, $P = 0.22$).

Tabla 3.3. Modelo lineal mixto para el peso y el tamaño corporal de los pichones de Pingüino de Magallanes. El tipo de trayectoria de temperatura de incubación (aumento progresivo de la temperatura en nidos del campo o aumento constante y alto de la temperatura generado artificialmente), el volumen del huevo y la interacción entre ambas variables son los efectos fijos. ($N = 31$ pichones con trayectoria progresiva vs. 10 pichones con trayectoria constante y alta).

Modelo	Variable	<i>t</i>	<i>P</i>
Peso	Intercepto	0.14	0.89
	TTT ^a	0.59	0.56
	Volumen del huevo	3.22	0.003
	TTT ^a x volumen del huevo	-0.78	0.44
Tamaño corporal	Intercepto	2.9	0.01
	TTT ^a	-1.12	0.27
	Volumen del huevo	-0.05	0.97
	TTT ^a x volumen del huevo	0.82	0.42

TTT^a = Tipo de trayectoria de las temperaturas de incubación

3.6.E.ii Variables que afectan la temperatura de incubación

El volumen del huevo, el área del parche y el día de incubación afectaron la temperatura del huevo (Tabla 3.4). Por el contrario, la temperatura del parche no se relacionó con la temperatura del huevo (Tabla 3.4). Cuanto mayor fue el volumen del huevo mayor fue la temperatura del huevo. El área del parche se relacionó con la temperatura de los huevos dependiendo del día de incubación (interacción día de incubación y área del parche, Tabla 3.4). Durante la incubación temprana (días 0 a 15) a medida que aumentó el área del parche también lo hizo la temperatura del huevo (pendiente de la regresión entre la temperatura del huevo y el área del parche: $F_{1,115} = 19.7$, $P < 0.0001$; Fig. 3.8). Pero durante la incubación

tardía (días 16 a 33) no hay una relación significativa ($F_{1,142} = 0.27$, $P = 0.60$; Fig. 3.8). Ambos, la temperatura del huevo y el área del parche aumentan a medida que la incubación avanza (Fig. 3.9, para más detalles del crecimiento del parche ver capítulo 4), pero después del 10^{mo} día de incubación el área del parche llegó a su punto máximo de crecimiento, mientras que la temperatura siguió aumentando hasta poco después de la mitad del período de incubación (Fig. 3.9).

Tabla 3.4. Modelo lineal mixto para la temperatura de los huevos del Pingüino de Magallanes, se muestran todas las variables analizadas y en “negrita” las variables significativas ($N = 24$ nidos).

Efecto		
Fijo	<i>L</i> -ratio	<i>P</i>
Día de incubación	280	< 0.0001
Volumen del huevo	6.75	0.009
Área del parche	13.3	0.001
Temperatura del parche	1.03	0.311
Día de incubación x área del parche	38.5	< 0.0001
Día de incubación x temperatura del parche	0.14	0.711
Aleatorio	χ^2	<i>P</i>
Huevo	4.61	0.032
Nido	7.12	0.008

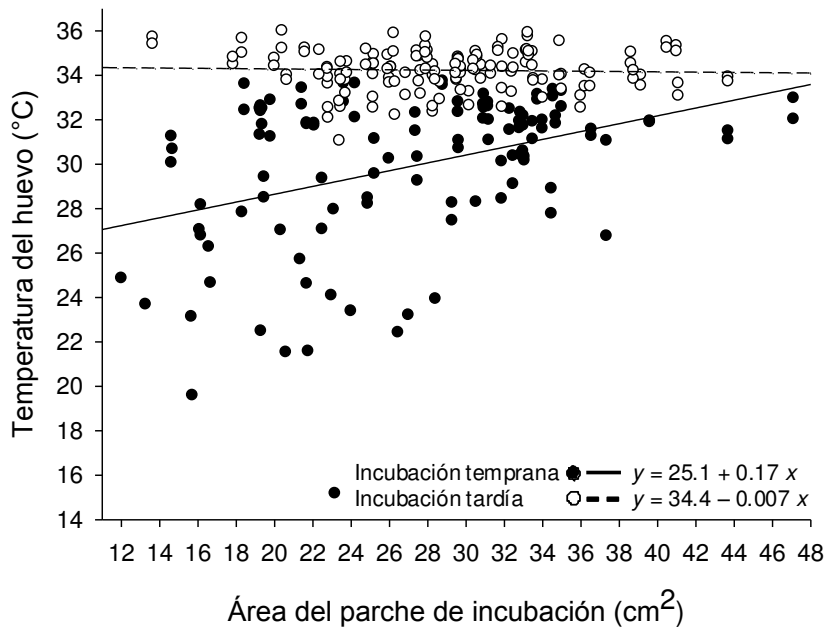


Figura 3.8. Área del parche de incubación en función de la temperatura del huevo durante la incubación temprana (círculos negros, línea continua) y la incubación tardía (círculos blancos, línea discontinua). Se designó la incubación temprana desde el día 0—puesta del primer huevo—hasta el día 15, y la tardía desde el día 16 hasta el 33. Las ecuaciones de ajustes a los datos se ven en la figura.

3.6.E.iii Posturas de los adultos durante la incubación

Se revisó cada nido 10 veces a lo largo del período de incubación. En el 99.01% de las visitas los pingüinos estaban “acostados”, en el 0.58% estaban “sentados” y en el 0.41% estaban “parados”. Las posturas “sentados” y “parados” se registraron durante la primera mitad del período de incubación (0-15 días).

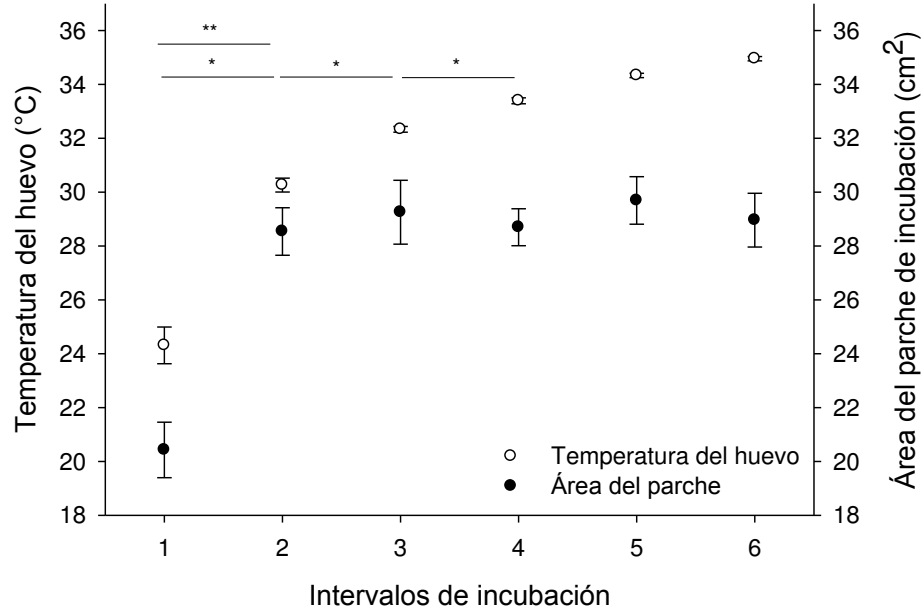


Figura 3.9. Temperatura promedio del huevo (círculos blancos) y área del parche (círculos negros) a medida que la incubación progresa. Los intervalos de incubación 1, 2, 3, 4, 5 y 6 se refieren a las temperaturas promedio de los huevos registradas los días antes de la medición del parche, es decir a los días: 0–3, 4–9, 10–15, 16–21, 22–27 y 28–33 de la incubación (0 es el día de la puesta del primer huevo); y a las áreas del parche medidas los días 4, 10, 16, 22, 28 y 34 del período de incubación (el área medida a los 0 días fue omitida). Se muestran las medias \pm errores estándares. Contrastes de Tukey para el área del parche (**): 1 vs. 2, 3, 4, 5, y 6 todos $P < 0.0001$; y para la temperatura del huevo (*): diferencias significativas entre todos los intervalos (todos $P < 0.008$) excepto entre 5 y 6 ($P = 0.20$)

3.7 DISCUSIÓN

En este capítulo se ha confirmado el aumento progresivo de las temperaturas de incubación hallado previamente en el Pingüino de Magallanes (Rebstock y Boersma 2011), como así también se vio que las temperaturas de ambos huevos son similares a partir de la finalización de la puesta. Además, se encontraron anomalías en cuanto a las temperaturas de incubación, temperaturas muy bajas por horas o amplios rangos diarios, que sin embargo

no afectaron al desarrollo de los huevos ni los pichones. Finalmente, se pudo establecer que la incubación completa alcanzada bien entrado el período de incubación es una consecuencia de un retraso en el desarrollo del parche de incubación. No se debe a cambios en el comportamiento de incubación de los adultos a lo largo de la incubación, ni tampoco a necesidades térmicas del embrión para alcanzar un correcto desarrollo. La metodología utilizada para registrar la temperatura de los huevos fue adecuada para cumplir los objetivos.

3.7.A Período de incubación: duración, temperaturas de los huevos y anomalías

El período de incubación fue mayor en los primeros que en los segundos huevos, probablemente porque los primeros huevos son incubados durante la puesta. También, se encontraron diferencias entre años, pero al parecer esto no estuvo relacionado con las variables ambientales y la abundancia de alimento de cada año, dado que el éxito reproductivo entre los años que presentaron diferencias fue alto y similar.

Se encontró, al igual que Rebstock y Boersma (2011), que la temperatura de incubación aumenta lentamente a medida que la incubación avanza y se estabiliza más tarde que en muchas especies y a temperaturas menores que en otros órdenes de aves (Webb 1987). La temperatura promedio entre ambos huevos de la nidada no difiere entre sí una vez finalizada la puesta. Esta trayectoria progresiva de las temperaturas de incubación es muy similar a la hallada en especies de *Eudyptes* (St. Clair 1992), pero distinta que en pingüinos taxonómicamente más relacionados con el Pingüino de Magallanes, como el Papúa o el del Cabo (Burger y Williams 1979).

Las variaciones en el rango de temperatura diaria se dieron principalmente por las temperaturas mínimas, ya que las máximas fueron muy estables a lo largo de toda la incubación, mientras que las mínimas aumentaron progresivamente. Por lo tanto pareciera ser que la hipertermia es más letal para el embrión que la hipotermia, como propone Webb (1987). Sin embargo, el hecho que las temperaturas máximas sean constantes puede deberse a que esa sea la máxima temperatura que el parche pueda alcanzar y que el parche tenga la capacidad de alcanzar esa temperatura desde un primer momento.

Las anomalías encontradas en cuanto a la trayectoria típica de temperaturas consistieron en un mayor rango de temperaturas diarias y también notables disminuciones de la temperatura de los huevos, por períodos de horas, bien adentrada la incubación. Estas variaciones de la trayectoria típica de incubación no deben de ser tan inusuales, dado que los nidos atípicos representan el 20% de todos los nidos analizados. Como en los Pingüinos de Magallanes los adultos prestan 100% de atención a sus nidos desde el momento de la puesta, estas caídas deben ser el resultado de inatenciones a pesar de estar dentro de los nidos. Esto se muestra en las temperaturas registradas, ya que mientras un huevo tenía una temperatura de 6.5°C el otro huevo tenía una temperatura de 25 °C.

En muchas especies el rango de temperatura amplio puede ser detrimental para el desarrollo embrionario. Los extremos térmicos pueden causar la mortalidad inmediata de los embriones (Baldwin y Kendeigh 1932), efectos teratogénicos (Thompson et al. 1976) o enlentecimiento en el desarrollo del embrión (Webb 1987). En este capítulo se vio que el Pingüino de Magallanes puede tolerar fluctuaciones drásticas de temperaturas y temperaturas muy bajas, mientras que logran eclosionar exitosamente. La corta duración de las disminuciones de la temperatura o la etapa en la cual suceden pueden ser importantes

para el éxito de la eclosión. De hecho solamente se encontraron anomalías al final del período de incubación. En este sentido, los embriones en estado avanzado son menos sensibles a las variaciones de temperaturas dado que ya han desarrollado cierta capacidad de termorregulación (Calder y Booser 1973, Ar y Sidis 2002, pero ver Tazawa y Rahn 1986). La tolerancia a estas caídas de temperaturas o a los grandes rangos pueden ser mecanismos adaptativos para enfrentar las condiciones climáticas a las que están expuestos normalmente los pingüinos. Tampoco se encontró efecto de estas anomalías en el peso de los pichones al momento de la eclosión o en el éxito de independencia. Sin embargo, pueden haber muchos efectos sobre el fenotipo de los pichones que no se evaluaron, porque, a pesar que el proceso de incubación es costoso, la mayoría de los nidos mantienen la temperatura de los huevos dentro de rangos estrechos y a temperaturas altas. Muchos estudios demostraron que incubar los huevos a bajas temperaturas puede generar crecimiento lento o bajas condiciones físicas, como también una menor respuesta inmune (DuRant et al. 2010), una menor capacidad de termorregular (DuRant et al. 2012) y/o una menor capacidad de locomoción (Hopkins et al. 2011).

3.7.B Detalles del intervalo de puesta: temperaturas de los huevos y patrones

La temperatura durante toda la puesta es baja, aumentando progresivamente a medida que avanza la incubación. Esta temperatura está por debajo del cero fisiológico estimado para otras especies (Webb 1987), la temperatura a la cual comienza el desarrollo embrionario (26°C), contrario a lo hallado por Rebstock y Boersma 2011 en la misma especie. Ellos encontraron que los primeros huevos alcanzan los 26°C en promedio durante la puesta.

Estas diferencias pueden deberse a que la temperatura registrada en los lados pareciera ser menor que la registrada en el polo.

Con respecto a los patrones de comienzo de la incubación se pudieron distinguir diferentes patrones que fueron independientes de las condiciones físicas de ambos padres, del año, la fecha de puesta de los huevos y también de las variables ambientales. En otros estudios los patrones dependieron de la condición física de la hembra y de las condiciones ambientales (Wiebe et al. 1998, Grenier y Beissinger 1999), dándose ciertos patrones bajo circunstancias de menos condición física o ambientes hostiles en los que las hembras son más proclives a forrajear. Sin embargo, el Pingüino de Magallanes presta 100% atención a su nido desde la puesta del primer huevo (Boersma et al. 2013), es decir que si bien no necesariamente incuba efectivamente sus huevos, se los encuentra dentro de los nidos, por lo cual es esperable no encontrar relación con las variables estudiadas. Por el contrario, es probable que el patrón hallado dependa del individuo en sí. Lamentablemente, al no tener repeticiones entre años en los mismos individuos no se pudo confirmar esta idea. Estos patrones de incubación pueden ser importantes porque en algunas especies se ha demostrado que afectan la asincronía de eclosión (Wiebe et al. 1998, Wang y Beissinger 2009).

3.7.C Causas de la trayectoria de las temperaturas de incubación

Los huevos incubados artificialmente desde el día de la puesta a temperaturas altas y constantes no vieron afectado su éxito de eclosión ni el desarrollo de los pichones. Esto demuestra que los embriones no necesitan un aumento progresivo de la temperatura de incubación para su correcto desarrollo y que las necesidades térmicas del embrión no

parecen determinar el patrón de temperaturas de incubación hallado en el Pingüino de Magallanes. Si bien el período de incubación es mayor en estos huevos incubados en incubadora a temperatura alta y constante, que en los huevos incubados normalmente en los nidos, esta diferencia seguramente se debe a las caídas de temperaturas durante el traslado de los huevos de nuevo a sus nidos una vez finalizada la incubación artificial. No se puede descartar que una temperatura alta y constante desde el inicio de la incubación afecte otras variables de la performance de los pichones.

La postura de los adultos durante la incubación fue constante durante todo el período de incubación analizado. La mayoría del tiempo los adultos estaban acostados, mientras que la temperatura de los huevos aumentó progresivamente. En contraste, en el Pingüino de Fiordland (*Eudyptes pachyrhynchus*) se demostró que la postura es muy variable: los adultos están un 40% del tiempo “parados” (St. Clair 1992), pero el patrón de temperaturas es similar al del Pingüino de Magallanes. Por ello, se descarta a la postura como un mecanismo que retrase el alcance rápido de una temperatura máxima de incubación, dado que en ambas especies las posturas son distintas pero la trayectoria de la temperatura es similar. Quizás sean necesarios estudios de observación más exhaustivos, en los cuales se vigile por varias horas a los adultos a medida que la incubación avanza. También es posible que la falta de variación en la postura se deba a la presencia de predadores. En este sitio de estudio hay una gran población de gaviotas cocineras y la fisionomía de los nidos hace fácil la predación (capítulo 1), por lo que la postura que adoptan los pingüinos a lo largo de la incubación puede estar sujeta a la presión de predación.

El área del parche de incubación, y no la temperatura del parche, influye en la temperatura de los huevos durante la primera mitad de la incubación, siendo el factor limitante que define el aumento lento de la temperatura del huevo. Ante un aumento del tamaño del parche, una mayor superficie del huevo recibirá calor, y las temperaturas mínimas que se registrarán serán más altas y las temperaturas promedio serán mayores a medida que avance la incubación. Además, la temperatura del huevo se relacionó con la interacción entre el área del parche y el día de la incubación, durante la incubación temprana la temperatura del huevo es alta cuando el área del parche es grande, pero durante la incubación tardía no se encontró relación significativa, la temperatura es independiente del parche. En este sentido, en la última mitad de la incubación hubo un aumento de la temperatura mientras que el área del parche ya había alcanzado su tamaño máximo. Embriones en estadios avanzados tienen cierto nivel de producción de calor propio (Ar y Sidis 2002), esto podría explicar que la temperatura del huevo siga aumentando. Probablemente, la falta de relación entre la temperatura del huevo y la del parche se deba a la metodología utilizada y al aumento rápido con el avance de la incubación que presenta la temperatura del parche (capítulo 4).

El parche de incubación y la temperatura de los huevos se relacionaron en pingüinos *Eudyptes* (Burger y Williams 1979, St. Clair 1992, Massaro et al. 2006). De igual modo, en el Pingüino de Ojos Amarillos (*Megadyptes antipodes*), el retraso de la temperatura de los huevos se relacionó con un retraso en el desarrollo del parche (Massaro et al. 2006). Sin embargo, estos pingüinos difieren en cuanto a la biología reproductiva con el Pingüino de Magallanes: sus segundos huevos son mucho más grandes que los primeros (Williams 1980), una diferencia entre un 15% a un 45% (Warham 1975), y casi nunca crían a los dos

pichones, incluso perdiendo el primer huevo antes de la eclosión (Williams 1980). Esto podría sugerir que el aumento lento de las temperaturas de incubación, causado por un retraso en el desarrollo del parche, no sería una consecuencia de una adaptación ante la biología reproductiva de una especie, sino una cuestión conservada a nivel de orden.

Además, también se encontró que el volumen de los huevos se relacionó con la temperatura de los huevos. Burger y Williams (1979) demostraron que los huevos más pequeños tienen menos capacidad térmica, bajo las mismas condiciones se enfrían y se calientan más rápido. La temperatura más alta de los huevos más grandes podría deberse a cuestiones mecánicas impuestas por el tamaño del parche, los huevos más grandes están más tiempo en contacto directo con el parche que los más chicos, llegando a temperaturas más altas.

En conclusión, el patrón lento de incremento de la temperatura de incubación no es debido a necesidades térmicas del embrión, ni tampoco a las posturas de los adultos. El desarrollo retrasado del parche de incubación concuerda y explica el patrón que sigue la temperatura de los huevos, en especial en la primera etapa de la incubación.

CAPÍTULO 4

PARCHE DE INCUBACIÓN EN EL PINGÜINO DE MAGALLANES

4.1 RESUMEN—En aves, el parche de incubación permite la transferencia de calor del adulto hacia el huevo, lo cual posibilita el correcto desarrollo del embrión y, en algunas especies, determina la trayectoria de las temperaturas a lo largo de la incubación. En este capítulo se investiga el desarrollo del parche de incubación (su área y temperatura) en el Pingüino de Magallanes (*Spheniscus magellanicus*) durante los años 2012 y 2013 en Puerto Deseado, Santa Cruz (47°45´S, 65°53´W). Se evaluó si el parche varía en función del sexo de los adultos, la condición física y el tamaño de los adultos, y entre los reproductores tempranos vs. tardíos. También se evaluó la influencia del volumen total de los huevos y la temperatura ambiente sobre el parche. Se encontró que la temperatura del parche llega a su punto máximo y estable cuando el intervalo de puesta finaliza, mientras que el área del parche se estabiliza más tarde que la temperatura. Los reproductores tardíos tienen mayor temperatura en el parche que los reproductores tempranos, y los adultos en mejor condición



tienen parches más fríos que los de peor condición. Por otro lado, el volumen total de los huevos y el tamaño de los adultos no se relacionaron con el desarrollo del parche. Por último, las diferencias en el desarrollo del parche entre hembras y machos, son debidas al comportamiento durante la incubación, es decir al momento en el cual incuba cada sexo a lo largo del período de incubación

4.2 INTRODUCCIÓN

En aves, las temperaturas de los huevos durante la incubación varían dentro de un rango muy acotado y cualquier desviación puede perjudicar el correcto desarrollo del embrión (Webb 1987, Farmer 2000, pero ver capítulo 3). Las aves pueden lograr estas temperaturas sobre sus huevos a través de distintos mecanismos (Whittow et al. 1990, Booth y Jones 2002, Carey 2002). Sin embargo, la gran mayoría incuban sus huevos exitosamente a través del intercambio de calor entre el parche de incubación abdominal y los huevos (Lea y Klandorf 2002). En algunas especies se demostró que el desarrollo del parche de incubación define el patrón de temperaturas de incubación (St. Clair 1992, Massaro et al. 2006, capítulo 3). La temperatura que reciban los huevos, en especial durante la puesta, tiene consecuencias importantes sobre la asincronía de eclosión (Ricklefs 1993, Wiebe et al. 1998, Johnson et al. 2013, Álvarez y Barba 2014), y ésta última, a su vez, sobre el crecimiento y supervivencia de los pichones (Stokland y Amundsen 1988, Viñuela 1996). Es por ello, la importancia de estudiar el desarrollo del parche de incubación y las variables que lo afectan. En este sentido, se vio en el Pingüino de Ojos Amarillos que el desarrollo total del parche, una vez concluida la puesta, es responsable del patrón de eclosión (Massaro et al. 2006).

El parche de incubación es un área desprovista de plumas que normalmente se sitúa en la parte ventral de las aves (Lea y Klandorf 2002). El desarrollo del parche parece estar bajo control hormonal (Jones 1971), en especial de la prolactina y de esteroides, e involucra el desplume de la zona abdominal y el engrosamiento de la dermis y la epidermis (Lea y Klandorf 2002). Además, durante la formación del parche aumenta la vascularización del

área, al incrementar los vasos sanguíneos de la dermis en tamaño y número (Lea y Klandorf 2002, Jónsson et al. 2006a).

En muchos paserines el proceso de formación del parche se da antes de la reproducción o durante la etapa de construcción del nido (Jones 1971, Zann y Rossetto 1991). Sin embargo, en otras especies se encontró que el desarrollo comienza cuando finaliza la puesta y es un proceso lento (Selander y Yang 1966, St. Clair 1992, St. Clair 1998). Incluso, en algunas especies como en pingüinos, el parche no está completamente desarrollado hasta bien avanzada la incubación (Lloyd 1965, St. Clair 1992, St. Clair 1998). De hecho, se ha propuesto en pingüinos, que el estímulo táctil del huevo es la clave que desencadena el desarrollo del parche (St. Clair 1990, Massaro et al. 2006, pero ver St. Clair 1998). Además se cree que el estímulo del huevo, e incluso el estímulo del contacto con el nido o el estímulo acústico de la colonia, mantienen el parche desarrollado a lo largo de la incubación (St Clair 1998, Waas et al. 2000, Lea y Klandorf 2002). Aparentemente varios estímulos deben actuar en conjunto en el desarrollo del parche (St. Clair 1998).

El desarrollo y la estructura del parche de incubación varían enormemente entre especies por sus diferentes historias de vida, y pueden ser influenciados por distintas variables ambientales y factores ecológicos (Lea y Klandorf 2002). Esta gran variación entre especies hace especialmente interesante el estudio del parche en tantas especies como sea posible, para entender completamente los mecanismos que lo determinan. Los factores que afectan el desarrollo del parche pueden ser: a) ambientales, como ser la fecha de puesta (Massaro et al. 2006); b) fisiológicos, como la condición física de los padres (Jónsson et al. 2006b); c) comportamentales, como por ejemplo si la especie fuera incubadora bi-parental

(Jones 1971); y/o d) evolutivos, como por ejemplo la presión del tamaño del parche que moldea el tamaño de la nidada (Hill et al. 2014).

El período de incubación suele variar con la fecha de puesta de los huevos, aquellos huevos que son puestos tardíamente en la temporada tienen períodos de incubación más cortos (Runde y Barrett 1981). Esto aumentaría la perspectiva de supervivencia de los últimos huevos puestos en la temporada con respecto a aquellos puestos más temprano (Chardine y Morris 1983). Del mismo modo, el parche de incubación también difiere entre reproductores tempranos y tardíos (Manuwal 1974, St. Clair 1998, Massaro et al. 2006). Esta diferencia en el desarrollo del parche en pingüinos se relacionó con el acortamiento del período de incubación a medida que la temporada reproductiva avanza (Massaro et al. 2006).

La condición física de los adultos también puede influir en el desarrollo del parche de incubación, ya que esto implica grandes cambios (Lea y Klandorf 2002) que pueden ser energéticamente costosos para los adultos (Haftorn y Reinertsen 1985, Brummermann y Reinertsen 1991). Por ello, los adultos deberían estar en una buena condición para afrontar estos cambios a niveles hormonales, tisulares y vasculares.

La presencia del parche y su grado de desarrollo pueden diferir entre los sexos (Lea y Klandorf 2002, Bartlett et al. 2005, Fisher et al. 2006). Aunque ambos sexos tienen la potencialidad de desarrollar el parche, por lo general sucede en aquel involucrado en la incubación (Jones 1971). En muchas especies incuban solamente las hembras, en otras lo hacen los machos (Lea y Klandorf 2002), y también hay especies en donde ambos incuban (Deeming 2002). Sin embargo, en algunas especies, los machos que incuban pueden no desarrollar el parche de incubación (Ball 1983, Zann y Rossetto 1991, Lea y Klandorf

2002). Además, a pesar que ambos sexos desarrollen el parche, éste puede diferir en tamaño (Wiebe y Bortolotti 1993, Massaro et al. 2006).

El volumen de los huevos también puede afectar el tamaño y la temperatura del parche, porque un mayor estímulo táctil sobre el parche, asociado a un mayor volumen de la nidada, puede aumentar la liberación de hormonas vinculadas con el desarrollo del parche (Wiebe y Bortolotti 1993, Hill et al. 2014).

En el Pingüino de Magallanes poco se sabe sobre el parche de incubación y nada sobre su desarrollo. En un estudio se midió la temperatura del parche en un día de la temporada reproductiva en varios nidos y se vio que la temperatura del parche es de 37 °C y no presenta diferencias entre machos y hembras (Rebstock y Boersma 2011).

4.3 OBJETIVOS

En este capítulo se pretende analizar el desarrollo del parche de incubación (su área y temperatura) y los factores que afectan su desarrollo en el Pingüino de Magallanes. Para ello se investigará si el área y la temperatura del parche varían entre nidadas tempranas y tardías y entre sexos, y en función del volumen total de la nidada y la condición física y tamaño corporal de los padres.

Hipótesis:

El desarrollo del parche de incubación en el Pingüino de Magallanes varía en función de las variables estudiadas de acuerdo a la historia de vida de esta especie.

Predicciones:

1) El desarrollo del área y la temperatura del parche de incubación será más rápido en nidadas tardías que en tempranas.

- 2) Padres con una buena condición física tendrán parches con crecimiento más rápido y mayores valores asintóticos que padres de mala condición física. Padres más grandes tendrán mayores valores asintóticos que padres más pequeños.
- 3) El área y la temperatura del parche no estarán relacionadas con el volumen total de la nidada, dado que el tamaño de la nidada en estos pingüinos es muy fijo.
- 4) El área y la temperatura del parche no serán distintos entre los sexos, dado que en esta especie ambos adultos incuban y lo hacen de manera similar.

4.4 METODOLOGÍA Y ANÁLISIS ESTADÍSTICOS

4.4.A Metodología

El desarrollo del parche se midió como se explica en la metodología del capítulo 3, se utilizaron los mismos nidos que en ese capítulo (años 2012 y 2013, $N = 24$ nidos). La metodología para la medición y estimación de la fecha de puesta de los huevos, la determinación del sexo, la estimación de la condición física y tamaño de los adultos, y el registro de la temperatura ambiente se encuentra descripta en el capítulo 1.

4.4.B Análisis estadísticos

En cuanto a los análisis estadísticos, como el desarrollo del parche presentó una curva de crecimiento desde el día de la puesta del primer huevo hasta poco antes de la eclosión, se decidió evaluar las variables que lo afectan a través de modelos mixtos no-lineales. Las curvas de crecimiento se construyeron en base a las mediciones realizadas sobre el parche en el día de la puesta del primer huevo (día 0), en el día de la puesta del segundo huevo (día 4) y luego cada 6 días: 10, 16, 22, 28 y 34 días—todos estos días se toman en referencia al

día de puesta del primer huevo y serán mencionados a partir de ahora como “edad del primer huevo”. Los efectos fijos de los modelos fueron: la fecha de puesta del primer huevo (estandarizada como la desviación de la mediana de la fecha de puesta para cada año), el volumen total de la nidada (el volumen del primer huevo + el volumen del segundo huevo) y la condición física y el tamaño corporal de las hembras y los machos. Además, cuando se evaluó la temperatura del parche también se agregó al modelo la temperatura promedio ambiental de los días en los cuales se midió la temperatura del parche. Esto se realizó como un control dado que la temperatura del parche podría estar influenciada por la temperatura ambiente. Los efectos aleatorios fueron el nido y cada adulto del nido, así se tuvo en cuenta la falta de independencia entre los adultos por pertenecer al mismo nido y la falta de independencia de las medidas del parche que fueron tomadas en los mismos individuos.

En pingüinos, los adultos toman turnos de incubación, por lo tanto, para poder comparar el desarrollo del parche entre sexos de un mismo nido, es necesario relativizar el día de incubación para cada sexo. Por lo tanto, en cada nido se registró la primera vez que se encontró incubando al macho como el día 1 de ese macho, y la primera vez que se encontró incubando a la hembra como el día 1 de esa hembra. La segunda vez que se los encontró como el día 2 y así sucesivamente. De aquí en adelante estos días serán mencionados como “día estandarizado” para diferenciarlos de la “edad del primer huevo”. El día de la puesta del primer huevo fue excluido de esta estandarización dado que en realidad no ocurre una incubación real y además, por lo general, ambos padres están en los nidos cuidando los huevos aunque ninguno los incuba efectivamente. Para analizar estos datos se corrieron dos modelos lineales mixtos con distribución “Gaussiana” y función de enlace “identidad”, uno con el área del parche como la variable respuesta, y otro con la

temperatura del parche como la variable respuesta. Los efectos fijos fueron la interacción entre el día estandarizado y el sexo del adulto. Los efectos aleatorios fueron el nido y el individuo.

4.5 RESULTADOS

La fecha de puesta de los primeros huevos abarcó en este set de datos del 4 al 12 de octubre en el 2012 y del 5 al 11 de octubre en el 2013. La temperatura ambiente durante el lapso de tiempo en el cual se tomaron las medidas del parche promedió los 14.09 ± 0.28 °C diarios (rango: 5.93 °C a 28.8 °C). La diferencia entre la nidada que tuvo el mayor volumen (volumen del huevo 1 + volumen del huevo 2) y el menor volumen fue de 64.14 cm^3 . Este volumen sería aproximadamente el 60% del volumen de un huevo promedio de Pingüinos de Magallanes. Tampoco se relacionaron significativamente la condición física del individuo con su tamaño corporal (regresión simple: machos: $F_{1,22} = 0.43$, $P = 0.51$; hembras: $F_{1,22} = 1.38$, $P = 0.25$).

El área del parche y la temperatura del parche se correlacionaron significativamente y positivamente ($R^2 = 0.22$, $F_{1,166} = 45.9$, $P < 0.0001$). El área del parche aumentó gradualmente desde la puesta del primer huevo ($\bar{x}_{\text{área día 0}} = 12.99 \pm 0.76 \text{ cm}^2$, $\bar{x}_{\text{área día 4}} = 20.28 \pm 0.92 \text{ cm}^2$, $\bar{x}_{\text{área a partir del día 10}} = 28.94 \pm 0.59 \text{ cm}^2$; ANOVA de una vía: edad del primer huevo (0, 4, 10, 16, 22, 28 y 34 días) vs. área del parche: $F_{6,161} = 27.07$, $P < 0.0001$) (Fig. 4.1). El área del parche a día 0 y 4 difirieron del área medida en el resto de los días—10/16/22/28/34 (Contrastes de Tukey: todos $P < 0.0005$), sin embargo entre estos últimos días (10/16/22/28/34) no hubo diferencias significativas. Por otro lado, la temperatura del parche llega a su máximo cuando se completa la puesta de huevos (día 4) (Fig. 4.1). La

temperatura del parche a día 0 fue menor a la registrada en todos los otros días (\bar{x} temperatura del parche día 0 = 35.36 ± 0.25 °C, \bar{x} temperatura del parche a partir del día 4 = 37.64 ± 0.04 °C; Contrastes de Tukey: 0 vs. 4, 10, 16, 22, 28, 34 días; todos $P < 0.0001$), y no hubo diferencias entre las temperaturas registradas en todos los demás días.

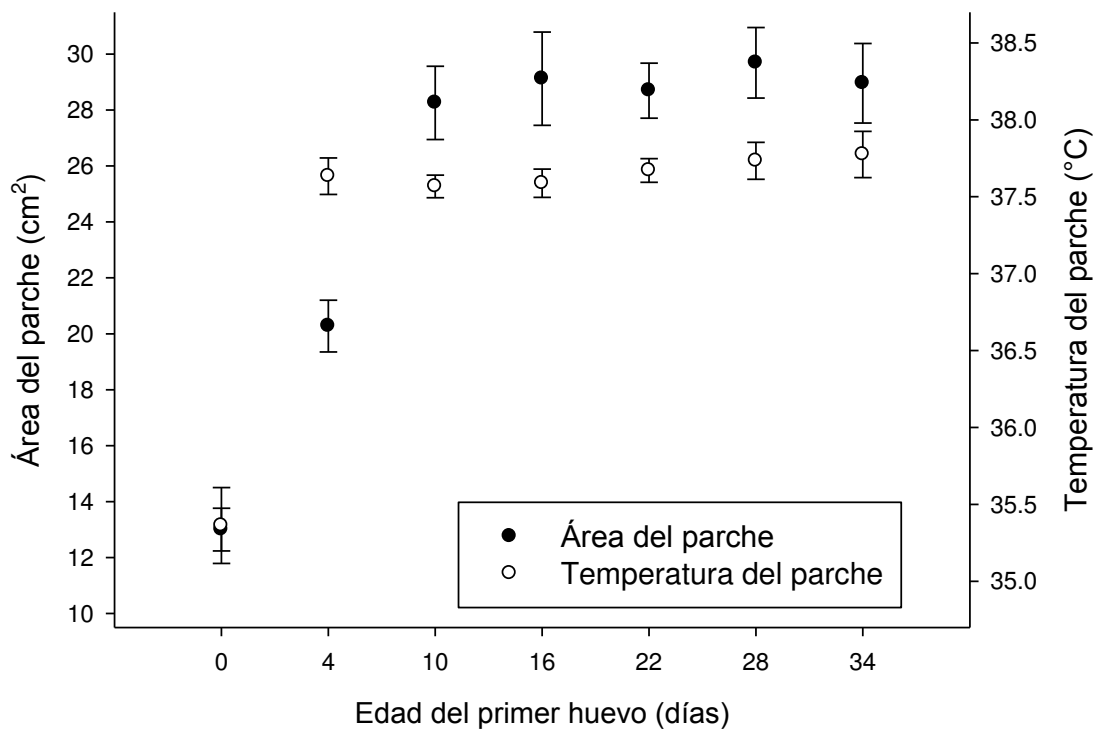


Figura 4.1. Área del parche (círculos negros) y temperatura del parche (círculos blancos) a medida que avanza el período reproductivo, es decir a medida que aumenta la edad del primer huevo. Se muestran las medias \pm errores estándares.

Las ecuaciones que mejor ajustaron el crecimiento del área y la temperatura del parche a medida avanza la edad del primer huevo fueron la Gompertz y la Hiperbola Simple Rectangular.

$$\text{Área del parche} = a \times e^{-e^{-\left(\frac{\text{día}-c}{b}\right)}}; R^2 = 0.496; F = 81.29, P < 0.0001;$$

donde: $a = 29.44$ (área asintótica), $b = 4.26$ (punto de inflexión) y $c = -0.72$ (tasa de crecimiento del área del parche).

$$\text{Temperatura del parche} = c + \frac{a \times \text{día}}{b + \text{día}}; R^2 = 0.617; F = 132.74, P < 0.0001;$$

donde: $a = 37.65$ (temperatura asintótica), $b = 0.10$ (día en el cual se alcanza la mitad del valor de a) y $c = 35.36$ (la temperatura del parche a día 0).

Se encontró que los parámetros de la curva de aumento del área del parche no se vieron afectados por las variables analizadas (fecha de puesta, condición física y tamaño de los adultos y volumen total de la nidada). Además, en cuanto al tamaño corporal, no se encontró una correlación entre el área del parche y el tamaño del individuo separando el análisis entre sexos (regresión simple: tamaño corporal de machos vs. área del parche de los machos: $R^2 = 0.041$, $P = 0.36$; tamaño corporal de las hembras vs. área del parche de las hembras: $R^2 = 0.0019$, $P = 0.84$).

Sin embargo, la temperatura del parche a día 0 (parámetro c) se relacionó negativamente con la condición física, y además el parámetro c se relacionó positivamente con la fecha de puesta (Tabla 4.1). Cuanto mejor fue la condición física menor fue la temperatura a día 0 ($t = -2.42$, $P = 0.02$). Por el contrario, nidadas tardías tuvieron temperaturas a día 0 mayores ($t = 4.03$, $P = 0.0001$) que nidadas tempranas. En este sentido, el período de incubación de ambos huevos de las nidadas fue menor en reproductores tardíos comparado con reproductores tempranos (primeros huevos: $R^2 = 0.04$, $P = 0.04$; segundos huevos: $R^2 = 0.06$, $P = 0.009$) (Fig. 4.2). Las otras variables analizadas (volumen

total de los huevos de la nidada, tamaño corporal y temperatura ambiente) resultaron no significativas.

Tabla 4.1. Modelo mixto no-lineal para la temperatura del parche del Pingüino de Magallanes. Se analizaron el efecto de la fecha de puesta, la condición física y el tamaño de los adultos, el volumen total de los huevos de la nidada y la temperatura ambiente en el día de cada medición. El nido y el individuo fueron los efectos fijos. Se muestran las variables que afectaron a los parámetros de la curva Hipérbola Simple Rectangular ($N = 168$ medidas, $N = 24$ adultos).

Variable – parámetro	L-ratio	P
Fecha de puesta – c	14.2	< 0.0001
Condición física – c	5.38	0.02

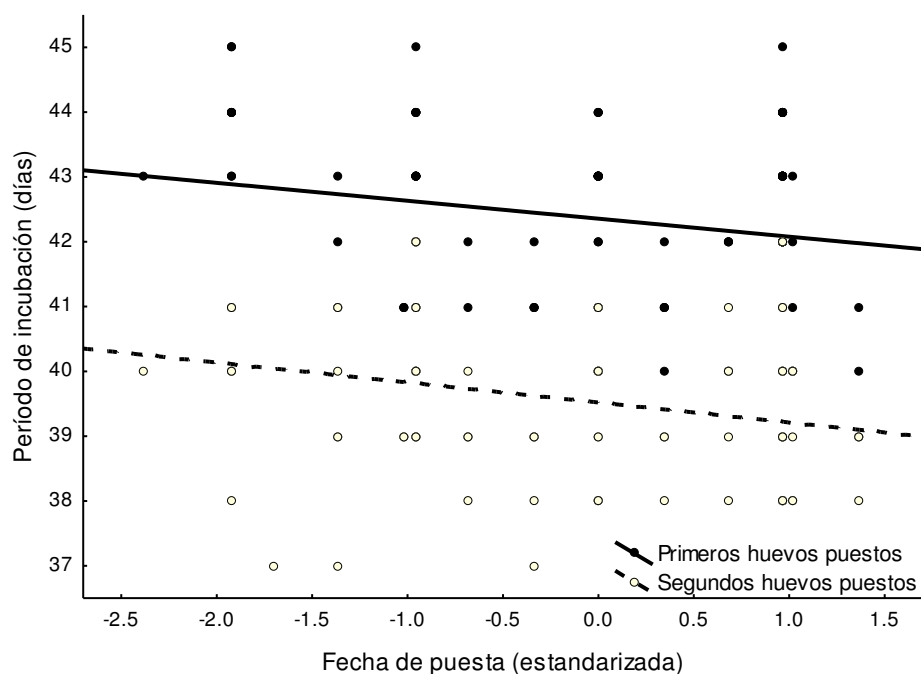


Figura 4.2. Período de incubación (días transcurridos entre la puesta y eclosión de los huevos) en función de la fecha de puesta (estandarizada como la desviación de la mediana de la fecha de puesta de cada año) para los primeros huevos (círculos negros, línea continua) y los segundos huevos (círculos blancos, línea punteada). El ajuste de la regresión para los primeros huevos puestos es: $y = 42.36 - 0.28 x$, y para los segundos es: $y = 39.52 - 0.31 x$ ($N = 112$ primeros huevos, $N = 106$ segundos huevos). Se utilizaron los años en los que se midió el parche de incubación: 2012 y 2013.

Durante las visitas no se encontró a ningún macho incubando (sentado sobre los huevos) a día 0 y se encontró solamente un macho a día 4—en la puesta del segundo huevo. El macho que se encontró incubando a día 4 en la siguiente visita ya no estaba en el nido (Tabla 4.2). Como se puede observar en la Tabla 4.2 muchos de los adultos que eran encontrados en una visita en la siguiente ya no estaban. Además, en pocos nidos se cumplió que las hembras incubaron los primeros 17 días mientras que los machos los siguientes 15 días, como es sabido sucede en Pingüinos de Magallanes (Boersma et al 1990). Se encontró que las hembras pasan más tiempo incubando los huevos que los machos: en el 62% de las visitas se encontraron hembras mientras que en el 38% se encontraron machos en los nidos (test binomial exacto, $P = 0.003$).

Tabla 4.2. Patrón de sexos hallados en cada uno de los nidos a lo largo de las visitas realizadas para el Pingüino de Magallanes. Se muestran la presencia de H = hembras o M = machos en cada nido para cada día de la incubación (medido desde la puesta del primer huevo). En la última columna se observa el tamaño muestral de nidos que cumplieron con el patrón propuesto.

Día 4	Día 10	Día 16	Día 22	Día 28	Día 34	<i>N</i> (nidos)
H	H	H	H	M	H	1
H	H	H	H	M	M	2
H	H	H	M	H	H	2
H	H	H	M	H	M	2
H	H	M	H	H	M	2
H	H	M	H	M	M	5
H	H	M	M	H	M	3
H	H	M	M	M	H	1
H	H	M	M	M	M	2
H	M	H	H	H	M	1
H	M	H	M	H	M	1
H	M	H	M	M	M	1
M	H	H	M	M	M	1

Si se compararan el área y la temperatura del parche de incubación entre sexos en función de la edad del primer huevo, se encuentran diferencias significativas (Fig. 4.3). En el día 10 y 16 de la edad del primer huevo las hembras tuvieron parches más grandes que los machos (t-test área del parche de las hembras vs. machos: día 10: $\bar{x}_{\text{♀}} = 29.57 \text{ cm}^2$, $\bar{x}_{\text{♂}} = 19.08 \text{ cm}^2$, $t = 3.09$, $P = 0.01$; día 16: $\bar{x}_{\text{♀}} = 32.85 \text{ cm}^2$, $\bar{x}_{\text{♂}} = 25.96 \text{ cm}^2$, $t = 2.23$, $P = 0.04$), en todos los otros días no hubo diferencias significativas (Fig. 4.3a). Además, solamente en el día 16 de edad del primer huevo se encontró que la temperatura del parche de los machos era mayor que el de las hembras ($\bar{x}_{\text{♀}} = 37.36^\circ \text{ C}$, $\bar{x}_{\text{♂}} = 37.78^\circ \text{ C}$, $t = -2.48$, $P = 0.02$; Fig. 4.3b).

Sin embargo, si se comparan los sexos en función del día estandarizado de incubación de cada uno, es decir se considera como el día 1 el primer día que incubo cada adulto del nido, no se encuentran diferencias significativas. La temperatura del parche no se relacionó con el sexo ni con el día estandarizado (Tabla 4.3). El área del parche se relacionó con el día estandarizado, demostrando el crecimiento del parche, y con la interacción entre el día estandarizado y el sexo (Tabla 4.3), sin embargo esta significancia no involucró diferencias entre sexos en el mismo día estandarizado (d.e.) (Contrastes de Tukey: $P_{\text{d.e. 1 ♀ vs. d.e.1 ♂}} = 0.16$ y $P_{\text{d.e. 2 ♀ vs. d.e. 2 ♂}} = 0.99$). La significancia de la interacción se debe a diferencias entre el día estandarizado 1 de hembras y el día 2 ($P < 0.0001$), 3 ($P < 0.0001$) y 4 ($P = 0.004$) de hembras, y el día 2 ($P < 0.0001$) y 3 ($P = 0.001$) de machos. Sin embargo, si se descarta del análisis a aquellos machos para los cuales el día estandarizado 1 fue temprano en la temporada se encuentran diferencias significativas entre sexos. Los machos descartados fueron aquel que se lo encontró incubando en el día de la puesta del segundo huevo (día 4) y otros cuatro machos hallados a día 10, que luego no se

encontraron en los nidos en las siguientes visitas hasta el día 22 de edad del primer huevo (ver Tabla 4.2). En el día estandarizado 1 los sexos difirieron en cuanto al área (t-test hembras vs. machos: $t_{23} = -2.36$, $P = 0.02$), siendo mayor el área de los machos que de las hembras ($\bar{x}_{\text{machos}} = 25.56 \pm 1.33 \text{ cm}^2$, $\bar{x}_{\text{hembras}} = 20.95 \pm 1.02 \text{ cm}^2$; Fig. 4.4a). Además las hembras tuvieron mayor temperatura en el parche a día estandarizado 4 que los machos ($\bar{x}_{\text{machos}} = 37.3 \pm 0.01^\circ\text{C}$, $\bar{x}_{\text{hembras}} = 37.9 \pm 0.08^\circ\text{C}$; t-test hembras vs. machos: $t_{12} = 4.22$, $P = 0.001$; Fig. 4.4b).

Tabla 4.3. Modelos lineales mixtos para el área y la temperatura del parche de incubación del Pingüino de Magallanes. Se analizó la influencia del sexo y del momento de la medición de cada individuo en el contexto de la incubación de cada pareja (día estandarizado). El nido y los individuos fueron los efectos aleatorios ($N = 142$ medidas).

Variable respuesta	Efectos fijos	L-ratio	<i>P</i>
Área del parche	Día estandarizado	36.4	<0.0001
	Sexo	0.65	0.42
	Día estandarizado x sexo	8.71	0.03
Temperatura del parche	Día estandarizado	2.95	0.39
	Sexo	0.12	0.72
	Día estandarizado x sexo	7.12	0.07

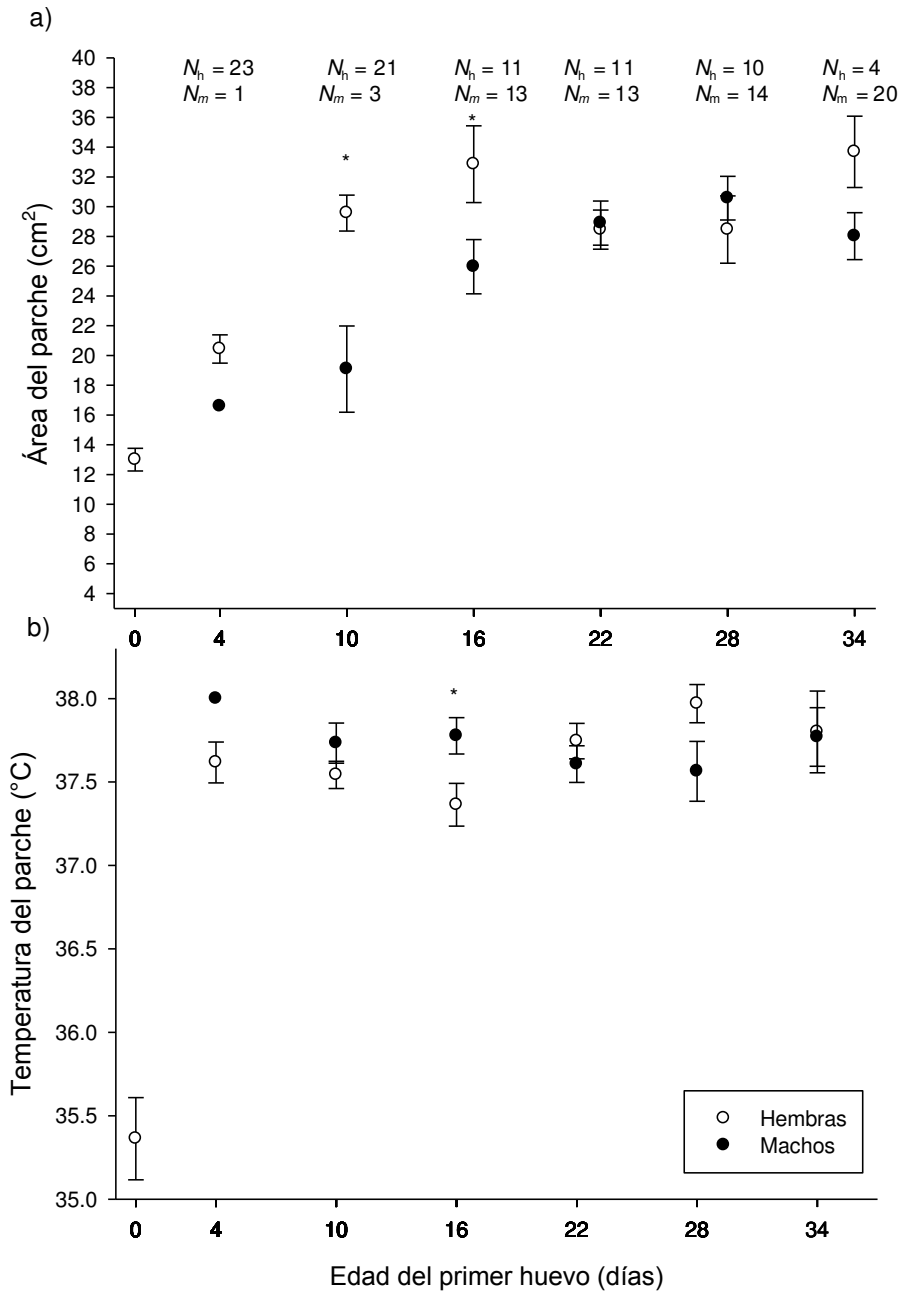


Figura 4.3. a) Área y b) temperatura del parche en las hembras (círculos blancos) y de los machos (círculos negros) en el Pingüino de Magallanes a medida que la incubación progresa, es decir la edad del primer huevo aumenta. Se muestran las medias \pm SE y en la parte superior el tamaño muestral para h = hembras y m = machos. Los * denotan diferencias significativas.

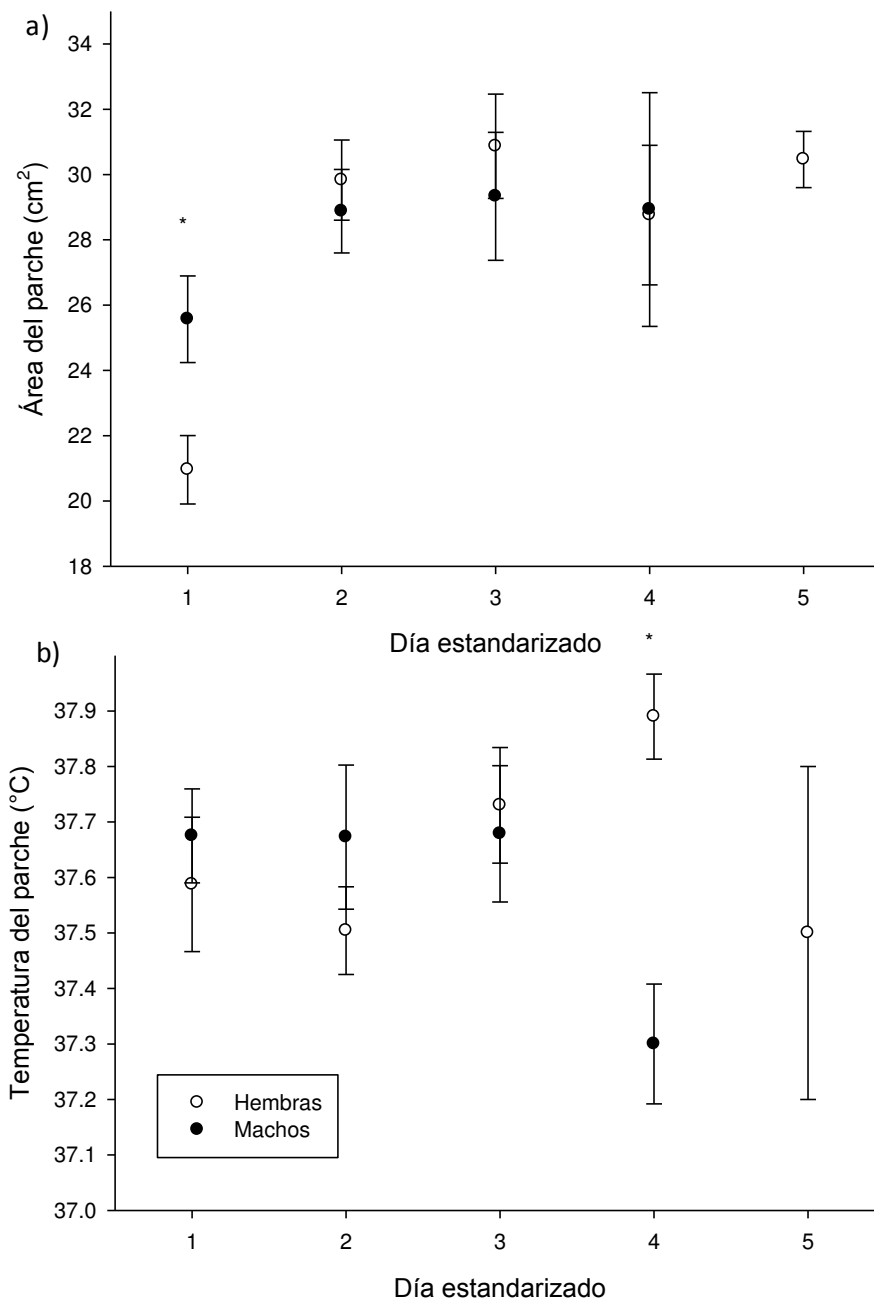


Figura 4.4. a) Área del parche y b) temperatura del parche en función del día estandarizado para hembras (círculos blancos) y machos (círculos negros). El día estandarizado hace referencia al momento de la medición de cada individuo en el contexto de la incubación de cada pareja. Se muestran las medias \pm SE y los * denotan diferencias significativas entre sexos.

4.6 DISCUSIÓN

En este capítulo se estudió por primera vez en el Pingüino de Magallanes el desarrollo del parche de incubación y como varía en función de nidadas tempranas vs. tardías, la condición y el tamaño de los individuos, el volumen total de la nidada y el sexo.

La temperatura del parche de incubación y su área no se desarrollan de la misma manera en el Pingüino de Magallanes. La temperatura llega a su punto máximo más rápido que el área, sugiriendo que la vascularización del parche ocurre inmediatamente en la formación del parche mientras que el agrandamiento del área desplumada ocurre más lentamente. Estos resultados son similares a los hallados en el Pingüino Emperador (*Aptenodytes forsteri*) (Handrich 1989). La temperatura del parche del Pingüino de Magallanes es menor que la de otros pingüinos *Aptenodytes*, pero se encuentra dentro del rango de los pingüinos *Eudyptes* y del Pingüino del Cabo (Deeming 2008).

Se encontró que los reproductores tardíos tuvieron temperaturas iniciales del parche mayores que los reproductores tempranos. St. Clair (1998) y Massaro et al. (2006) también encontraron un menor y más lento desarrollo en el parche de los reproductores tempranos en Pingüinos de Fiordland y de Ojos Amarillos, respectivamente. Esto podría deberse a que la temperatura del ambiente aumenta a medida que la temporada avanza. Sin embargo en los análisis realizados en este capítulo se controló el efecto de la temperatura ambiente sobre el parche. Se ha propuesto que es el estímulo acústico de la colonia lo que provoca un desarrollo temprano del parche de los reproductores tardíos, alcanzando una mayor temperatura en sus parches al comienzo de la puesta (Waas et al. 2000). En este capítulo el período de incubación de los huevos se acortó en los reproductores tardíos (pero ver capítulo 3 en el cual se analizaron 4 años y no 2—estos dos años 2012 y 2013 son años

catalogados como “malo” e “intermedio”, ver capítulo 5). Considerando la mayor temperatura de los parches de los reproductores tardíos y las conclusiones similares de algunos estudios (St. Clair 1998, Massaro et al. 2006, Deeming 2008) este es un resultado esperado.

Un mayor tamaño corporal del adulto no implicó un mayor parche o una mayor temperatura del parche. Esta falta de relación se mantuvo incluso dentro de los sexos. Por otro lado, los adultos de baja condición física tuvieron temperaturas de los parches iniciales más calientes que aquellos en mejor condición. La dirección de esta relación es contraria a lo esperado, dado que adultos en mejor condición podrían termorregular mejor y alcanzar una mayor temperatura en el parche. Sin embargo, esto podría estar relacionado con la asincronía de eclosión, mayores temperaturas iniciales podrían resultar en nidos más asincrónicos y por lo tanto se podría facilitar la reducción de nidada, lo cual sería beneficioso para adultos de baja condición.

Winkler y Walters (1983) propusieron que la relación entre el tamaño de la nidada y el tamaño del parche son el resultado de una co-evolución, dado que el tamaño de la nidada estaría determinado por la forma y tamaño del parche de incubación (Niizuma et al. 2005, Jakubas y Wojczulanis-Jakubas 2014). Como en el Pingüino de Magallanes el tamaño de nidada es muy fijo (Boersma et al. 1990) es esperable una falta de relación entre el parche—su tamaño o su temperatura—y el volumen total de la nidada. Más aún, la máxima diferencia encontrada en cuanto al volumen en estas nidadas corresponde al 60% del tamaño de un huevo de esta especie, por lo cual quizás tampoco sea suficiente como para estimular un agrandamiento del parche.

En algunas especies de aves, se encontró que las hembras tienen parches más grandes (Wiebe y Bortolotti 2000, Fisher et al. 2006) y calientes (Bartlett et al. 2005) que los machos. Mientras que en otras, los machos tienen temperaturas del parche iniciales más altas y parches más anchos que las hembras (Massaro et al. 2006). En el Pingüino de Magallanes, cuando se compara el parche entre sexos a medida que avanza la incubación (lo que en este estudio llamamos edad del huevo), se encontraron que las hembras tenían áreas más grandes que los machos a día 10 y 16, cuando ellas están finalizando su primer turno y los machos están llegando del mar a tomar su turno. Probablemente, al haber estado las hembras en contacto continuo con el huevo, ellas lograron un mayor desarrollo del parche llegado el final de su turno que los machos que se encontraban forrajeando. De hecho, se propuso que cuanto más tiempo pasen en contacto con los huevos recibirán un estímulo más intenso que afectaría más al parche (St Clair 1998, Massaro et al. 2006). Además, es probable que una mayor área expuesta a la temperatura del mar genere un gran costo para la termorregulación. Si la temperatura corporal se pierde a través de esta área, entonces se esperarían áreas de parches menores en el sexo que pasa más tiempo forrajeando en el mar. Así, en el Pingüino Emperador, se encontró que la temperatura del parche decae hasta 10°C cuando bucean (Schmidt et al. 2006), demostrando que se pierde calor por esta región.

Por el contrario, si se compara el parche de incubación entre sexos en función del día estandarizado (se compara el primer día que se encuentra a cada adulto incubando, a pesar que esto sea en distintos momentos del período de incubación) no hay diferencias. Sin embargo, si se descartan a aquellos machos que son encontrados incubando por primera vez muy temprano en el período incubación, pero que sin embargo en la siguiente visita ya no

están en el nido, se encontró que los machos tienen inicialmente parches más grandes que las hembras y las hembras más temperatura en el último día que los machos. La diferencia entre sexos en cuanto al área del parche puede deberse a que las hembras son encontradas por primera vez incubando al comienzo del período de incubación, mientras que los machos son hallados ya bien entrado el período de incubación. Luego, en las siguientes mediciones, a partir del día 10, el parche ya se encuentra en su máximo desarrollo y estabilizado por lo cual no hay diferencias entre sexos.

Ambos resultados parecieran indicar que el parche comienza su desarrollo en el mismo momento para ambos sexos, y que luego continúa su desarrollo, incluso para los machos que se encuentran forrajeando en el mar. En otras especies de pingüinos, el estímulo táctil entre el huevo y el parche se piensa que es la clave que desencadena el aumento de prolactina y andrógenos (Massaro et al. 2007), y luego el desarrollo del parche (St. Clair 1990, Massaro et al. 2006, pero ver St. Clair 1998). Si el estímulo táctil es clave en el Pingüino de Magallanes, los machos podrían comenzar el desarrollo durante la puesta, dado que en este lapso de tiempo ellos suelen cuidar los huevos sentándose sobre ellos (Boersma 1990, M. Barrionuevo observación personal). Luego, el desarrollo del parche probablemente continúa a medida que la incubación avanza para ambos sexos. Sin embargo, pareciera ser que una vez establecido el desarrollo no es necesario el contacto continuo para mantener el parche en desarrollo, los machos tienen áreas grandes cuando llegan de forrajear a pesar de no estar en contacto con los huevos. Por lo tanto, otros estímulos deben estar involucrados en el mantenimiento del desarrollo del parche. En este sentido, en algunas especies el parche se desarrolla en adultos no reproductores (Jones 1971, Fisher et al. 2006). Resumiendo, los machos tendrían el parche más grande que las

hembras en su primer día de incubación, dado que su primer día ocurre más tarde en el período de incubación que el primer día de las hembras, pero en las hembras sería mayor el parche si se compara en el mismo día del período de incubación, cuando ellos llegan de forrajear y ellas finalizan su turno. Con estos resultados podría ser posible que en el Pingüino de Magallanes el estímulo del huevo desencadene el desarrollo del parche en ambos sexos, pero que luego no sea fundamental para mantener el parche en crecimiento, aunque un mayor contacto generaría un mayor desarrollo.

Se encontró que variables ambientales, atributos fisiológicos y comportamentales influyen en el desarrollo del parche de incubación en el Pingüino de Magallanes. La fecha de puesta, en concordancia con lo que sucede en otras especies de pingüinos, y la condición física de los adultos son importantes en la temperatura del parche inicial. Por otro lado, las diferencias halladas en el parche entre los sexos dependen de su comportamiento durante la incubación y del normal desarrollo del parche que aumenta en tamaño progresivamente.

CAPÍTULO 5

FACTORES QUE AFECTAN EL CRECIMIENTO DE LOS PICHONES DE LOS PINGÜINOS DE MAGALLANES

5.1 RESUMEN—El crecimiento de los pichones puede verse afectado por diferentes variables, como la condición de sus padres, la inversión que estos realizan y la disponibilidad de alimento, entre otros. El objetivo de este capítulo fue evaluar el crecimiento de los pichones de Pingüinos de Magallanes (*Spheniscus magellanicus*) a lo largo de cuatro temporadas reproductivas en Puerto Deseado, Santa Cruz (47°45'S, 65°53'W). Para ello se estudió el peso y el tamaño corporal de los pichones a lo largo de todo el crecimiento de los mismos y se evaluó si estos se relacionaban con el volumen de los huevos y el área de sus yemas, la fecha de puesta de los huevos, la condición física de los padres, el año de estudio, el orden de eclosión y la asincronía de eclosión. Todas estas variables a excepción de la asincronía de eclosión influyeron de algún modo en la performance de los pichones. El volumen determinó el peso y tamaño de los pichones en el día de su nacimiento, mientras que el área de la yema afectó solamente al peso. Nidadas tardías tuvieron tasas de crecimiento mayores en función de la condición física de los padres. La condición física de los machos determinó la cantidad de pichones criados y, cuando la condición de éstos fue baja y criaron a un solo pichón, el crecimiento del pichón se vio influenciado por la condición de ambos padres. El año determinó la supervivencia de los pichones, en especial de los segundos en nacer. Además, el área de la yema influyó en la supervivencia de los pichones, aunque no así en su crecimiento. Este tipo de estudio es clave para entender la performance reproductiva y determinar cuáles son los factores condicionantes del crecimiento de esta especie y de su productividad.



5.2 INTRODUCCIÓN

Las especies de aves varían ampliamente en cuanto a la duración del período de crecimiento de los pichones (Lack 1968) y en el grado de dependencia de esos pichones recién nacidos hacia sus padres (Nice 1962). El cuidado parental que realizan los padres puede variar desde cero (en los Megapodes) a continuar a lo largo de todo el período de desarrollo (aves marinas entre otras) (Nice 1962). Los patrones de crecimiento de los pichones son el resultado de los factores ambientales y de la relación entre padres e hijos (Ricklefs 1968, 1979), reflejando la variabilidad del ambiente y, en especies cuyos pichones son alimentados por los padres, la calidad de los padres (Furness 1983, Lequette y Weimerskirch 1990).

Muchos son los factores que influyen en el crecimiento y la mortalidad de los pichones. En primer lugar, la inversión sobre los pichones puede ser realizada inclusive a nivel del huevo, dado que huevos mas grandes tienen un mayor éxito de eclosión (Perrins 1996), y resultan en pichones más pesados (Birkhead y Nettleship 1982, Rafferty et al. 2005, Whittingham et al. 2007), con tasas de crecimiento mayores (Christians 2002, Whittingham et al. 2007), con una mejor respuesta inmune y mayores concentraciones de andrógenos (Gil 2003), y con una mayor supervivencia (Carey 1996) (revisión por Krist 2011). Incluso, la calidad y la cantidad de recursos depositados en los huevos también tienen efectos en el fenotipo de los pichones (Williams 1994), su viabilidad y performance (Bernardo 1996, Mousseau y Fox 1998). Sin embargo, en algunas especies, no se encontró relación alguna entre el huevo y la etapa de pichones (Magrath 1992). En otras resulta importante únicamente en etapas tempranas del crecimiento de pichones (Williams 1994,

Belliure et al. 1999) y luego la calidad de los padres determina la calidad de sus crías (Amundsen y Stokland 1990).

El momento en la temporada en la cual nacen los pichones (reproductores tempranos vs. tardíos) suele ser un factor determinante para su crecimiento: las tasas de crecimiento declinan con el avance de la temporada en muchas especies (Spurr 1975, Bost y Jouventin 1991, Liljeström et al. 2012). Sin embargo, algunos reproductores tardíos tienen pichones con un crecimiento más rápido que los tempranos, aunque no suelen alcanzar los pesos de éstos últimos (VanHeezik et al. 1993, Sicurella et al. 2014). Algunos autores opinan que esta relación es una consecuencia de que otras variables se ven afectadas por la fecha de la reproducción. Por ejemplo, la calidad de los padres (Ritz et al. 2005), porque a mejor condición realizan antes la puesta y dan mejor cuidado parental (Catry et al. 1998, Heg y van der Velde 2001), o las variables ambientales que se deterioran influyendo en el crecimiento de los pichones (Lack 1966, Perrins 1970, Brinkhof y Cavé 1997).

La condición física de los padres puede ser determinante para el crecimiento de los pichones porque padres en mejor condición podrían alimentar mejor a sus pichones. De este modo, se han encontrado relaciones positivas entre la condición de los padres y el crecimiento de los pichones (Reid y Borsma 1990, Liljeström et al. 2012). Los padres depositan diferencialmente sus recursos en la reproducción o en su propia mantención en función de su condición (McNamara y Houston 1996), y en función de su chance de reproducirse en el futuro (Stearns 1976). Especies longevas, como los pingüinos, deberían priorizar su condición, dado que su probabilidad de reproducción futura es alta (Williams 1995). En muchas aves marinas, los padres regulan en cada viaje de forrajeo la cantidad de

alimento que usan para ellos mismos o que entregan a sus pichones (Weimerskirch 1998). También es importante en el crecimiento de los pichones la influencia genética de los padres, dado que puede afectar el crecimiento y la salud de los mismos (Pickett et al. 2013), siendo la tasa de crecimiento heredable (Garnett 1981).

El año de estudio, en muchos trabajos de pingüinos es una medida de la abundancia de alimento y las condiciones ambientales general de ese año (Boersma 2008), y puede influir en el crecimiento de los pichones. Si hay poca abundancia de alimento los padres deben decidir si alimentarse ellos o a sus pichones y ajustar así la tasa de provisión (Burger y Piatt 1990), incluso algunas especies pueden abandonar a sus nidadas (Drent y Daan 1980). Los pichones que son criados bajo condiciones desfavorables tienen pesos y tamaños menores al momento de la independencia y una supervivencia menor en el primer año que los que se crían bajo condiciones favorables (Boag 1987, Richner 1989).

Para maximizar el valor adaptativo de los padres, la inversión parental sobre los pichones debe ser en relación al valor que tiene cada cría (Clutton-Brock 1991). Así, los padres se beneficiarían si invierten en el pichón con mayores probabilidades de supervivencia dentro de una misma nidada (Lack 1968), y esto genera diferencias en el crecimiento de los pichones. Por otro lado, los pichones de una misma nidada pueden competir directa (O'Connor 1978, Mock et al. 1990) o indirectamente por el alimento (Whittingham et al. 2003). Ambos mecanismos provocarían la reducción de la nidada (Mock y Lamey 1991). Esta diferencia en el crecimiento de los pichones o la reducción de nidada pueden estar dadas por el orden de eclosión dentro de la nidada influenciado por la asincronía de eclosión (Saino et al. 2001, Dey et al. 2014, Sicurella et al 2014). En este sentido, el primer pichón en nacer tiene una ventaja de asimetría de tamaño con respecto a

su hermano que nace luego, porque lleva horas o días siendo alimentado (Stokland y Amundsen 1988, Viñuela 1996). En el caso que el alimento sea abundante quizás ninguna de estas variables sea importante, dado que podrían criar ambos pichones a pesar de la asincronía de eclosión. Sin embargo, en el caso que el alimento sea un factor limitante entonces la asincronía y/o el orden de eclosión pueden pasar a ser factores fundamentales (Hipótesis de Reducción de Nidada, Lack 1954). Dado que muchas restricciones aparecen únicamente cuando el alimento es escaso (Stearns 1992), en ambientes variables es conveniente adoptar una estrategia de reproducción flexible (Erikstad et al. 1998). Por ejemplo, algunas aves marinas entregan alimento al pichón de menor condición solamente si las condiciones ambientales son favorables (Weimerskirch et al. 2001).

5.3 OBJETIVOS

En este capítulo se describe el peso y el tamaño corporal de los pichones de Pingüino de Magallanes en el día de su nacimiento y a lo largo del crecimiento, y su supervivencia. Se analizaron que variables los afectan, como ser: el volumen del huevo, el área de la yema, la fecha de puesta del primer huevo, las condiciones físicas de los padres, el año de estudio (como una medida de las condiciones ambientales y disponibilidad de alimento), el orden de eclosión de los huevos y la asincronía de eclosión.

El principal objetivo fue encontrar indicios de un efecto de la asincronía de eclosión interactuando con el año y con el orden de eclosión sobre el crecimiento y la mortalidad de los pichones.

5.4 METODOLOGÍA Y ANÁLISIS ESTADÍSTICOS

5.4.A Metodología

La metodología de este capítulo se explica en el capítulo 1, de esos nidos se utilizaron 34 nidos en el año 2010, 30 en el 2011, 34 en el 2012 y 22 en el 2013. La metodología utilizada para estudiar el área de la yema se encuentra explicada en el capítulo 2. La yema fue medida en los años 2010 ($N = 19$ nidos), 2011 ($N = 29$ nidos) y 2012 ($N = 46$ nidos).

5.4.B Análisis estadísticos

Dado el pequeño tamaño muestral de los nidos con reversión (i.e.: los segundos huevos puestos eclosionaron antes que los primeros) y de los nidos con asincronía de eclosión de 4 días, se agruparon los nidos con 1 día de asincronía y los que eclosionaron con reversión (por lo tanto los pichones de los segundos huevos fueron evaluados como primeros pichones) y los nidos con 3 y 4 días de asincronía.

Para evaluar que variables afectan a los pichones en el día de la eclosión—el primer día que fueron encontrados en los nidos, se realizaron dos modelos lineales mixtos con distribución “Gaussiana” y factor de enlace “identidad”, uno con variable respuesta peso de los pichones y otro con variable respuesta tamaño corporal. El tamaño corporal se estimó como el primer componente del análisis de componentes principales entre las medidas de ancho y largo de pico, ala y pata (ver capítulo 1). Ambos modelos tuvieron como efecto aleatorio el nido, para controlar la no independencia de los pichones provenientes de un mismo nido, y como efectos fijos a: el volumen del huevo, fecha de puesta del primer huevo (estandarizada para cada año como la desviación de la mediana), la condición física

del macho y la hembra, el orden de eclosión de los pichones (como un factor de dos niveles: 1^{er} pichón o 2^{do} pichón), el año (como un factor de cuatro niveles: 2010, 2011, 2012 y 2013) y las interacciones: orden de eclosión y condición física de la hembra, orden de eclosión y condición física del macho, año y condición física de la hembra, año y condición física del macho, volumen y año, volumen y orden de eclosión, y año y orden de eclosión.

Para evaluar el crecimiento de los pichones, se analizaron las curvas de crecimiento de los pichones. Estas se construyeron con las medidas registradas cada 3 días para el peso y cada 6 días para el tamaño corporal desde el nacimiento hasta los 50 días de edad aproximadamente (capítulo 1). Se estudió si el crecimiento de los pichones era distinto entre nidadas con dos pichones independizados y con un pichón independizado dado que el otro murió. Para ello, se realizó un modelo mixto no-lineal con curva de crecimiento Gompertz para el peso de los pichones y otro modelo mixto no-lineal con curva de crecimiento Sigmoidal para el crecimiento del tamaño corporal de los pichones. En ambos modelos el efecto aleatorio fue el nido y el pichón, para controlar la no independencia de las medidas tomadas sobre el mismo individuo. El efecto fijo fue: si ese pichón tenía un hermano que se independizó con él en la nidada o no (ingresado como un factor de dos niveles).

Una vez que se comprobó el crecimiento diferencial entre los pichones que se independizaron juntos a sus hermanos y los que lo hicieron solos, se separaron los futuros análisis en nidos con uno o dos pichones independizados.

Primero se estudió el crecimiento de los pichones provenientes de nidadas donde se independizó un pichón. Para ello, se realizó un modelo no-lineal con curva de crecimiento

Gompertz para analizar el peso y otro con curva Sigmoidal para analizar el tamaño corporal. El efecto aleatorio fue el pichón, pero no el nido porque había un solo pichón en cada nido. Los efectos fijos fueron: el volumen del huevo, la fecha de puesta del primer huevo, la condición física de la hembra y del macho, el año (4 niveles: 2010, 2011, 2012 o 2013), el orden de eclosión (2 niveles: 1^{ero} o 2^{do}) y la asincronía de eclosión (4 niveles: 0, 1, 2 o 3 días de asincronía).

En las nidadas con dos pichones independizados, se realizó un modelo mixto no-lineal con curva de crecimiento Gompertz para el peso de los pichones y otro modelo con curva de crecimiento Sigmoidal para el tamaño corporal de los pichones. En ambos modelos los efectos aleatorios fueron el nido y el pichón. Los efectos fijos fueron: el volumen del huevo, la fecha de puesta del primer huevo, la condición física de la hembra y del macho, el año (4 niveles: 2010, 2011, 2012 o 2013), el orden de eclosión (2 niveles: 1^{ero} o 2^{do}) y la asincronía de eclosión (4 niveles: 0, 1, 2 o 3 días de asincronía).

En los análisis mencionados anteriormente se tienen en cuenta los pichones independizados, por lo tanto no se puede evaluar el efecto de las variables sobre aquellos pichones que finalmente mueren. Para evaluar cómo afectan las variables al aumento de peso de todos los pichones, incluso los que mueren, se realizaron modelos mixtos no-lineales evaluando el crecimiento de los pichones desde la eclosión hasta distintas edades. Así se realizaron modelos con los pichones vivos a la edad de 12 días (0-12), otro con los pichones vivos a la edad de 24 días (0-24) y otro con los vivos a la edad de 40 días (0-40). Entonces, algunos pichones estaban incluidos en los primeros modelos pero no en los siguientes debido a que murieron. Las edades se seleccionaron de acuerdo a los porcentajes

de mortalidad de los pichones a distintas edades (en resultados, Figura 5.7). Para estos modelos se ajustó el peso y la edad a una curva polinomial:

$$\text{Peso del pichón} = a \times \text{edad} + b;$$

donde a es la tasa de aumento de peso en función de la edad y b es la ordenada al origen.

Del mismo modo que en los análisis anteriores el efecto aleatorio fue la identidad del pichón y el nido. Los efectos fijos fueron: el volumen del huevo, la fecha de puesta del primer huevo, la condición física de la hembra y del macho, el año (4 niveles: 2010, 2011, 2012 o 2013), el orden de eclosión (2 niveles: 1^{ero} o 2^{do}) y la asincronía de eclosión (4 niveles: 0, 1, 2 o 3 días de asincronía). No se realizaron más modelos a edades más avanzadas porque, como se puede ver en la curva de crecimiento (en resultados, Fig. 5.4) luego de esa edad la curva comienza a aplanarse.

Para evaluar que variables afectan a la supervivencia de los pichones se realizó un modelo lineal generalizado mixto con distribución “Binomial” y función de enlace “logit”. El nido fue el efecto aleatorio, la supervivencia la variable respuesta (0 = muerto, 1 = vivo), y como efectos fijos: el volumen del huevo, la fecha de puesta del primer huevo, la condición física de la hembra y del macho, el año, el orden de eclosión y la asincronía de eclosión. También se agregaron las interacciones: asincronía de eclosión y orden de eclosión, año y asincronía de eclosión, y año y orden de eclosión.

Para evaluar el efecto de la yema sobre los pichones se realizaron varios análisis, en todos se excluyeron algunas variables porque el tamaño muestral de estos análisis es significativamente menor a los anteriores:

a) Para evaluar el efecto del área de la yema sobre el peso y tamaño corporal de los pichones en el día de su nacimiento se realizaron dos modelos lineales mixtos con familia

de distribución “Gaussiana” y función de enlace “identidad”. En estos modelos se incluyó al nido como efecto aleatorio y al peso o al tamaño corporal de los pichones como variables respuesta. Los efectos fijos utilizados fueron: el año (2010, 2011 o 2012), el orden de eclosión (1^{eros} o 2^{dos}) y el área de la yema del huevo.

b) Para evaluar el efecto de la yema sobre el crecimiento de los pichones, tanto en tamaño como en peso se realizaron 8 modelos lineales mixtos con familia distribución “Gaussiana” y función de enlace “identidad” para distintas edades de los pichones. En estos modelos las variables respuesta fueron el peso o el tamaño corporal de los pichones a las edades de 12, 24, 36 o 48 días. En cada modelo el efecto aleatorio fue el nido y se incluyeron como efectos fijos: la asincronía de eclosión (como un factor de cuatro niveles: 0, 1, 2 o 3 días), el año (2011 o 2012), el orden de eclosión (1^{eros} o 2^{dos}) y el área de la yema. Para estos ocho modelos se utilizaron nidos con los dos pichones vivos en cada edad, por lo tanto en cada modelo se utilizó un tamaño muestral distinto porque a medida que avanza la temporada más pichones van muriendo. Como la cantidad de nidos con dos pichones independizados y con datos de yema es muy bajo no se pudieron realizar modelos mixtos no-lineales. Por el bajo tamaño muestral también se descartó el año 2010.

c) Para evaluar el rol del área de la yema en la supervivencia de los pichones se utilizó un modelo lineal generalizado mixto con distribución “Binomial” y función de enlace “logit”. La supervivencia (0 = muerto, 1 = vivo) fue la variable respuesta, el nido el efecto aleatorio y como efectos fijos se incluyó: la asincronía de eclosión (0, 1, 2 o 3 días), el orden de eclosión (1^{eros} o 2^{dos}), año (2010, 2011 o 2012) y el área de la yema.

5.5 RESULTADOS

5.5.A Asincronía de eclosión

La asincronía de eclosión durante los cuatro años de estudio fue en promedio de 1.60 ± 0.10 días ($N = 120$ nidos), variando entre los -1 y 4 días. Sin embargo la reversión (-1 día, eclosiona primero el segundo huevo y un día después el primero) se dio en un 3.3% de los nidos mientras que la asincronía de 4 días se dio en el 2.5% de los nidos (Fig. 5.1).

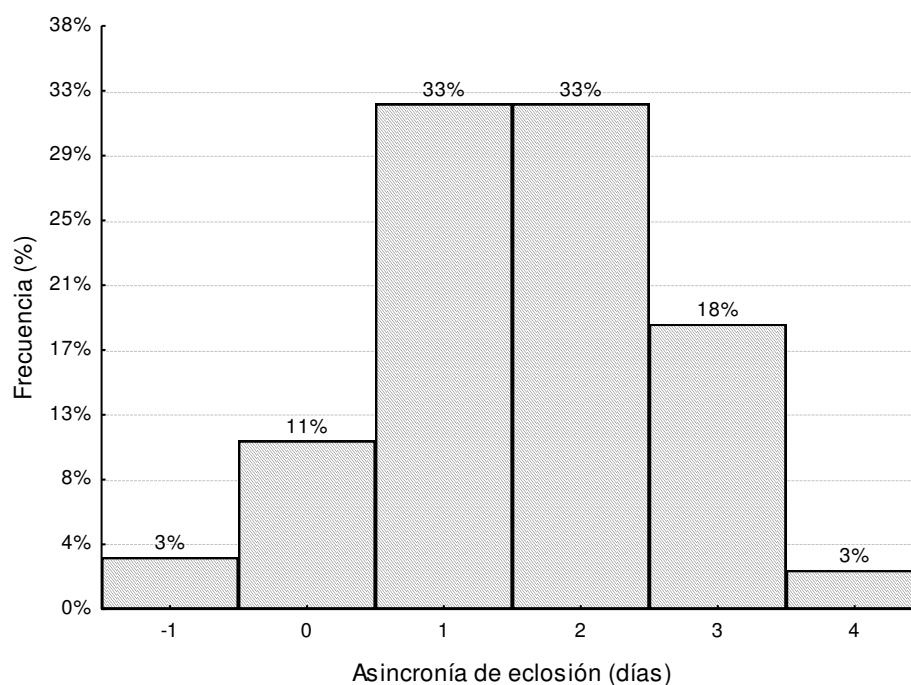


Figura 5.1. Histograma de frecuencias de la asincronía de eclosión de los nidos de Pingüinos de Magallanes ($N = 120$ nidos). Se muestran los porcentajes para cada asincronía en números redondos.

Para cada año la asincronía de eclosión fue de: 2010: 1.73 ± 0.17 días, 2011: 1.27 ± 0.21 días, 2012: 1.79 ± 0.16 días y 2013: 1.57 ± 0.26 días. Los nidos sincrónicos (nidadas

con -1, 0 y 1 día de asincronía) abarcaron el 44%, 60%, 35% y 48% del total de las nidadas de cada año (2010, 2011, 2012 y 2013—respectivamente).

5.5.B Variables que afectan al peso y tamaño del pichón en el día de eclosión

El volumen de los huevos y el peso y el tamaño de los pichones en el primer día que fueron encontrados en los nidos—día 0 se relacionaron significativamente y positivamente (Tabla 5.1 y Tabla 5.2).

El peso de los pichones a día 0 y la fecha de puesta del primer huevo se relacionaron positiva y significativamente (Tabla 5.1). Es decir que los reproductores tardíos tuvieron pichones más pesados (Fig. 5.2). Sin embargo, la condición física de los padres no disminuyó con respecto a la fecha de reproducción (Regresión simple: hembras: $F_{1,114} = 1.70$, $P = 0.19$; machos: $F_{1,114} = 0.35$, $P = 0.55$).

El año determinó el peso de los pichones a día 0, los pichones del 2012 fueron más livianos que los de los otros años (Fig. 5.3, Tabla 5.1).

Por otro lado, a mayor condición física de los machos, durante los años 2010 y 2012 los pichones tuvieron un mayor tamaño al momento del nacimiento que durante el año 2013 (Tabla 5.2).

Tabla 5.1. Resultados del modelo lineal mixto que analiza las variables que afectan al peso de los pichones de Pingüinos de Magallanes en el día de la eclosión. Se muestran el L-ratio y el *P* de todas las variables estudiadas, y también el modelo final con los valores del estadístico *t* y el *P* (*N* = 228 pichones).

<u>Variables</u>			
<u>No-significativas</u>	<u>L-ratio</u>	<u><i>P</i></u>	
Volumen x OE ^a	0.0004	0.98	
Año x CFM ^b	1.06	0.79	
OE ^a x CFM ^b	0.20	0.65	
Año x volumen	2.89	0.41	
OE ^a x CFH ^b	1.01	0.31	
Año x OE ^a	3.83	0.28	
Año x CFH ^b	5.74	0.12	
CFH ^b	0.02	0.88	
Asincronía de eclosión	1.78	0.62	
CFM ^b	0.69	0.41	
OE ^a	2.22	0.14	
<u>Modelo final</u>			
	<i>t-valor</i>	DF	<i>P</i>
Intercepto (año 2012)			
Año 2010	5.99	3,109	<0.0001
Año 2011	4.89	3,109	<0.0001
Año 2013	3.99	3,109	0.0001
Volumen	10.1	1,113	<0.0001
Fecha de puesta	3.56	1,109	0.0006

^aOE = Orden de eclosión.

^bCFM = Condición física del macho; CFH = Condición física de la hembra.

Tabla 5.2. Resultados del modelo lineal mixto que analiza las variables que afectan al tamaño corporal de los pichones de Pingüinos de Magallanes en el día de la eclosión. Se muestran el L-ratio y el *P* de todas las variables estudiadas, y también el modelo final con los valores del estadístico *t* y el *P* (*N* = 216 pichones). El tamaño corporal se refiere al componente principal del análisis de componentes principales realizado sobre las medidas corporales de los pichones (ala, pata y largo y ancho del pico).

Variables		
No-significativas	L-ratio	<i>P</i>
Año x OE ^a	0.12	0.99
OE ^a x CFM ^b	0.04	0.85
Volumen x OE ^a	0.09	0.75
Año x CFH ^b	1.26	0.74
Año x volumen	1.59	0.66
OE ^a x CFH ^b	3.38	0.06
CFH ^b	2.59	0.11
OE ^a	2.10	0.15
Fecha de puesta	1.32	0.25
Asincronía de eclosión	3.59	0.31

Modelo final	<i>t</i> -valor	DF	<i>P</i>
Intercepto (año 2013)			
Volumen	3.14	102	0.002
Año 2010	-3.05	95	0.003
Año 2011	-0.99	95	0.323
Año 2012	-2.27	95	0.026
CFM	-1.98	95	0.051
CFM ^b x Año 2010	2.34	95	0.021
CFM ^b x Año 2011	0.81	95	0.417
CFM ^b x Año 2012	2.41	95	0.018

^aOE = Orden de eclosión.

^bCFM = Condición física del macho; CFH = Condición física de la hembra.

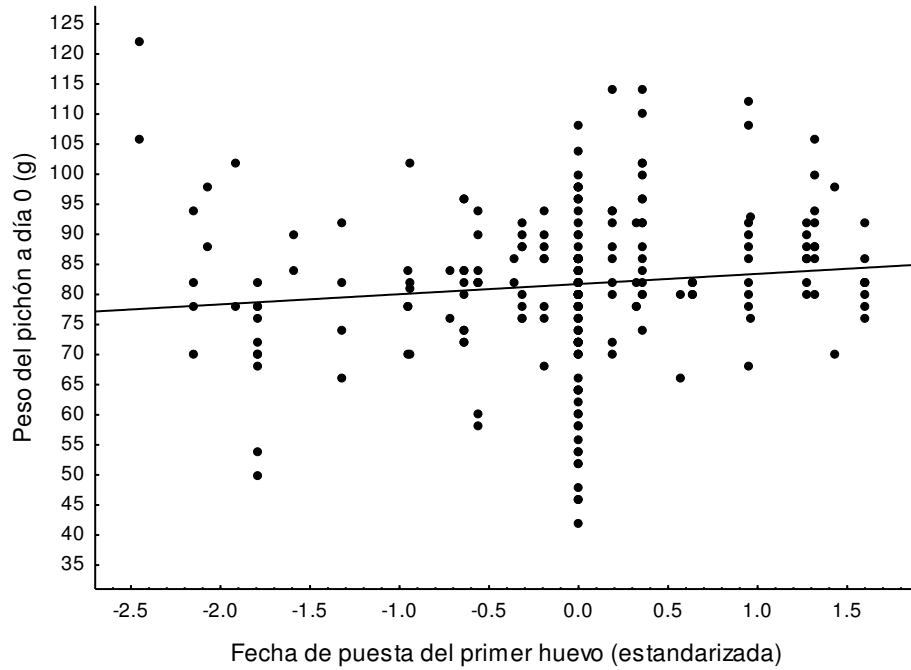


Figura 5.2. Relación entre la fecha de puesta del primer huevo y el peso de los pichones en el día de la eclosión (día 0). La ecuación para esta relación es:
 $Peso = 81.74 + 1.69 \times fecha; R^2 = 0.01$.

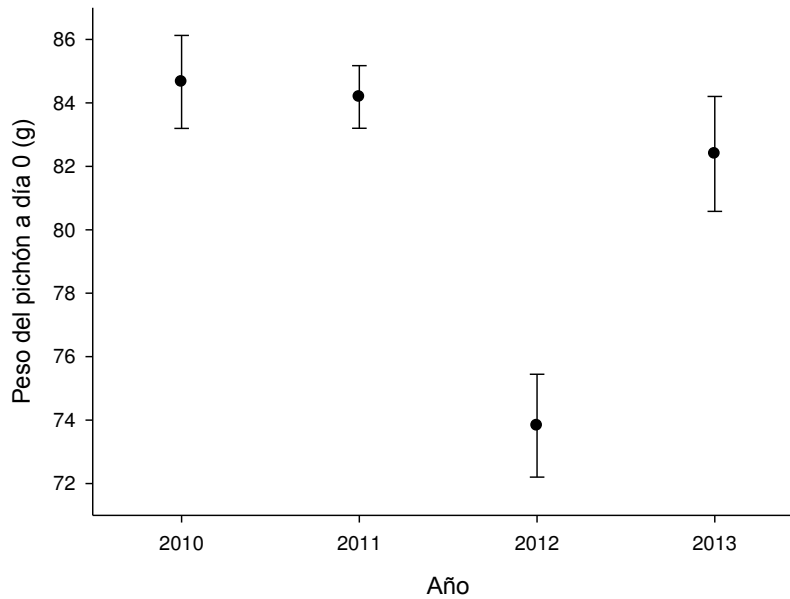


Figura 5.3. Peso de los pichones en el día de la eclosión (día 0) en los diferentes años estudiados. Se muestran las medias \pm SE.

5.5.C Curvas de crecimiento de los pichones

En la Tabla 5.3 se muestran las distintas ecuaciones estudiadas y sus R^2 que se ajustaron al crecimiento de los pichones. Se estudió el aumento de peso y de tamaño corporal a lo largo de toda la etapa de cría.

Tabla 5.3. Ajuste de las curvas de crecimiento (del peso y del tamaño corporal) de los pichones de Pingüino de Magallanes. En “negrita” se muestran las ecuaciones que mejor ajustaron.

Ecuación	R^2 peso	R^2 tamaño corporal
Gompertz	0.8738	0.936
Chapman	0.8732	0.813
Logística	0.8731	0.904
Hill	0.8731	0.813
Sigmoidal	0.8699	0.940

La ecuación que mejor ajustó el crecimiento del peso de los pichones fue la de Gompertz:

$$\text{peso} = a \times \exp^{-\exp \frac{(\text{edad}-c)}{b}};$$

donde a es el peso asintótico de los pichones (g), b es el punto de inflexión de la curva (día) y c es la tasa de aumento de peso de los pichones (g/día). Los valores hallados para estos parámetros son: $a = 3295.9 \pm 52.4$ g, $b = 17.7 \pm 0.5$ días y $c = 20.9 \pm 0.4$ g/día (Fig. 5.4.a).

La ecuación que mejor ajustó el tamaño corporal de los pichones a lo largo del crecimiento fue la Sigmoidal:

$$\text{tamaño corporal} = \frac{a}{1 + \exp \frac{(\text{edad}-c)}{b}};$$

donde a es el tamaño corporal asintótico de los pichones, b es el punto de inflexión de la curva (días) y c es la tasa de aumento de tamaño de los pichones. Esos parámetros fueron: $a = 7.83 \pm 0.05$, $b = 12.9 \pm 0.2$ y $c = 14.1 \pm 0.2$ (Fig. 5.4.b).

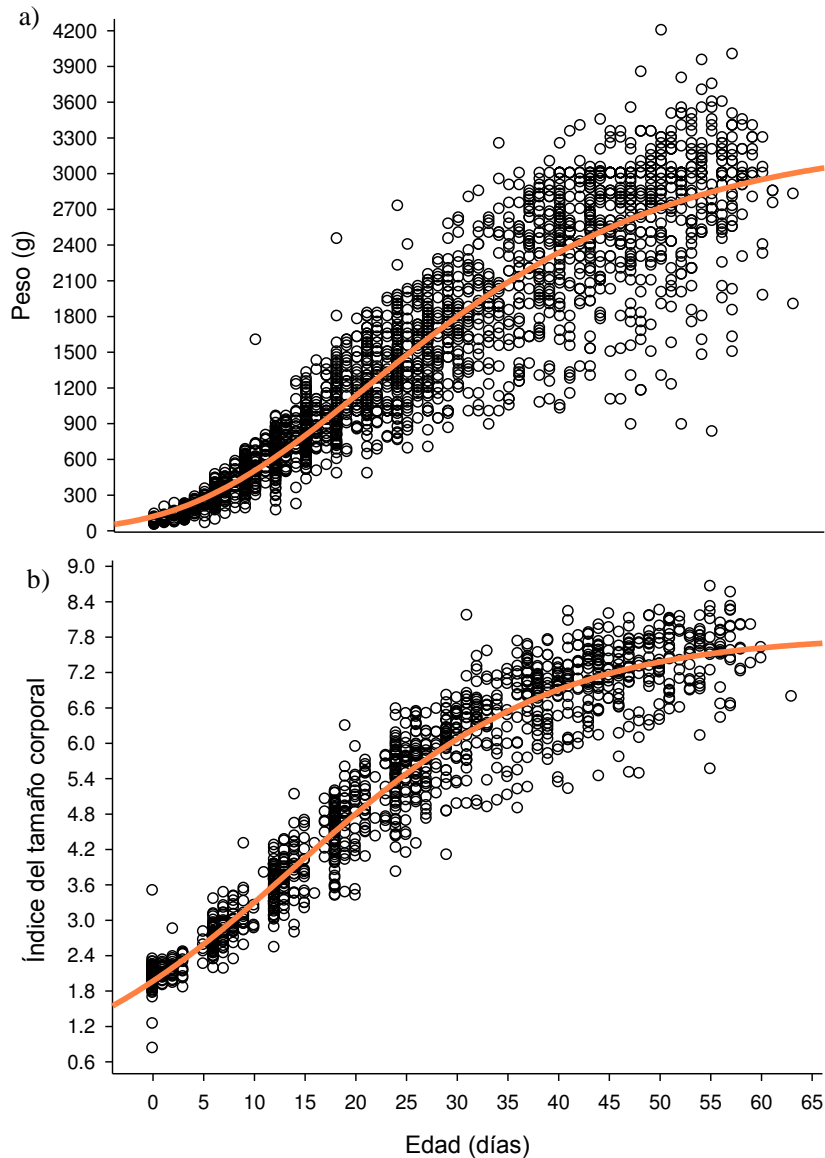


Figura 5.4. Relación entre la edad de los pichones y a) el peso y b) el índice del tamaño corporal de los pichones. El peso se ajustó a una curva de Gompertz y el tamaño corporal a una curva Sigmoidal.

5.5.D Variables que afectan el crecimiento de los pichones

5.5.D.i Nidadas con un vs. nidadas con dos pichones independizados

Los pichones que crecieron en nidadas con dos pichones independizados tuvieron menos peso asintótico (a_2 pichones independizados = 3159.5 ± 124.8 g, a_1 pichón independizado = 3452.2 ± 111.8 g, Tabla 5.4), tasas de aumento de peso menores (c_2 pichones independizados = 19.5 ± 0.7 g/día, c_1 pichón independizado = 22.6 ± 0.6 g/día, Tabla 5.4) y puntos de inflexión menores (b_2 pichones independizados = 15.9 ± 0.8 días, b_1 pichón independizado = 18.1 ± 0.7 días, Tabla 5.4) que los pichones que crecieron en nidadas con un pichón independizado. Además, el tamaño corporal de los pichones tiene una tasa de aumento menor en nidadas con dos pichones que en nidadas con un pichón independizado (Tabla 5.4).

Tabla 5.4. Resultado de los modelos mixtos no-lineales con el peso ajustado a una curva de Gompertz ($N = 150$ pichones, 2411 medidas) o con el tamaño corporal ajustado a una curva Sigmoidal ($N = 148$ pichones, 1376 medidas). Se estudió si la presencia de un hermano al momento de la independencia afecta el crecimiento de los pichones de Pingüino de Magallanes. Se muestra la diferencia de los parámetros de las curvas (a , b y c) entre los pichones con un solo pichón independizado (intercepto) y los pichones de nidos con dos pichones independizados (NP2), los errores estándares (SE), grados de libertad (DF), estadístico t y P .

Variable respuesta	Variable predictiva - Parámetro	Diferencia del valor con el intercepto	SE	DF	t	P
Peso	NP2 - a^a	-292	124	2255	-2.35	0.02
	NP2 - b^b	-2.19	0.82	2255	-2.67	0.01
	NP2 - c^c	-3.15	0.69	2255	-4.52	<0.0001
Tamaño corporal	NP2 - a^a	0.38	0.24	1221	1.62	0.11
	NP2 - b^b	0.06	0.53	1221	0.10	0.92
	NP2 - c^c	-1.79	0.68	1221	-2.62	0.01

^avalor asintótico

^bpunto de inflexión

^ctasa de crecimiento

Los padres que criaron un solo pichón independizado por nido tuvieron una condición física menor que los padres que criaron e independizaron a los dos pichones del nido (t-test: $t_{89} = 2.04$, $P = 0.04$), no así las hembras que no difirieron en su condición física (t-test: $t_{89} = 1.53$, $P = 0.13$).

5.5.D.ii Crecimiento de los pichones provenientes de nidadas con un pichón independizado

Los pichones de los nidos tardíos tuvieron tasas de aumento de tamaño menores ($t_{280} = -2.14$, $P = 0.03$) que los pichones nacidos en nidadas tempranas.

El peso y el tamaño corporal asintótico de los pichones se relacionaron positivamente con la condición física de ambos padres. Las hembras en mejor condición tuvieron pichones cuyo peso asintótico fue 748.6 ± 290.2 g mayor que las hembras de peor condición ($t_{515} = 2.58$, $P = 0.01$). Igualmente, los machos en mejor condición tuvieron pichones con peso asintóticos mayores que los de peor condición (incremento en el peso asintótico fue de 333.3 ± 159.4 g, $t_{515} = 2.09$, $P = 0.04$). Por otro lado, a mayor condición física del padre, el tamaño asintótico de los pichones fue también mayor ($t_{280} = 2.85$, $P = 0.005$). Además, en cuanto al tamaño corporal, a menor condición física de las hembras el punto de inflexión fue más tardío ($t_{280} = -2.28$, $P = 0.02$) y la tasa de aumento fue más lenta ($t_{280} = -1.99$, $P = 0.05$) que en hembras con una mejor condición.

El año influyó en el peso de los pichones a nivel: del peso asintótico (L-ratio = 8.10, $P = 0.04$), del punto de inflexión (L-ratio = 7.53, $P = 0.05$) y de la tasa de aumento de peso (L-ratio = 15.2, $P = 0.002$). En el año 2011 los pichones tuvieron pesos asintóticos menores que en los años 2010 ($t_{515} = 2.49$, $P = 0.01$) y 2013 ($t_{515} = 1.95$, $P = 0.05$), puntos de inflexiones menores que en el 2010 ($t_{515} = 2.35$, $P = 0.02$) y 2012 ($t_{515} = 2.39$, $P = 0.02$), y

tasas de aumento menores que en el 2010 ($t_{515} = 3.89$, $P = 0.0001$), 2012 ($t_{515} = 4.30$, $P < 0.0001$) y 2013 ($t_{515} = 2.66$, $P = 0.01$).

El año y todos los parámetros de la curva de aumento de tamaño de los pichones también se relacionaron significativamente (a : L-ratio = 15.4, $P = 0.001$; b : L-ratio = 9.99, $P = 0.02$; c : L-ratio = 18.6, $P < 0.0001$). En el año 2013 los pichones tuvieron tamaños asintóticos mayores que los que crecieron en el 2010 ($t_{280} = 2.47$, $P = 0.01$), 2011 ($t_{280} = 3.51$, $P = 0.001$) y 2012 ($t_{280} = 3.76$, $P = 0.0002$). El punto de inflexión se dio más tarde en el crecimiento durante el año 2012 con respecto a los años 2011 ($t_{280} = -2.62$, $P = 0.01$) y 2013 ($t_{280} = -2.39$, $P = 0.02$), y a su vez en el año 2010 más tarde que en el 2011 ($t_{280} = -2.09$, $P = 0.04$). Por otro lado, los pichones del año 2010 y los del 2012 tuvieron tasas de aumento de tamaño mayores que los pichones que crecieron durante el 2011 y 2013 (2010 vs. 2011: $t_{280} = 2.83$, $P = 0.01$; 2010 vs. 2013: $t_{280} = 1.97$, $P = 0.05$; 2012 vs. 2011: $t_{280} = 3.69$, $P = 0.0003$; 2012 vs. 2013: $t_{280} = 3.28$, $P = 0.001$).

La asincronía de eclosión, el orden de eclosión y el volumen de los huevos no afectaron al peso ni al tamaño corporal durante el crecimiento de los pichones cuyos hermanos murieron.

5.5.D.iii Crecimiento de los pichones provenientes de nidadas con dos pichones independizados

En nidadas con dos pichones independizados se encontró que los pichones nacidos de huevos de mayor tamaño tuvieron tasas de aumento de peso menores ($t_{1634} = -2.01$, $P = 0.05$) y tasas de aumento de tamaño menores ($t_{845} = -2.85$, $P = 0.004$) que los nacidos de huevos más pequeños.

Además, los pichones nacidos de nidadas tardías tuvieron tasas de aumento de peso ($t_{1634} = 2.07$, $P = 0.03$) y puntos de inflexiones de la curva de peso ($t_{1634} = 2.02$, $P = 0.04$) mayores, pero tamaño corporal asintótico menor ($t_{845} = -2.11$, $P = 0.03$), que aquellos nacidos en nidadas tempranas.

El peso asintótico de los pichones (L-ratio = 19.3, $P < 0.0001$), el punto de inflexión de la curva del peso (L-ratio = 46.9, $P < 0.0001$) y la tasa de aumento de la curva de crecimiento (L-ratio = 55.1, $P < 0.0001$) variaron con el año de estudio (Fig. 5.5). El peso asintótico difirió entre todos los años ($0.0001 > P > 0.007$), excepto entre los años 2011 y 2013 ($P = 0.43$). El punto de inflexión difirió entre todos los otros años ($0.0001 > P > 0.009$), excepto entre los años 2012 y 2013 ($P = 0.17$), y 2010 y 2012 ($P = 0.94$). La tasa de aumento del peso no difirió entre los años 2011 y 2013 ($P = 0.24$) ni entre el 2012 y el 2013 ($P = 0.98$), pero si entre todos los otros años ($0.0001 < P < 0.03$).

El tamaño de los pichones difirió según el año de estudio en cuanto a su valor asintótico (L-ratio = 25.9, $P < 0.0001$), su punto de inflexión (L-ratio = 19.3, $P < 0.0001$) y su tasa de aumento (L-ratio = 16.3, $P = 0.001$) (Fig. 5.6). En el año 2013 los pichones tuvieron tamaños asintóticos mayores que en los años 2010 ($t_{845} = 4.97$, $P < 0.0001$), 2011 ($t_{845} = 4.13$, $P < 0.0001$) y 2012 ($t_{845} = 3.53$, $P = 0.0004$). En el año 2011 los pichones tuvieron el punto de inflexión antes que en los años 2010 ($t_{845} = 3.24$, $P = 0.001$), 2012 ($t_{845} = 2.64$, $P = 0.009$) y 2013 ($t_{845} = 3.22$, $P = 0.001$), y también en el año 2011 los pichones tuvieron tasas de aumento de tamaño corporal menores que en los años 2012 ($t_{845} = -2.24$, $P = 0.03$) y 2013 ($t_{845} = -3.65$, $P = 0.0003$).

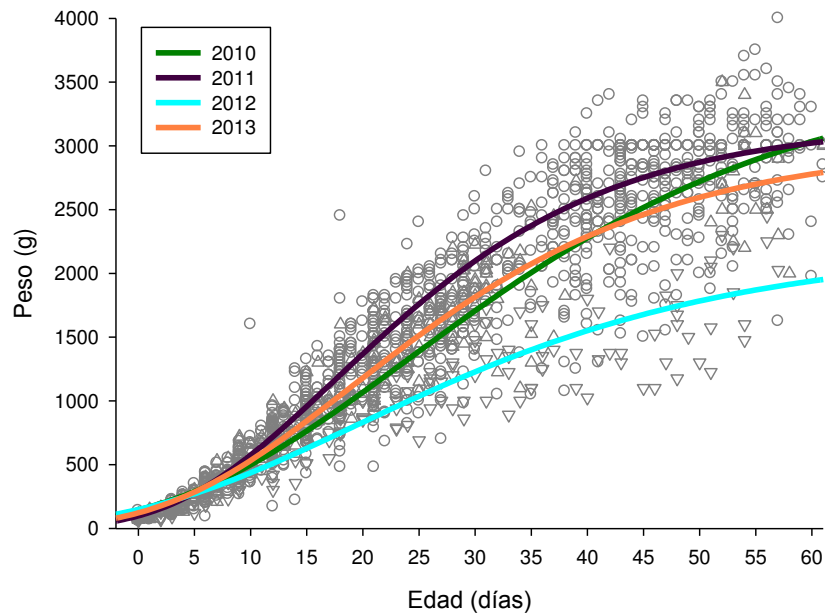


Figura 5.5. Relación entre la edad y el peso de los pichones, se muestra el ajuste a la curva de Gompertz para todos los años estudiados. Valores medio \pm error estándar para los parámetros de la curva (a = valor asintótico, b = punto de inflexión y c = tasa de crecimiento) para cada año: $a_{2010} = 3614.7 \pm 130.5$, $a_{2011} = 3175.3 \pm 41.3$, $a_{2012} = 2200.4 \pm 163.9$, $a_{2013} = 3009.9 \pm 89.4$; $b_{2010} = 20.6 \pm 1.7$, $b_{2011} = 14.1 \pm 0.4$, $b_{2012} = 19.6 \pm 2.5$, $b_{2013} = 16.3 \pm 0.8$; $c_{2010} = 24.1 \pm 0.9$, $c_{2011} = 17.6 \pm 0.3$, $c_{2012} = 19.4 \pm 1.9$, $c_{2013} = 18.9 \pm 0.6$.

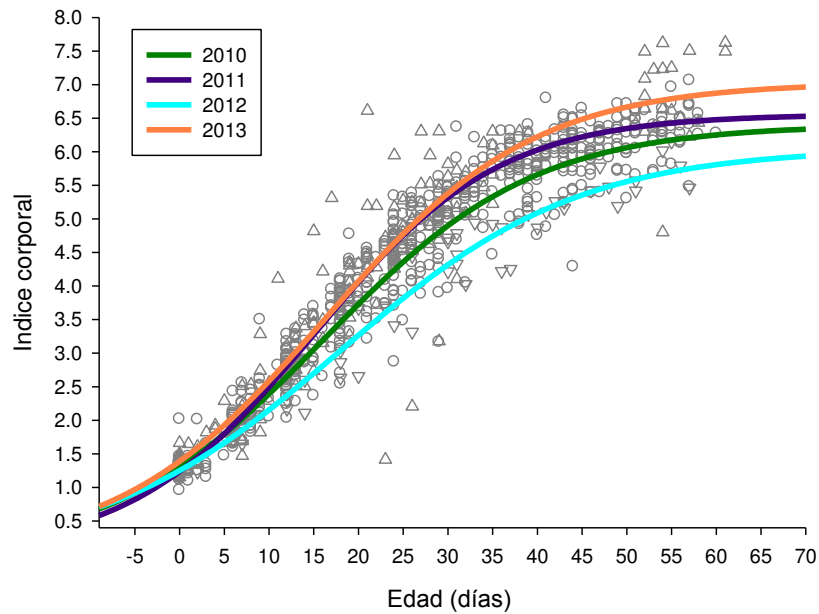


Figura 5.6. Relación entre la edad y el tamaño corporal (índice corporal) de los pichones, se muestra el ajuste a la curva Sigmoidal para todos los años estudiados.

Las otras variables analizadas: condición física de los padres, asincronía de eclosión y orden de eclosión no afectaron al aumento de peso ni de tamaño a lo largo del crecimiento de los pichones.

5.5.D.iv Análisis incluyendo pichones no independizados

Dado que en los análisis de crecimiento anteriores se utilizaron solamente los pichones que lograron independizarse, en este ítem, para poder incluir en los análisis a aquellos pichones que luego mueren, se evaluaron las variables que afectan la tasa de crecimiento hasta distintos períodos del crecimiento: 0-12 días de edad, 0-24 días y 0-40 días.

Se encontró que, en los primeros dos períodos (0-12 y 0-24), a mayor volumen del huevo el pichón creció más rápido (0-12: $t_{618} = 5.08$, $P > 0.0001$; 0-24: $t_{1055} = 3.21$, $P > 0.001$). Además, primeros pichones tuvieron tasas mayores que segundos pichones (diferencia en la tasa 2^{dos} pichones vs. 1^{eros} pichones: 0-12: 4.24 ± 1.48 g/días, $t_{618} = 2.87$, $P = 0.004$; 0-24: 3.46 ± 1.34 g/días, $t_{1055} = 2.57$, $P = 0.01$). Estas variables no resultaron significativas durante el período de 0-40 días.

Por otro lado, el año resultó significativo en los tres períodos. En los períodos 0-12, 0-24 y 0-40 días los pichones del año 2012 tuvieron tasas menores que en el 2010 (0-12: $t_{618} = -4.38$, $P = 0.001$; 0-24: $t_{1055} = -3.49$, $P = 0.001$; 0-40: $t_{1216} = -4.15$, $P < 0.0001$), 2011 (0-12: $t_{618} = -6.03$, $P < 0.0001$; 0-24: $t_{1055} = -9.44$, $P < 0.0001$; 0-40: $t_{1216} = -6.47$, $P < 0.0001$) y 2013 (0-12: $t_{618} = -3.46$, $P = 0.001$; 0-24: $t_{1055} = -3.53$, $P = 0.0004$; 0-40: $t_{1216} = -4.32$, $P < 0.0001$). En los últimos períodos (0-24 y 0-40) también se encontró que los pichones nacidos en el 2011 tuvieron tasas mayores que los del 2010 (0-24: $t_{1055} = 6.81$, $P <$

0.0001; 0-40: $t_{1216} = 4.42$, $P < 0.0001$) y 2013 (0-24: $t_{1055} = 5.41$, $P < 0.0001$; 0-40: $t_{1216} = 2.73$, $P = 0.007$).

Las otras variables analizadas, fecha de puesta, condición física de los padres y asincronía de eclosión, no resultaron significativas.

5.5.E Éxito reproductivo

El éxito reproductivo de cada año fue de: 2010 = 1.47 pichones/nido ($N = 30$ nidos), 2011 = 1.60 pichones/nido ($N = 30$ nidos), 2012 = 0.71 pichones/nido ($N = 34$ nidos) y 2013 = 1.18 pichones/nido ($N = 22$ nidos). Por lo tanto, dado que el promedio hallado en un estudio de 11 años es 0.9 (Frere no publicado), los años 2010 y 2011 son considerados como años “buenos”, 2013 como “intermedio” y 2012 como año “malo”.

5.5.F Supervivencia de los pichones

Se encontró que el 78% de los pichones que nacen solos, porque el huevo de la misma nidada no eclosionó, sobreviven. Mientras que en los nidos en los cuales nacen dos pichones, el 62% de los pichones sobreviven. El 57% de las muertes se producen antes de los 12 días de edad, especialmente hay muchos muertos durante los 6 a 11 días de edad. Luego de los 12 días la cantidad de pichones muertos baja progresivamente, pero en la última etapa del crecimiento aumenta nuevamente (Fig. 5.7).

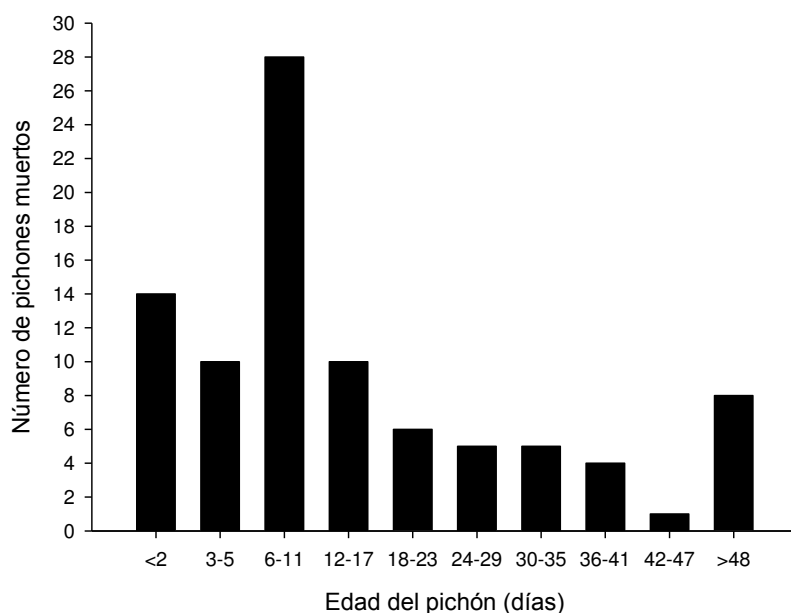


Figura 5.7. Número de pichones muertos a lo largo del crecimiento. La edad del pichón se contabiliza desde su eclosión.

Durante los años 2010 y 2011 la mortalidad de los pichones se centró en los primeros 12 días de edad de los pichones (88% y 83% de los pichones murieron en esta etapa en cada año, respectivamente). En el 2012 la mortalidad fue alta al principio (41% hasta los 12 días) y al final del crecimiento (39% período 24-40 días), mientras que entre los 12 a 24 días de edad la mortalidad fue del 20%. En 2013 la mortalidad fue del 50% hasta los 12 días de edad, 28% entre los 12 y 24 días y del 22% en la última etapa.

La cantidad de pichones que mueren por año es distinta, siendo mayor en 2012 que en los otros años y menor en 2011. Además en 2012 muy pocos nidos criaron exitosamente a los dos pichones de la nidada, mientras que en 2010 y 2011 nidos con dos pichones fueron comunes (Tabla 5.5).

Tabla 5.5. Para cada año se muestran los porcentajes totales de pichones independizados de Pingüino de Magallanes. Además, el detalle de los primeros y segundos pichones independizados y el porcentaje de nidos con dos pichones independizados en función del total de nidos estudiados.

Año	Porcentajes de pichones independizados (%)			Nidos con 2 pichones
	Total	1 ^{eros}	2 ^{dos}	%
2010	75	65	80	61
2011	80	79	82	75
2012	35	56	15	5
2013	57	57	62	48

5.5.G. Variables que afectan la supervivencia de los pichones

Se encontró que las interacciones año y orden de eclosión ($\chi^2_3 = 18.2$, $P = 0.0004$) y año y asincronía de eclosión ($\chi^2_{17} = 45.0$, $P = 0.0002$) se relacionaron con la supervivencia de los pichones. El año por si solo también resultó significativo ($\chi^2_9 = 25.3$, $P < 0.0001$).

Los segundos pichones nacidos en el 2012 murieron más que todos los otros pichones nacidos primeros o segundos en todos los otros años (2010, 2011 y 2013) (Contrastes de Tukey: $0.02 < P < 0.0001$; Fig. 5.8).

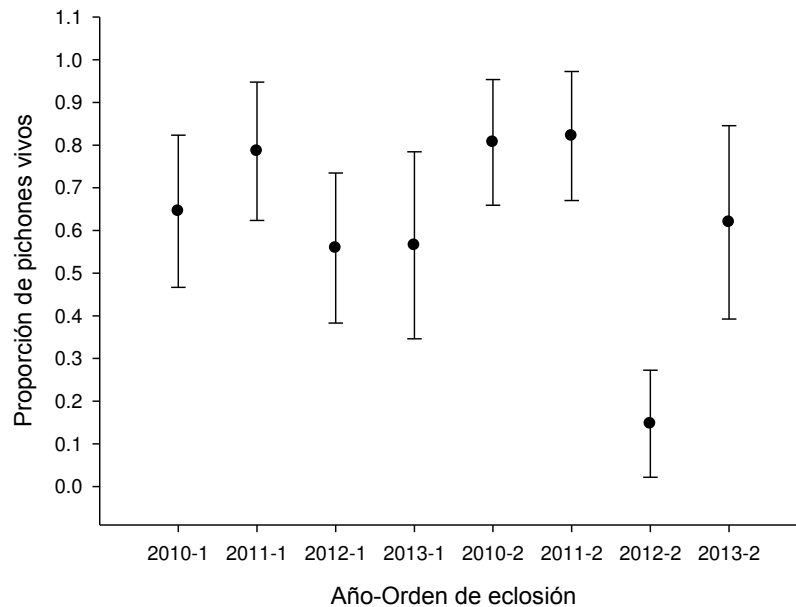


Figura 5.8. Proporción de pichones vivos en función del año de estudio y orden de eclosión. Se muestran las medias \pm los intervalos de confianza al 95%.

En cuanto a la interacción año y asincronía de eclosión, los pichones del 2012 nacidos con asincronías de 1 ($z = 3.71$, $P = 0.017$), 2 ($z = 3.40$, $P = 0.047$) y 3 ($z = 3.51$, $P = 0.034$) días murieron más que los pichones del 2011 nacidos con asincronías de 1 día.

Las demás variables analizadas resultaron no significativas (condición física de los padres (hembra: $\chi^2_{24} = 0.37$, $P = 0.54$; macho: $\chi^2_{25} = 0.00$, $P = 0.99$), volumen del huevo ($\chi^2_{23} = 1.76$, $P = 0.41$), fecha de puesta del primer huevo ($\chi^2_{23} = 0.07$, $P = 0.79$), orden de eclosión ($\chi^2_{18} = 1.28$, $P = 0.26$), asincronía de eclosión ($\chi^2_{12} = 0.91$, $P = 0.82$) y la interacción entre el orden de eclosión y la asincronía de eclosión ($\chi^2_{28} = 0.27$, $P = 0.97$).

5.5.H Efecto de la yema en el crecimiento y supervivencia de los pichones

El área de la yema y el peso de los pichones en el día de su nacimiento se relacionaron significativa y positivamente ($t_{58} = 2.70$; Tabla 5.6, Fig. 5.9), pero no el área de la yema y el tamaño corporal de los pichones en el día de su nacimiento (Tabla 5.6). El año, al igual que en el set de datos anteriores (5.5.B), resultó significativo afectando el peso de los pichones. En este set de datos los segundos pichones nacidos tuvieron mayor tamaño corporal que los primeros ($t_{59} = 2.15$, $P = 0.04$) (Tabla 5.6).

Tabla 5.6. Modelos lineales mixtos para el peso ($N = 118$ huevos) y tamaño ($N = 120$ huevos) de los pichones en el día de la eclosión (d0) en el Pingüino de Magallanes. Se muestran todas las variables analizadas, el estadístico L-ratio y el P .

Variables	Peso pichones d0		Tamaño de los pichones d0	
	L-ratio	P	L-ratio	P
Yema	6.36	0.012	2.01	0.16
Año	11.4	0.003	3.64	0.16
Orden de eclosión	0.29	0.593	4.55	0.03

Durante el crecimiento de los pichones no se encontró un efecto de la yema sobre el peso y el tamaño corporal de los pichones (Tabla 5.7). Por otro lado, el año fue una variable que resultó significativa en casi todas las edades tanto para el peso como para el tamaño corporal (Tabla 5.7). En todos los casos significativos los pichones del año 2012 fueron más livianos y más pequeños que los del 2011. El orden de eclosión afectó significativamente al peso de los pichones (Tabla 5.7), en todos los casos los segundos pichones fueron más livianos que los primeros. La asincronía de eclosión no afectó el crecimiento de los pichones (Tabla 5.7).

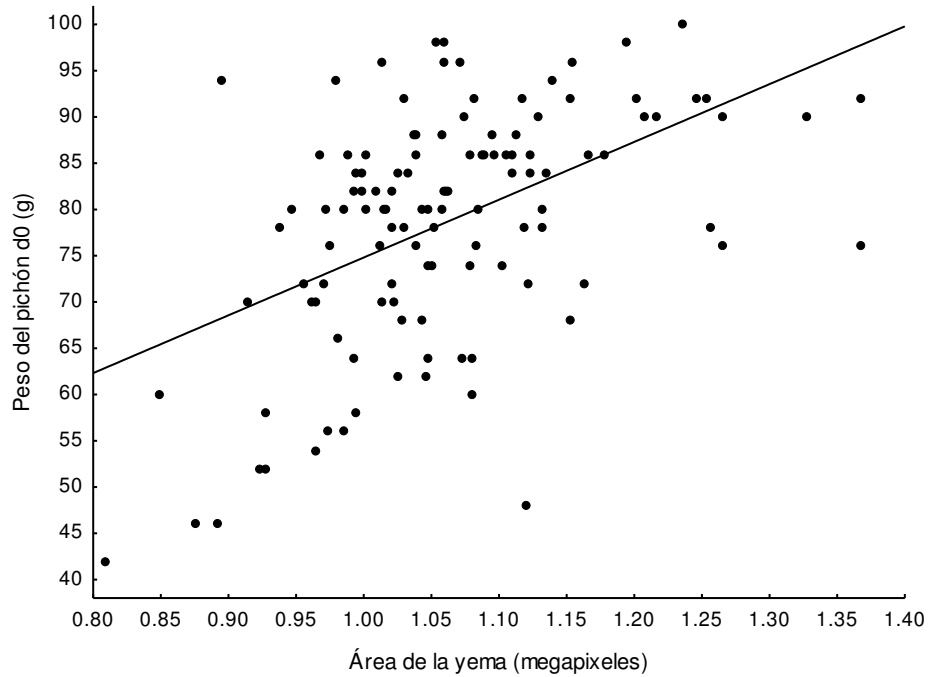


Figura 5.9. Peso de los pichones en el día de la eclosión (d0) en función del área de la yema del huevo. La relación describe una ecuación lineal:

$$\text{Peso del pichón} = 12.4 + 62.5 \times \text{área de la yema}, R^2 = 0.24.$$

Los pichones que nacieron de huevos con yemas más grandes tuvieron una mayor supervivencia que aquellos pichones que nacieron de huevos con yemas más pequeñas ($z = 2.54$, $P = 0.01$; Tabla 5.8). Además, en este set de datos, se puede observar que los segundos pichones murieron más que los primeros ($z = -2.66$, $P = 0.01$; Tabla 5.8).

Tabla 5.7. Factores que afectan el peso y el tamaño corporal de los pichones de Pingüino de Magallanes. Se realizaron diferentes modelos lineales mixtos para diferentes edades de los pichones (12, 24, 36 y 48 días), con nido como efecto fijo. Se muestran todas las variables estudiadas y en “negrita” los resultados del área de la yema.

Edad	Variables	Peso del pichón		Tamaño corporal del pichón	
		<i>F</i>	<i>P</i>	<i>F</i>	<i>P</i>
12 (<i>N</i> = 72 nidos)	AE ^a	8.54	0.04	2.16	0.54
	OE ^b	4.90	0.03	0.58	0.45
	Año	19.8	< 0001	0.24	0.62
	Área de la yema	0.22	0.64	0.95	0.33
24 (<i>N</i> = 56 nidos)	AE ^a	2.48	0.48	8.24	0.04
	OE ^b	11.8	< 0.0001	3.46	0.06
	Año	35.3	< 0.0001	9.65	0.002
	Área de la yema	2.17	0.44	0.14	0.71
36 (<i>N</i> = 46 nidos)	AE ^a	3.28	0.35	6.12	0.11
	OE ^b	19.1	< 0.0001	0.67	0.41
	Año	37.6	< 0.0001	32.4	< 0.0001
	Área de la yema	0.76	0.38	0.39	0.53
48 (<i>N</i> = 42 nidos)	AE ^a	0.96	0.81	1.47	0.69
	OE ^b	9.05	0.003	1.04	0.31
	Año	42.8	< 0.0001	31.6	< 0.0001
	Área de la yema	0.14	0.70	0.17	0.68

^aAE = Asincronía de eclosión

^bOE = Orden de eclosión

Tabla 5.8. Modelo lineal generalizado mixto sobre la supervivencia de los pichones de Pingüinos de Magallanes (*N* = 72 nidos). Los efectos fijos, sus estadísticos χ^2 y significancias se muestran en la tabla.

Variables	χ^2	<i>P</i>
Área de la yema	12.9	0.01
Asincronía de eclosión	5.86	0.12
Año	2.77	0.25
Orden de eclosión	12.6	0.01

5.6 DISCUSIÓN

Este tipo de estudios resultan fundamentales para comprender los mecanismos que determinan el crecimiento de los pichones y su supervivencia, permiten entender las causas de las fluctuaciones en el éxito reproductivo y, por lo tanto, tienen implicancias en la conservación de la especie.

Los pichones de nidadas con un solo pichón independizado tienen tasas de aumento de peso y tamaño corporal más rápidas, y mayores pesos asintóticos que aquellos pichones de nidadas con dos pichones independizados. De igual modo, en otros pingüinos, los pichones de nidadas con dos pichones crecen más lento que los pichones de nidadas con un pichón (Ainley y Schlatter 1972, Cooper 1977). Mientras que en el Pingüino de Ojos Amarillos solamente se ve afectado el crecimiento de los pichones de nidadas con dos pichones cuando la abundancia de alimento es muy escasa (VanHeezik y Davis 1990).

El volumen de los huevos afectó positivamente al peso y al tamaño de los pichones en el día de su eclosión, a su crecimiento, pero no a la supervivencia. Esto último coincide con lo hallado por Rafferty et al. (2005) para la misma especie. En cuanto al crecimiento, se encontraron resultados contrarios a lo esperado, cuanto mayor fue el volumen de los huevos más lento aumentaron de peso y tamaño los pichones, sin afectar al peso o tamaño asintótico. Dada la importancia del tamaño del huevo en la performance del pichón (citas en introducción), se hubiesen esperado tasas de crecimiento mayores a volúmenes de huevos mayores. Sin embargo, al analizar también a los pichones que mueren a lo largo de la temporada reproductiva, a mayor volumen de los huevos mayores tasas de aumento de peso.

El área de la yema no explicó el peso ni el tamaño corporal de los pichones a ninguna edad, excepto el peso al momento de la eclosión, y sí se relacionó con la supervivencia de los pichones. Pichones nacidos de huevos con mayor área de la yema se independizaron con más éxito que pichones de huevos con yemas más pequeñas. Este resultado no era esperable, dado que la etapa de cría de pichones es muy larga en pingüinos y otras variables deberían tener mayor importancia que la inversión realizada en esa primera etapa (Lamey 1992, Williams et al. 1993, Rafferty et al. 2005). Sin embargo, como la yema no influye en el peso o tamaño corporal de los pichones durante el crecimiento, es probable que influya en la supervivencia de los pichones por otra vía. Quizás, a través de la cantidad de recursos hormonales o anticuerpos depositados en las yemas (Rubolini et al. 2005). Dado que no se realizó un experimento manipulativo, no se puede descartar que hembras en mejor condición pongan huevos con yemas más grandes y dada su buena condición críen hasta la independencia a sus pichones. Sin embargo, se tiene evidencia para creer que este no es el caso. En el 2012, cuando el éxito reproductivo fue el menor registrado entre los años de estudio y las yemas fueron las más pequeñas, la condición física de los padres no fue la más baja registrada entre los años de estudio (resultado del capítulo 2). Por lo tanto, en el 2012 los padres tenían tanta condición como en los otros años para criar a sus pichones. Tampoco se puede descartar que, si el año 2012 fue un año de baja abundancia, entonces las yemas hayan sido pequeñas porque las hembras estaban limitadas al momento de la formación de los huevos y que ambos padres hayan estado limitados al momento de alimentar a sus pichones.

No hubo relación entre la condición física de los padres (machos y hembras) y el crecimiento de los pichones en nidadas con dos pichones independizados, ni con la

supervivencia. Sin embargo, en los nidos con dos pichones independizados los machos tuvieron una mejor condición física que los machos de nidos donde se independizó un solo pichón, lo que demuestra la importancia de la condición de los machos sobre la crianza de los pichones. En las nidadas con un solo pichón independizado, los hijos de padres en mala condición alcanzaron menor peso y tamaño asintótico, y tasas de aumento de tamaño más lentas que hijos de padres en mejor condición. Por lo tanto, pareciera ser que si el macho tiene una buena condición puede criar los dos pichones y el estado de los padres no influye en su crecimiento, dado que la condición de los mismos es buena. Al contrario, si la condición del padre es baja, y por ello solo crían un pichón, el estado del pichón dependerá de la condición de los padres: si es aún más baja perjudicará aún más la crianza de los pichones. Esto puede estar determinado por la estrategia de alimentación de los pingüinos, que aseguran primero su propia supervivencia (Culik 1994, Watanuki et al. 2002). En otro estudio de Pingüino de Magallanes también se vincularon atributos de los padres con el peso de los pichones al momento de la independencia (Reid y Boersma 1990), pero no así en el Pingüino de Barbijo *Pygoscelis antarcticus* (Moreno et al. 1997).

En cuanto a la fecha de reproducción se encontró que en nidadas tardías los pichones tuvieron un mayor peso en el día de la eclosión que nidadas tempranas. Además en nidadas tardías con dos pichones independizados los pichones aumentaron de peso más rápido que los pichones de nidadas tempranas, al igual que en el Pingüino Emperador (VanHeezik et al. 1993). Sin embargo, el tamaño asintótico de los pichones de nidadas tardías fue menor que el de nidadas tempranas. Estos resultados llevan a inferir una posible compensación ante la desventaja de nacer tarde y encontrarse con condiciones desfavorables. No obstante, en nidadas tardías con un pichón independizado los pichones

crecieron más lento que los pichones de nidadas tempranas. Quizás, dada baja condición de los padres de nidadas con un pichón, los adultos no logran compensar la desventaja de nacer más tarde. Al igual que en este estudio se han encontrado efectos negativos de la reproducción tardía sobre el éxito reproductivo en el Pingüino Adélia (Spurr 1975, pero ver Davis y McCaffrey 1986 para supervivencia), en el Pingüino Papúa (Bost y Jouventin 1991) y en el Pingüino de Barbijo (Moreno et al. 1997).

El año resultó ser el factor más influyente sobre los pichones, al igual que en otras especies de pingüinos el alimento fue fundamental en la performance de los pichones (Taylor y Roberts 1962, Ainley y Schlatter 1972, Cooper 1977, Boersma 1976, Williams 1980, VanHeezik y Davis 1990), pero también el que dio resultados más contradictorios. En el 2012 (el año “malo”) los pichones fueron los de menor peso en el día de la eclosión. Además, los segundos pichones crecieron más lento y murieron más que los pichones de los otros años, en especial los segundos pichones. En las nidadas que logran independizar a dos pichones, los pichones del 2012 fueron los más desfavorecidos, dado que sus pesos asintóticos fueron los menores de todos los años. Sin embargo, en las nidadas que independizaron un solo pichón, los pichones no obtuvieron pesos asintóticos menores que los pichones de los otros años y además sus tasas de crecimiento fueron rápidas, sin llegar a obtener un mayor tamaño asintótico. Quizás, esto se debió a la gran mortalidad que ocurre en 2012 al comienzo de la cría lo que llevaría a centrar todos los recursos en el único pichón que sobrevive.

En el 2013, que fue el año “intermedio”, el tamaño asintótico de los pichones fue mayor que los demás años, ya sea en nidadas con uno o dos pichones independizados.

Los años 2010 y 2011 fueron los años “buenos”. En 2011, las tasas de crecimiento hasta los 40 días fueron más rápidas que en otros años. Este análisis incluye pichones que luego murieron. A pesar que su supervivencia no se vio afectada ni tampoco los valores asintóticos (excepto el peso de pichones con un solo pichón independizado), el crecimiento de los pichones a nivel de las tasas de crecimiento se vio desfavorecido. Pichones de nidos con uno o dos pichones independizados aumentaron de peso y tamaño más lento que los otros años. Esto quizás se deba a fluctuaciones en el alimento dentro de un mismo año, puede ser que el alimento al comienzo de la cría haya sido abundante y los padres intenten criar ambos pichones, pero luego debido a que el alimento escasea deben realizar un mayor esfuerzo y las tasas de crecimiento se desaceleran.

Por último, en el año 2010 las nidadas con un solo pichón tuvieron tasas de crecimiento de tamaño más rápidas que otros años. Lo mismo ocurrió en las nidadas con dos pichones independizados, donde además las tasas de aumento de peso fueron más rápidas y también los pesos asintóticos fueron mayores. Por lo tanto, los pichones de este año parecieran ser los más beneficiados. Para los padres también pareciera ser el mejor año, dado que el total de pichones vivos fue similar al 2011, pero tuvieron un mayor peso a la independencia, lo cual aumenta la probabilidad de supervivencia a posteriori. Además, al ser las tasas más rápidas quizás logran que los pichones alcancen buenos pesos y tamaños más rápido y pueden comenzar a invertir más rápidamente y en mayor medida en ellos mismos.

En cuanto al orden de eclosión, se encontró que únicamente afectó la tasa de crecimiento de los pichones, siendo más lenta la de los segundos que la de los primeros, cuando se evaluó el crecimiento de aquellos pichones que luego podían morir (hasta los 40

días). Sin embargo, si se tienen en cuenta solamente aquellos pichones que logran independizarse no hay diferencia en el crecimiento en función del orden de eclosión. Esto demuestra que en aquellos nidos donde ocurre la reducción de nidada el crecimiento de los segundos pichones se ve afectado desde el inicio del crecimiento, lo cual indicaría que quizás los padres no alimentan correctamente a este pichón. Por otro lado, también se encontró en el set de datos en donde se analizó el área de la yema, que el orden de eclosión influyó en el peso de los pichones durante el crecimiento y en la supervivencia (segundos pichones más livianos y con mayor mortalidad que primeros). En este set de datos no se utilizó el año 2013, que fue un año “intermedio”, e incluso en el análisis de los pesos tampoco se usó el año 2010, que fue un año “bueno”. Estas cuestiones probablemente le otorgaron un mayor peso al año 2012—en el cual se registró una gran mortalidad de segundos pichones, y es por ello que probablemente se encontró un efecto del orden de eclosión. El orden de eclosión en función del año afectó a la supervivencia, en el peor año (2012) la mortalidad de los segundos pichones fue muy alta. En el Pingüino de Ojos Amarillos no se encontraron diferencias en las tasas de crecimiento de primeros y segundos pichones en eclosionar (Van Heezik y Davis 1990).

En cuanto a la asincronía de eclosión, por si misma no afectó a ninguna variable de la performance de los pichones. Sin embargo, cabe destacar que las nidadas estudiadas no presentaron asincronías extremas, dado que solamente se encontraron pocos nidos con asincronías de 4 días. Además, lamentablemente no se pudo evaluar el efecto de la asincronía interactuando con el año o el orden de eclosión sobre el crecimiento de los pichones. En el Pingüino de Barbijo, se vio que la asincronía de eclosión no determina la reducción de nidada y tampoco establece una asimetría de tamaño determinante entre los

pichones del mismo nido (Moreno et al. 1994). Boersma (1990) encontró, en el Pingüino de Magallanes en Punta Tombo, que la asincronías de eclosión extremas, 0 y 4 días, tienen menos éxito que las nidadas de asincronías intermedias. En esta tesis los nidos sincrónicos abarcaron un 11% del total de los nidos y sin embargo no afectaron la performance de los pichones.

En conclusión, el año es el factor más influyente en la performance de los pichones. Sin embargo, otras variables como el volumen de los huevos, el área de la yema, la fecha de puesta y la condición física también resultan importantes. Si el año es “malo” la estrategia pareciera ser no alimentar al segundo pichón desde el inicio intentando criar un solo pichón que sería el que nace primero. Sin embargo, cuando el año es “bueno” los padres invierten en los dos pichones por igual, esto se demuestra en la mortalidad que no varía en función del orden de puesta. En cuanto a la fecha de puesta de los huevos la estrategia pareciera ser acelerar el crecimiento si la nidada es tardía y si la condición de los padres lo permite. En cuanto a la condición física, parecen priorizar su condición, y la condición del macho es fundamental para la cantidad de pichones que logre independizar la pareja. Finalmente, la yema pareciera cumplir un rol importante en la supervivencia de los pichones, a través de conferir una mejor condición de salud a los mismos.

CAPÍTULO 6

FACTORES QUE AFECTAN LA ASINCRONÍA DE ECLOSIÓN EN EL PINGÜINO DE MAGALLANES

6.1 RESUMEN—En aves, la significancia adaptativa de la asincronía de eclosión ha estado sujeta a debate desde hace tiempo, y los efectos parentales sobre la asincronía se asumieron por mucho tiempo pero pocas veces se probaron. Algunos autores sugieren que la asincronía de eclosión depende de cuando comienza la incubación, y se ha probado en distintas especies que distintas variables la afectan. El objetivo de este capítulo fue analizar en el Pingüino de Magallanes (*Spheniscus magellanicus*) el tiempo exacto en el cual comienza la incubación y si esto influye en la asincronía de eclosión. Además, estudiar que otros factores afectan la asincronía de eclosión (desarrollo del parche de incubación, posiciones de los huevos durante la incubación, condición física de los adultos, dimorfismo entre los huevos, fecha de puesta y año). Este trabajo se realizó en Puerto Deseado, Santa Cruz (47°45'S, 65°53'W). Primero, se estableció la temperatura registrada en la cáscara del huevo a la cual comienza el desarrollo del embrión, a través de una técnica no destructiva. Además, se registraron las temperaturas individuales de los huevos de 61 nidos, relacionando dichas temperaturas y otros parámetros de la biología reproductiva, con la asincronía de eclosión. También, se observaron las posiciones de los huevos durante la incubación en 307 nidos y se estudió el parche de incubación para ver si afecta a la asincronía ($N = 24$ nidos). Se encontró una relación positiva entre la asincronía de eclosión y la temperatura del primer huevo durante la puesta, y entre la asincronía de eclosión y el área del parche al comienzo de la incubación. También, se encontró una relación entre la asincronía y la diferencia de temperaturas entre ambos huevos de la nidada. Se descartaron la posición de los huevos durante la incubación, la condición física de los padres, el dimorfismo entre los huevos, la fecha de puesta del primer huevo y el año como variables que afecten a la asincronía. La temperatura de los huevos durante la puesta, relacionada con el desarrollo del parche de incubación, controla la asincronía de eclosión en el Pingüino de Magallanes.



6.2 INTRODUCCIÓN

En la mayoría de las especies de aves la nidada eclosiona de manera asincrónica (Clark y Wilson 1981, Stoleson y Beissinger 1995), es decir que hay un retraso de tiempo entre la eclosión del primer huevo y la del último de la nidada. La asincronía de eclosión crea una jerarquía de tamaño entre los pichones que a veces puede llevar a una mortalidad diferencial de los pichones de una misma nidada (O'Connor 1978, Mock y Schwagmeyer 1990).

Las aves no pueden fisiológicamente poner todos los huevos de la nidada en el mismo día, y es por ello que existe un intervalo de puesta típico de 1-2 días. El comienzo temprano de la incubación, durante el intervalo de puesta, se asume como el mecanismo que establece la asincronía de eclosión (Clark y Wilson 1981, Magrath 1990), pero pocas veces ha sido probado (Haftorn 1981, Wiebe et al. 1998, Wang y Beissinger 2009, Johnson et al. 2013). Algunos autores sugieren que cuanto antes comience la incubación, mayor es la asincronía (Nilsson 1993, Vedder 2012). Se ha propuesto al comportamiento de los adultos durante la incubación como la clave para el establecimiento de la asincronía (Ricklefs y Smeraski 1983, Ardía et al. 2009, Rebstock y Boersma 2011).

El significado adaptativo de la asincronía de eclosión ha sido debatido por muchos años (Stoleson y Beissinger 1995, ver capítulo 7). Por otro lado, en distintas especies, se ha probado que distintos factores influyen a la asincronía de eclosión, pero no existe un patrón claro para todas las especies. Por lo tanto, una variedad de factores deben contribuir en su conjunto en la regulación de la asincronía. Por ejemplo, la asincronía de eclosión se ve afectada por el tamaño corporal de las hembras (Bortolotti y Wiebe 1993), la variación de tamaño de los huevos dentro de una misma nidada (St. Clair 1996, Massaro et al. 2004), la

composición de los huevos (Brown 1988), la posición de los huevos durante la incubación (St. Clair 1996), la densidad de poros de la cáscara de los huevos (Massaro y Davis 2005, pero ver Boersma y Rebstock 2009c), la fecha de puesta de los huevos (De León et al. 2001, Cresswell y McCleery 2003), o la duración de los viajes de forrajeo durante la incubación cuando ambos padres incuban (Boersma 1990).

6.3 OBJETIVOS

Para determinar la causa última de la asincronía de eclosión es un requisito estudiar los efectos parentales que afectan y causan la asincronía de eclosión. Por ello, el objetivo de este capítulo es analizar los factores que afectan a la asincronía y estudiar si el comienzo temprano de la incubación durante la puesta establece la asincronía de eclosión en el Pingüino de Magallanes.

En este capítulo se estudiará cuando comienza realmente la incubación, la temperatura registrada en la cáscara de los huevos en la cual comienza el desarrollo del embrión, con una técnica no-destructiva. Se analizará la relación entre la asincronía de eclosión y la temperatura de los huevos durante la incubación, el volumen de los huevos, la posición de los huevos en el nido durante la incubación, el desarrollo del parche de incubación, la fecha de puesta, el año y la condición física de los padres.

6.4 METODOLOGÍA Y ANÁLISIS ESTADÍSTICOS

6.4.A Posición de los huevos durante la incubación

La mayoría de los pingüinos ponen dos huevos por nidada, que colocan uno delante del otro durante la incubación. En estudios previos en pingüinos del género *Eudyptes* se ha visto

que la posición posterior es beneficiosa para la temperatura del huevo, dado que el huevo recibe más calor y esto afectaría la asincronía de eclosión (Derksen 1977, Burger y Williams 1979, St. Clair 1996, Massaro y Davis 2004). Por lo tanto, se quiso chequear en el Pingüino de Magallanes si sucede lo mismo: si la posición de los huevos depende de su orden de puesta y si esto afecta a la asincronía de eclosión.

Se utilizaron nidos de los años 2011 y 2012 a los cuales se les realizó la metodología descrita en el capítulo 1. Además, para determinar que huevo está en la posición delantera, cada año se chequearon 133 y 174 nidos, respectivamente, cada 4 días desde que la puesta finaliza y hasta la eclosión. De estos nidos se pudo determinar la asincronía de eclosión de 30 y 37 nidos durante el 2011 y 2012, respectivamente.

6.4.B Temperatura de la cáscara del huevo a la cual comienza el desarrollo embrionario

Para poder comprender como se establece la asincronía de eclosión es necesario saber a qué temperatura el embrión comienza a desarrollarse. De este modo se puede determinar si es que esto sucede para el primer huevo puesto durante la puesta o si ambos huevos de la nidada comienzan a ser incubados simultáneamente. La temperatura que experimenta el embrión y a la cual comienza su desarrollo es conocida como cero fisiológico, y ocurre en muchas especies a temperaturas $\geq 24^{\circ}\text{C}$ (Webb 1978). En pingüinos del género *Pygoscelis* se comprobó que esta temperatura es de 26°C (Weinrich y Baker 1978). En este capítulo no se pretende estudiar el cero fisiológico del Pingüino de Magallanes porque para ello sería necesario realizar estudios embriológicos que requieren la destrucción de los huevos. Sin embargo, se pretende estudiar la temperatura, registrada en la cáscara del huevo, a la cual el mismo presenta indicios de un comienzo del desarrollo.

El indicio de un comienzo del desarrollo del embrión se basa en el hecho que la yema comienza a hincharse a partir del segundo día de incubación continua, dado que la yema absorbe agua de la albúmina (Romanoff 1960, ver también Enemar y Arheimer 1980 y 1989 donde se describe la utilización de esta metodología y los distintos estadios de la yema). En este experimento se registrará la temperatura a la cual se da este proceso de hinchazón de la yema.

Durante el año 2011, en el día de puesta de los huevos, luego de rotular los nidos y los huevos con el número del nido, se retiraron de los nidos tres tandas de 10 huevos cada una y se reemplazaron los huevos por huevos de yeso. Cada tanda fue llevada de a una al Centro de Investigaciones, situado a 3.5 km de la isla, donde se incubaron los huevos artificialmente. Luego de devolver cada tanda se recogió una nueva tanda de 10 huevos recién puestos. Se utilizaron los primeros huevos de cada nidada. Cada tanda fue expuesta por cuatro días a distintas temperaturas: 24°C ($N = 10$ huevos), 25°C ($N = 10$ huevos) y 26°C ($N = 10$ huevos). De este modo se simuló un intervalo de puesta de 4 días para cada grupo. Los huevos fueron colocados en una incubadora (Simen Premium, Industria Argentina) cuya temperatura fue calibrada para cada tratamiento. La temperatura se controló a través de un termómetro digital, previamente calibrado con un termómetro de mercurio, y a través de un sensor de temperatura (iButton DS1921G#F50, $\pm 0.5^\circ\text{C}$, tamaño: 17.35 x 5.89 mm, Maxim Integrated, San José CA, US) adherido a la cáscara entre ambos polos de un huevo de cada tratamiento. Con este mismo sensor se midió la temperatura de los huevos en el campo. Se rotaron los huevos una vez por día manualmente y se controló la humedad manteniendo siempre un recipiente lleno a una medida constante. Para evaluar la hinchazón de la yema, en el día de la puesta de los huevos y tras cuatro días de

incubación en la incubadora, se tomó una foto de cada huevo en el ovoscopio (descrito en el capítulo 2). A través del ovoscopio se pudo transiluminar la yema y medir en las fotografías el área de las mismas con el programa Image Pro-Plus 4.5 (como se describe en el capítulo 2). Para cada huevo se estimó la proporción total del área del huevo ocupada por la yema (área de la yema/área total del huevo), y la diferencia entre el día 0 y 4 se tomó como un índice de hinchazón de la yema, si se registra incremento de la yema es un indicio del desarrollo del embrión. Luego, se devolvieron los huevos a sus nidos originales y solamente se los chequeó para controlar que eclosionen exitosamente, estos huevos no fueron utilizados en ningún otro experimento. Esta técnica permite registrar la temperatura del huevo a la cual el embrión comienza su desarrollo sin interrumpir su normal desarrollo.

6.4.C Temperatura de los huevos y parche de incubación

Se utilizaron 61 nidos de las temporadas 2010 al 2013 a los cuales se les realizó la metodología descrita en el capítulo 1. Además, se les midió la temperatura de los huevos como se describe en el capítulo 3. De esos datos de temperatura se extrajeron las siguientes variables:

$T_{H2}-T_{H1}$ = Diferencia entre la temperatura promedio del segundo huevo puesto (H2) y el primer huevo puesto (H1), desde el momento que termina la puesta hasta que se retiran los sensores, aproximadamente día 34 de incubación desde la puesta del primer huevo.

T_{H1} = Temperatura promedio del primer huevo puesto (H1) durante la puesta.

$p \geq T^{\circ}C$ = Proporción de tiempo que la temperatura del primer huevo (H1) supera el valor de temperatura estimado en el ítem 6.5.B (temperatura de la cáscara a la cual comienza el desarrollo del embrión).

Además, a 19 de estos nidos ($N = 9$ nidos en 2012 y $N = 10$ nidos en 2013) se les midió el parche de incubación a los adultos como se describe en el capítulo 3. De los datos de parche se extrajeron las siguientes variables:

T_i = Temperatura del parche a día 0, día de la puesta del primer huevo.

A_i = Área del parche a día 0, día de la puesta del primer huevo.

6.4.D Experimento de comienzo de la incubación

Se utilizaron nidos de las temporadas 2010, 2011 y 2012 que fueron manipulados como parte de otro experimento (ver capítulo 7). En estos nidos se impidió que los huevos reciban el calor parental durante la puesta y se registró el período de incubación—días que transcurren desde la puesta hasta la eclosión. Esto permitió evaluar el efecto de la temperatura durante la puesta sobre la asincronía de eclosión.

Los primeros huevos puestos de estos nidos se almacenaron desde el día de su puesta y hasta la puesta del segundo huevo, momento en el cual fueron devueltos a sus correspondientes nidos. Los huevos se almacenaron en un contenedor plástico que se forró para evitar que el sol los afecte, pero permitiendo que queden expuestos a la temperatura ambiente. En estos nidos se controló la eclosión de los huevos para registrar el período de incubación.

Se comparó el período de incubación de estos huevos almacenados a temperatura ambiente (“huevos almacenados”) con el período de incubación de primeros huevos de nidos en los cuales los huevos no fueron removidos y recibieron calor de los padres durante la puesta (“huevos controles”). Ambos tipos de huevos provinieron de nidos con intervalos de puesta de 3 o 4 días.

Se promedió la temperatura diaria con los datos otorgados por el Servicio Meteorológico Nacional.

6.4.E Análisis estadísticos

Para evaluar si existe una posición preferencial entre los huevos de la nidada y si esta posición se relaciona con la asincronía de eclosión se corrió un modelo lineal generalizado con distribución “Poisson” y función de enlace “logit”. La asincronía de eclosión fue la variable respuesta, y las variables explicativas fueron: la proporción de visitas que el primer huevo puesto estuvo en la posición anterior, la relación entre el volumen del segundo y el primer huevo puesto, y la interacción entre ambas variables.

Para analizar las variables que afectan la asincronía de eclosión se realizaron dos modelos lineales generalizados con distribución “Poisson” y función de enlace “logit”. En ambos la variable respuesta fue la asincronía de eclosión. Si bien algunos nidos eclosionaron con una asincronía de -1 día, estos fueron descartados. En un modelo a) ($N = 61$ nidos), las variables explicativas fueron: el año (como un factor de cuatro niveles: 2010, 2011, 2012 o 2013), la diferencia de volumen entre ambos huevos (volumen del segundo huevo menos primer huevo—a esta variable se la llamará a partir de ahora dimorfismo dentro de la nidada), la condición física de ambos padres, la fecha de puesta (estandarizada como la desviación de la mediana de la fecha de puesta de cada año) y las variables previamente definidas: $T_{H2}-T_{H1}$ (temperatura promedio de los segundos menos temperatura promedio de los primeros huevos puestos desde la finalización de la puesta hasta el día 34 de incubación), T_{H1} (temperatura promedio de los primeros huevos puestos durante la puesta), y $p \geq T^{\circ}C$ (proporción de tiempo que el primer huevo excede los $26^{\circ}C$).

En el otro modelo b) ($N = 19$ nidos) las variables explicativas fueron: T_i (temperatura del parche de incubación en el día de la puesta del primer huevo) y A_i (área del parche de incubación en el día de la puesta del primer huevo).

6.5 RESULTADOS

6.5.A Posición de los huevos durante la incubación

Durante el año 2011, el primer huevo puesto pasó el $51 \pm 2\%$ de las visitas en la posición anterior ($N = 133$ nidos), mientras que en 2012 ese porcentaje fue de $50 \pm 1\%$ ($N = 174$ nidos). En el 2011, la relación de volumen entre el segundo y el primer huevo fue de 1.028 y en 2012 de 1.025, es decir que el segundo huevo fue mayor que el primero (t-test pareados primeros vs. segundos huevos puestos: 2011: $t_{132} = -3.42$, $P = 0.001$; 2012: $t_{173} = -4.23$, $P < 0.0001$).

No se encontró una relación significativa entre la asincronía de eclosión y la proporción de tiempo que pasa el primer huevo en la posición delantera (Varianza = -0.39, $DF = 65$, $P = 0.53$), el volumen de los huevos (Varianza = -0.003, $DF = 64$, $P = 0.99$) o la interacción entre ambas variables (Varianza = -0.96, $DF = 63$, $P = 0.33$).

6.5.B Temperatura de la cáscara del huevo a la cual comienza el desarrollo embrionario

En los tratamientos de 24°C y 25°C la diferencia entre el tamaño del área de la yema y el área total del huevo (área de la yema/área del huevo) no presentó diferencias significativas entre el día de puesta (día 0) y el cuarto día luego de haber estado en la incubadora (día 4). Es decir que la yema no aumentó su tamaño (24°C : \bar{x} área de la yema/área total del huevo día 0 = 0.752 ± 0.059 , \bar{x} área de la yema/área total del huevo día 4 = 0.785 ± 0.047 , t-test

pareado: $t = -1.93$, $P = 0.09$, $N = 10$ huevos; 25 °C: \bar{x} área de la yema/área total del huevo día 0 = 0.808 ± 0.019 , \bar{x} área de la yema/área total del huevo día 4 = 0.811 ± 0.047 , t-test pareado: $t = -0.15$, $P = 0.88$, $N = 10$ huevos). Sin embargo, en el experimento de 26°C se encontró un incremento del área de la yema durante los cuatro días (26 °C: \bar{x} área de la yema/área total del huevo día 0 = 0.763 ± 0.025 , \bar{x} área de la yema/área total del huevo día 4 = 0.798 ± 0.034 , t-test pareado: $t = -3.74$, $P = 0.01$, $N = 10$ huevos). Por lo tanto, se asume que la temperatura de la cáscara en la cual comienza a hincharse la yema, como un indicio de comienzo de desarrollo, es de 26 °C.

6.5.C Variables que afectan a la asincronía de eclosión

En este set de datos la asincronía de eclosión fue de 1.80 ± 0.13 días, rango de 0 a 4 días, y el intervalo de puesta fue de 3.82 ± 0.06 días (rango de 3 a 4 días). Durante la puesta la temperatura fue en proporción 0.35 ± 0.02 veces superior o igual a 26°C (Fig. 6.1). La temperatura promedio del primer huevo durante la puesta fue de 22.5 ± 0.4 °C, mucho menor que 26°C (Fig. 6.1). Durante la puesta hubo un huevo que estuvo en proporción 0.05 y otro 0.9 del tiempo a temperaturas superiores a 26°C, alcanzando temperaturas promedios de 15.2°C y 30.7°C—respectivamente. En estos huevos la asincronía de la nidada fue de 3 y 1 día—respectivamente. Solamente 4 huevos, de los 122 analizados, alcanzaron temperaturas promedios superiores a 26°C durante la puesta, y en estos nidos la asincronía de eclosión varió entre los 2 y 4 días.

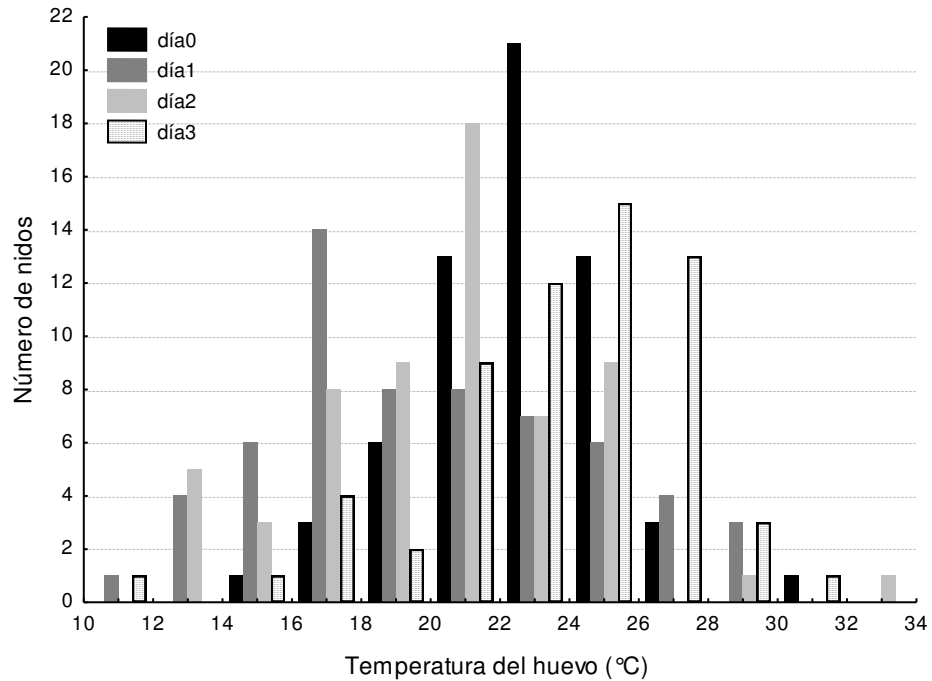


Figura 6.1. Histograma de frecuencias de temperaturas del primer huevo puesto durante el intervalo de puesta. Se muestran las temperaturas para cada día del intervalo de puesta, desde el día de la puesta (día 0) hasta el día de puesta del segundo huevo (día 4) ($N = 61$ nidos).

Se encontró una relación significativa y positiva entre la temperatura de los primeros huevos puestos durante la puesta y la asincronía de eclosión, también se encontró una relación significativa y negativa entre la diferencia de temperatura de los huevos de una misma nidada (temperatura del segundo huevo menos temperatura del primer huevo, registrada desde que finaliza la puesta y hasta los 34 días de incubación) y la asincronía de eclosión (Tabla 6.1). Estas variables explicaron un 26.9% de la variación registrada en la asincronía de eclosión.

Tabla 6.1. Modelo lineal generalizado con distribución de errores “Poisson” para la asincronía de eclosión del Pingüino de Magallanes. Se muestran el modelo final y las variables no significativas ($N = 61$ nidos).

	Variables	z-valor	DF ^e	P
Modelo final	T _{H1} ^a	2.64	1,56	0.01
	T _{H2} -T _{H1} ^b	-2.78	1,56	0.01
		Varianza	DF ^e	P
No-significativo	Dimorfismo dentro de la nidada ^c	0.21	1,54	0.65
	Condición física del macho	0.002	1,52	0.97
	Año	0.65	3,51	0.89
	p _≥ T°C ^d	0.15	1,55	0.69
	Condición física de la hembra	0.08	1,53	0.79
	Fecha de puesta	-0.001	1,48	0.98

^a Temperatura promedio del primer huevo puesto (H1) durante la puesta

^b Temperatura promedio del segundo (H2) menos temperatura promedio del primer (H1) huevo puesto desde la finalización del intervalo de puesta y hasta el día 34 de incubación

^c Diferencia de volumen entre el segundo y el primer huevo puesto

^d Proporción de tiempo que la temperatura de los huevos es $\geq 26^\circ\text{C}$ durante la puesta

^e Grados de libertad

Se encontró que cuando la nidada eclosionó sincrónicamente (en este grupo se incluyeron a los nidos sincrónicos—0 días—y a los nidos asincrónicos de 1 día), la temperatura de los primeros huevos durante la puesta fue menor ($20.8 \pm 0.5^\circ\text{C}$) que cuando la nidada eclosionó asincrónicamente (2/3/4 días de asincronía) ($23.5 \pm 0.4^\circ\text{C}$) (Contrastes de Tukey 0/1 vs. 2/3/4: $P = 0.0004$, $DF = 56$; Fig. 6.2a). Durante la puesta la temperatura promedio de los primeros huevos fue menor en nidadas sincrónicas (0/1 día) que en nidadas asincrónicas (2/3/4 días) para todos los días excepto para el último día del intervalo de puesta (nidadas sincrónicas: día₀ = $20.8 \pm 0.5^\circ\text{C}$, día₁ = $18.1 \pm 0.9^\circ\text{C}$, día₂ = $18.1 \pm 0.7^\circ\text{C}$, día₃ = $22.1 \pm 0.9^\circ\text{C}$, día₄ = $24.5 \pm 0.9^\circ\text{C}$; nidadas asincrónicas: día₀ = $23.5 \pm 0.4^\circ\text{C}$, día₁ = $21.1 \pm 0.7^\circ\text{C}$, día₂ = $21.6 \pm 0.6^\circ\text{C}$, día₃ = $24.3 \pm 0.5^\circ\text{C}$, día₄ = $26.2 \pm 0.7^\circ\text{C}$; t-test 0/1 vs.

2/3/4: $P_{\text{day}0} = 0.0002$, $P_{\text{day}1} = 0.01$, $P_{\text{day}2} = 0.0004$, $P_{\text{day}3} = 0.02$, $P_{\text{day}4} = 0.1$, nivel de significancia ajustado por Bonferroni $P = 0.1$; Fig. 6.3).

Los primeros huevos mantenidos a temperaturas promedio bajas durante la puesta (T_{HI}) tuvieron, en el día de la puesta del segundo huevo, tasas de incremento de la temperatura mayores que aquellos huevos que se mantuvieron a temperaturas mayores durante la puesta (*tasa de incremento de la temperatura del primer huevo puesto* = $15.4 - 0.53 \times T_{HI}$, $R = -0.29$, $P = 0.02$; Fig. 6.4). En el día de la puesta del segundo huevo estos son efectivamente incubados (capítulo 3). La tasa del incremento de la temperatura se midió como la pendiente de la regresión lineal de la temperatura del huevo en función de la hora del día.

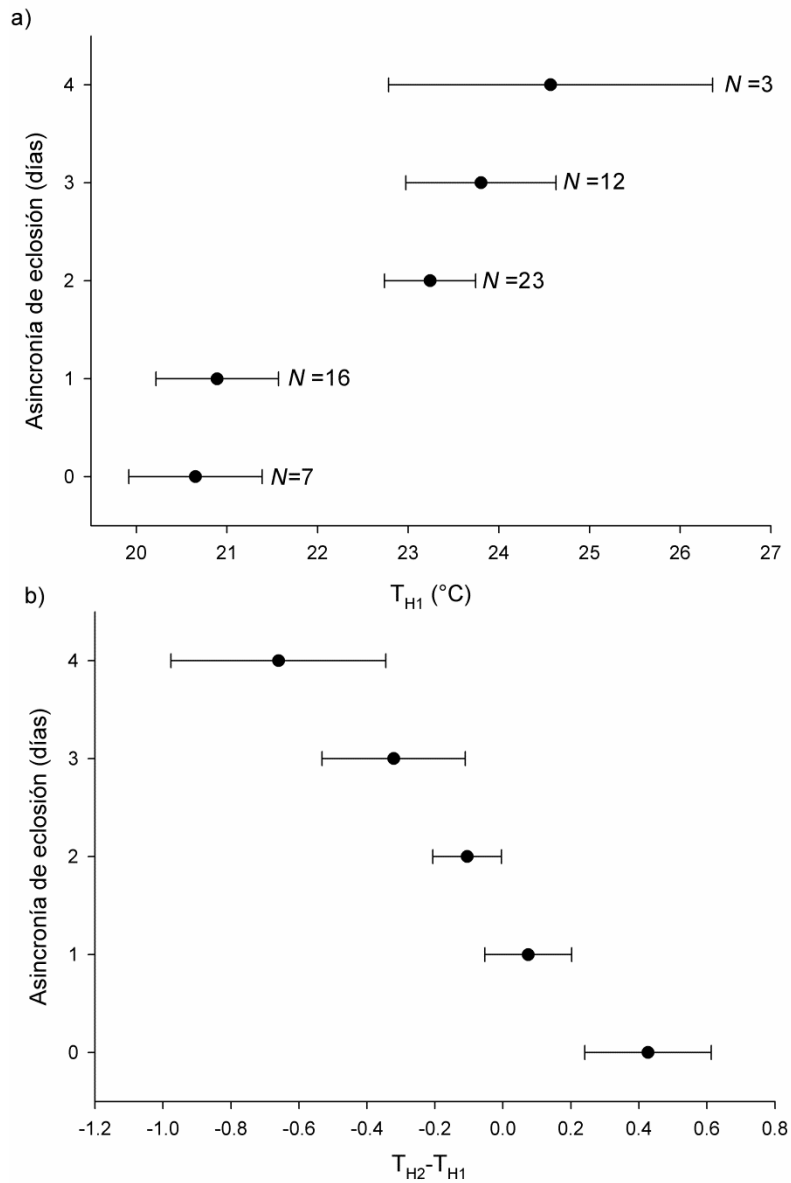


Figura 6.2. a) Promedio de temperatura de los primeros huevos puestos durante la puesta y b) diferencia en las temperaturas promedios de los segundos y primeros huevos de la misma nidada desde la finalización de la puesta hasta el día 34 de incubación, en función de la asincronía de eclosión. Valores negativos de $T_{H2} - T_{H1}$ indican que la temperatura de los primeros huevos puestos es mayor que la de los segundos. Se muestran las medias con los errores estándares y el tamaño muestral (nidos) para cada asincronía.

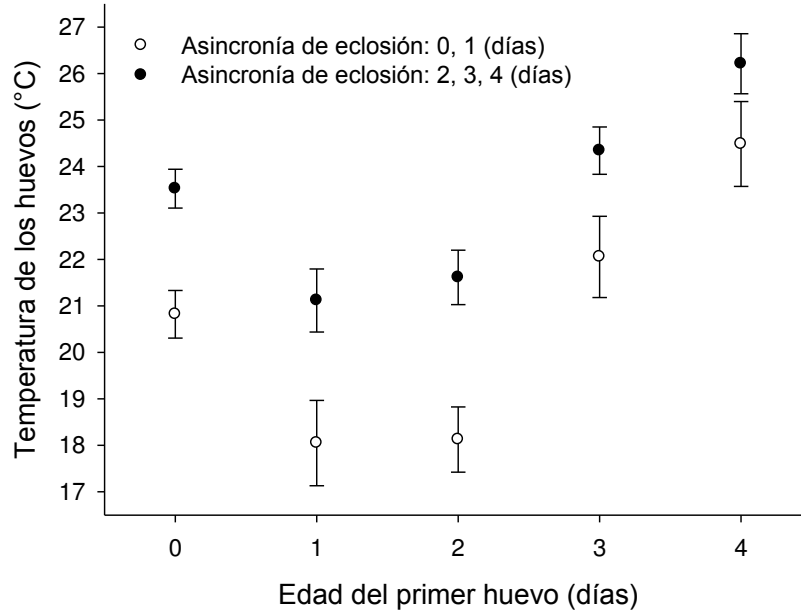


Figura 6.3. Temperatura promedio de los primeros huevos puestos para cada día del intervalo de puesta, comenzando el día de la puesta del primer huevo (día 0). Las medias y errores estándares se muestran para nidos con asincronías de 0 o 1 día (círculos blancos) y para nidos con asincronías de 2, 3, o 4 días (círculos negros).

La otra variable que se relacionó con la asincronía de eclosión fue la diferencia de temperatura promedio entre los segundos y primeros huevos puestos (Tabla 6.1, Fig. 6.2.b). Cuando esta diferencia de temperatura fue grande y positiva, es decir que los segundos huevos recibieron más temperatura durante la incubación, la asincronía fue de menos días que cuando la diferencia de temperatura fue menor (Fig. 6.2.b). La asincronía de eclosión aumentó progresivamente a medida que el segundo huevo recibió más calor (Fig. 6.2.b). Se encontraron diferencias significativas entre las asincronías de 0 vs. 3 ($P = 0.02$) y 0 vs. 4 ($P = 0.04$) (Contrastes de Tukey; Fig. 6.2.b).

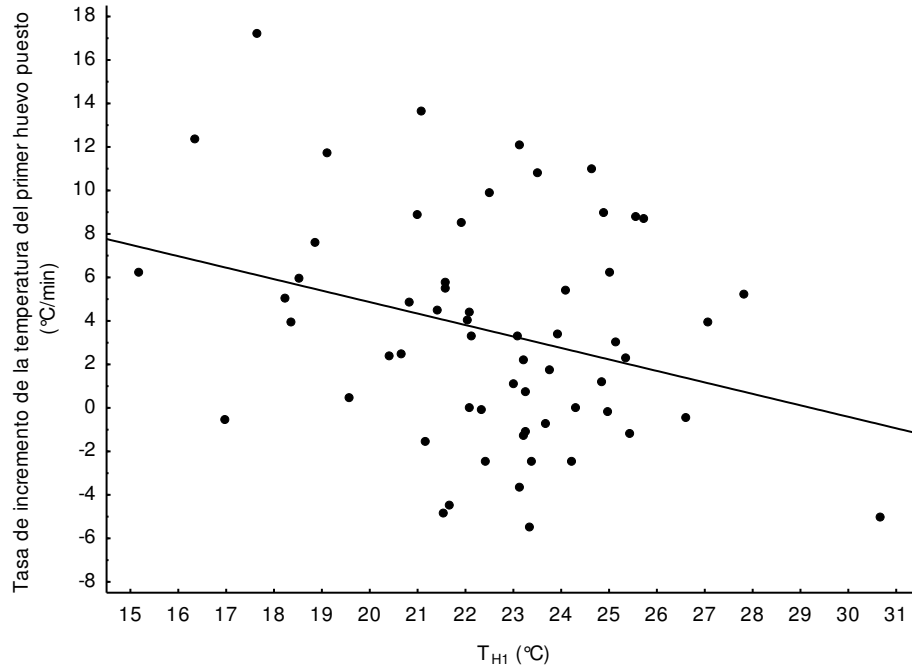


Figura 6.4. Relación entre la tasa de incremento de la temperatura del primer huevo puesto en el día de la puesta del segundo huevo y la temperatura promedio del primer huevo durante la puesta. La tasa de incremento se calculó para cada nido analizado ($N = 61$) como la pendiente de la relación lineal entre la temperatura del huevo y la hora del día.

Todas las otras variables analizadas en el modelo (la proporción de tiempo que pasa el huevo a temperaturas $\geq 26^{\circ}\text{C}$, el dimorfismo de los huevos, la fecha de puesta, el año y la condición física de los adultos) no afectaron a la asincronía de eclosión (Tabla 6.1).

El área del parche en el día de la puesta del primer huevo fue de $12.8 \pm 3.0 \text{ cm}^2$ y la temperatura del parche fue de $35.4 \pm 1.3^{\circ}\text{C}$. La temperatura promedio del primer huevo durante la puesta (T_{H1}) y el área del parche en el día de la puesta se relacionaron significativamente ($R^2 = 0.32$, $F_{1,17} = 7.41$, $P = 0.02$), pero no hubo una relación significativa entre la temperatura del huevo y la temperatura del parche ($R^2 = 0.21$, $F_{1,17} = 0.71$, $P = 0.41$). En el modelo en el cual se analizó como afecta el parche a la asincronía de eclosión, se encontró una relación significativa y positiva entre la asincronía de eclosión y

el área del parche de incubación en el día de la puesta del primer huevo (Tabla 6.2). Cuando la asincronía fue de 3 o 4 días el área inicial del parche fue mayor ($15.4 \pm 0.8 \text{ cm}^2$) que cuando la asincronía fue de 0, 1 o 2 días ($11.7 \pm 0.8 \text{ cm}^2$) (Fig. 6.5). La temperatura inicial del parche no afectó la asincronía de eclosión (Tabla 6.2). El parche de incubación en el día de la puesta del primer huevo explicó un 27.6% de la variación en la asincronía de eclosión.

Tabla 6.2. Modelo lineal generalizado con distribución de errores “Poisson” para la asincronía de eclosión de los huevos del Pingüino de Magallanes. En este modelo se analiza el efecto del parche de incubación. Se muestra el modelo final y la variable no significativa ($N = 19$ nidos).

	Variabes	<i>z</i> -valor	DF ^c	<i>P</i>
Modelo final	A_i^a	2.02	1,18	0.04
No-significativo	T_i^b	-0.64	1,17	0.52

^a Área del parche de incubación en el día de la puesta del primer huevo

^b Temperatura del parche de incubación en el día de la puesta del primer huevo

^cGrados de libertad

El área del parche de incubación medido durante otros momentos de la incubación (4, 10, 16, 22, 28 y 34 días) tampoco se relacionó con la asincronía de eclosión (Fig. 6.6). No se realizó este mismo análisis con la temperatura del parche de incubación porque, como se vio en el capítulo 4, la temperatura crece y alcanza su máximo valor estable rápidamente, por lo tanto la temperatura durante la finalización de la puesta ya es la misma que a lo largo de toda la incubación.

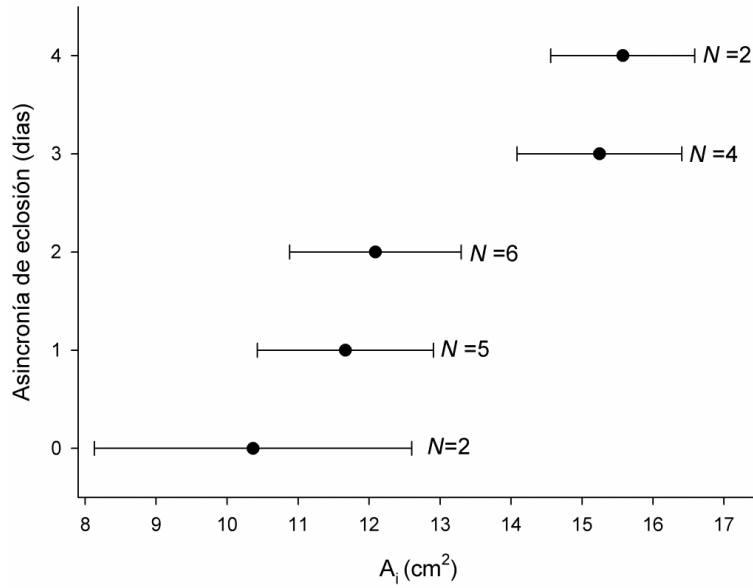


Figura 6.5. Área del parche inicial, medida en día de la puesta del primer huevo— A_i , dependiendo de la asincronía de eclosión. Se muestra la media y el error estándar con el tamaño muestral (nidos) para cada asincronía.

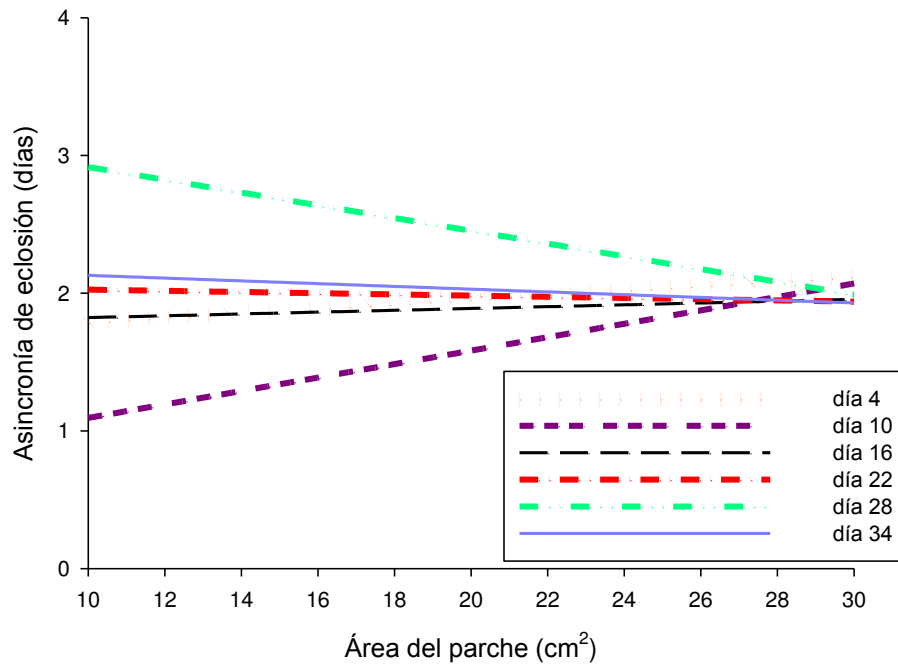


Figura 6.6. Área del parche de incubación medida a distintos días del período de incubación (4, 10, 16, 22, 28 y 34 días desde la puesta del primer huevo) en función de la asincronía de eclosión. Esta relación no resultó significativa en ningún caso: día 4: $F_{1,17} = 0.07$, $P = 0.78$; día 10: $F_{1,17} = 1.51$, $P = 0.23$; día 16: $F_{1,17} = 0.04$, $P = 0.85$; día 22: $F_{1,17} = 0.004$, $P = 0.95$; día 28: $F_{1,17} = 1.13$, $P = 0.30$; día 34: $F_{1,17} = 0.06$, $P = 0.80$.

6.5.D Experimento de comienzo de la incubación

Se comparó el período de incubación de los “huevos almacenados” a temperatura ambiente por 3 y por 4 días (no recibieron el calor de los adultos durante el intervalo de puesta) con el período de incubación de los huevos mantenidos normalmente en sus nidos durante el intervalo de puesta, 3 o 4 días, “huevos controles”. La temperatura ambiente durante los días en los cuales se almacenaron los huevos fue en promedio $11.5 \pm 0.2^{\circ}\text{C}$ (temperatura máxima = 23.5°C , temperatura mínima durante el día = 1.4°C). Tanto los huevos almacenados por 3 o 4 días fueron expuestos a la misma temperatura ambiente dado que ambos intervalos se generaron en simultáneo.

Los “huevos controles” eclosionaron antes que los “huevos almacenados” (t-tests intervalo de puesta 3 días: $t_{65} = 8.85$, $P < 0.0001$; intervalo de puesta 4 días: $t_{166} = 12.09$, $P < 0.0001$; Tabla 6.3). Los “huevos almacenados” por 3 días eclosionaron antes que los almacenados por 4 días (t-test 3 vs. 4 días: $t_{110} = 5.15$, $P < 0.0001$; Tabla 6.3), lo mismo sucedió en nidos “controles” (t-test 3 vs. 4 días: $t_{120} = 4.01$, $P < 0.0001$; Tabla 6.3). A pesar de las diferencias significativas en el período de incubación entre los huevos provenientes de nidos con 3 y 4 días, no hubo diferencias significativas en la temperatura promedio durante la puesta (\bar{x} temperatura de los huevos-intervalo de puesta 3 días = 22.8°C , $\text{SD} = 3.9$; \bar{x} temperatura de los huevos-intervalo de puesta 4 días = 21.9°C , $\text{SD} = 4.3$, t-tests: $t_{286} = -1.33$, $P = 0.18$).

Tabla 6.3. Período de incubación (días transcurridos desde la puesta hasta la eclosión del huevo) de los primeros huevos puestos en el Pingüino de Magallanes para aquellos huevos con un intervalo de puesta de 3 o 4 días y que fueron normalmente incubados en sus nidos durante la puesta “huevos controles” o almacenados a temperatura ambiente durante la puesta “huevos almacenados”. Se muestran las medias (\bar{x}) \pm SD y el N (huevos) para cada tratamiento.

Intervalo de puesta	Huevos controles	Huevos almacenados
3	$\bar{x} = 39.95 \pm 1.13$ $N = 19$	$\bar{x} = 42.31 \pm 0.93$ $N = 49$
4	$\bar{x} = 41.13 \pm 1.86$ $N = 104$	$\bar{x} = 43.22 \pm 0.92$ $N = 64$

6.6 DISCUSIÓN

En el Pingüino de Magallanes, la temperatura de la cáscara del huevo a la cual comienza la hinchazón de la yema (como un indicio del comienzo del desarrollo del embrión) es la misma que el cero fisiológico para otra especie de pingüino (26°C) (Weinrich y Baker 1978). Esta temperatura es mayor que para otras especies de aves (Webb 1987). La novedad de este resultado es el método utilizado, que permite profundizar en el estudio de las temperaturas durante la puesta pero sin afectar la viabilidad de los huevos. Es interesante señalar que la temperatura de 24°C causa una mayor hinchazón en la yema que la temperatura de 25°C, aunque no significativo. En los nidos asincrónicos la temperatura promedio de los primeros huevos durante la puesta estuvo entre los 23°C y 26°C, mientras que los nidos sincrónicos la temperatura fue inferior a los 23°C. Esto estaría indicando que algún tipo de desarrollo del embrión estaría ocurriendo a 23°C, posiblemente a nivel de la división celular, por lo cual no cambiaría la apariencia de la yema. No se pudo registrar este desarrollo con el experimento utilizado, pero quizás tampoco se hubiera encontrado

desarrollo al diseccionar los huevos, dado que Weinrich y Baker (1978) en su trabajo en pingüinos y diseccionando los huevos obtuvieron la misma temperatura de desarrollo embrionario que en este capítulo. Quizás, sería beneficioso repetir esta experiencia aumentando el tamaño muestral por tratamiento, controlando los tratamientos por el área de la yema y ampliando el rango de temperaturas estudiadas.

Se descartó la posición de los huevos durante la incubación como una posible causa de la asincronía de eclosión. No hubo diferencias significativas en la proporción de tiempo que pasó cada huevo de la nidada en la posición anterior, y por lo tanto tampoco hubo un efecto en la asincronía de eclosión. Los datos sobre cuál es la posición térmica favorable para el huevo (anterior o posterior) son contradictorios, porque pareciera depender de la especie de pingüino estudiada. Sin embargo, la mayoría de los estudios en pingüinos encontraron diferencias en la posiciones de los huevos (Derksen 1977, Burger y Williams 1979, St. Clair 1992, St. Clair 1996, Massaro y Davis 2004). Todos estos estudios se realizaron en *Eudyptes* que tienen un dimorfismo de tamaño entre sus huevos de entre 1.2-1.7 veces más grande el segundo que el primero (Lamey 1990). Probablemente, el gran dimorfismo de tamaño sea responsable de la diferencias en las posiciones entre los huevos. En este sentido, en el Pingüino de Magallanes el dimorfismo es de un 2.5% (capítulo 2).

La variable que indicaría diferencias en la abundancia de alimento entre una temporada y la otra (el año), la condición física de los padres, la fecha de puesta y el dimorfismo de tamaño en la nidada no afectaron a la asincronía de eclosión. El éxito de reproducción durante los años de estudio en la colonia fue alto, medio y bajo (capítulo 5). Sin embargo, ninguno de los años fue “malo” al nivel que se ha hallado en otras colonias del Pingüino de Magallanes (Boersma et al. 1990), y quizás por ello no se encontró un

efecto del año sobre la asincronía. La falta de significancia entre la asincronía de eclosión y el dimorfismo de tamaño de los huevos en la nidada puede residir en que la diferencia entre los huevos de la nidada es pequeña. Sin embargo, De León et al. (2001) observaron, en otras especies de pingüinos, que a pesar de la falta de una diferencia significativa de volumen entre los huevos de la nidada, la asincronía de eclosión aumentó con la asimetría de los huevos.

La clave para entender cómo se establece la asincronía de eclosión es la temperatura a la cual se mantienen los huevos durante la puesta. Una diferencia de 3°C en la temperatura de los primeros huevos durante la puesta generó una diferencia de asincronías de 0/1 a 2/3/4 días. Aquellos huevos mantenidos a temperaturas menores a 23°C no comenzaron el desarrollo hasta la puesta del segundo huevo, resultando en nidos sincrónicos. Mientras que los huevos que son mantenidos a temperaturas superiores a 23°C experimentarían algo de desarrollo embrionario y comenzarían a desarrollarse a una tasa proporcional a la temperatura que reciben durante la puesta, resultando en nidos asincrónicos.

Gwynn (1953) y Lack (1968) especularon que, como el primer huevo de pingüinos *Eudyptes* no es efectivamente incubado durante la puesta (similar a lo que se encontró en este capítulo en el experimento de temperatura de comienzo de incubación), un “recalentamiento” de estos huevos es necesario una vez que comienza la incubación efectiva. Esto generaría que el primer huevo eclosiona luego de lo esperado. En el capítulo 3 se vio que el “recalentamiento” de los primeros huevos puestos es muy rápido, dado que al día siguiente de la puesta del segundo huevo los primeros huevos ya alcanzan la temperatura de los segundos huevos, que son incubados inmediatamente. En este capítulo

se encontró que los primeros huevos expuestos a temperaturas bajas durante la puesta, en el día de la puesta del segundo huevo, tienen tasas de recalentamiento mayores que los huevos que son mantenidos a temperaturas menores. Es decir que se calientan más rápido y alcanzan las temperaturas de finalización de la puesta más rápidamente que aquellos huevos que se mantienen a temperaturas más calientes. Por lo tanto, efectivamente pareciera existir un recalentamiento de los primeros huevos, pero esto sucede rápidamente en el Pingüino de Magallanes y por lo tanto no afectaría a la asincronía de eclosión.

La diferencia en el período de incubación entre los huevos “controles” y los “almacenados” a temperatura ambiente demostró que durante el intervalo de puesta los adultos realmente transfieren calor a los huevos, y este calor genera el comienzo del desarrollo del embrión. La diferencia en el período de incubación entre los huevos “almacenados” y los “controles” fue aproximadamente de 2 días, que equivale a la asincronía de eclosión típica del Pingüino de Magallanes. Además, el menor período de incubación encontrado en aquellos huevos de nidadas con intervalo de puesta de 3 días con respecto a los de 4 días, puede deberse a que en el intervalo más corto el primer huevo comienza a ser incubado efectivamente antes, porque el segundo huevo es puesto antes, que cuando el intervalo es mayor. Lo cual coincide con la diferencia en el período de incubación hallada que es de un día.

El área del parche al momento de la puesta del primer huevo se relacionó positivamente con la temperatura de los huevos durante la puesta y por lo tanto con la asincronía de eclosión. Dada la relación previamente hallada entre la temperatura de los huevos y el parche de incubación este resultado era esperable. Si la temperatura de los huevos influye a la asincronía, entonces aquel factor que determina la temperatura (parche)

también debería de afectar la asincronía. Sin embargo, la temperatura del parche no se relaciono con la asincronía. Quizás, porque la temperatura del parche no varía tan drásticamente como el área. Hubiese sido conveniente utilizar una metodología de medición más precisa. También, al ser baja la variación entre nidos en cuanto a la temperatura del parche y haber estudiado pocos nidos, no se logre hallar un efecto de la temperatura del parche sobre la asincronía. Probablemente, las otras medidas del área tomadas durante la incubación no afecten a la asincronía de eclosión, porque ya se encontraban ambos huevos de la nidada y por lo tanto una diferencia en el área no generaría un efecto en la asincronía.

Se encontró una relación entre la asincronía de eclosión y la diferencia de temperatura a lo largo de toda la incubación entre los segundos y primeros huevos. Cuando el segundo huevo recibió más temperatura que el primero entonces la asincronía fue menor. Este resultado no era esperado, dado que anteriormente se vio que no hay diferencias significativas en la temperatura de ambos huevos una vez finalizada la puesta (capítulo 3), ni tampoco entre la posiciones de los huevos. Sin embargo, parece ser que por más pequeña que sea esa diferencia de temperatura alcanza para afectar a la asincronía de eclosión.

A pesar que se ha propuesto previamente que el comportamiento de los adultos durante la incubación controla la asincronía de eclosión en el Pingüino de Magallanes (Rebstock y Boersma 2011), en este capítulo se demostró que es la temperatura a la cual se mantienen los huevos durante la puesta el factor determinante de la asincronía. Esta temperatura está controlada por el desarrollo del parche de incubación y no por las posturas de los adultos durante la incubación. Por lo tanto, es el parche de incubación el que controla la asincronía a través de su tamaño al momento de comenzar la puesta. Además, la

diferencia de temperatura de incubación entre los huevos de la nidada una vez finalizada la puesta también influye en la asincronía de eclosión. En conclusión, las variables relacionadas con la abundancia de alimento o condición de los padres se descartaron como fuentes de variación de la asincronía. La asincronía pareciera estar determinada por restricciones en el desarrollo del parche durante la puesta.

CAPÍTULO 7

CAUSAS ÚLTIMAS DE LA ASINCRONÍA DE ECLOSIÓN EN EL PINGÜINO DE MAGALLANES: HIPÓTESIS DE REDUCCIÓN DE NIDADA

7.1 RESUMEN—La asincronía de eclosión se ha pensado muchas veces como una estrategia adaptativa de las aves frente a ambientes variables. En este sentido se ha postulado que cuando la abundancia de alimento es baja, la asincronía facilitaría la muerte del último pichón en nacer sin necesidad que los padres gasten energía en criarlo, mientras que si la abundancia de alimento es alta entonces pueden criar a ambos pichones. El Pingüino de Magallanes (*Spheniscus magellanicus*) presenta una asincronía de eclosión de 2 días y reducción de nidada facultativa, mayormente el último pichón en nacer muere de inanición. Es por ello que en este capítulo se puso a prueba la “Hipótesis de Reducción de Nidada” a través de un estudio manipulativo donde se controló la asincronía con la cual nacieron los pichones en la colonia de la Isla Quiroga, Santa Cruz (47°45’S, 65°53’W). Se encontraron diferencias en la mortalidad de los pichones en cuanto a los años, e incluso una menor supervivencia de los segundos pichones en nacer en nidos asincrónicos comparado con los primeros pichones de nidos asincrónicos, en especial en el año “malo”. Además, los pichones de nidadas sincrónicas murieron más tarde que los pichones de nidadas asincrónicas. Por otro lado, se encontró que pichones independizados en el año “malo” pesaron más si pertenecían a nidos asincrónicos que si pertenecían a nidos sincrónicos. Por el contrario, no se encontró que los últimos pichones de nidadas asincrónicas murieran más o pesaran menos que los últimos pichones de nidadas sincrónicas. No existen evidencias claras para determinar un cumplimiento de la “Hipótesis de Reducción de Nidada” en el Pingüino de Magallanes.



7.2 INTRODUCCIÓN

La asincronía de eclosión es el lapso de días que tarda una nidada en eclosionar completamente. Existen cuatro tipos de hipótesis que intentan explicar por qué ocurre la asincronía de eclosión: 1) las hipótesis que tienen en cuenta la selección directa debido a la coordinación entre la eclosión y el momento en la temporada en que esto sucede “coordinación del momento de eclosión”; 2) las hipótesis que postulan que la asincronía puede causarse porque facilita la reducción adaptativa de nidada; 3) las hipótesis que proponen que la asincronía sucede porque ésta aumenta la eficiencia energética de los padres durante la cría de los pichones; y 4) las hipótesis que plantean a la asincronía como no adaptativa y expresan que es el resultado de restricciones fisiológicas o ambientales (clasificación según Magrath 1990). Todas las hipótesis que proponen a la asincronía de eclosión como un resultado adaptativo se basan en la posibilidad que los padres pueden controlarla.

Dentro del tipo de hipótesis 1, que abarcan la “coordinación del momento de eclosión”, se encuentra la “Hipótesis del Conflicto Sexual” (Sexual Conflict Hypothesis). Ésta postula que, en el caso que las hembras incuben los huevos, pero los machos colaboren con la alimentación de los pichones, entonces una eclosión asincrónica aumentaría la inversión que realizan los machos sobre las nidadas, porque deberían alimentar por más tiempo a la nidada (Slagsvold y Lifjeld 1989). Además, este tipo de hipótesis de “coordinación del momento de eclosión” también abarca a aquellas en las cuales se plantea que el comienzo de la incubación temprana es adaptativo y que la asincronía de eclosión es simplemente una consecuencia de ello (todas estas hipótesis están explicadas en el capítulo 3). Por ejemplo la “Hipótesis de Predación del Nido” (Nest Predation Hypothesis; Dunlop

1910), la “Hipótesis de Apresuramiento” (Hurry-up Hypothesis; Slagsvold 1986), la “Hipótesis de la Viabilidad del Huevo” (Egg-viability Hypothesis; Veiga 1992), la “Hipótesis de Sitios de Nidificación Limitados” (Limiting Breeding Opportunities Hypothesis; Beissinger y Waltman 1991) y la “Hipótesis de Parasitismo de Cría” (Brood Parasitism Hypothesis; Wiley y Wiley 1980, Romagnano et al. 1990).

Dentro del tipo de hipótesis 2, aquellas que postulan que la asincronía se selecciona porque facilita la reducción adaptativa de nidada, se encuentran: a) la “Hipótesis de Reducción de Nidada de Lack” (Lack’s Brood Reduction Hypothesis; Lack 1947), la cual plantea que la asincronía generaría un beneficio para los padres en el caso que la abundancia de alimento sea baja, dado que el último pichón en nacer moriría rápidamente y sin generar mayores costos para ellos. Éste pichón se encontraría en desventaja de tamaño con respecto a su hermano que nació antes y por lo tanto sería perjudicado al momento de obtener el alimento. De modo contrario, si la abundancia de alimento es favorable, el último pichón en nacer, más allá de su desventaja de tamaño, podría ser alimentado, porque el alimento alcanzaría para criar ambos pichones. Esta hipótesis se selecciona bajo condiciones variables de alimentación. Así, el tamaño de nidada óptimo se regula a través de la abundancia de alimento y la asincronía de eclosión. b) “Hipótesis de Reducción de Nidada Obligada” (Insurance and Obligate Brood Reduction; Dorward 1962), en ella se postula que la asincronía se selecciona dado que los padres solamente pueden criar un solo pichón y la diferencia de tamaño entre los pichones generaría la muerte del último pichón en nacer. En este caso la eclosión de los huevos es impredecible y por lo tanto el último huevo sería un reaseguro ante la posible pérdida de huevos de la nidada—fallas en la eclosión. Muchas veces el último pichón muere por agresión de sus hermanos más grandes.

c) “Hipótesis de Reducción de Nidada Facultativa” (Insurance and Facultative Brood Reduction; Nisbet y Cohen 1975), en este caso tanto la eclosión como la abundancia de alimento son impredecibles y se complementan, si el alimento es abundante entonces el último huevo es un reaseguro contra fallas en la eclosión. Mientras que si el alimento es escaso, y no falla la eclosión, actúa la reducción de nidada. d) “Hipótesis de Manipulación de la Proporción de Sexos en la Nidada” (Sex Ratio Manipulation Hypothesis; Slagsvold 1990), la cual propone que la asincronía se selecciona dado que permitiría la muerte del último pichón que sería del sexo más costoso. En este caso las especies deben tener un alto grado de dimorfismo sexual y el sexo más grande debe tener un mayor requerimiento energético al momento de la crianza. Además, las hembras deberían manipular facultativamente la proporción de sexos de la nidada, siendo los últimos huevos del sexo más costoso.

En el caso del tipo de hipótesis 3, las que proponen que la asincronía sucede porque ésta aumenta la eficiencia energética de los padres cuando crían una nidada, se plantean varias hipótesis: a) “Hipótesis de Reducción del Pico de Demanda” (Peak Load Reduction; Hussell 1972), postula que si los requerimientos energéticos de los pichones son mayores a una determinada edad del crecimiento, entonces la asincronía facilitaría reducir esa demanda energética para los padres porque los pichones tendrían distintas edades. b) “Hipótesis de Rivalidad entre Hermanos” (Sibling Rivalry; Hahn 1981), postula que la asincronía se selecciona dado que es un mecanismo que permite reducir la competencia entre hermanos, y por lo tanto el costo que la competencia conllevaría para los padres. Al ser un hermano más pequeño sería menor la competencia y más fácil la reducción de nidada. c) “Hipótesis de Diversidad en la Dieta y Entrega del Alimento” (Dietary Diversity

and Food Supply; O'Connor 1978), en este caso los pichones pequeños se alimentan de ítems pequeños, y escasos, y los mayores de presas más grandes, por lo tanto la asincronía se selecciona dado que disminuiría la demanda de los ítems escasos.

La asincronía de eclosión también podría ser consecuencia de restricciones ambientales o fisiológicas sobre las hembras y no un mecanismo adaptativo (tipo de hipótesis 4). En este sentido se plantean las hipótesis de: a) “Hipótesis de Restricciones Energéticas”, (Energy Constraints Hypothesis; Slagsvold 1986), la cual propone que la asincronía refleja las restricciones ambientales a las que están expuestas las hembras durante la puesta. Esta hipótesis propone que, dado que las hembras deben alimentarse antes de comenzar la incubación, no podrían comenzar la incubación hasta finalizada la puesta. Cuándo comienzan la incubación y la subsecuente asincronía dependen de la abundancia de alimento. Si el alimento es abundante comenzarían a incubar antes y habría más asincronía, de lo contrario los nidos serían más sincrónicos. b) “Hipótesis de Restricciones Fisiológicas”, (Hormone Hypothesis; Mead y Morton 1985), propone que la asincronía de eclosión es una consecuencia de una función dual que tiene la prolactina en el comienzo de la incubación y la finalización de la puesta, lo cual generaría que comiencen a incubar antes de finalizar la puesta.

La asincronía típica de la nidada del Pingüino de Magallanes es de 2 días (Boersma et al. 1990), pero en la colonia de este estudio la asincronía de eclosión es un poco menor (ver capítulo 5). En esta especie, algunas de las hipótesis mencionadas anteriormente no son factibles dada su biología reproductiva. Por ejemplo, la “Hipótesis de Apresuramiento” no sería factible porque la abundancia de alimento en este sitio de estudio no disminuye tan drásticamente a lo largo de la temporada (Ciancio et al. 2015) como para afectar a pichones

que nacen con una asincronía de dos días. Las hipótesis de “Conflicto Sexual” y “Restricciones Energéticas” quedan descartadas dado que ambos sexos incuban los huevos (Boersma et. al 1990). Las hipótesis de “Reducción de Nidada Obligada” queda desechada dado que en Pingüino de Magallanes muchos nidos crían dos pichones, por lo tanto tienen la capacidad de criar dos pichones. La hipótesis de “Reducción de Nidada Facultativa” no podría explicar la asincronía dado que la falla en la eclosión es muy baja en esta especie de pingüino como para generar que la asincronía sea adaptativa (capítulo 2). La “Hipótesis de Diversidad en la Dieta y Entrega del Alimento” quedaría descartada porque en Pingüinos de Magallanes los pichones son alimentados con una mezcla regurgitada homogénea (Frere et al. 1996). La “Hipótesis de la Viabilidad del Huevo” tampoco sería factible dado que los sitios de nidificación de los pingüinos no alcanzan temperaturas tan altas (capítulo 1 ítem 2) como para afectar la viabilidad de los huevos. Estas temperaturas deberían desencadenar el comienzo de la incubación (Webb 1987). La “Hipótesis de Reducción del Pico de Demanda” tampoco tiene mayor sentido en el Pingüino de Magallanes dado que éste tiene un período de cría de los pichones muy largo (Boersma et al. 1990, Frere et al. 1996), por lo tanto un lapso de dos días de asincronía de eclosión, si bien genera asimetría de tamaño entre los pichones, no generaría pichones tan disimiles como para reducir la demanda energética en los padres. La “Hipótesis de Sitios de Nidificación Limitados” no parece ser el caso para estos pingüinos porque durante la temporada se ven gran cantidad de nidos vacíos (Barrionuevo y Frere obs. pers., Stokes y Boersma 2000). Finalmente, la “Hipótesis de Parasitismo de Cría” también queda descartada dado que en esta especie de pingüinos, hasta el momento, no hay evidencias de parasitismo de cría.

Sin embargo, varias de las hipótesis mencionadas anteriormente deberían de ser estudiadas al momento de explicar la asincronía de eclosión en el Pingüino de Magallanes. Así, la “Hipótesis de Predación del Nido” no podría ser totalmente descartada dado que en las colonias hay gran cantidad de predadores. Si bien la inanición es la principal causa de muerte de pichones, la predación abarca entre un 20-50% de la causa de muerte en los pichones y es la principal causa de fallas durante la incubación (Yorio y Boersma 1994a, Frere et al. 1998). La “Hipótesis de Manipulación de la Proporción de Sexos en la Nidada” también debería ser estudiada dado que existe un dimorfismo entre los sexos (Scolaro et al. 1983), sin embargo haría falta investigar si es que algún sexo se encuentra sesgado al último huevo en eclosionar. La “Hipótesis de Restricciones Fisiológicas” valdría la pena estudiarla porque en pingüinos se ha visto que la prolactina regula el desarrollo del parche y el comienzo de la incubación (Lea y Klandorf 2002), por lo tanto se debería investigar si esta hormona está también involucrada en la finalización de la ovulación en pingüinos. La “Hipótesis de Rivalidad entre Hermanos” no puede ser descartada, dado que si bien no hay evidencia de competencia directa entre hermanos (agresiones), el pichón más grande monopoliza el alimento de la nidada (Blanco et al. 1996).

La “Hipótesis de Reducción de Nidada” fue puesta a prueba en el Pingüino de Magallanes en un estudio no experimental (Boersma y Stokes 1995). En este estudio (Boersma y Stokes 1995) se encontraron pocas evidencias a favor de la misma. Se concluyó que la asincronía no es la principal causa de la reducción de nidada y que es la asimetría de peso entre los pichones de una misma nidada la que causa la reducción. La relación entre la asimetría de peso y la asincronía es significativa pero débil. Sin embargo, nunca se realizó un experimento para forzar la asincronía de eclosión y poder determinar fehacientemente si

es que tiene importancia adaptativa. Por lo tanto en este capítulo se pondrá a prueba la “Hipótesis de Reducción de Nidada”.

7.3 HIPÓTESIS Y PREDICCIONES

Hipótesis:

La asincronía de eclosión en el Pingüino de Magallanes tiene un carácter adaptativo y se cumple la Hipótesis de Reducción de Nidada.

Predicciones:

- a) Dentro de las nidadas, habrá mayor mortalidad de los pichones que nacen últimos y/o, aquellos que no mueran, pesarán menos al momento de independizarse que los que nacen primeros. Más aún, estas diferencias serán más notables en años “malos” en nidos asincrónicos.
- b) En años “malos”, las nidadas asincrónicas tendrán una menor mortalidad de sus pichones y/o, los pichones que no mueran, pesarán más al momento de independizarse que los pichones de las nidadas sincrónicas.
- c) Los pichones que nacen segundos en nidadas asincrónicas morirán más y/o, aquellos que no mueran, pesarán menos al momento de independizarse que los pichones que nacen segundos en nidadas sincrónicas.
- d) Los segundos pichones de nidadas asincrónicas morirán antes que los segundos pichones de nidadas sincrónicas, esta tendencia se incrementará en años “malos”.

7.4 METODOLOGÍA Y ANALÍISIS ESTADÍSTICOS

7.4.A Metodología

Se utilizaron 124 nidos de las temporadas 2010 a 2012. A todos los nidos estudiados en este capítulo se les realizó la metodología descrita en el capítulo 1. Además, todos los huevos fueron rotulados con el número de nido. En el día de la puesta del primer huevo estos fueron retirados inmediatamente del nido y reemplazados con huevos hechos de yeso (HY), del mismo color y tamaño que los huevos de pingüinos. Los huevos verdaderos fueron almacenados en contenedores de plástico, forrados para evitar el ingreso del sol, que se dejaron en la isla a la intemperie. Luego, los nidos fueron revisados diariamente para establecer la puesta del segundo huevo. En el día de la puesta del segundo huevo se dividieron los nidos en dos tratamientos:

- Tratamiento sincrónico (Fig. 7.1.a): ($N_{2010} = 13$ nidos, $N_{2011} = 18$ nidos, $N_{2012} = 31$ nidos). En estos nidos, en el día de la puesta del segundo huevo, se quitaron los huevos de yeso y se devolvieron los primeros huevos puestos a sus respectivos nidos. Por lo tanto, en cada nido había un segundo huevo recién puesto y el primer huevo de ese nido.
- Tratamiento asincrónico (Fig. 7.1.b): ($N_{2010} = 12$ nidos, $N_{2011} = 23$ nidos, $N_{2012} = 27$ nidos). En estos nidos, en el día de la puesta del segundo huevo, se devolvieron los primeros huevos a sus respectivos nidos y se retiraron los segundos huevos recién puestos. Los segundos huevos también fueron rotulados con el número de nido y almacenamos en el contenedor plástico. Por lo tanto, en cada nido había un primer huevo perteneciente a ese nido y un huevo de yeso. A los cuatro días de la puesta del segundo huevo se devolvió el

segundo huevo a su nido y se retiró el huevo de yeso, por lo tanto en el nido había un primer y segundo huevo.

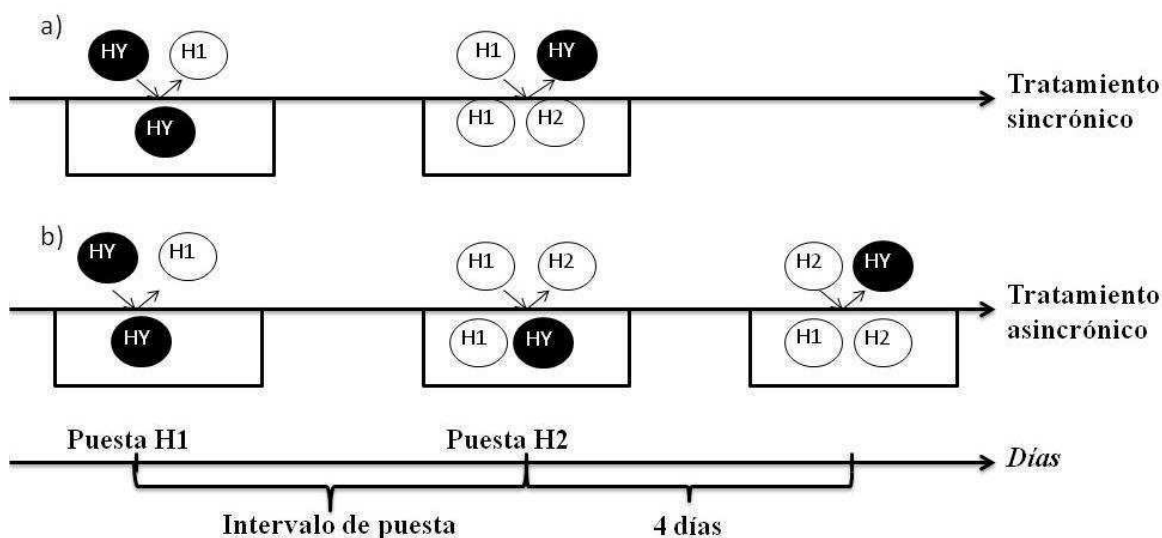


Figura 7.1. a) Tratamiento sincrónico y b) tratamiento asincrónico. En el eje x se muestra el progreso de los días comenzando desde la puesta del huevo primer huevo (H1), la puesta del segundo huevo (H2) y 4 días después. Los círculos negros representan los huevos de yeso (HY) y los círculos blancos los H1 y los H2, las flechas indican si los huevos se retiran o se colocan en los nidos, que están representados con los rectángulos. En cada rectángulo se muestran los huevos que se dejan en los nidos.

Se decidió realizar esta manipulación porque permite conservar el orden de puesta de cada huevo, de este modo los primeros huevos eclosionarán primero y los segundos luego. Además, al realizar la manipulación sobre los huevos y no sobre los pichones se descarta generar variaciones debido al bagaje genético de los pichones.

Luego, se continuó con la metodología descrita en el capítulo 1. Se registró la edad de la mortalidad de los pichones (en días) como la edad del último control en el que fueron encontrados vivos. Se asumió que el pichón murió por inanición si estaba por debajo del estimado para esa edad en una curva de crecimiento. Esta curva se confeccionó con

pichones independizados de nidos controles, no manipulados, y se estimó el peso que debían tener para cada edad del crecimiento. Se utilizaron únicamente los nidos cuyos pichones murieron por inanición.

7.4.B Análisis estadísticos

Para analizar la supervivencia de los pichones se realizó un modelo lineal mixto generalizado con distribución de errores “Binomial” y función de enlace “logit”, con la supervivencia como variable respuesta, el nido como efecto aleatorio, y el año (2010, 2011 o 2012), tratamiento (asincrónico o sincrónico), el orden de eclosión (1^{eros} o 2^{dos}), todas las interacciones dobles posibles y la interacción triple como efectos fijos.

La edad de la mortalidad de los pichones que no llegaron a independizarse se analizó a través de un modelo lineal con la edad como variable respuesta y como variables predictivas: el año (2010, 2011 o 2012), el orden de eclosión (1^{eros} o 2^{dos}), el tratamiento (asincrónico o sincrónico) y todas las interacciones dobles posibles.

Para los pichones independizados se extrajo el peso asintótico realizando, para cada uno, una curva de crecimiento—peso vs. edad—ajustada a Gompertz (ver capítulo 4). Luego, se analizaron por separado a los pichones que se independizaron con sus hermanos y a los que se independizaron solos (porque en algún momento del crecimiento el hermano murió). Esta división se realizó porque el peso de un pichón de la nidada puede estar influenciado por el peso de su hermano. Para las nidadas con un pichón se realizó un modelo lineal con el peso asintótico como variable respuesta, y como variables predictivas el año (2010, 2011 o 2012), el orden de eclosión (1^{eros} o 2^{dos}), el tratamiento (asincrónico o sincrónico), la interacción entre el año y el tratamiento, y entre el tratamiento y el orden de

eclosión. La interacción triple y la doble entre el orden de eclosión y el año no fueron analizadas porque el tamaño muestral para cada una de estas interacciones era bajo.

Para nidadas con dos pichones independizados, se realizó un modelo lineal mixto con distribución de errores “Gaussiana” y función de enlace “identidad” para estudiar el peso asintótico (variable respuesta). El efecto aleatorio fue el nido y los efectos fijos el año (2010, 2011 o 2012), el orden de eclosión (1^{eros} o 2^{dos}), el tratamiento (asincrónico o sincrónico), todas las interacciones dobles y la triple.

7.5 RESULTADOS

Los años 2010 y 2011 fueron años “buenos” y el 2012 “malo” en cuanto a las condiciones de alimento y ambientales (ver capítulo 5). En los nidos manipulados el éxito reproductivo de los años “buenos” fue de: 2010 = 1.08 pichones/nido, 2011 = 1.56 pichones/nido. Mientras que para el año malo el éxito fue de: 2012 = 0.93 pichones/nido. Solamente se encontraron diferencias significativas entre el éxito de los nidos controles y manipulados para el año 2010 (Mann-Whitney U test: 2010: $z = 2.18$, $P = 0.03$; 2011: $z = 0.61$, $P = 0.54$; y 2012: $z = -1.5$, $P = 0.13$). En el año 2010, en los nidos manipulados, la cantidad de nidos con 1 o 2 pichones independizados fue similar, sin embargo en 2011 la mayoría de los nidos tuvieron 2 pichones por nido, y en el 2012 la mayoría tuvo 1 solo pichón por nido independizado (Tabla 7.1).

Tabla 7.1. Porcentaje de nidos de Pingüino de Magallanes con ninguno, 1 o 2 pichones independizados por nido durante los años de la manipulación (2010, 2011 y 2012).

Año	Pichones independizados por nido (%)		
	0	1	2
2010	24	44	32
2011	5	34	61
2012	21	65	14

Las asincronías halladas para los tratamientos sincrónicos fueron de -1 (reversión: el segundo pichón nace antes que el primero), 0 o 1 día y para los tratamiento asincrónicos fueron de 3, 4 o 5 días (Fig. 7.2).

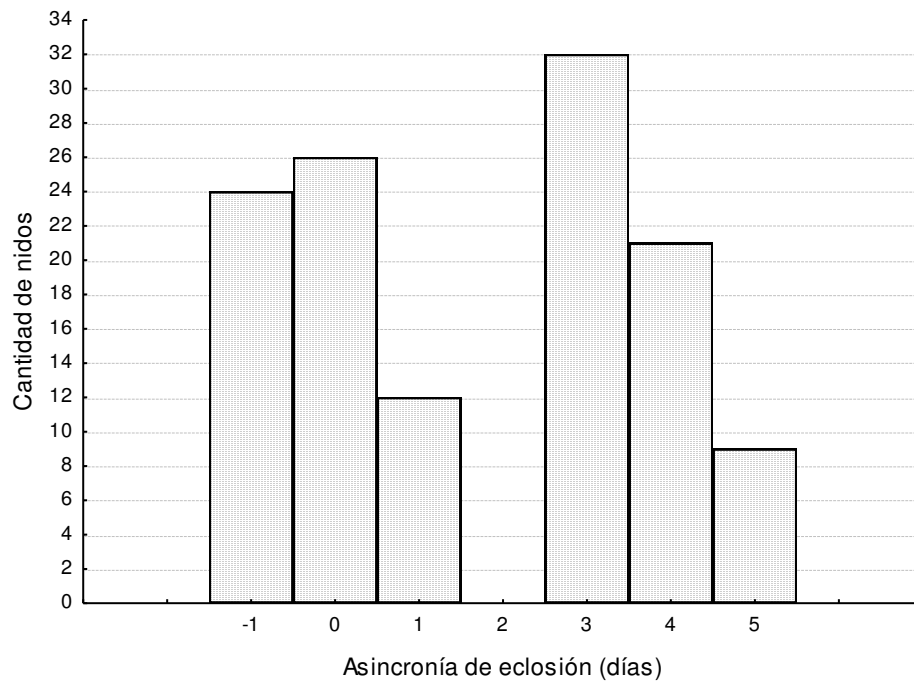


Figura 7.2. Cantidad de nidos para cada tratamiento; el tratamiento sincrónico incluyó nidos con: -1, 0 y 1 día de asincronía de eclosión, y el asincrónico incluyó nidos con asincronías de 3, 4 y 5 días.

En los nidos manipulados la condición física de los machos y de las hembras no difirió significativamente entre años (hembras: $F_{2,121} = 1.31$, $P = 0.27$; machos: $F_{2,119} = 1.29$, $P = 0.28$).

En el modelo de supervivencia, la interacción triple (orden de eclosión, tratamiento y año) no se relacionó con la supervivencia ($\chi^2 = 0.35$, $P = 0.84$), ni tampoco las interacciones dobles entre el tratamiento y el año ($\chi^2 = 0.32$, $P = 0.85$) y el orden de eclosión y el año ($\chi^2 = 2.22$, $P = 0.33$). Sí se relacionó positivamente la supervivencia con el año, el orden de eclosión por sí solo y la interacción entre tratamiento y orden de eclosión (Tabla 7.2). Los pichones nacidos en el año 2011 sobrevivieron más que los pichones nacidos en 2010 y 2012 (Tabla 7.2). Los primeros pichones nacidos en las nidadas también sobrevivieron más que los segundos pichones nacidos (Tabla 7.2). Sin embargo, esta última relación significativa dependió del tratamiento. Los segundos pichones nacidos en nidos asincrónicos sobrevivieron menos que los primeros pichones de nidos sincrónicos (Contrastes de Tukey: $z = -2.72$, $P = 0.03$) y que los primeros pichones de nidos asincrónicos (Contrastes de Tukey: $z = -3.89$, $P < 0.0001$) (Fig. 7.3). La supervivencia de los segundos pichones no difirió de acuerdo a su tratamiento de origen, tanto segundos pichones de nidos sincrónicos como asincrónicos murieron por igual (Contrastes de Tukey: $z = 1.82$, $P = 0.26$; Fig. 7.3).

Tabla 7.2. Modelo lineal generalizado mixto, con distribución de errores Binomial, para la supervivencia de los pichones de Pingüinos de Magallanes. Se muestran los resultados estadísticos de las variables significativas. Los nidos fueron manipulados modificando el comienzo de la incubación generando dos tratamientos: nidos sincrónicos (-1, 0, 1 días de diferencia de eclosión entre el primer y segundo huevo) y nidos asincrónicos (3, 4 y 5 días de diferencia de eclosión). El orden de eclosión se refiere a los primeros y segundos pichones nacidos.

Variables	z-valor	P
Tratamiento	-1.35	0.17
Año (2011 vs. 2012)	-4.46	< 0.0001
Año (2011 vs. 2010)	-2.745	0.01
Orden de eclosión (1 ^{ero} vs 2 ^{do})	-3.89	< 0.0001
Tratamiento x orden de eclosión	2.23	0.03

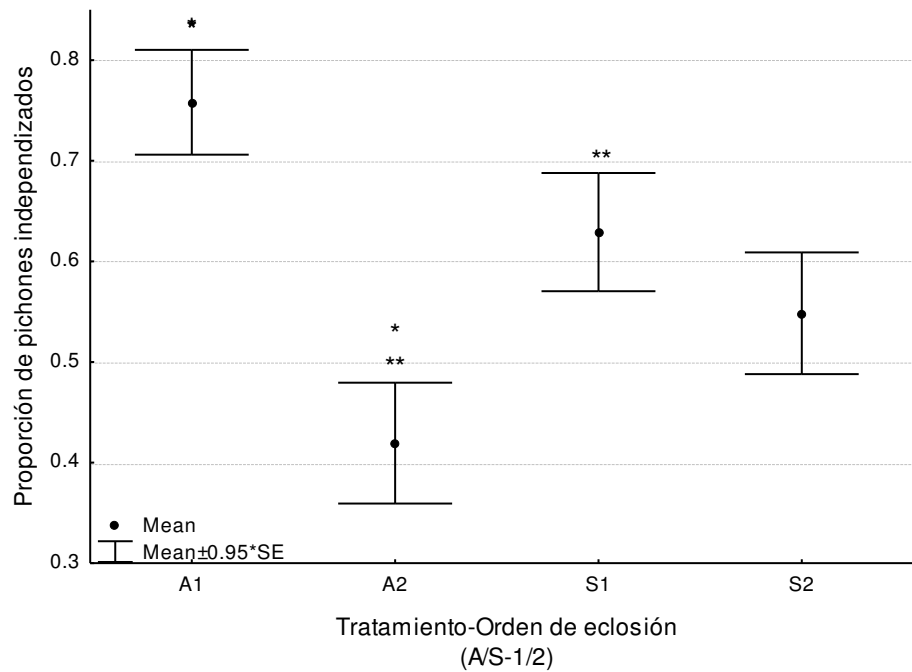


Figura 7.3. Proporción de pichones independizados en función del tratamiento y el orden de eclosión. El tratamiento se refiere a A=asincrónico y S=sincrónico, para lograr estos tratamientos se manipuló el comienzo de la incubación. El orden de eclosión se refiere a 1=1^{eros} o 2=2^{dos} pichones nacidos. Se muestran las medias \pm los errores estándares y las diferencias estadísticas con asteriscos (*, **).

A pesar que la interacción triple no resultó significativa en el modelo, la diferencia hallada en la supervivencia en nidos asincrónicos entre primeros y segundos pichones nacidos reside en el año 2012 (Wilcoxon test pareado nidos asincrónicos, 1^{eros} vs. 2^{dos} pichones: $z = 2.74$, $P = 0.006$, $N = 27$ nidos) y no en los años 2010 (Wilcoxon test pareado: $z = 1.01$, $P = 0.31$, $N = 12$ nidos) y 2011 (Wilcoxon test pareado: $z = 1.12$, $P = 0.26$, $N = 23$ nidos).

La edad de la mortalidad de los pichones para cada variable analizada se describe en la Tabla 7.3. No se encontró una relación entre la edad y el año, orden de eclosión y las interacciones dobles: orden de eclosión y año, y orden de eclosión y tratamiento (Tabla 7.4). Sin embargo, sí se encontró una relación entre la edad y la interacción entre el tratamiento y el año (Tabla 7.4, Fig.7.4). Los pichones de los nidos sincrónicos del año 2012 murieron más tarde que los pichones de nidos asincrónicos de ese mismo año ($t = 2.84$, $P = 0.05$) y que los pichones de nidos sincrónicos del año 2011 ($t = 2.90$, $P = 0.05$; Contrastes de Tukey).

Tabla 7.3. Edad de mortalidad de los pichones de Pingüino de Magallanes, se muestran las edades medias para cada nivel de las variables analizadas, además sus intervalos de confianza y el tamaño muestral. Tratamiento se refiere a nidos modificados en su comienzo de incubación que resultaron en nidos sincrónicos o asincrónicos.

Variables		Media (edad en días)	Intervalo de Confianza		N
			-95	+95	
Año	2010	16.2	9.33	23.0	22
	2011	15.6	7.98	23.2	18
Tratamiento	2012	22.1	17.9	26.2	61
	Asincrónico	16.3	11.6	20.8	51
	Sincrónico	23.0	18.5	27.5	50
Orden de eclosión	1 ^{ero}	18.3	12.9	23.6	37
	2 ^{do}	20.4	16.3	24.5	64
Pichones por nido	1 pichón	20.7	16.6	24.7	63
	2 pichones	17.9	12.7	23.2	38

Tabla 7.4. Modelo lineal para la edad de mortalidad de los pichones de Pingüino de Magallanes. Tratamiento se refiere a nidos modificados en su comienzo de incubación que resultaron en nidos sincrónicos o asincrónicos. Se muestran todas las variables analizadas con los estadísticos.

Variables	F	P
Tratamiento	4.41	0.04
Tratamiento x año	3.37	0.04
Año	1.69	0.19
Orden de eclosión x año	1.19	0.31
Orden de eclosión	0.94	0.33
Tratamiento x orden de eclosión	0.23	0.63

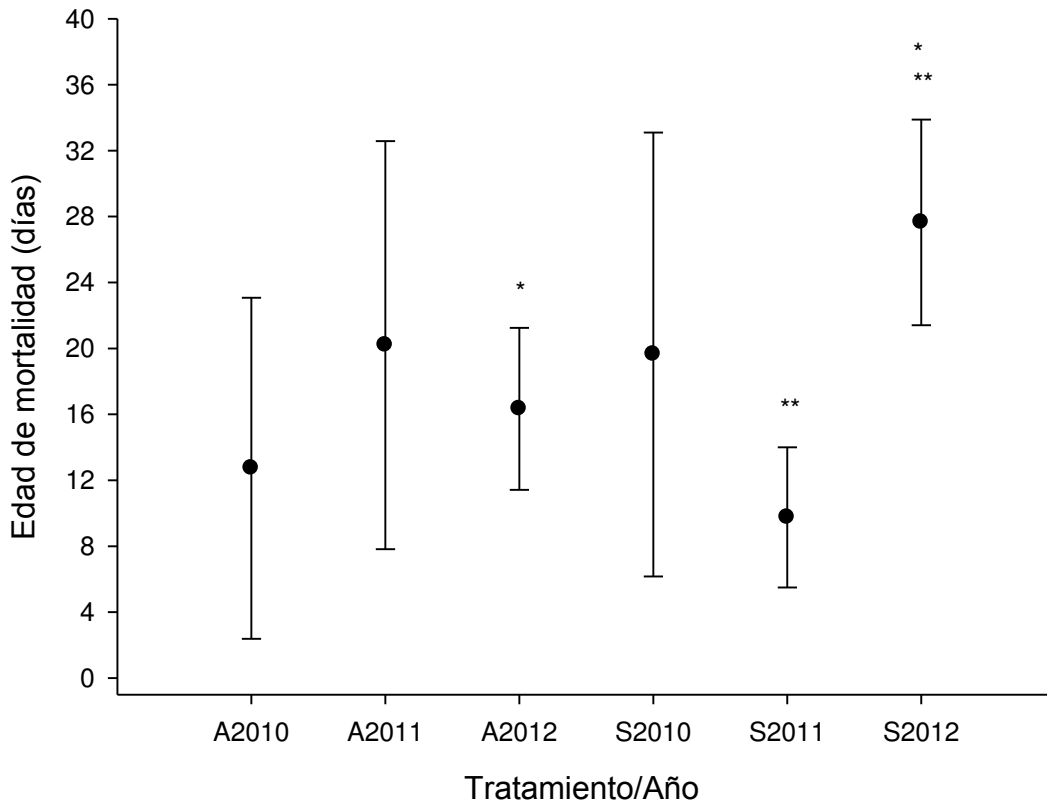


Figura 7.4. Edad de la mortalidad de los pichones en función del tratamiento (A=Asincrónico, S=Sincrónico) y el año. Se muestran las medias y los intervalos de confianza (-95%, +95%) y con asteriscos (*, **) las diferencias significativas.

El peso asintótico de los pichones se muestra en la Tabla 7.5, detallando el peso en cada combinación posible de las variables estudiadas (orden de eclosión, tratamiento, año y cantidad de pichones por nido). El peso asintótico de los pichones que se independizan solos, porque en algún momento del crecimiento sus hermanos mueren, y el peso de los pichones que se independizan junto a sus hermanos no difieren significativamente ($\bar{x}_{\text{pichón con hermano}} = 3215 \pm 480 \text{ g}$, $\bar{x}_{\text{pichón sin hermano}} = 3118 \pm 568 \text{ g}$; t-test: $t_{144} = -1.12$, $P = 0.26$). Si se realiza este mismo análisis para cada año, solamente se encontró una diferencia

significativa en el 2011, siendo los pichones que se independizan solos más pesados que los pichones que se independizan con un hermano (t-test pichón solo vs. pichón con hermano: 2011: $t_{62} = 2.72$, $P = 0.01$; 2010: $t_{26} = 1.01$, $P = 0.32$; 2012: $t_{52} = 1.55$, $P = 0.13$).

A pesar que los pichones pesen lo mismo sin importar su tamaño de nidada al momento de la independencia, por cuestiones estadísticas (ver ítem 7.4), se realizó un análisis para los nidos con 1 pichón y otro para los que independizaron ambos pichones. En ambos modelos solamente el año y el peso asintótico se relacionaron significativamente (Tabla 7.6). Siendo los pichones del 2012 (pichón sin hermano: $\bar{x} = 2819 \pm 76$ g, pichón con hermano: $\bar{x} = 2614 \pm 80$ g) más livianos que los pichones del 2010 (pichón sin hermano: $\bar{x} = 3455 \pm 109$ g, pichón con hermano: $\bar{x} = 3318 \pm 81$ g) y del 2011 (pichón sin hermano: $\bar{x} = 3690 \pm 68$ g, pichón con hermano: $\bar{x} = 3372 \pm 59$ g) (Contrastes de Tukey: 1 pichón: $P_{2012vs.2010} = 0.001$, $P_{2012vs.2011} = 0.0001$; 2 pichones: $P_{2012vs.2010}$ y $P_{2012vs.2011} < 0.0001$).

Tabla 7.5. Peso asintótico de los pichones de Pingüinos de Magallanes para cada combinación de variables analizadas: orden de eclosión (primeros—1, o segundos—2 pichones en nacer), tratamiento (nidos modificados en su comienzo de incubación que resultaron en nidos sincrónicos—S, o asincrónicos—A), año de estudio (2010, 2011 o 2012) y cantidad de pichones independizados por nido (1 o 2 pichones). También se muestran las medias, errores estándares, intervalo de confianza y tamaño muestral para cada combinación de estas variables.

Variables OE-T-AÑO-PxN ^a	Media (g)	Error estándar (g)	Intervalo de confianza (g)		N (pichones)
			-95	+95	
1-A-2010-1	3445	186	3077	3814	5
2-A-2010-1	3387	294	2805	3969	2
1-S-2010-1	3505	416	2682	4329	1
2-S-2010-1	3523	294	2940	4105	2
1-A-2011-1	3702	157	3391	4013	7
2-A-2011-1	3711	240	3236	4186	3
1-S-2011-1	3674	240	3199	4149	3
2-S-2011-1	3596	416	2772	4419	1
1-A-2012-1	2906	101	2706	3105	17
2-A-2012-1	2984	240	2508	3459	3
1-S-2012-1	2749	125	2501	2998	11
2-S-2012-1	2645	157	2334	2956	7
1-A-2010-2	3296	240	2821	3772	3
2-A-2010-2	3077	240	2602	3553	3
1-S-2010-2	3440	169	3104	3776	6
2-S-2010-2	3326	169	2989	3662	6
1-A-2011-2	3413	115	3185	3642	13
2-A-2011-2	3291	115	3063	3519	13
1-S-2011-2	3493	120	3255	3730	12
2-S-2011-2	3293	120	3055	3531	12
1-A-2012-2	2914	294	2331	3495	2
2-A-2012-2	2737	294	2155	3319	2
1-S-2012-2	2503	169	2166	2839	6
2-S-2012-2	2584	169	2247	2919	6

^aOE=orden de eclosión (1/2), T=tratamiento (A:asincrónico/S:sincrónico), PxN=cantidad de pichones independizados por nido (1/2).

Las otras variables e interacciones analizadas no fueron significativas (año, orden de eclosión, todas las interacciones dobles posibles y la triple; Tabla 7.6). Inclusive, a pesar de notar una tendencia de mayor peso de los pichones de nidos asincrónicos comparado con pichones de nidos sincrónicos en los nidos de un solo pichón, tampoco resultó significativo el tratamiento (Tabla 7.6; asincrónicos: \bar{x} pichón sin hermano = 3293 g, SD = 627 g; \bar{x} pichón con hermano = 3194 g, SD = 456 g. Sincrónicos: \bar{x} pichón sin hermano = 2916 g, SD = 527 g; \bar{x} pichón con hermano = 3123 g, SD = 529 g).

Tabla 7.6. Modelo lineal para el peso asintótico de los pichones de Pingüino de Magallanes para nidos con un solo pichón independizado y modelo lineal mixto para el peso asintótico de los pichones que se independizan junto a su hermano. Se muestran todas las variables analizadas. En el caso de nidadas con un pichón no se estudiaron algunas de las interacciones con el orden de eclosión dado el bajo tamaño muestral.

Variables	1 pichón independizado		2 pichones independizados	
	<i>F</i>	<i>P</i>	L-ratio	<i>P</i>
T ^a x año x OE ^b	-	-	0.60	0.74
T ^a x año	0.49	0.62	2.92	0.23
T ^a x OE ^b	-	-	0.01	0.94
Año x OE ^b	0.19	0.67	0.73	0.69
T ^a	1.46	0.23	0.01	0.79
Año	25.5	<0.0001	33.1	<0.001
OE ^b	0.06	0.81	2.32	0.13

^aT=Tratamiento (nidos modificados en su comienzo de incubación que resultaron en nidos sincrónicos o asincrónicos)

^bOE=Orden de eclosión

Más allá de no haber encontrado un efecto entre el peso y la interacción entre el tratamiento y el año en los modelos, si se agrupan todos los pichones del año 2012, los que provienen de nidos con uno o dos pichones independizados, se encontró que las nidadas

asincrónicas tienen pichones más pesados que las nidadas sincrónicas ($\bar{x}_{\text{sincrónicos}} = 2643$, $SD = 343$; $\bar{x}_{\text{asincrónicos}} = 2902$, $SD = 525$; t-test asincrónicos vs. sincrónicos: $t_{52} = 2.18$, $P = 0.03$). Esto no se cumplió para el año 2010 y 2011 (t-test asincrónicos vs. sincrónicos: 2010: $t_{26} = -0.70$, $P = 0.49$; 2011: $t_{62} = 0.19$, $P = 0.85$).

7.6 DISCUSIÓN

El éxito reproductivo no difirió entre los nidos controles y los manipulados, excepto en el año 2010. Por lo tanto la manipulación no tuvo un efecto negativo sobre el éxito de las nidadas. En los nidos controles existió una gran diferencia en cuanto al porcentaje de nidos sincrónicos (capítulo 5). En los años “buenos” hubo mayor cantidad de nidos sincrónicos que en el año “malo” (60% en 2011 vs. 35 % en 2012). Esto lleva a inferir la posibilidad de una manipulación de la asincronía.

En función de las predicciones planteadas se encontró evidencia de que la reducción de nidada ocurre, dado que los últimos pichones en nacer de los nidos asincrónicos sobreviven menos que los primeros pichones de nidos asincrónicos, pero esta diferencia se da especialmente en el año “malo” y no sucede entre nidos sincrónicos. Además, también se encontró que pichones de nidadas asincrónicas mueren antes que los pichones de nidadas sincrónicas en el año “malo”, lo cual sería un beneficio a nivel de la inversión que realizan los padres. A favor de la hipótesis, también se encontró evidencia a nivel del peso asintótico de los pichones. Pichones de nidadas sincrónicas pesaron menos que los pichones de nidadas asincrónicas en el año “malo”. Pero este resultado se halló únicamente al combinar pichones independizados solos con pichones independizados con su hermano. El peso en la independencia, es fundamental en los pingüinos al momento de especular la

supervivencia de los pichones. Si el peso es bajo no tendrán suficiente margen como para cambiar las plumas, perfeccionarse en la alimentación y luego migrar.

Sin embargo, no se encontró una clara evidencia que la “Hipótesis de Reducción de Nidada” se cumpla en esta colonia de Pingüinos de Magallanes porque los segundos pichones de nidos asincrónicos no mueren más que los segundos pichones de nidos sincrónicos, ni tampoco existió un mayor peso de los últimos pichones en nacer de nidadas asincrónicas con respecto a los últimos pichones que nacen en nidadas sincrónicas. Además, los pichones de nidos asincrónicos no tienen una mejor supervivencia que los pichones de nidos sincrónicos. Estos últimos dos resultados no se cumplen ni siquiera durante el año “malo”.

Llamativamente, el peso de pichones que se independizan con un hermano y de pichones que se independizan solos tienen el mismo peso asintótico. Quizás suceda que si los padres tienen una mala condición crían un solo pichón, y dada su mala condición, lo alimentan al mismo nivel que padres de buena condición que pueden criar dos pichones. Si se separa por año, solamente en el 2011 los pichones independizados solos pesaron más que los que se independizaron junto a su hermano. Este año fue el de mayor éxito reproductivo, y quizás por ello hasta individuos de baja calidad pudieron alimentar un poco más a sus pichones.

Resumiendo, en nidadas asincrónicas de años “malos” los segundos pichones mueren más y antes que los primeros pichones, esto no se cumple para nidadas sincrónicas. A pesar de no hallar una mayor supervivencia de los pichones de nidadas asincrónicas con respecto a las sincrónicas en años “malos”, sí se encontró que en años “malos” los pichones independizados de nidadas asincrónicas pesan más que los pichones independizados de

nidadas sincrónicas. Por el contrario, no se halló una mayor supervivencia o peso de los segundos pichones de nidadas sincrónicas con respecto a segundos pichones de nidadas asincrónicas.

Los resultados llevan a especular, en concordancia con lo hallado en otros estudios (Boersma y Stokes 1995), que es la asimetría de tamaño, causada por la asincronía, la que influye en la reducción de nidada. Para descartar completamente esta hipótesis serían necesario nuevas manipulaciones durante años realmente “malos” y durante más años para aumentar el tamaño muestral y poder ver una clara evidencia en las interacciones. A pesar de los indicios del cumplimiento de la hipótesis, con los resultados encontrados hasta el momento no se puede aseverar que se cumpla en el Pingüino de Magallanes. En especial al no hallar una clara desventaja entre los últimos pichones en nacer de nidadas asincrónicas con respecto a los últimos pichones de nidadas sincrónicas.

CONSIDERACIONES FINALES

Los objetivos de la presente tesis fueron estudiar la inversión parental realizada en los huevos del Pingüino de Magallanes y el efecto de esta inversión y de otras variables, incluyendo a la asincronía de eclosión, sobre la performance de los pichones. Además, evaluar los mecanismos a través de los cuales se establece la asincronía y su posible valor adaptativo poniendo a prueba la Hipótesis de Reducción de Nidada.

Con respecto a la inversión parental en los huevos, se encontró un dimorfismo dentro de las nidadas que pareciera marcar la tendencia de compensar la desventaja de eclosionar más tarde de los últimos huevos cuando las condiciones son favorables. Por ejemplo, segundos huevos más grandes o con mayor yema cuando la condición física de las hembras es buena o el año es “bueno”. Esta mayor inversión en los huevos genera un efecto sobre los pichones, el volumen sobre el aumento de peso a lo largo del crecimiento y el área de la yema sobre la supervivencia. Otras variables también afectan la performance de los pichones, por ejemplo la fecha de puesta. Los resultados señalan que, aquellos pingüinos que inician su reproducción tardíamente y se encuentran en buena condición, intentan acelerar el crecimiento de sus pichones. Incluso los pichones pesan más en el día del nacimiento. Ambos parecen ser mecanismos para intentar compensar la desventaja de nacer tarde. La condición física de los machos es muy importante, ya que determina la cantidad de pichones independizados por nido. Además, es un limitante del crecimiento cuando la condición de los padres es baja, en nidadas de un pichón independizado. El año es fundamental para el crecimiento y cuando se trata de un año “malo” es determinante para la

supervivencia, en especial para los pichones que nacen últimos en las nidadas. La inversión realizada en los huevos y los pichones es consistente con la historia de vida de los pingüinos, con su longevidad y múltiples oportunidades reproductivas. Pareciera que invierten en sus crías de acuerdo a su propia condición y a las condiciones del ambiente que determinan la expectativa de vida de sus descendientes. Esta tendencia de intentar criar los dos pichones de la nidada es apoyada por la gran cantidad de nidos en la Isla Quiroga que tienen dos pichones independizados y por la menor asincronía hallada, con respecto a otras colonias de pingüinos.

En cuanto a la asincronía de eclosión, no afectó a los pichones de los nidos controles. Estos nidos, sin embargo, tuvieron como máximo 3 días de asincronía. En los nidos manipulados, donde se forzaron nidos sincrónicos y asincrónicos de hasta 4 días, valores dentro del rango en otras colonias, la asincronía pasó a cumplir un rol importante. De este modo, facilitó y aceleró la reducción de nidada en años malos generando una ventaja para los padres, ya que no invirtieron demasiado en un pichón que, como el año fue “malo”, moriría de todas formas. Incluso, durante el año “malo”, los nidos asincrónicos confirieron una ventaja ante los sincrónicos porque el peso asintótico de los pichones fue mayor. A pesar de todo esto, no parece cumplirse la Hipótesis de Reducción de Nidada en la especie de estudio. Principalmente, porque los segundos pichones de nidadas asincrónicas no murieron más ni pesaron menos que los segundos pichones de nidadas sincrónicas. En los años “malos” pareciera que tanto nidos sincrónicos como asincrónicos perdieron a un pichón de la nidada. Sin embargo, es factible que la asincronía sea adaptativa porque, si bien en años “malos” el segundo pichón de las nidadas sincrónicas también muere, al igual que el de las nidadas asincrónicas, en estas últimas nidadas el

pichón muere antes y los pichones que quedan vivos tienen un mejor peso a la independencia, beneficiando a los padres de nidadas asincrónicas en años “malos” al minimizar la inversión residual.

Por otro lado, el factor determinante de la asincronía es la temperatura de los huevos durante la incubación, pero especialmente durante la puesta, la cual está controlada por el área del parche de incubación que aumenta lentamente su tamaño. En este trabajo no se encontraron variables que influyan en el tamaño del parche, quizás sea una característica intrínseca de cada individuo. Sin embargo, la temperatura del parche sí difiere entre nidadas tardías y tempranas como también en función de la condición física de los individuos. Nidadas tardías y una peor condición de los adultos se relacionaron con una mayor temperatura del parche durante la puesta. En ambas situaciones sería conveniente para los padres provocar la reducción de nidada acentuando la asincronía de eclosión. No obstante, la temperatura del parche no estaría relacionada con la asincronía de eclosión. La temperatura del parche no presenta mucha variación entre individuos y además, aumenta rápidamente y se mantiene estable a lo largo de la incubación. Por lo tanto, quizás para hallar un efecto habría que haber medido la temperatura en más oportunidades durante la puesta e incluso durante un mismo día, y hacerlo con mayor precisión para poder registrar pequeñas variaciones. A la luz de estos resultados, sería posible manipular la asincronía de eclosión a través del área del parche de incubación pero no se encontraron posibles fuentes de variación del área del parche. La asincronía parece ser el resultado de limitaciones fisiológicas del parche de incubación.

El Pingüino de Magallanes que nidifica en la Isla Quiroga, Santa Cruz, tiene una clara tendencia a criar a sus dos pichones. Esta especie muestra una alta plasticidad en su

estrategia de inversión parental al compararla con otras colonias donde las condiciones ambientales son bien distintas. Cuando las condiciones son favorables se observa una mayor inversión en los huevos y pichones, contrario a lo que sucede en condiciones desfavorables. La asincronía de eclosión colabora a la reducción de nidada cuando las condiciones son desfavorables y permite, sin demasiada inversión de los padres, criar la nidada en mejor condición. La ausencia de un efecto claro de la asincronía en nidos controles y la presencia de un efecto de la misma en nidos manipulados permite inferir la posibilidad que en esta colonia los pingüinos puedan controlar la asincronía en función de su conveniencia, dependiendo de su condición y de la del ambiente. De este modo, mitigarían el efecto negativo de la asincronía sobre los pichones cuando su condición es buena y el ambiente permite criar a dos pichones, y acentuarían el efecto positivo de la asincronía al provocar la reducción de nidada bajo condiciones desfavorables. El control de la asincronía de eclosión debería ser estudiado más profundamente, pero la clave pareciera residir en el parche de incubación que controla las temperaturas durante la puesta.

LITERATURA CITADA

- Agnew D.J. y Kerry K.R. (1995). Sexual dimorphism in penguins. *En: The penguins: ecology and management.* (Dann P., Norman I. y Reilly P., eds.). Surrey Beatty & Sons, Chipping Norton, N.S.W., Australia. pp. 299–318.
- Ainley D.G. y Schlatter R.P. (1972). Chick raising ability in Adélie Penguins. *The Auk* 89(3):559–566.
- Alquati A.B., Rubolini D., Romano M., Boncoraglio G., Fasola M. y Saino N. (2007). Effects of egg albumen removal on Yellow-legged Gull chick phenotype. *Functional Ecology* 21:310–316.
- Álvarez E. y Barba E. (2014). Within and between population variations of incubation rhythm of Great Tits *Parus major*. *Behaviour* 151:1827–1845.
- Amundsen T. y Stokland J.N. (1990). Egg size and parental quality influence nestling growth in the shag. *The Auk* 107(2):410–413.
- Ar A. y Sidis Y. (2002). Nest microclimate during incubation. *En: Avian incubation: behavior, environment and evolution* (Deeming D.C., ed.). Oxford University Press, Oxford, UK. pp 150–151.
- Ardia D.R., Wasson M.F. y Winkler D.W. (2006). Individual quality and food availability determine yolk and egg mass and egg composition in Tree Swallows *Tachycineta bicolor*. *Journal of Avian Biology* 37:252–259.
- Ardia D.R., Pérez J.H., Chad E.K., Voss M.A. y Clotfelter E.D. (2009). Temperature and life history: experimental heating leads female tree swallows to modulate egg temperature and incubation behaviour. *Journal of Animal Ecology* 78(1):4–13.
- Arnold T.W. (1991). Intraclutch variation in egg size of American Coots. *Condor* 93:19–27.
- Astheimer L.B. y Grau C.R. (1985). The timing and energetic consequences of egg formation in the Adélie Penguin. *Condor* 81:256–268.
- Baldwin S.J. y Kendeigh S.C. (1932). Physiology of the temperature of birds. *Science Publications of the Cleveland Museum of Natural History* 3:1–196.
- Ball G.F. (1983). Functional incubation in male barn swallows. *The Auk* 100(4):998–1000.
- Barrett R.T. (1980) Temperature of Kittiwake *Rissa tridactyla* eggs and nests during incubation. *Ornis Scandinavica* 11:50–59.
- Bartlett T.L., Mock W. y Schwagmeyer P.L. (2005). Division of labor: incubation and biparental care in House Sparrows (*Passer domesticus*). *The Auk* 122(3):835–842.

- Beaulieu M., Thierry A.M., Handrich Y., Massemin S., Le Maho Y. y Ancel A. (2010). Adverse effects of instrumentation in incubating Adélie Penguins (*Pygoscelis adeliae*). *Polar Biology* 33:485–492.
- Beissinger S.R. y Waltman J.R. (1991). Extraordinary clutch size and hatching asynchrony of a neotropical parrot. *The Auk* 108:863–871.
- Beissinger S.R. (1996). On the limited breeding opportunities hypothesis for avian clutch size. *American Naturalist* 147:655–658.
- Belliure J., Carrascal L.M., Mínguez E. y Ferrer M. (1999). Limited effects of egg size on chick growth in the Chinstrap Penguin *Pygoscelis antarctica*. *Polar Biology* 21(2):80–83.
- Bennett A.F., Dawson W.R. y Putnam R.W. (1981). Thermal environment and tolerance of embryonic Western Gulls. *Physiological Zoology* 54:146–154.
- Bernardo J. (1996). The particular maternal effect of propagule size, especially egg size: patterns, models, quality of evidence and interpretations. *American Zoologist* 36:216–236.
- Birkhead T.R. y Nettleship D.N. (1982). The adaptive significance of egg size and laying date in Thick-Billed Murres *Uria lomvia*. *Ecology* 63:300–306.
- Blanco D.E., Yorio P. y Boersma P.D. (1996). Feeding behavior, size asymmetry, and food distribution in Magellanic Penguin (*Spheniscus magellanicus*) chicks. *The Auk* 113:496–498.
- Boag P.T. (1987). Effects of nestling diet on growth and adult size of Zebra Finches (*Poephila guttata*). *The Auk* 104:155–166.
- Boersma P.D. (1976). An ecological and behavioral study of the Galapagos Penguin. *Living Bird* 15:43–93.
- Boersma P.D. y Wheelwright N.T. (1979). Egg neglect in the procellariiformes: reproductive adaptations in the Forktailed Storm-petrel. *Condor* 81:157–165.
- Boersma P.D., Wheelwright N.T., Nerini M.K., y Wheelwright E.S. (1980). The breeding biology of the Fork-tailed Storm-Petrel (*Oceanodroma furcata*). *The Auk* 97:268–282.
- Boersma P.D. (1990). Asynchronous hatching and food allocation in the Magellanic Penguin *Spheniscus magellanicus*. *Acta XX Congressus Internationalis Ornithologici* 2:961–973.
- Boersma P.D., Stokes D.L. y Yorio P.M. (1990). Reproductive variability and historical change of Magellanic Penguins (*Spheniscus magellanicus*) at Punta Tombo, Argentina. *En: Penguin Biology*. (Davis L. y Darby J., eds.). Academic Press, San Diego, California. pp. 15–43.

- Boersma P.D. y Stokes D.L. (1995). Mortality patterns, hatching asynchrony, and size asymmetry in Magellanic Penguin *Spheniscus magellanicus* chicks. *En: The Penguins: Ecology and Management*. (Dann P., Norman I. y Reilly P., eds.). Surrey Beatty, Chipping Norton, Australia. pp. 3–25.
- Boersma P.D. (1997) Magellanic Penguins decline in south Atlantic. *Penguin Conservation* 10:2–5.
- Boersma P.D, Rebstock G.A. y Stokes D.L. (2004). Why penguin eggshells are thick. *The Auk* 121(1):148–155.
- Boersma P. D. (2008). Penguins as Marine Sentinels. *BioScience* 58: 597–607.
- Boersma P.D. y Rebstock G.A. (2009a). Foraging distance affects reproductive success in Magellanic Penguins. *Marine Ecology Progress Series* 375:263–275.
- Boersma P.D. y Rebstock G.A. (2009b). Intraclutch egg-size dimorphism in Magellanic Penguin (*Spheniscus magellanicus*): adaptation, constrain or noise? *The Auk* 126(2):335–340.
- Boersma P.D. y Rebstock G.A. (2009c). Magellanic Penguin eggshell pores: does number matter? *Ibis* 151(3):535–540.
- Boersma P.D. y Rebstock G.A. (2010). Calculating egg volume when shape differs: when are equations appropriate? *Journal of Field Ornithology* 81(4):442–448.
- Boersma P.D., Garcia-Borboroglu P., Frere E., Kane O.J., Pozzi L.M., Putz K., Raya Rey A., Rebstock G.A., Simeone A., Smith J.R., Yorio P. y Van Buren A. (2013). Magellanic penguins (*Spheniscus magellanicus*). *En: Penguins: natural history and conservation*. (Boersma P.D. y Borboroglu P., eds.). University of Washington Press, Seattle. pp 233–263.
- Booth D.T. y Jones D.N. (2002). Underground nesting in the megapodes. *En: Avian Incubation, Behaviour, Environment, and Evolution*. (Deeming D.C., ed.). Oxford University Press, New York, USA. pp. 192–206.
- Bortolotti G.R. y Wiebe K.L. (1993). Incubation behaviour and hatching patterns in the American Kestrel *Falco sparverius*. *Ornis Scandinavica* 24:41–47.
- Bortolotti G.R., Negro J.J., Surai P.F. y Prieto P. (2003). Carotenoids in eggs and plasma of Red-legged Partridges: effects of diet and reproductive output. *Biochemical and Physiological Zoology* 76:367–374.
- Bost C.A. y Jouventin P. (1991). The breeding performance of the Gentoo Penguin *Pygoscelis papua* at the northern edge of its range. *Ibis* 133:14–25.
- Boswall J. y MacIver D. (1975). The Magellanic Penguin *Spheniscus magellanicus*. *The biology of penguins* 271–305.

- Brinkhof M.W. y Cavé A.J. (1997). Food supply and seasonal variation in breeding success: an experiment in the European Coot. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences* 264:291–296.
- Brown C.R. (1988). Egg temperature and embryonic metabolism of A- and B- eggs of Macaroni and Rockhopper Penguins. *South African Journal of Zoology* 23:166–172.
- Brummermann M. y Reinertsen R.E. (1991). Adaptation of homeostatic thermoregulation: comparison of incubating and non-incubating Bantam Hens. *Journal of Comparative Physiology B* 161(2):133–140.
- Budden A.E. y Beissinger S.R. (2005). Egg mass in an asynchronously hatching parrot: does variation offset constraints imposed by laying order? *Oecologia* 144:318–326.
- Burger A.E. y Williams A.J. (1979). Egg temperatures of the Rockhopper Penguin and some other penguins. *The Auk* 96:100–105.
- Burger A.E. y Piatt J.F. (1990). Flexible time budgets in breeding common murrelets: buffers against variable prey abundance. *Studies in Avian Biology* 14(7):1–83.
- Burley R.W. y Vadehra D.V. (1989). *The avian egg: chemistry and biology*. Wiley, New York.
- Calder W.A. y Booser J. (1973). Hypothermia of Broadtailed Hummingbirds during incubation in nature with ecological implications. *Science* 180:751–3.
- Carey C. (1996). Female reproductive energetics. *En: Avian energetics and nutritional ecology*. (Carey C., ed.) Chapman and Hall, New York. pp. 324–374.
- Carey C. (2002). Incubation in extreme environments. *Oxford Ornithology Series* 13:238–253.
- Catry P., Ratcliffe N. y Furness R.W. (1998). The influence of hatching date on different life-history stages of Great Skuas *Catharacta skua*. *Journal of Avian Biology* 29:299–304.
- Chardine J.W. y Morris R.D. (1983). Nocturnal desertion patterns: influence on hatching synchrony in Ring-billed Gulls *Larus delawarensis*. *Ibis* 125:389–396.
- Christians J.K. (2002). Avian egg size: Variation within species and inflexibility within individuals. *Biological Reviews* 77:1–26.
- Ciancio J., Botto F. y Frere E. (2014). Combining a geographic information system, dietary and habitat preferences, and stable isotope analysis to infer Magellanic Penguin diet in their austral distribution. *Emu*.
- Clark A.B. y Wilson D.S. (1981). Avian breeding adaptations: hatching asynchrony, brood reduction and nest failure. *The Quarterly Review of Biology* 56:253–277.

- Clutton-Brock T.H. (1991). The evolution of parental care. Princeton University Press, Princeton, New Jersey.
- Conway W.G. (1971). Predation on penguins at Punta Tombo. *Animal Kingdom* 74:2–6.
- Cooper J. (1977). Energetic requirements for growth of the Jackass Penguin. *Zoologica Africana* 12:201–213.
- Crawley M.J. (2007). *The R Book*. John Wiley and Sons, Ltd., West Sussex.
- Cresswell W. y McCleery R. (2003). How great tits maintain synchronization of their hatch date with food supply in response to long-term variability in temperature. *Journal of Animal Ecology* 72(2):356–366.
- Crossin G.T., Trathan P.N., Phillips R.A., Dawson A., Le Bouard F. y Williams T.D. (2010). A carryover effect of migration underlies individual variation in reproductive readiness and extreme egg size dimorphism in Macaroni Penguins. *The American Naturalist* 176:357–366.
- Culik B. (1994). Energetic costs of raising *Pygoscelid* penguin chicks. *Polar Biology* 14(3):205–210.
- Cunningham E.J.A. y Russell A.F. (2000). Egg investment is influenced by male attractiveness in the mallard. *Nature* 404:74–77.
- D'Alba L. y Torres R. (2007). Seasonal egg-mass variation and laying sequence in a bird with facultative brood reduction. *The Auk* 124(2):643–652.
- Davis L.S. y McCaffrey F.T. (1986). Survival analysis of eggs and chicks of Adélie Penguins (*Pygoscelis adeliae*). *The Auk* 103:379–388.
- De León A., Soave G., Ferretti V., y Moreno J. (2001). Factors that affect hatching asynchrony in the Chinstrap Penguin (*Pygoscelis antarctica*). *Polar Biology* 24(5):338–342.
- Deeming D. C. y Ferguson M.W. (1991). *Egg incubation: its effects on embryonic development in birds and reptiles*. Cambridge University Press. Cambridge, UK.
- Deeming D.C. (2002). Embryonic development and utilization of egg components. *En: Avian Incubation: Behaviour, Environment and Evolution*. (Deeming D.C., ed.) Oxford University Press, New York. pp. 43–54.
- Deeming D.C. (2008). Avian brood patch temperature: Relationships with female body mass, incubation period, developmental maturity and phylogeny. *Journal of Thermal Biology* 33:345–354.
- Derksen D.V. (1977). A quantitative analysis of the incubation behavior of the Adélie Penguin. *The Auk* 94:552–566.

- Dey C.J., O'Connor C. y Quinn J.S. (2014). Hatching order affects offspring growth, survival and adult dominance in the Joint-laying Pukeko *Porphyrio melanotus melanotus*. *Ibis* 156(3):658–667.
- Dorward D.F. (1962). Comparative biology of the White Booby and the Brown Booby *Sula spp.* at Ascension. *Ibis* 103(2):174–220.
- Drent R.H. (1970). Functional aspects of incubation in the Herring Gull. *Behaviour* 17:1–132.
- Drent R.H. y Daan S. (1980). The prudent parent: energetic adjustments in avian breeding. *Ardea* 68(1–4): 225–252.
- Dunlop E. (1910). On incubation. *Br Birds* 4:137–145.
- DuRant S.E., Hepp G.R., Moore I.T., Hopkins B.C. y Hopkins W.A. (2010). Slight differences in incubation temperature affect early growth and stress endocrinology of Wood Duck (*Aix sponsa*) ducklings. *The Journal of Experimental Biology* 213(1):45–51.
- DuRant S.E., Hopkins W.A., Wilson A.F. y Hepp G.R. (2012). Incubation temperature affects the metabolic cost of thermoregulation in a young precocial bird. *Functional Ecology* 26(2):416–422.
- Eeva T., Veistola S. y Lehtikainen E. (2000). Timing of breeding in subarctic passerines in relation to food availability. *Canadian Journal of Zoology* 78(1):67–78.
- Eeva T., Ruuskanen S., Salminen J.-P., Belskii E., Järvinen A., Kerimov A., Korpimäki E., Krams I., Moreno J., Morosinotto C., Mänd R., Orell M., Qvarnström A., Siitari H., Slater F.M., Tilgar V., Visser M.E., Winkel W., Zang H. y Laaksonen T. (2011). Geographical trends in the yolk carotenoid composition of the Pied Flycatcher (*Ficedula hypoleuca*). *Oecologia* 165(2):277–287.
- Enemar A. y Arheimer O. (1989). Developmental asynchrony and onset of incubation among passerine birds in a mountain birch forest of Swedish Lapland. *Omis Fennica* 66:32–40.
- Erikstad K.E., Fauchald P., Tveraa T. y Steen H. (1998). On the cost of reproduction in long-lived birds: the influence of environmental variability. *Ecology* 79(5):1781–1788.
- Farmer C.G. (2000). Parental care: the key to understanding endothermy and other convergent features in birds and mammals. *The American Naturalist* 155(3):326–334.
- Ferrari R.P., Martinelli R. y Saino N. (2006). Differential effects of egg albumen content on Barn Swallow nestlings in relation to hatch order. *Journal of Evolutionary Biology* 19:981–993.

- Finkler M.S., Van Orman J.B. y Sotherland P.R. (1998). Experimental manipulation of egg quality in chickens: influence of albumen and yolk on the size and body composition of near-term embryos in a precocial birds. *Journal of Comparative Physiology* 168:17–24.
- Fisher S.A., Bortolotti G.R., Fernie K.J., Bird D.M., y Smits J.E. (2006). Behavioral variation and its consequences during incubation for American Kestrels exposed to polychlorinated biphenyls. *Ecotoxicology and Environmental Safety* 63(2):226–235.
- Forbes S., Grosshans R. y Glassey B. (2002). Multiple incentives for parental optimism and brood reduction in Blackbirds. *Ecology* 83(9):2529–2541.
- Frere E., Gandini P. y Boersma P.D. (1992). Effects of nest type and location on reproductive success of the Magellanic Penguin *Spheniscus magellanicus*. *Marine Ornithology* 20:1–6.
- Frere E. (1993). Ecología reproductiva del pingüino de Magallanes (*Spheniscus magellanicus*) en la colonia de Cabo Vírgenes. Tesis Doctoral, Universidad de Buenos Aires.
- Frere E., Gandini P. y Boersma P.D. (1996). Aspectos particulares de la biología de reproducción y tendencia poblacional del Pingüino de Magallanes (*Spheniscus magellanicus*) en la colonia de Cabo Vírgenes, Santa Cruz, Argentina. *Hornero* 14:50–59.
- Frere E., Gandini P. y Boersma P.D. (1998). The breeding ecology of Magellanic Penguins at Cabo Virgenes, Argentina: What factors determine reproductive success? *Colonial Waterbirds* 21:205–210.
- Furness R.W. (1983). Variations in size and growth of Great Skua *Catharacta skua* chicks in relation to adult age, hatching date, egg volume, brood size and hatching sequence. *Journal of Zoology* 199:101–116.
- Galbraith H. (1988). Effects of egg size and composition on the size, quality and survival of Lapwing *Vanellus vanellus* chicks. *Journal of Zoology* 214:383–398.
- Gandini P., Frere E. y Holik T. (1992). Implicancias de las diferencias en el tamaño corporal entre colonias para el uso de medidas morfométricas como método de sexado en *Spheniscus magellanicus*. *Hornero* 13:211–213.
- Gandini P., Boersma P.D., Frere E., Gandini M., Holik T. y Lichtschein V. (1994). Magellanic Penguins (*Spheniscus magellanicus*) affected by chronic petroleum pollution along coast of Chubut, Argentina. *The Auk* 111:20–27.
- Gandini P. y Frere E. (1998). Distribución y abundancia de las aves marinas de Santa Cruz. *En: Atlas de la distribución reproductiva de aves marinas en el litoral patagónico argentino.* (Yorio P., Frere E., Gandini P. y Harris G., eds.). Fundación Patagonia Natural y WCS, Buenos Aires.

- Gandini P., Frere E., Pettovello A.D. y Cedrola P.V. (1999). Interaction between Magellanic Penguins and shrimp fisheries in Patagonia, Argentina. *Condor* 101:783–789.
- Garnett M.C. (1981). Body size, its heritability and influence on juvenile survival among Great Tits, *Parus major*. *Ibis* 123(1):31–41.
- Gil D. (2003). Golden eggs: maternal manipulation of offspring phenotype by egg androgen in birds. *Ardeola* 50(2):281–294.
- Graczyk T.K., Cranfield M.R., Shaw M.L. y Craig L.E. (1994). Maternal antibodies against *Plasmodium spp.* in African Black-footed Penguin chicks. *Journal of Wildlife Disease* 30:365–371.
- Grenier J.L. y Beissinger S.R. (1999). Variation in the onset of incubation in a neotropical parrot. *Condor* 101:752–761.
- Gwynn A.M. (1953). The egg-laying and incubation periods of Rockhopper, Macaroni and Gentoo Penguins. *Australian Nat. Antarctic Res. Expedition Rep., Set. B.* 1:1–19.
- Haftorn S. (1981). Incubation during the egg laying period in relation to clutch size and other aspects of reproduction in the Great Tit *Parus major*. *Ornis Scandinavica* 12:169–185.
- Haftorn S. y Reinertsen R.E. (1985). The effect of temperature and clutch size on the energetic cost of incubation in a free-living Blue Tit (*Parus caeruleus*). *The Auk* 102:470–478.
- Hahn D.C. (1981). Asynchronous hatching in the Laughing Gull: cutting losses and reducing rivalry. *Animal Behaviour* 29(2):421–427.
- Handrich Y. (1989). Incubation water loss in King Penguin egg. I. Change in egg and brood pouch parameters. *Physiological Zoology* 62:96–118.
- Hanssen S.A., Hasselquist D., Folstad I. y Erikstad K.E. (2005). Cost of reproduction in a long-lived bird: incubation effort reduces immune function and future reproduction. *Proceedings of the Royal Society of London B* 272:1039–1046.
- Hargitai R., Török J., Tóth L., Hegyi G., Rosivall B., Szigeti B. y Szölloosi E. (2005). Effects of environmental conditions and parental quality on inter- and intraclutch egg-size variation in the Collared Flycatcher (*Ficedula albicollis*). *The Auk* 122(2):509–522.
- Heg D. y Van der Velde M. (2001). Effects of territory quality, food availability and sibling competition on the fledging success of Oystercatchers (*Haematopus ostralegus*). *Behavioral Ecology and Sociobiology* 49(2-3):157–169.

- Hepp G.R. (2004). Early onset of incubation by Wood Ducks. *Condor* 106(1):182–186.
- Hill W.L. (1993). Importance of prenatal nutrition to the development of a precocial chick. *Developmental Psychobiology* 26:237–249.
- Hill D.L., Lindström J., Mccafferty D.J. y Nager R.G. (2014). Female but not male Zebra Finches adjust heat output in response to increased incubation demand. *The Journal of Experimental Biology* 217:1326–1332.
- Hiom L., Bolton M., Monaghan P. y Worrall D. (1991). Experimental evidence for food limitation of egg production in gulls. *Ornis Scandinavica* 22:94–97.
- Hipfner J.M., Gaston A.J., Herzberg G., Brosnan J. y Storey A.E. (2003). Egg composition in relation to female age and relaying: constraints on egg production in Thick-billed Murres. *The Auk* 120:645–657.
- Hopkins B.C., DuRant S.E., Hepp G.R. y Hopkins W.A. (2011). Incubation temperature influences locomotor performance in young Wood Ducks (*Aix sponsa*). *Journal of Experimental Zoology Part A: Ecological Genetics and Physiology* 315(5):274–279.
- Howe H.F. (1978). Initial investment, clutch size and brood reduction in the Common Grackle (*Quiscalus quiscula*). *Ecology* 59:1109–1122.
- Hussell D.J.T. (1972). Factors affecting clutch size in Arctic passerines. *Ecological Monographs* 42:317–364.
- Jakubas D. y Wojczulanis-Jakubas K. (2014). Consequences of experimental clutch enlargement in a High Arctic single-egg layer, the Little Auk (*Alle alle*). *Canadian Journal of Zoology* 92:681–687.
- Järvinen A. y Ylimaunu J. (1986). Intraclutch egg-size variation in birds: physiological responses of individuals to fluctuations in environmental conditions. *The Auk* 103:235–237.
- Järvinen A. (1991). Proximate factors affecting egg volume in subarctic hole-nesting passerines. *Ornis Fennica* 68:99–104.
- Johnson L.S., Napolillo F.M., Kozlovsky D.Y., Hebert R.M. y Allen A. (2013). Variation in incubation effort during egg laying in the Mountain Bluebirds and its association with hatching asynchrony. *Journal of Field Ornithology* 84(3):242–254.
- Jones R.E. (1971). The incubation patch of birds. *Biological Reviews* 46:315–339
- Jónsson J.E., Afton A.D., Homberger D.G., Henk W.G. y Alisauskas R.T. (2006a). Do geese fully develop brood patches? A histological analysis of lesser Snow Geese (*Chen caerulescens caerulescens*) and Ross's geese (*C. rossii*). *Journal of Comparative Physiology B* 176:453–462.

- Jónsson J.E., Afton A.D., Alisauskas R.T., Bluhm C.K. y El Halawani E. (2006b). Ecological and physiological factors affecting brood patch area and prolactin levels in arctic-nesting geese. *The Auk* 123:405–418.
- Krist M. (2011). Egg size and offspring quality: a meta-analysis in birds. *Biological Reviews* 86(3):692–716.
- Lack D. (1947) The significance of clutch size. *Ibis* 89:302–352.
- Lack D. (1954). *The natural regulation of animal numbers*. Clarendon Press, Oxford.
- Lack D. (1966). *Population studies of birds*. Oxford University Press, Oxford.
- Lack D. (1968). *Ecological adaptations for breeding in birds*. Methuen, London.
- Lamey T.C. (1990). Hatch asynchrony and brood reduction in penguins. *En: Penguin biology*. (Davis L.S. y Darby J.T., eds.). Academic Press, San Diego. pp 399–416.
- Lamey T.C. (1992). Egg-size dimorphism, hatch asynchrony and brood reduction in crested penguins. Tesis Doctoral, University of Oklahoma.
- Lea R.W. y Klandorf H. (2002). The brood patch. *En: Avian Incubation: Behavior, Environment and Evolution*. (Deeming D.C., ed.). Oxford University Press, Oxford, U.K. pp. 100–118.
- Leblanc Y. (1987). Intraclutch variation in egg size of Canada geese. *Canadian Journal of Zoology* 65:3044–3047.
- Lequette B. y Weimerskirch H. (1990). Influence on the growth of Wandering Albatross chicks. *Condor* 92:726–731.
- Liljeström M., Cooper C. y Rebores J.C. (2012). Clutch investment in the Chilean Swallow (*Tachycineta meyeni*) shifts with time of breeding and position in the sequence of laying. *Condor* 114(2):377–384.
- Lloyd J.A. (1965). Seasonal development of the incubation patch in the starling. *Condor* 67:67–72.
- Magrath R.D. (1990). Hatching asynchrony in altricial birds. *Biological Reviews* 65:587–622.
- Magrath R.D. (1992). Seasonal changes in egg mass within and among clutches of birds: General explanations and a field study of the Blackbird *Turdus merula*. *Ibis* 134:171–179.
- Manuwal D.A. (1974). The incubation patches of Cassin's Auklet. *Condor* 76:481–484.
- Marra P.P., Hobson K.A. y Holmes R.T. (1998). Linking winter and summer events in a migratory bird by using stable-carbon isotopes. *Science* 282(5395):1884–1886.

- Martin T.E. (2002). A new view of avian life-history evolution tested on an incubation paradox. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences* 269(1488):309–316.
- Massaro M. y Davis L.S. (2004). Preferential incubation positions for different sized eggs and their influence on incubation period and hatching asynchrony in Snares Crested (*Eudyptes robustus*) and Yellow-eyed Penguins (*Megadyptes antipodes*). *Behavioral Ecology and Sociobiology* 56(5):426–434.
- Massaro M., Davis L.S., Darby J.T., Robertson G.J. y Setiawan A.N. (2004). Intraspecific variation of incubation periods in Yellow-eyed Penguins *Megadyptes antipodes*: testing the influence of age, laying date and egg size. *Ibis* 146(3):526–530.
- Massaro M. y Davis L.S. (2005). Differences in egg size, shell thickness, pore density, pore diameter and water vapour conductance between first and second eggs of Snares Penguins *Eudyptes robustus* and their influence on hatching asynchrony. *Ibis* 147(2):251–258.
- Massaro M., Davis L.S. y Scott R. (2006). Plasticity of brood patch development and its influence on incubation periods in the Yellow-Eyed Penguin *Megadyptes antipodes*: An experimental approach. *Journal of Avian Biology* 37:497–506.
- Massaro M., Setiawan A.N. y Davis L.S. (2007). Effects of artificial eggs on prolactin secretion, steroid levels, brood patch development, incubation onset and clutch size in the Yellow-Eyed Penguin (*Megadyptes antipodes*). *General and Comparative Endocrinology* 151:220–229.
- McGowan J.A., Cayan D.R. y Dorman L.M. (1998). Climate-ocean variability and ecosystem response in the Northeast Pacific. *Science* 281:210–217.
- McNamara J.M. y Houston A.I. (1996). State-dependent life histories. *Nature* 380:215–2.
- Mead P.W. y Morton M.L. (1985). Hatching asynchrony in the Mountain White-crowned Sparrow (*Zonotrichia leucophrys oriuntha*): a selected or incidental trait? *The Auk* 102:781–792.
- Media Cybernetics. Image-Pro Plus (2002). Media Cybernetics. Silver Spring, USA.
- Mock D.W., Drummond H. y Stinson C.H. (1990). Avian siblicide. *American Scientist* 78:438–449.
- Mock D.W. y Schwagmeyer P.L. (1990). The peak load reduction hypothesis for avian hatching asynchrony. *Evolutionary Ecology* 4(3):249–260.
- Mock D.W. y Lamey T.C. (1991). The role of brood size in regulating egret sibling aggression. *American Naturalist* 138:1015–1026.

- Monaghan P., Bolton M. y Houston D.C. (1995). Egg production constraints and the evolution of avian clutch size. *Proceedings of the Royal Society of London B* 259:189–191.
- Monaghan P. y Nager R.G. (1997). Why don't birds lay more eggs? *Trends of Ecology and Evolution* 12:270–274.
- Monaghan P., Nager R.G. y Houston D.C. (1998). The price of eggs: increased investment in egg production reduces the offspring rearing capacity of parents. *Proceedings of the Royal Society of London B* 265:1731–1735.
- Moreno J., Carrascal L.M., Sanz J.J., Amat J.A. y Cuervo J.J. (1994). Hatching asynchrony, sibling hierarchies and brood reduction in the Chinstrap Penguin *Pygoscelis antarctica*. *Polar Biology* 14(1):21–30.
- Moreno J. y Sanz J.J. (1994). The relationship between the energy expenditure during incubation and clutch size in the Pied Flycatcher *Ficedula hypoleuca*. *Journal of Avian Biology* 25:125–130.
- Moreno J., Barbosa A., Potti J. y Merino S. (1997). The effects of hatching date and parental quality on chick growth and creching age in the Chinstrap Penguin (*Pygoscelis antarctica*): a field experiment. *The Auk* 114:47–54.
- Mousseau T.A. y Fox C.W. (1998). The adaptive significance of maternal effects. *Trends in Ecology & Evolution* 13(10):403–407.
- Murray K.G., Winnett-Murray K., Eppleyg Z.A., Hunt G.L. y Schwartz D.B. (1983). Breeding biology of the Xanthus' Murrelet. *Condor* 85:12–21.
- Nager R.G. y Noordwijk A.J. (1992). Energetic limitation in the egg-laying period of Great Tits. *Proceedings of the Royal Society of London, Series B* 249:259–263.
- Niizuma Y., Takagi M., Senda M., Chochi M. y Watanuki Y. (2005). Incubation capacity limits maximum clutch size in Black-tailed Gulls *Larus crassirostris*. *Journal of Avian Biology* 36(5):421–427.
- Nilsson J.A. (1993). Energetic constraints on hatching asynchrony. *American Naturalist* 141:158–166.
- Nilsson J.-A. y Svensson E. (1993). Causes and consequences of egg mass variation between and within Blue Tit clutches. *Journal of Zoology (London)* 230:469–481.
- Nisbet I.C.T. y Cohen M.E. (1975). Asynchronous hatching in Common and Roseate Terns, *Sterna hirundo* and *S. dougallii*. *Ibis* 117(3):374–379.
- Nooker J.K., Dunn P.O. y Whittingham L.A. (2005). Effects of food abundance, weather, and female condition on reproduction in tree Swallows (*Tachycineta bicolor*). *The Auk* 122(4):1225–1238.

- Norris D.R., Marra P.P., Kyser T.K., Sherry T.W. y Ratcliffe L.M. (2004). Tropical winter habitat limits reproductive success on the temperate breeding grounds in a migratory bird. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences* 271(1534):59–64.
- O'Connor R.J. (1978). Brood reduction in birds: selection for fratricide, infanticide and suicide? *Animal Behaviour* 26:79–96.
- O'Connor R.J. (1979). Egg weight and brood reduction in the European Swift (*Apus apus*). *Condor* 81:133–145.
- O'Connor R.J. (1984). *The growth and development of birds*. John Wiley & Sons, New York
- Ojanen M., Orell M. y Viisiinen R.A. (1981). Egg size variation within passerine clutches: effect of ambient temperature and laying sequence. *Ornis Fennica* 58:93–109.
- Ojanen M. (1983). Effects of laying sequence and ambient temperature on the composition of eggs of the Great Tit *Parus major* and the Pied Flycatcher *Ficedula hypoleuca*. *Annales Zoologici Fennici* 20:65–71.
- Olson C.R., Vleck C.M. y Vleck D. (2006). Periodic cooling of bird eggs reduces embryonic growth efficiency. *Physiological and Biochemical Zoology* 79(5):927–936.
- Parsons J. (1970). Relationship between egg size and post-hatching chick mortality in the Herring Gull (*Larus argentatus*). *Nature* 228:1221–1222.
- Parsons J. (1975). Asynchronous hatching and chick mortality in the Herring Gull *Larus argentatus*. *Ibis* 117:517–520.
- Pearse A.T., Cavitt J.F. y Cully J.F. (2004). Effects of food supplementation on female nest attentiveness and incubation mate feeding in two sympatric wren species. *Wilson Bulletin* 116:23–30.
- Perrins C.M. (1970). The timing of birds' breeding seasons. *Ibis* 112:242–255.
- Perrins C.M. (1996). Eggs formation and the timing of breeding. *Ibis* 138:2–15.
- Pickett S.R.A., Weber S.B., McGraw K.J., Norris K.J. y Evans M.R. (2013). Environmental and parental influences on offspring health and growth in Great Tits (*Parus major*). *Plos One* 8(7):e69695.
- Pierotti R. y Bellrose C.A. (1986). Proximate and ultimate causation of egg size and “Third chick disadvantage” in the Western Gull. *The Auk* 103(2):401–407.
- Pijanowski B.C. (1992). A revision of Lack's Brood Reduction Hypothesis. *American Naturalist* 139:1270–1292.

- Poisbleau M., Demongin L., Strange I.J., Eens M. y Quillfeldt P. (2011). Is the reduced incubation time for B-eggs in Rockhopper Penguins *Eudyptes chrysocome* linked to egg density variation? *Journal of Ornithology* 152(1):137–142.
- Potti J. (1993). Environmental ontogenic and genetic variation in egg size of the Pied Flycatcher. *Canadian Journal of Zoology* 71:1534–1542.
- Pütz K., Ingham R.J. y Smith J.G. (2000). Satellite tracking of the winter migration of Magellanic Penguins *Spheniscus magellanicus* breeding in the Falkland Islands. *Ibis* 142(4):614–622.
- Pütz K., Schiavini A., Rey A.R. y Lüthi B.H. (2007). Winter migration of Magellanic Penguins (*Spheniscus magellanicus*) from the southernmost distributional range. *Marine Biology* 152(6):1227–1235.
- R Development Core Team (2010). R: a language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria.
- Rafferty E.N., Boersma P.D. y Rebstock G.A. (2005). Intraclutch egg-size variation in Magellanic penguins. *Condor* 107:921–926.
- Rebstock G.A. y Boesma P.D. (2011). Parental behavior controls incubation period and asynchrony of hatching in Magellanic Penguins. *Condor* 113(2):316–325.
- Regehr H.M. y Montevecchi W.A. (1997). Interactive effects of food shortage and predation on breeding failure of Black-legged Kittiwakes: indirect effects of fisheries activities and implications for indicator species. *Marine Ecology Progress Series* 155:249–260.
- Reid W.V. y Boersma P.D. (1990). Parental quality and selection on egg size in the Magellanic Penguin. *Evolution* 44(7):1780–1786.
- Reid J.M., Monaghan P. y Nager R.G. (2002). Incubation and the costs of reproduction. In press. *En: Avian Incubation* (Deeming D.C., ed.). Oxford University Press, Oxford. pp 314-325.
- Remeš V., Matysioková B. y Klejdus B. (2011). Egg yolk antioxidant deposition as a function of parental ornamentation, age, and environment in Great Tits *Parus major*. *Journal of Avian Biology* 42:387–396.
- Richner H. (1989). Habitat-specific growth and fitness in Carrion Crows (*Corvus corone corone*). *Journal of Animal Ecology* 58:427–440.
- Ricklefs R.E. (1968). Patterns of growth in birds. *Ibis* 110:419–151.
- Ricklefs R.E. (1977). Composition of eggs of several bird species. *The Auk* 94:350–356.

- Ricklefs R.E. (1979). Adaptation, constraint, and compromise in avian postnatal development. *Biological Reviews* 54:269–290.
- Ricklefs R.E. (1983). Some considerations on the reproductive energetics of pelagic seabirds. *Studies in Avian Biology* 8:84–94.
- Ricklefs R.E. y Smeraski C.A. (1983). Variation in incubation period within a population of the European starling. *The Auk* 100:926–931.
- Riehl C. (2010). Egg ejection risk and hatching asynchrony predict egg mass in a communally breeding cuckoo, the Greater Ani (*Crotophaga major*). *Behavioral Ecology* 21:676–683.
- Ritz M.S., Hahn S. y Peter H.U. (2005). South Polar Skua (*Catharacta maccormicki*): food supply, weather and hatching date. *Polar Biology* 29(1):53–60.
- Romagnano L., Hoffenberg A.S. y Power H.W. (1990). Intraspecific brood parasitism in the European Starling. *The Wilson Bulletin* 102:279–291.
- Romanoff A.L., Smith L.L. y Sullivan R.A. (1938). Biochemistry and Biophysics of the Developing Hen's Egg. III. Influence of temperature. Ithaca, New York: Cornell University. *Agric. Exp. Stat. Mem.* 216:1–42.
- Romanoff A.L. (1960). The avian embryo: Structural and functional development. Macmillan, New York.
- Rubolini D., Romano M., Boncoraglio G., Ferrari R.P., Martinelli R., Galeotti P., Fasola M. y Saino N. (2005). Effects of elevated egg corticosterone levels on behavior, growth and immunity of Yellow-legged Gull (*Larus michahellis*) chicks. *Hormones and Behavior* 47:592–605.
- Runde O.J. y Barrett R.T. (1981). Variations in egg size and incubation period of the Kittiwake *Rissa tridactyla* in Norway. *Ornis Scandinavica* 12:80–86.
- Rydén O. (1978). Egg weight in relation to laying sequence in a south Swedish urban population of the Blackbird *Turdus merula*. *Ornis Scandinavica* 9:172–177.
- Saino N., Incagli M., Martinelli R., Ambrosini R. y Møller A.P. (2001). Immunity, growth and begging behaviour of nestling Barn Swallows *Hirundo rustica* in relation to hatching order. *Journal of Avian Biology* 32(3):263–270.
- Sala J.E., Wilson R.P., Frere E. y Quintana F. (2012). Foraging effort in Magellanic Penguins in coastal Patagonia, Argentina. *Marine Ecology Progress Series* 464:273–287.

Schiavini A. y Raya Rey A. (2001). Aves y mamíferos marinos de Tierra del Fuego. Estado de situación, interacción con actividades humanas y recomendaciones para su manejo, Fundación Patagonia Natural, Puerto Madryn.

Schiavini A., Yorio P., Gandini P., Raya Rey A. y Boersma P.D. (2005). Los pingüinos de las costas argentinas: estado poblacional y conservación. *Hornero* 20:5–23.

Schmidt A., Alard F. y Handrich Y. (2006). Changes in body temperatures in King Penguins at sea: the result of fine adjustments in peripheral heat loss?. *American Journal of Physiology-Regulatory, Integrative and Comparative Physiology* 291(3):R608–R618.

Schwabl H. (1993). Yolk is a source of maternal testosterone for developing birds. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 90:446–450.

Scolaro J.A., M. Hall y Ximénez I.M. (1983). The Magellanic Penguin (*Spheniscus magellanicus*): Sexing adults by discriminant analysis of morphometric characters. *The Auk* 100:221–224.

Selander R.K. y Yang S.Y. (1966). The incubation patch of the House Sparrow, *Passer domesticus Linnaeus*. *General and comparative endocrinology* 6(3):325–333.

Sicurella B., Caffi M., Caprioli M., Rubolini D., Saino N. y Ambrosini R. (2014). Weather conditions, brood size and hatching order affect Common Swift *Apus apus* nestlings' survival and growth. *Bird Study* 62:1–14.

Slagsvold T., Sandvik J., Rofstad G., Lorentsen Ö. y Husby M. (1984). On the adaptive value of intraclutch egg-size variation in birds. *The Auk* 101:685–697.

Slagsvold T. (1986). Asynchronous versus synchronous hatching in birds: experiments with the pied flycatcher. *The Journal of Animal Ecology* 55:1115–1134.

Slagsvold T. y Lifjeld J.T. (1989). Constraints on hatching asynchrony and egg size in Pied Flycatchers. *The Journal of Animal Ecology* 58:837–849.

Slagsvold T. (1990). Fisher's sex ratio theory may explain hatching patterns in birds. *Evolution* 44:1009–1017.

Sorensen M.C., Hipfner J.M., Kyser T.K. y Norris D.R. (2009). Carry-over effects in a Pacific seabird: stable isotope evidence that pre-breeding diet quality influences reproductive success. *Journal of Animal Ecology* 78(2):460–467.

Sotherland P.R. y Rahn H. (1987). On the composition of bird eggs. *Condor* 89:48–65.

Spurr E.B. (1975). Breeding of the Adélie Penguin *Pygoscelis adeliae* at Cape Bird. *Ibis* 117:324–338.

- St. Clair C.C. (1990). Mechanisms of brood reduction in Fiordland Crested Penguins, *Eudyptes pachyrhynchus*. M.Sc. Thesis, University of Canterbury, Christchurch, New Zealand.
- St. Clair C.C. (1992). Incubation behavior, brood patch formation and obligate brood reduction in Fiordland Crested Penguins. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 31:409–416.
- St. Clair C.C. (1996). Multiple mechanisms of reversed hatching asynchrony in Rockhopper Penguins. *Journal of Animal Ecology* 65:485–494.
- St. Clair C.C. (1998). What is the function of first eggs in crested penguins? *The Auk* 115:478–482.
- Statsoft Inc (2004). Statistica for Windows v. 7. Statsoft Inc., Tulsa, Oklahoma.
- Stearns S.C. (1976). Life-history tactics: a review of the ideas. *The Quarterly Review of Biology* 51:3–47.
- Stearns S.C. (1992). *The evolution of life histories* (Vol. 249). Oxford: Oxford University Press. Oxford
- Stokes D.L., Boersma P.D. y Davis L.S. (1998). Satellite tracking of Magellanic Penguin migration. *Condor* 100:376–381.
- Stokes D.L. y Boersma P.D. (2000). Nesting density and reproductive success in a colonial seabird, the Magellanic penguin. *Ecology* 81(10):2878–2891.
- Stokes D.L., Boersma P.D., López de Casenave J.L. y García-Borboroglu P. (2014). Conservation of migratory Magellanic Penguins requires marine zoning. *Biological Conservation* 170:151–161.
- Stokland J.N. y Amundsen T. (1988). Initial size hierarchy in broods of the shag: relative significance of egg size and hatching asynchrony. *The Auk* 105:308–315.
- Stoleson S.H. y Beissinger S.R. (1995). Hatching asynchrony and the onset of incubation in birds, revisited. *Current Ornithology* 12:191–270.
- Styrsky J.D., Dobbs R.C. y Thompson C.F. (2002). Sources of egg egg-size variation in House Wrens (*Troglodytes aedon*): ontogenetic and environmental components. *The Auk* 119:800–807.
- Sydeman W.J. y Emslie S.D. (1992). Effects of parental age on hatching asynchrony, egg size and third-chick disadvantage in Western Gulls. *The Auk* 109:242–248.
- Systat Software Inc (2006). Sigma Plot for Windows v.10.0. San Jose, CA.
- Taylor R.H. y Roberts H.S. (1962). Growth of Adelie Penguin (*Pygoscelis adeliae*) chicks. *New Zealand Journal of Science* 5:191-197.

- Taylor R.J. (1963). Vertical distribution of *Peromyscus leucopus* and *P. gossypinus* under experimental conditions. *Southwest Naturalist* 8:107–115.
- Tazawa H. y Rahn H. (1986). Tolerance of chick embryos to low temperatures in reference to the heart rate. *Comparative Biochemistry and Physiology* 85:531–534.
- Thompson J.B., Wilson H.R. y Voitle R.A. (1976). Influence of high temperature stress of 16-day embryos on subsequent hatchability. *British Poultry Science* 55:892–894.
- Thomson D.L., Monaghan P.A.T. y Furness R.W. (1998). The demands of incubation and avian clutch size. *Biological Reviews of the Cambridge Philosophical Society* 73(03):293–304.
- Tomita N., Niizuma Y., Takagi M., Ito M. y Watanuki Y. (2009). Effect of interannual variations in sea-surface temperature on egg-laying parameters of Black-tailed Gulls (*Larus crassirostris*) at Teuri Island, Japan. *Ecological Research* 24(1):157–162.
- Torlashi y Cedrola (2014) Plan de manejo de la Reserva Provincial Puerto Deseado. Fundación Patagonia Natural, Santa Cruz.
- Trivers R. (1972). Parental investment and sexual selection. *En: Sexual selection and the descent of man.* (Campbell B., ed.). Aldine, Chicago III. pp. 136–381.
- Van Heezik Y. y Davis L. (1990). Effects of food variability on growth rates, fledging sizes and reproductive success in the Yellow-eyed Penguin *Megadyptes antipodes*. *Ibis* 132(3):354–365.
- VanHeezik, Y.M., Seddon, P.J., Du Plessis, C.J., y Adams, N.J. (1993). Differential growth of King Penguin chicks in relation to date of hatching. *Colonial waterbirds*, 16:71–76.
- Vedder O. (2012). Individual birds advance offspring hatching in response to increased temperature after the start of laying. *Oecologia* 170(3):619–628.
- Veiga J.P. (1992). Hatching asynchrony in the House Sparrow: A test of the Egg-viability Hypothesis. *American Naturalist* 139:669–675.
- Viñuela J. (1996). Establishment of mass hierarchies in broods of the Black Kite *Milvus migrans*. *Condor* 98:93–99.
- Visser M.E. y Lessells C.M. (2001). The costs of egg production and incubation in Great Tits (*Parus major*). *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences* 268:1271–1277.
- Vleck C.M. y Kenagy G.J. (1980). Embryonic metabolism of the Fork-tailed Storm-petrel: physiological patterns during prolonged and interrupted incubation. *Physiological Zoology* 53:32–42.

- Vleck C.M. (1981). Energetic cost of incubation in the Zebra Finch. *Condor* 83:229–237.
- Waas J.R., Caulfield M., Colgan P.W. y Boag P.T. (2000). Colony sound facilitates sexual and agonistic activities in Royal Penguins. *Animal Behavior* 60(1):77–84.
- Walker B.G. y Boersma P.D. (2003). Diving behavior of Magellanic Penguins (*Spheniscus magellanicus*) at Punta Tombo, Argentina. *Canadian Journal of Zoology* 81(9):1471–1483.
- Wang J.M. y Beissinger R.S. (2009). Variation in the onset of incubation and its influence on avian hatching success and asynchrony. *Animal Behavior* 78:601–613.
- Wang J.M. y Beissinger S.R. (2011). Partial incubation in birds: its occurrence, function, and quantification. *The Auk* 128(3):454–466.
- Warham J. (1975). The Crested Penguins. *En: The Biology of Penguins* (Stonehouse B., ed.). London, United Kingdom: MacMillan Press. pp. 189–269.
- Watanuki Y., Kato A., Sato K., Niizuma Y., Bost C.A., Le Maho Y. y Naito Y. (2002). Parental mass change and food provisioning in Adélie Penguins rearing chicks in colonies with contrasting sea-ice conditions. *Polar Biology* 25:672–681.
- Weathers W.W. y Sullivan K.A. (1989). Nest attentiveness and egg temperature in the Yellow-eyed Junco. *Condor* 91:628–633.
- Webb D.R. (1987). Thermal tolerance of avian embryos: a review. *Condor* 89:874–898.
- Weimerskirch H. (1998). How can a pelagic seabird provision its chick when relying on a distant food resource? Cyclic attendance at the colony, foraging decision and body condition in sooty shearwaters. *Journal of Animal Ecology* 67:99–109.
- Weimerskirch H., Zimmermann L. y Prince P.A. (2001). Influence of environmental variability on breeding effort in a long-lived seabird, the Yellow-nosed Albatross. *Behavioral Ecology* 12(1):22–30.
- Weinrich J.A. y Baker J.R. (1978). Adélie Penguin (*Pygoscelis adeliae*) embryonic development at different temperatures. *The Auk* 95:569–576.
- Welty J.L., Belthoff J.R., Egbert J. y Schwabl H. (2012). Relationships between yolk androgens and nest density, laying date, and laying order in Western Burrowing Owls (*Athene cunicularia hypugaea*). *Canadian Journal of Zoology* 90(2):182–192.
- Whittingham L.A., Dunn P.O. y Clotfelter E.D. (2003). Parental allocation of food to nestling Tree Swallows: the influence of nestling behaviour, sex and paternity. *Animal Behaviour* 65(6):1203–1210.

- Whittingham L.A., Dunn P.O. y Lijfeld J.T. (2007). Egg mass influences nestling quality in Tree Swallows, but there is no differential allocation in relation to laying order or sex. *Condor* 109:585–594.
- Whittow G.C., Pettit T.N., Ackerman R.A. y Paganelli C.V. (1990). The regulation of water loss from the eggs of the Red-footed Booby (*Sula sula*). *Comparative Biochemistry and Physiology* 93A:807–810.
- Wiebe K.L. y Bortolotti G.R. (1993). Brood patches of American Kestrels: an ecological and evolutionary perspective. *Ornis Scandinavica* 24:197–204.
- Wiebe K.L., Wiehn J. y Korpimäki E. (1998). The onset of incubation in birds: can females control hatching patterns? *Animal Behavior* 55:1043–1052.
- Wiebe K.L. y Bortolotti G.R. (2000). Parental interference in sibling aggression in birds: what should we look for? *Ecoscience* 7:1–9.
- Wiley R.H. y Wiley M.S. (1980). Spacing and timing in the nesting ecology of a tropical blackbird: comparison of populations in different environments. *Ecological Monographs* 50:153–178.
- Williams A.J. (1980). Offspring reduction in macaroni and Rockhopper Penguins. *The Auk* 97:754–759.
- Williams A.J., Siegfried W.R., Cooper J. (1982). Egg composition and hatchling precocity in seabirds. *Ibis* 124:456–470.
- Williams J.B. (1996). Energetics of avian incubation. *En: Avian energetics and nutritional ecology* (Carey C., ed.). New York: Chapman & Hall. pp. 375–416.
- Williams T.D., Lank D.B. y Cooke F. (1993). Is intraclutch egg-size variation adaptive in the Lesser Snow Goose? *Oikos* 67:250–256.
- Williams T.D. (1994). Intraspecific variation in egg size and egg composition in birds: effects on offspring fitness. *Biological Reviews* 68:35–59.
- Williams T.D. (1995). *The penguins: Spheniscidae*. Oxford University Press, Oxford.
- Williams T.D. (2005). Mechanisms underlying the costs of egg production. *Bioscience* 55(1):39–48.
- Winkler D.W. y Walters J.R. (1983). The determination of clutch size in precocial birds. *Current Ornithology* 1:33–68.
- Yorio P. y Boersma P.D. (1994a). Consequences of nest desertion and inattendant for Magellanic Penguin hatching success. *The Auk* 111:215–218.

Yorio P. y Boersma P.D. (1994b). Causes of nest desertion during incubation in the Magellanic Penguin (*Spheniscus magellanicus*). *Condor* 96:1076–1083.

Yorio P., García Borboroglu P., Potti J. y Moreno J. (2001). Breeding biology of Magellanic Penguins *Spheniscus magellanicus* at Golfo San Jorge, Patagonia, Argentina. *Marine Ornithology* 29:75–79.

Zann R. y Rossetto M. (1991). Zebra Finch incubation: Brood patch, egg temperature and thermal properties of the nest. *Emu* 91:107–120.

Zuur A.F., Ieno E.N., Walker N.J., Saveliev A.A. y Smith G.M. (2009). *Mixed effects models and extensions in ecology with R*. Springer, New York.