

UNIVERSIDAD DE CHILE



3 5601 01010 1016

**ECOLOGÍA TÉRMICA Y SELECCIÓN DE SITIOS DE NIDIFICACIÓN EN EL
PINGÜINO DE HUMBOLDT (*Spheniscus humboldti*) EN CHILE CENTRAL:
CONSECUENCIAS SOBRE LA SOBREVIVENCIA Y ÉXITO
REPRODUCTIVO.**

UCH-FC
MA6-B
S 718
C.L

Tesis
Entregada a la
Universidad de Chile
en cumplimiento parcial de los requisitos
para optar al grado de
Magister en Ciencias Biológicas
con mención en Zoología

Facultad de Ciencias

por

Mauricio Rodrigo Soto Gamboa

Director de Tesis: Dr. Mario Rosenmann
Co-director de Tesis: Dr. Francisco Bozinovic

-1998-



**FACULTAD DE CIENCIAS
UNIVERSIDAD DE CHILE**

**INFORME DE APROBACIÓN
TESIS DE MAGISTER**

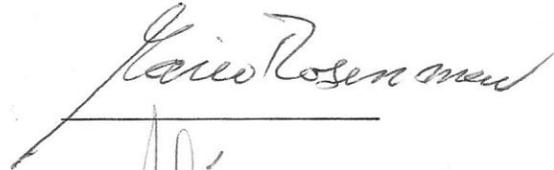
Se informa a la escuela de posgrado de la Facultad de Ciencias que la tesis de Magister presentada por el candidato:

MAURICIO RODRIGO SOTO GAMBOA

ha sido aprobada por la comisión Informante de tesis como parte de los requisitos para optar al grado de Magister en Ciencias Biológicas con mención en Zoología.

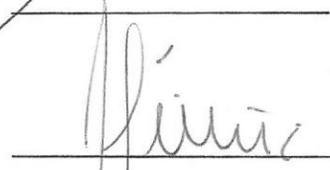
Director de tesis:

Dr. Mario Rosenman



Co-Director de tesis:

Dr. Francisco Bozinovic

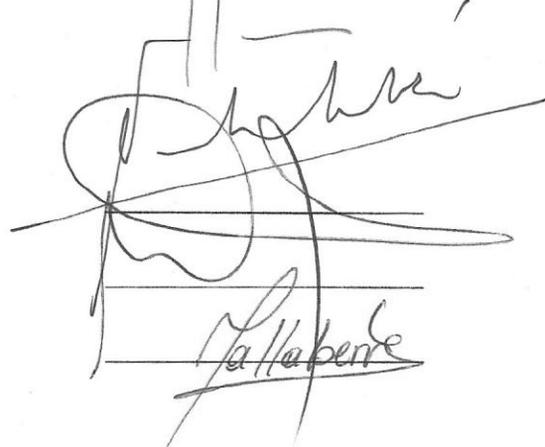


Comisión informante de Tesis

Dr. Nelson Díaz

Dr. Mauricio Canals

Dr. Michel Sallaberry



A mi padre....



AGRADECIMIENTOS

Quiero agradecer en primer lugar, a mis tutores Mario Rosenmann y Francisco Bozinovic, por el tiempo y abnegación durante todo el desarrollo de mi tesis. Del mismo modo agradezco a Fernando, Pablo, Marco, Antonieta, Mary y Claudio, por haber tenido que soportarme durante todo este tiempo y de haberme apoyado en los momentos más álgidos de mi tesis. A Mauricio Canals, por su gran sabiduría y sugerencias en el diseño experimental.

No puedo dejar de agradecer a toda la gente que me acompañó a terreno, especialmente a Enrico y Pablo R. quienes sufrieron junto conmigo las respuestas de los pingüinos en el momento en que insertábamos la termocupla por la cloaca...De la misma forma, me hubiese gustado agradecer al Conejo, pero el sabrá por qué no lo hago.

Quiero agradecer en forma muy especial a mi madre, quien siempre estuvo alerta a todos los avances que lograba, y que nunca dudo en apoyarme. De mismo modo, agradezco a Pachy por tenerme una inagotable paciencia y haberme acompañado en las noches de vigilia. También, quiero agradecer a mis grandes amigos Roberto e Iván que siempre se matuvieron a mi lado haciendo críticas constructivas y nuevas ideas en el desarrollo de esta tesis.

Por último, quiero agradecer a toda la gente que de algún modo participó y ayudo en el desarrollo de esta tesis.

INDICE DE MATERIAS

Lista de Tablas.....	vii
Lista de Figuras.....	viii
Lista de abreviaturas.....	x
Resumen.....	xi
Abstract.....	xiii
INTRODUCCIÓN.....	1
<i>Spheniscus humboldti</i> como modelo de estudio.....	5
Objetivo general.....	6
Objetivos específicos.....	6
Hipótesis de trabajo y predicciones.....	7
Area de Estudio.....	7
MATERIALES Y MÉTODOS.....	10
Caracterización térmica de los sitios de nidificación.....	10
Efecto de la temperatura sobre los adultos.....	10
Pérdida de Calor.....	10
Temperatura corporal de los adultos.....	10
Efecto de la temperatura sobre las crías.....	11
Estimación de los patrones conductuales.....	12
Análisis estadístico.....	13
RESULTADOS.....	14
Antecedentes generales de la colonia.....	14



Caracterización térmica de los sitios de nidificación.....	16
Temperatura ambiental.....	16
Temperatura ambiental de las cuevas.....	20
Efecto de la temperatura sobre los adultos.....	24
Pérdida de calor.....	24
Temperatura corporal.....	26
Efecto de la temperatura sobre las crías.....	30
Estimación de patrones conductuales.....	35
Tasa de ocupación.....	35
Comportamiento diario.....	41
DISCUSIÓN.....	44
Caracterización térmica de los sitios de nidificación.....	43
Efecto de la temperatura sobre los adultos.....	47
Efecto de la temperatura sobre las crías.....	49
CONCLUSIONES.....	52
LITERATURA CITADA.....	54



LISTA DE TABLAS

Tabla I.- Resumen del período reproductivo de Otoño.....	15
Tabla II.- Resumen del período reproductivo de Primavera.....	15
Tabla III.- Tasa de pérdida de calor. Resumen de ANCOVA y test de paralelismo.....	24
Tabla IV.- Valores de T_{b_a} registrados en los adultos ubicados en los sitios de nidificación de rocas.....	26
Tabla V.- Tasa de mortalidad de las crías en cada uno de los sitios de nidificación.....	35
Tabla VI.- Resumen de las características físicas de los sitios de nidificación.....	46

LISTA DE FIGURAS

Figura 1.- Principio de asignación de recursos.....	3
Figura 2.- Mapa esquemático del Islote Pájaro Niño.....	9
Figura 3.- Patrón de oscilación diario de la Ta en ambos sitios de nidificación durante los meses de primavera y verano.....	17
Figura 4.- Patrón de oscilación estacional de la Ta a las 13 :00 h y a las 0 :00 h.....	19
Figura 5.- Variación diaria de la Ta y la Tca.....	21
Figura 6.- Patrón de oscilación diaria de la Tca en ambos sitios de nidificación durante los meses de primavera y verano.....	22
Figura 7.- Patrón de oscilación estacional de la tca a las 13 :00 h y a las 0 :00 h.....	23
Figura 8.- Tasa de pérdida de calor de los adultos ubicados en el sector de nidificación de rocas.....	25
Figura 9.- Tasa de pérdida de calor de los adultos ubicados en el sector de nidificación de tierra.....	25
Figura 10.- Tba de los adultos ubicados en los distintos sitios de nidificación en los distintos meses del evento reproductivo de primavera.....	28
Figura 11.- Tba de los adultos en función de Tca.....	29

Figura 12.-Tasa de crecimiento de las crías en ambos sitios de nidificación.....	32
Figura 13.-Adquisición de la regulación de la temperatura corporal de las crías en función del peso corporal.....	33
Figura 14.- Adquisición de la regulación de la temperatura corporal en función de la edad de las crías.....	34
Figura 15.- Tasa de ocupación de las cuevas durante el evento reproductivo de Otoño.....	36
Figura 16.- Puesta de huevos durante el período reproductivo de Otoño.....	37
Figura 17.- Ocupación de cuevas durante el período reproductivo de Primavera.....	39
Figura 18.- Puesta de huevos durante el evento reproductivo de primavera.....	40
Figura 19.- Patrón de actividad diario de <i>S. humboldti</i>	42
Figura 20.- Porcentaje de tiempo asignado a cada una de las actividades diarias realizadas por <i>S. humboldti</i>	43

LISTA DE ABREVIATURAS

Ta: Temperatura ambiental

Tca: Temperatura ambiental de las cuevas

Tb_a: Temperatura corporal de los adultos

Ts: Temperatura superficial del cuerpo

W_b: peso corporal

RESUMEN

La utilización diferencial de microambientes térmicamente favorables pueden significar un ahorro importante en la energía que debe ser asignada al proceso de termorregulación y puede ser determinante dentro del presupuesto energético diario y estacional de un organismo.

En Aves, se han realizado trabajos que relacionan la utilización de microambientes durante el día y el ahorro energético de termorregulación que esta actividad implica. Sin embargo, existen muy pocos estudios que analicen la importancia de los microambientes en la selección del nido y los efectos que esto pueda tener sobre los adultos y las crías. En este trabajo se determinó como afecta el ambiente térmico a los individuos (adultos y crías) de pingüino de Humboldt (*Spheniscus humboldti*) en diferentes sitios de nidificación. A su vez, se evaluó cuales son los tipos de respuesta (morfo-funcionales y conductuales) que presentan los individuos frente a los diferentes ambientes térmicos que utilizan para nidificar. Este trabajo fue realizado en Isla Pájaro Niño, Algarrobo, Chile central. En este lugar, *S. humboldti* presenta básicamente dos ambientes de nidificación: el primero, de rocas (donde aprovechan grietas o cuevas naturales para nidificar) y el segundo de tierra (donde construyen cuevas dentro de las cuales construyen el nido). Los resultados obtenidos indican que durante los meses de primavera y verano, las cuevas ubicadas en tierra presentan temperaturas significativamente más altas que las ubicadas en rocas. La temperatura corporal de los adultos aumentó en forma significativa cuando las cuevas ubicadas en tierra alcanzan las máximas temperaturas. El límite superior de normotermia se encuentra entre los 24 y 26

°C de temperatura ambiente. Por último, los adultos ubicados en los sitios de nidificación de tierra no varían su comportamiento para evadir el estrés térmico.

Por otra parte, las crías nacidas en tierra presentan un crecimiento más rápido que se traduce en una adquisición temprana de los mecanismos de termorregulación. Además, éstas presentan una tasa de mortalidad menor que las nacidas en el sector de nidificación de rocas.

A partir de los datos obtenidos se concluye que la temperatura ambiental de las cuevas afecta en forma diferencial a los adultos y a las crías. Los adultos que utilizan las cuevas ubicadas en tierra maximizan sus capacidades de disipación de calor pero aumentan su temperatura corporal. El desarrollo de las crías y su sobrevivencia se ven favorecidos por las altas temperaturas existentes en estos microambientes.

ABSTRACT

The differential use of thermal favorable microhabitats may lead to important savings in the daily and seasonal energetic budgets by reducing the thermoregulatory cost of the organism.

Different investigations have been conducted in birds, relating microhabitat utilization during the day and the energy savings that this activity implies. But very few studies analyze the importance of microhabitats when selecting nests, and the relevance that this may have on adults and chicks. In this work, we determine the mode that the thermal environment affects (adults and chicks) of Humboldt penguins (*Spheniscus humboldti*) nesting in different sites. Types of morpho-functional and behavioral responses to different thermal environments utilized while nesting were also evaluated. This work was carried out in Isla Pájaro Niño, Algarrobo, Central Chile. In this location *S. humboldti* presents basically two nesting environments: The first one is rocks (where penguins use natural caves or crevices to build their nests) and the second is dirt, where they burrows in which they build their nests. Results indicate that during spring and summer the temperature of burrows are significantly higher than those built in rocks. A significant increase in body temperature was found in adults nesting in burrows when those reach the maximum temperatures. The upper normothermic limit lays between 24 and 26 °C of ambient temperature. No behavioral changes were detected in nesting adults in dirt caves to avoid heat stress.

On the other hand, chicks in burrows showed a faster growth rate and an earlier acquisition of thermoregulatory mechanisms. Moreover, they had a lower mortality rate than those nesting in rocks.

From these data it was concluded that the cave's temperature affects adults and chicks in different ways. Adults nesting in burrows maximize their abilities for heat loss, but increase their body temperature. Survival and growth rate of chicks are favored by the high temperatures prevailing in these micro-environments.

INTRODUCCIÓN.

El ambiente en el cual se encuentra un organismo afecta frecuentemente las capacidades fisiológicas que éste pueda desarrollar (Porter & Gates, 1969; Huey, 1991). La interacción entre el organismo y el ambiente se puede entender como el intercambio de energía que se establece entre ellos, y que en última instancia, determina el éxito del individuo en dicho ambiente (Bakken, 1976; Weathers & Greene, 1998). Dentro de esta interacción, el organismo puede ser considerado como un sistema termodinámico abierto, al cual ingresa energía (ya sea alimento o energía calórica) la que se asigna a diferentes procesos básicos para su funcionamiento (Sibly & Calow, 1986; Riklefs 1990). En este sentido, el ambiente impone restricciones sobre el balance energético de un individuo, ya sea limitando la entrada de energía o afectando las fuentes de pérdida de calor del individuo (Porter & Gates, 1969; Schmidt-Nielsen, 1990). En consecuencia, el organismo debe desarrollar capacidades fisiológicas que le permitan enfrentar las restricciones ambientales.

En términos generales, la energía que es incorporada al organismo es asignada a una serie de procesos que debe realizar durante su vida. Estos se pueden resumir básicamente en tres: mantención, crecimiento y reproducción. La cantidad de energía que se asigne a cada uno de ellos determinará la adecuación que presente cada individuo (Figura 1). Además de la asignación de energía a los procesos que realiza, siempre

existirá una pérdida de energía en forma de calor (Porter & Gates, 1969; Schmidt-Nielsen, 1990; Huey, 1991). Los animales endotermos han desarrollado una serie de mecanismos para producir calor así como para evitar su pérdida (Schmidt-Nielsen, 1990). Se ha descrito que los organismos pueden presentar tres tipos de respuestas al ambiente para mantener la homeostasis térmica: respuestas fisiológicas, respuestas morfológicas y respuestas conductuales (Aspey & Lustick, 1986). Las respuestas o ajustes fisiológicos y morfológicos regulan la producción y mantención de calor al interior del organismo. En su conjunto se denominan ajustes morfo-funcionales, que están asociados a cambios en el metabolismo y en la aislación térmica del individuo (Sibly & Calow, 1986; Schmidt-Nielsen, 1990; Visser & Ricklefs, 1993). Por otra parte, las respuestas conductuales se asocian a cambios en los patrones de comportamiento para evitar el estrés térmico (Aspey & Lustick, 1980). La capacidad que presenten los organismos para modular este tipo de respuestas determina el éxito que puedan tener en dicho ambiente. Dentro de éstas se pueden destacar los fenómenos de agrupamiento descrito para micromamíferos (Bozinovic et al, 1988; Canals et al, 1989). Bozinovic et al (1988) demuestran una disminución significativa en el gasto energético de los individuos cuando se encuentran formando grupos. Otro tipo de ajuste conductual, descrito en aves, es la utilización de microambientes térmicamente beneficiosos a lo largo del día, de manera que los individuos logran evitar las temperaturas máximas y mínimas diarias (Aspey & Lustick, 1980; Wolf et al, 1996; Wolf & Walsemberg, 1996).

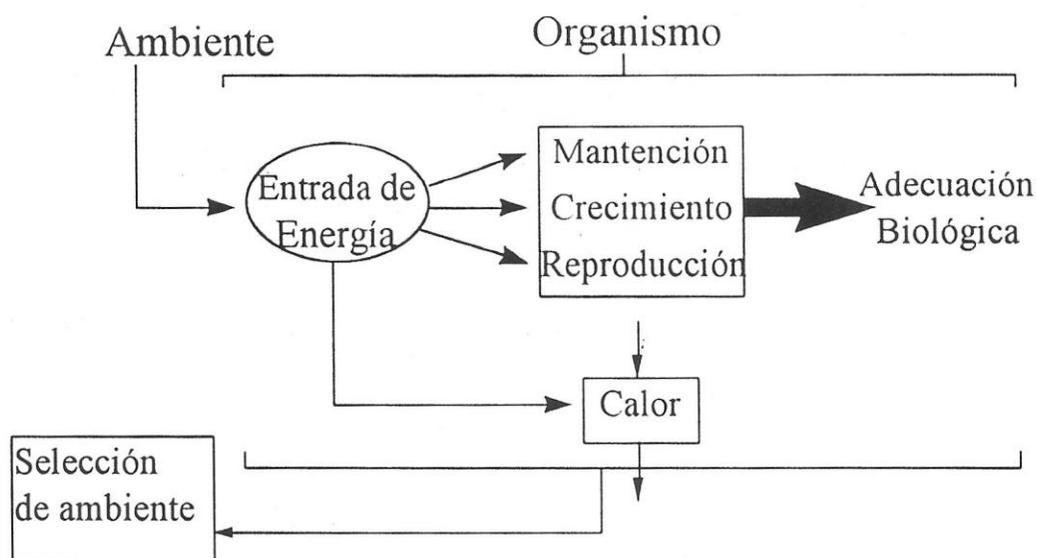


Figura 1. Principio de asignación de recursos. La energía de entrada es asignada a diferentes procesos que el organismo realiza durante su vida. La forma como se asigna la energía en cada uno de los procesos determina la adecuación biológica del individuo (Modificado de Sibly and Calow, (1986) y de Huey (1991)).

En general, se ha descrito que las respuestas conductuales pueden ser rápidas, altamente variables y de bajo costo para el organismo. Mientras que las respuestas morfofuncionales son más lentas y de alto costo (cuando existe producción o degradación de materia). La utilización de respuestas conductuales puede significar un ahorro energético significativo frente a los otros tipos de respuestas (Aspey & Lustick, 1980). Wolf &

Walsemberg, (1996) encontraron que pequeñas aves paserinas ahorran hasta 60 % de la energía asignada al proceso de termorregulación utilizando respuestas de tipo conductuales. En particular, al utilizar microambientes protegidos durante el invierno, disminuyen la pérdida de calor por efecto de la convección del viento. Sin embargo, las respuestas conductuales pueden limitar al organismo ya que éste asigna tiempo al proceso de termorregulación que podría utilizar en otras actividades como de forrajeo (Caviedes-Vidal et al, 1987). De esta forma, las respuestas de tipo conductual no siempre pueden ser de bajo costo, y pueden llevar a establecer compromisos entre el ahorro energético y la movilidad del organismo (Caviedes-Vidal et al, 1987; Stearns, 1992).

En aves, uno de los procesos de mayor demanda energética es el de reproducción. Por lo tanto, minimizar los costos de mantención (termorregulación) y crecimiento pueden ser determinantes en el éxito reproductivo de los individuos (figura 1). Debido a esto, es muy importante que la elección del microambiente donde se construya el nido minimice las fuentes de estrés térmico (Calder, 1972; Stahel et al, 1987; With & Webb, 1993). Un microambiente favorable determinará que las respuestas, ya sean morfofuncionales y/o conductuales se vean optimizadas (Aspey & Lustick, 1980).

***Spheniscus humboldti* como modelo de estudio:**

El Pingüino de Humboldt (*Spheniscus humboldti*) es una especie del orden Sphenisciformes, familia Spheniscidae (Del Hoyo, 1992, Araya, 1986). Nidifica desde Punta Aguja (5°47'S) Perú, hasta Pupuya (34°00'S) en Chile. Sin embargo, se ha descubierto una colonia 900 km. al sur de Pupuya, ubicada en el islote de Puñihuil (41°55'S), Chiloé (Vilina, 1993; Simeone, 1996).

Se ha descrito que la reproducción *S. humboldti* presenta dos eventos durante el año. El primero, comienza a mediados de Abril, mientras que el segundo comienza en Septiembre. El tamaño de la nidada es de uno a dos huevos, los cuales son cuidados en forma alternada por ambos adultos de cada pareja, lo mismo ocurre con la alimentación de las crías luego de la eclosión (Vilina, 1993).

Durante el periodo reproductivo, *S. humboldti* nidifica dentro de cuevas, las cuales pueden ser divididas en cuatro tipos, según el tipo de substrato en el que se encuentran (Vilina, 1993):

- 1.- Tipo Cactus: en donde las parejas construyen nidos bajo los cactus que se encuentran dentro de las colonias de nidificación.
- 2.- Tipo Arbusto: son nidos construidos bajo el dosel arbustivo.
- 3.- Tipo Rocas: son nidos construidos bajo las rocas aprovechando grietas o sobreposiciones de una o más rocas.
- 4.- Tipo Tierra: son nidos excavados en la tierra por la pareja de pingüinos. Están descubiertos de vegetación y de rocas.

Hasta ahora no se ha planteado ningún modelo que explique cuales son los patrones de ocupación de los diferentes substratos de nidificación y cuales son las variables que podrían estar afectando la elección de estos microambientes.

Objetivo General.

El objetivo de este trabajo es determinar la relación entre las restricciones térmicas que imponen los distintos sitios de nidificación y cuales son las estrategias que utilizan las aves para minimizar estas fuentes de estrés. A partir de esto, se pretende definir los compromisos que se producen entre los adultos y las crías en los diferentes sitios de nidificación (Stearns, 1992).

Objetivos específicos.

- a) Evaluar si la utilización de distintos sitios de nidificación responde a un patrón asociado a la regulación de la temperatura corporal y el estrés térmico, y evaluar si esta conducta se relaciona con la elección de microclimas favorables para la supervivencia de los adultos.
- b) Evaluar si el microambiente seleccionado por los padres tiene consecuencias importantes sobre el crecimiento y supervivencia de los polluelos.

Hipótesis de Trabajo y predicciones:

- 1.- Dado que existen costos y beneficios asociados a cada uno de los sitios de nidificación tanto para los adultos, como para las crías, los adultos de *S. humboldti* debería presentar preferencias por los sitios en donde la adecuación biológica sea mayor.

- 2.- Dado que las cuevas ubicadas en el sector de tierra presentan temperaturas más altas, éste sería un ambiente más favorable para la sobrevivencia de las crías, y por lo tanto, debiera ser el sector de nidificación preferencial de las parejas de *S. humboldti*.

- 3.- Dado que las altas temperaturas pueden afectar los ajustes de termorregulación y conducta en los adultos, los adultos presentes en estos ambientes presentarán respuestas conductuales que les permitan una rápida disipación del calor.

Área de Estudio.

El estudio se realizó en el islote Pájaro Niño, ubicada en el balneario de Algarrobo (33°70' S), V región, Chile central. En éste reside una colonia de *S. humboldti*, con una población aproximada de 1500 individuos. Dentro de la isla, la colonia se encuentra ocupando diversos substratos de nidificación que pueden ser clasificados en cuatro sectores. El primero se localiza aproximadamente a 5 metros de distancia de la línea costera. Se caracteriza por ser un sector rocoso en donde los nidos se localizan bajo las rocas, en grietas o cuevas naturales. El segundo sector se localiza inmediatamente después del sector rocoso (aproximadamente a 5 metros de distancia). Se caracteriza por

ser de tierra descubierta de vegetación, en donde las aves deben cavar sus propias cuevas, dentro de las cuales construyen los nidos. El tercer lugar de nidificación corresponde a los sectores altos del islote. Se caracteriza por tener cuevas naturales de formación eólica de rocas en las que construyen sus nidos. Generalmente se ubican en zonas con fuertes pendientes. El último sector se ubica en la parte más alta de la isla y presenta características similares al segundo sector. Es un sector de tierra con poca pendiente, donde los nidos se construyen en cuevas cavadas por las propias aves.

En este estudio se trabajará con los dos primeros sitios de nidificación, ya que los siguientes son de difícil acceso para realizar el estudio.

En la figura 2 se muestra un mapa esquemático del Islote y en el cual se han marcado los distintos sitios de nidificación que contempló el estudio.

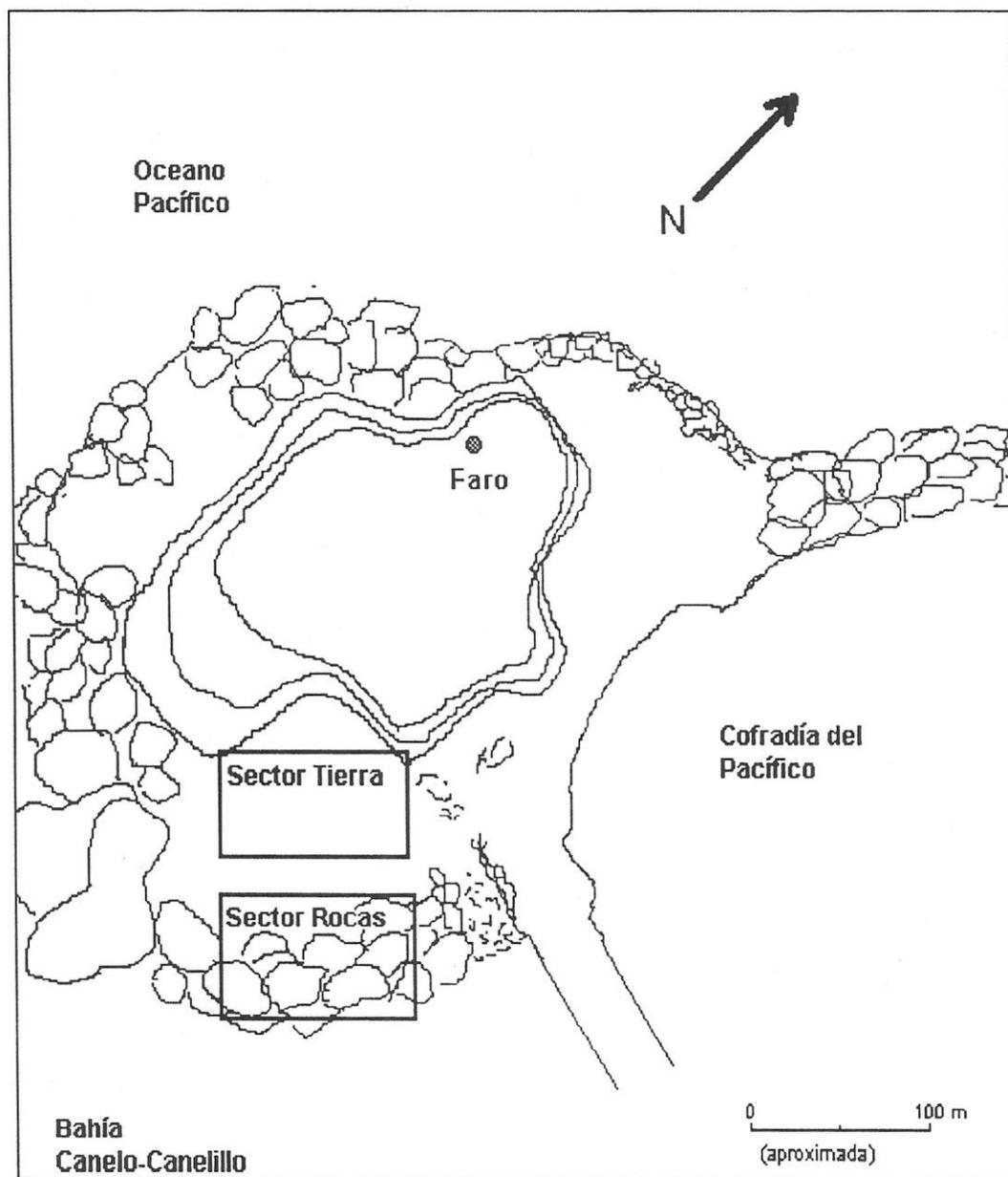


Figura 2. Mapa esquemático del Islote Pájaro Niño, Algarrobo, Chile central. En este mapa se presenta la ubicación de los dos sitios de nidificación estudiados en este trabajo.

MATERIALES Y MÉTODOS.

Caracterización térmica de los sitios de nidificación.

Se procedió a evaluar la temperatura de 10 nidos en cada sector de nidificación (Rocas y Tierra). La temperatura ambiental dentro y fuera de la cueva se midió utilizando termocuplas de cobre-constantan ($\pm 0,1^{\circ}\text{C}$). Cada medición se efectuó a 5 cm. sobre la superficie y se realizó 4 veces al día; una en la mañana (8:00 h.), a medio día (13:00 h.), en la tarde (19:00 h.) y durante la noche (0:00 h.).

Estas mediciones se realizaron una vez al mes durante los doce meses del año con el fin de caracterizar las oscilaciones estacionales.

Efecto de la temperatura sobre los adultos.

Pérdida de calor:

Para evaluar el efecto de la temperatura ambiental de las cuevas sobre los adultos, se procedió a medir una vez al mes la temperatura superficial de cada adulto presente en las cuevas de ambos sitios de nidificación. Una forma de evaluar la pérdida de calor (Q) es

determinar la diferencia térmica entre la superficie del cuerpo (T_s) y la temperatura ambiental de las cuevas (T_{ca}), (Bakken, 1976):

$$Q = k(T_s - T_{ca})$$

donde k es una constante de proporcionalidad. Así, a medida que disminuye este diferencial, la pérdida de calor del cuerpo es menor, independiente de la temperatura ambiental.

Para medir la temperatura superficial, se utilizó un radiómetro IR que opera a una distancia de 30 a 50 cm. del objetivo.

Estas mediciones se realizaron en forma simultánea con las mediciones de temperatura ambiental (T_a) y ambiental de las cuevas.

Temperatura corporal de los adultos.

Por otra parte, se evaluó la temperatura corporal de los adultos presentes en los nidos. Para ello, se utilizó una termocupla de Cu-constantant ($\pm 0,1$ °C) con la cual se registró la temperatura rectal de las aves. Estas mediciones se realizaron en conjunto con las mediciones de T_a , T_{ca} y T_s , dos veces al día: a las 13:00 h. y a las 0:00 h.

Efecto de la temperatura sobre las crías.

Se procedió a evaluar la evolución temporal de capacidad de termorregulación de las crías en los diferentes sitios de nidificación. Para ello, se evaluó la temperatura corporal de las crías cada tres días desde la eclosión hasta los 16 días de edad (edad aproximada donde las crías alcanzan el control de la endotermia; Ricklefs, 1982; Soto-Gamboa & Nespolo, 1997). La temperatura corporal se midió con el mismo sistema ya descrito para los adultos.

Paralelamente, se evaluó la tasa de crecimiento de las crías, para lo cual, se midió el peso corporal cada tres días. Para ello, se utilizó una balanza digital Digi-sense de 500 g ($\pm 0,5$ g) y sobre los 500 g se utilizó un dinamómetro de 3000 g (± 50 g).

Estimación de patrones conductuales

Para determinar el patrón de utilización de nidos, se realizó todos los meses un censo de nidos ocupados dentro del sitio de muestreo. En el censo se incluyó el número de adultos, de huevos, así como de crías presentes en cada nido.

Debido a la falta de información acerca de las características conductuales de *S. humboldti*, fue necesario realizar observaciones continuas en la colonia (Martin & Bateson, 1993). Es así, como se realizaron observaciones directas de 12 horas continuas (8:00 a 20:00 h.), evaluándose patrones de comportamiento individual y grupales en cada sitio de nidificación.

Análisis estadístico.

Para todos los análisis realizados se utilizó estadística paramétrica. En el caso de las comparaciones de las Ta y Tca se utilizó un análisis de varianza de dos vías (ANOVA) para medidas repetidas (Sokal & Rohlf, 1995; Zar,1996). En estos casos los factores analizados fueron el tiempo (meses) y los dos sectores de nidificación. En el caso de la temperatura corporal, se aplica el mismo diseño, pero esta vez, se utilizan los factores de meses y horas para cada sector de nidificación en forma independiente.

RESULTADOS.

Antecedentes generales de la colonia.

Durante el período comprendido entre los meses de Marzo de 1997 y Febrero de 1998, la colonia presentó dos eventos reproductivos. La ocupación de cuevas durante el primer evento reproductivo se inició el 30 de Marzo, y la aparición de los primeros huevos el 26 de Abril.

Debido a las precipitaciones que hubo durante el mes de Mayo, se produjo un abandono gradual de los nidos. En el sector de tierra, las precipitaciones ocasionaron derrumbes y anegamientos de las cuevas, con lo que muchos de los nidos resultaron completamente destruidos. El sector de nidificación de rocas resultó menos dañado, sin embargo, las aves también abandonaron sus nidos. Debido a esto, el evento reproductivo no fue exitoso, sin que se observara eclosión de huevos (Tabla I).

El segundo evento reproductivo se inició en Septiembre extendiéndose hasta finales de Febrero. En el sector de nidificación de tierra, las aves volvieron a cavar cuevas en donde construyeron sus nidos. En esta oportunidad se produjo un desfase entre los sitios de nidificación en la eclosión y desarrollo de las crías. El sector de nidificación de rocas presenta las primeras eclosiones a finales de Noviembre,

Tabla I. Resumen del período reproductivo de otoño. Se presenta la ocupación y éxito reproductivo de los nidos en ambos sitios de nidificación

Sector de nidificación	Nº cuevas total de ocupadas	Nº cuevas total de ocupadas simultáneamente	Nº cuevas con huevos	Nº de huevos	Nº crías
Roca	22	17	17	32	0
Tierra	30	27	20	39	0

mientras que el sector de nidificación de tierra a mediados de Enero. Durante este período reproductivo hubo nacimiento de crías en ambos sitios de nidificación (Tabla II).

Tabla II. Resumen del período reproductivo de primavera. Se presenta la ocupación y éxito reproductivo de los nidos en ambos sitios de nidificación.

Sector de nidificación	Nº cuevas total de ocupadas	Nº cuevas total de ocupadas simultáneamente	Nº cuevas con huevos	Nº de huevos	Nº crías
Roca	18	12	10	18	8
Tierra	15	9	10	20	8

Caracterización térmica de los sitios de nidificación.

Temperatura ambiental :

Los sitios de nidificación estudiados presentan patrones similares de oscilaciones diarias de temperatura ambiente (T_a). Las temperaturas máximas registradas siempre corresponden a las registradas a las 13:00 h., mientras que las temperaturas mínimas fueron registradas a las 0:00 h. Las temperaturas registradas en las mediciones de las 8:00 y a las 19:00 h. Se encuentran entre las mediciones antes descritas, con algunas diferencias entre los diferentes meses del año (figura 3). Durante los meses de primavera y verano, la tendencia es que las temperaturas máximas sean mayores en el sector de nidificación en tierra que en roca. Este patrón es más claro cuando se compara como cambian las temperatura máximas estacionalmente (Figura 4a). Cuando se analiza la variación de la temperatura ambiental durante el día (13:00 hrs.) se encuentra que existen diferencias significativas tanto en los diferentes meses estudiados como en los diferentes sitios de nidificación (ANOVA, $F_{(8,72)} = 207,02$ $p < 0,1 \cdot 10^{-6}$ para meses; $F_{(1,9)} = 70,20$ $p < 0,001$ para sector de nidificación). Al realizar una prueba *a posteriori* de Tukey, se encontraron diferencias térmicas significativas entre los sitios de nidificación durante los meses de Septiembre a Febrero, siendo más altas las temperaturas registradas en el sitio de nidificación de tierra. Las temperaturas registradas en los meses de Marzo a Mayo no presentan diferencias significativas entre ambos sitios de nidificación. Cabe

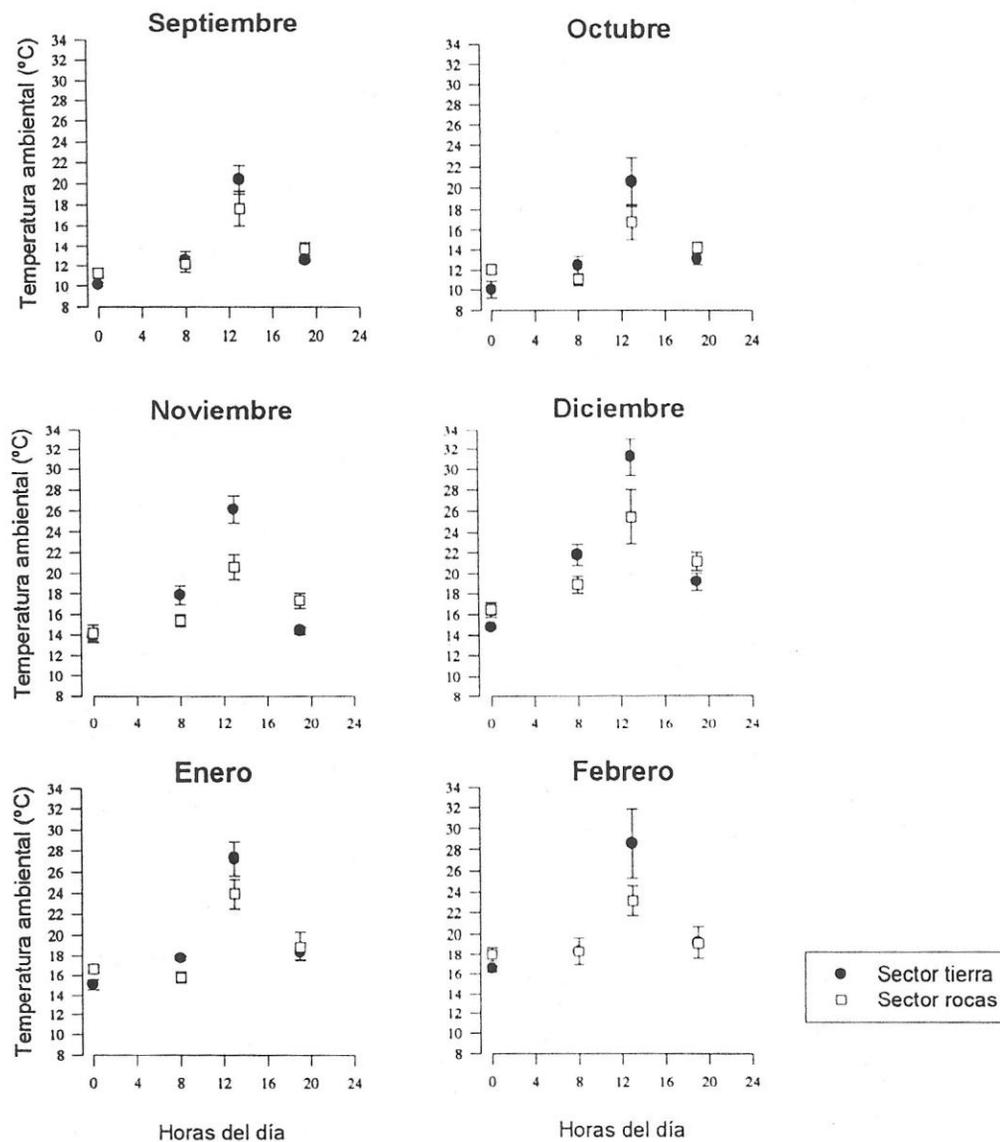


Figura 3. Patrón de oscilación diaria de la temperatura ambiental en los dos sectores del estudio. Se presentan solo los meses de primavera y verano, ya que en este período la reproducción fue exitosa. Durante el resto del año, se mantiene el mismo patrón.

hacer notar que entre los meses de Junio y Agosto no existen registros de temperatura en el sitio de nidificación de tierra ya que la lluvia destruyó todas las cuevas existentes en dicho lugar.

Por otra parte, en la figura 4b se presentan los valores de temperatura ambiental registrados durante la medición de las 0:00 h. Se puede observar que sigue el mismo patrón general que las temperaturas registradas durante el día. Durante los meses de primavera y verano las temperaturas son más altas que durante el invierno. Al realizar un ANOVA de medidas repetidas, se encuentra que existen diferencias significativas tanto en los meses como en los diferentes sitios de nidificación (ANOVA, $F_{(8,72)} = 205,07$ $p < 1 \cdot 10^{-6}$ para meses; $F_{(1,9)} = 67,06$ $p = 2 \cdot 10^{-4}$ para sector de nidificación). Al realizar una prueba *a posteriori* de Tukey se observa que existen diferencias significativas entre ambos sitios de nidificación en todos los meses analizados excepto en Marzo y en Noviembre. En general, la tendencia de cambio de la temperatura ambiental es menor en los sitios de nidificación de tierra excepto, durante el mes de Abril en donde se invierte el patrón.

Resulta interesante observar que durante el día las temperaturas son más altas en el sector de nidificación de tierra, mientras que durante la noche es en el sector de rocas. Así, comparando el gradiente de temperatura diario, se encuentra que existen diferencias significativas tanto entre los meses como entre los sitios de nidificación (ANOVA, $F_{(8,72)} = 93,60$ $p < 1 \cdot 10^{-6}$ para meses; $F_{(1,9)} = 87,77$ $p = 1 \cdot 10^{-5}$ para sector de nidificación). El gradiente de temperatura diario es significativamente mayor en el sector de nidificación de tierra durante los meses de Septiembre hasta Febrero (figura 5a).

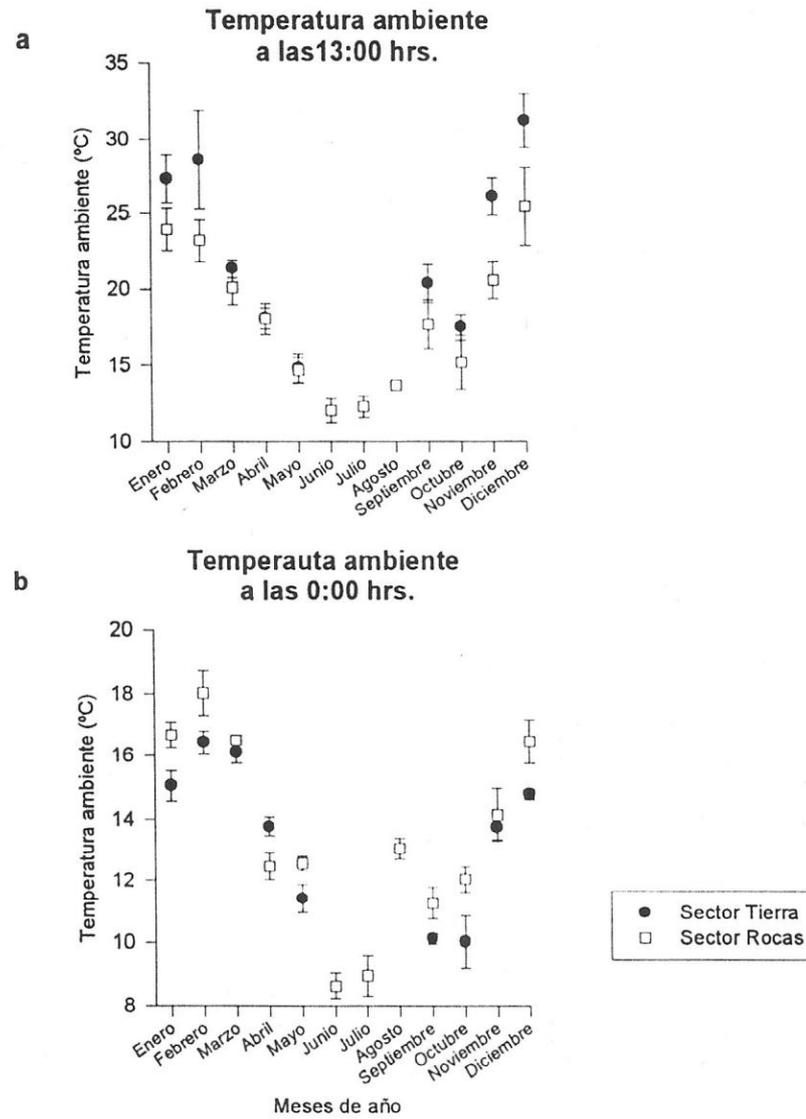


Figura 4. Patrón de oscilación estacional de la temperatura ambiental. Se presentan los valores obtenidos a las 13:00 h. (a) y a las 0 :00 h. (b).

Temperatura ambiental de las cuevas:

La temperatura ambiental de las cuevas (T_{ca}) presenta el mismo patrón de oscilación diario que el registrado en la temperatura ambiental. Las temperaturas máximas siempre se registran durante la medición de las 13:00 h. mientras que las mínimas se registran a las 0:00 h. (Figura 6).

Al analizar las temperaturas máximas dentro de las cuevas durante el año se observa que desde Septiembre hasta Marzo, las cuevas ubicadas en el sector de nidificación de tierra tienen temperaturas significativamente más altas (ANOVA, $F_{(8,72)} = 250,61$ $p < 1 \cdot 10^{-6}$ para mes; $F_{(1,9)} = 90,97$ $p < 1 \cdot 10^{-6}$ para sector; Figura 7a). Por el contrario, al comparar las temperaturas mínimas, se observa que existen diferencias significativas durante el año entre ambos sectores de nidificación (ANOVA, $F_{(8,72)} = 322,90$ $p < 1 \cdot 10^{-7}$ para mes; $F_{(1,9)} = 7,78$ $p = 0,021$ para sector de nidificación). Al realizar una prueba de Tukey, se encuentra que el único mes que presenta diferencias significativas entre los sitios de nidificación corresponde a Abril siendo mas cálidas las cuevas ubicadas en el sector de tierra (figura 6b).

Al comparar los gradientes de temperatura ambiental de las cuevas, se encuentra que las cuevas presentes en el sector de nidificación de tierra presentan mayores oscilaciones diarias que las que se ubican en el sector de roca (ANOVA $F_{(8,72)} = 61,67$ $p < 1 \cdot 10^{-6}$ para mes; $F_{(1,9)} = 72,97$ $p = 1,2 \cdot 10^{-5}$ para sectores de nidificación). Al realizar una prueba *a posteriori* de Tukey se encuentra que los meses de Octubre a Febrero, el gradiente es significativamente mayor en el sector de nidificación de tierra, mientras que

en el mes de Abril se invierte esta situación (Figura 5b). Los meses de Mayo y Septiembre no presentan diferencias significativas.

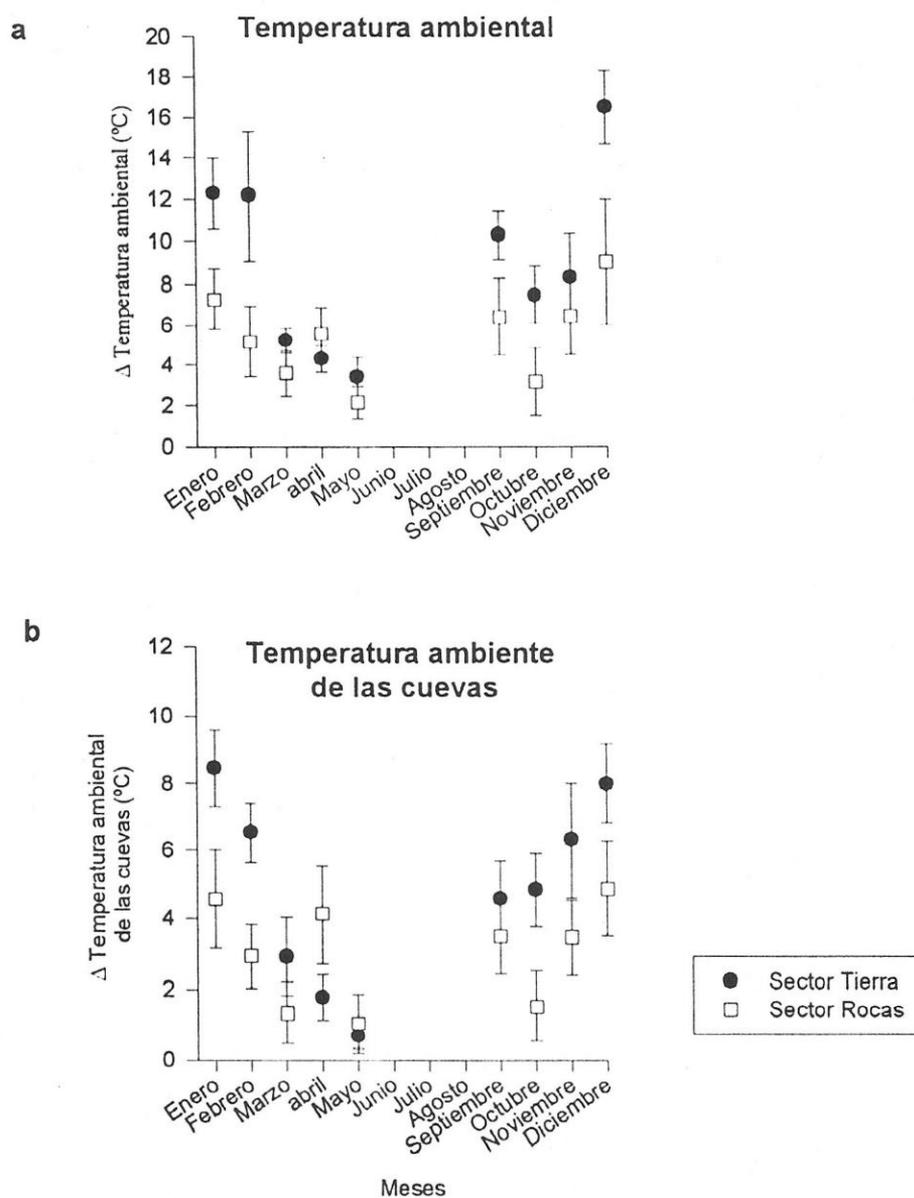


Figura 5. Variación entre la máxima y la mínima diaria (Δ) de la temperatura ambiental (a) y de temperatura ambiental de las cuevas (b) durante los distintos meses del año.

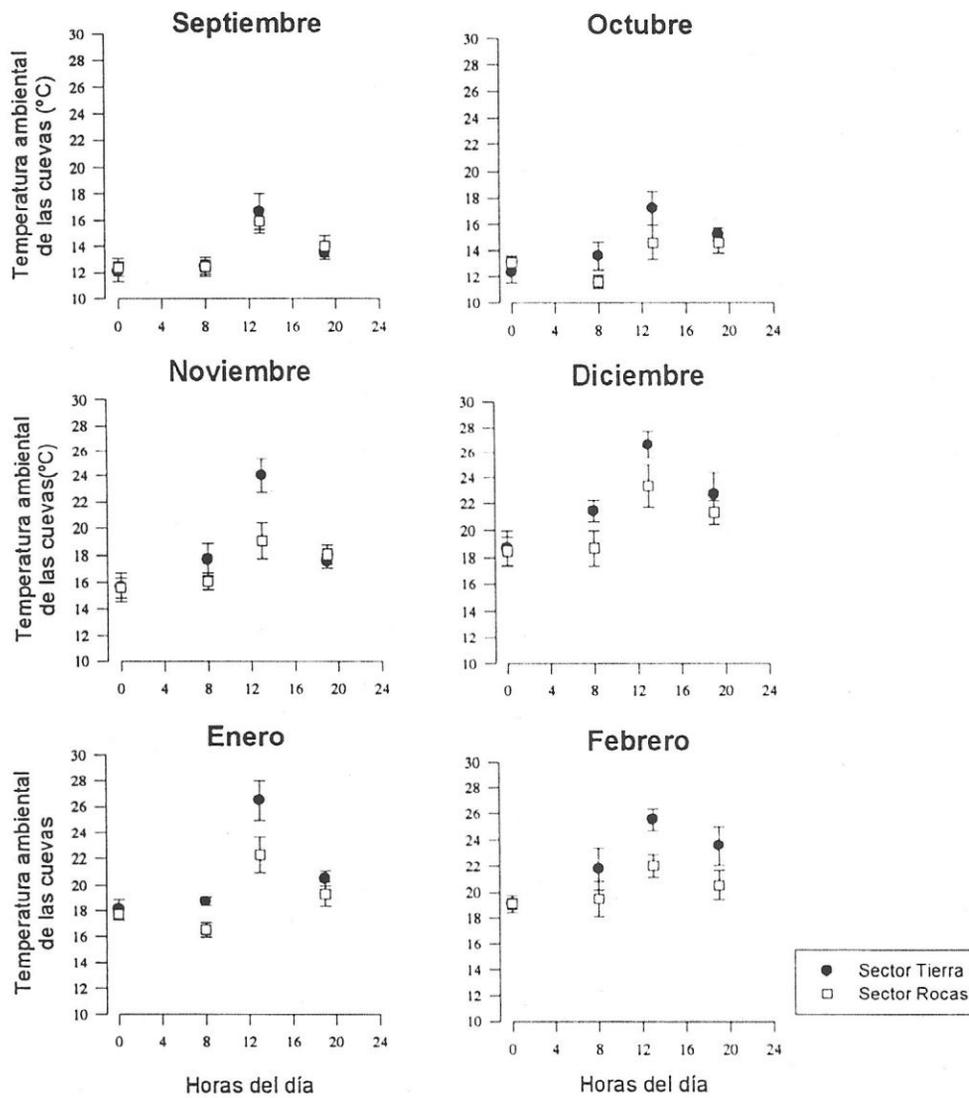


Figura 6. Patrón de oscilación diaria de la temperatura ambiental de las cuevas en ambos sitios de nidificación. Se presentan los valores obtenidos para el periodo reproductivo de primavera.

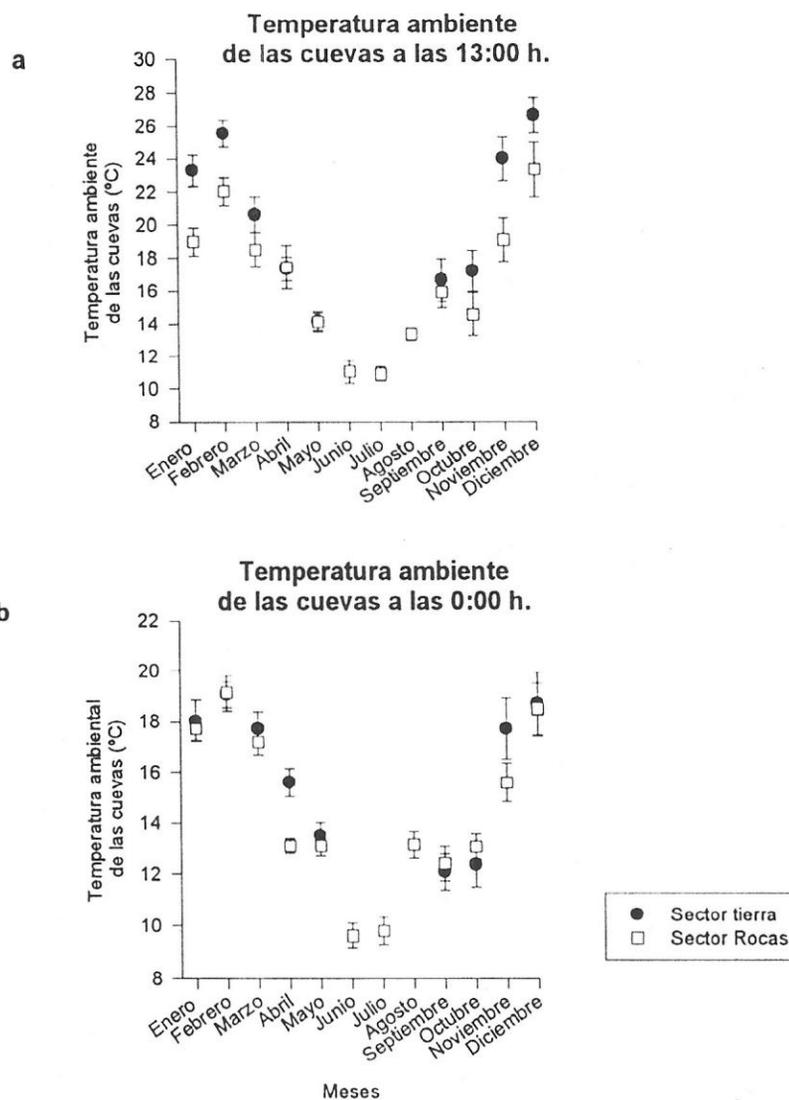


Figura 7. Se presentan los valores de temperatura ambiental de las cuevas a las 13:00 h. (a) y a las 0:00 h. (b).

Efecto de la temperatura sobre los adultos.

Pérdida de calor:

Las aves presentes en los sitios de nidificación muestran una disminución del gradiente térmico entre su superficie y el ambiente ($T_s - T_{ca}$) a medida que aumenta la temperatura ambiental dentro de las cuevas. Esta disminución es lineal, presentando la misma tasa de pérdida en ambos sitios de nidificación y entre cada uno de los meses estudiados (prueba de homogeneidad de pendientes, $F_{(5)} = 0,540$ $p=0,746$; tabla III). En el caso del sitio de nidificación de roca, las rectas no presentan diferencias en su pendiente, pero, si en el intercepto (figura 8). En el caso del sector de nidificación de tierra se observa el mismo patrón (ANCOVA, $F_{(5,128)}=8,053$ $p=1 \cdot 10^{-6}$; figura 9). Al realizar una prueba *a posteriori* de Tukey se observa que no existe un patrón claro en la diferencia entre los interceptos (tabla III).

Tabla III. Resumen del análisis de ANCOVA y teste de homogeneidad de pendientes para la tasa de pérdida de calor durante los meses de primavera y verano en ambos sitios de nidificación.

Sector	Mes	Pendiente	Intercepto (°C)	r	F	gl	p
Roca	Noviembre	-0,59	14,46	0,543	12,11	(1,29)	0,001
Roca	Diciembre	-0,46	13,99	0,759	10,86	(1,8)	0,01
Tierra	Noviembre	-0,54	14,58	0,858	30,75	(1,11)	$2 \cdot 10^{-5}$
Tierra	Diciembre	-0,42	12,40	0,829	50,66	(1,23)	$<1 \cdot 10^{-6}$
Tierra	Enero	-0,49	15,06	0,663	34,52	(1,44)	$1 \cdot 10^{-6}$
Tierra	Febrero	-0,31	9,43	0,872	25,27	(1,8)	0,001

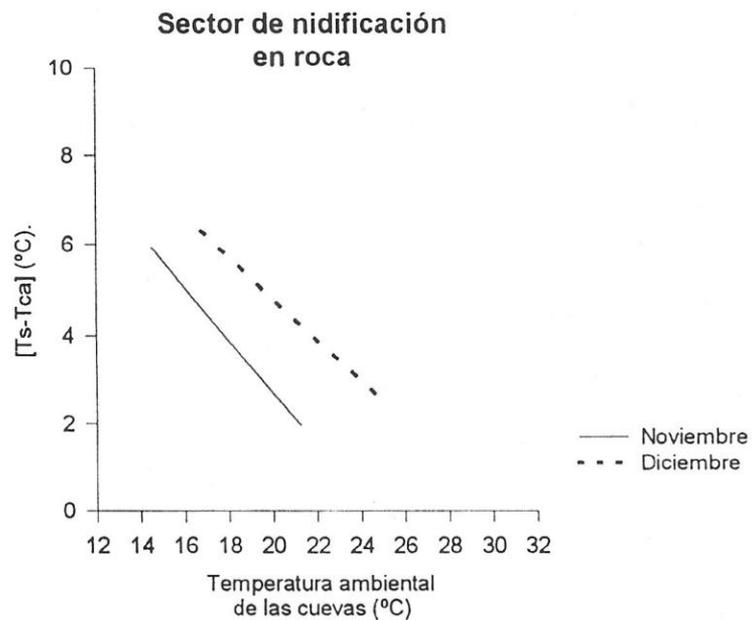


Figura 8. Tasa de pérdida de calor de las aves presentes en el sector de nidificación de rocas en función de la temperatura ambiental de las cuevas. Se presentan los valores obtenidos en los meses de Noviembre y Diciembre.

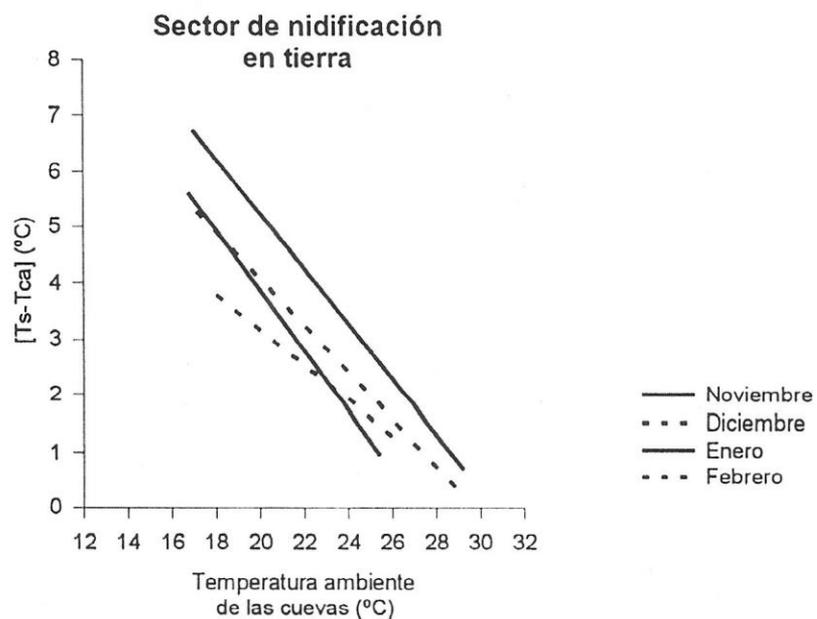


Figura 9. Tasa de pérdida de calor de las aves presentes en el sector de nidificación de tierra en función de la temperatura ambiental de las cuevas. Se presentan los datos obtenidos para los meses de Noviembre a Febrero.

Temperatura corporal:

Durante el evento reproductivo de otoño no se midieron las temperaturas corporales de los adultos (T_{b_a}) debido a la corta duración del proceso. Pero durante el evento reproductivo de primavera se obtuvo datos para los meses de Noviembre a Febrero.

Al analizar los resultados separando cada uno de los sitios de nidificación, se observa que la temperatura corporal de las aves que nidifican en el sector de rocas no presentan diferencias significativas entre horas ni entre meses (ANOVA, $F_{(1,6)} = 3,819$ $p = 0,0984$ para el efecto del mes; $F_{(1,6)} = 3,295$ $p = 0,119$; Tabla V). El promedio de temperatura corporal para este sector es de $39,19 \pm 0,80$ °C ($\bar{X} \pm 1$ DE).

Tabla IV. Valores promedios de la T_{b_a} de los adultos presentes en los sitios de nidificación de roca. Se presentan los datos obtenidos durante el día y la noche. Además, se incluye el resultado del análisis MANOVA de medidas repetidas. Se presentan entre paréntesis el número de individuos medidos en cada caso.

	Noviembre		Diciembre		p
	13:00 h	0:00 h	13:00 h	0:00 h	
Temperatura corporal	$38,87 \pm 0,763$ (10)	$39,07 \pm 0,683$ (10)	$39,06 \pm 0,813$ (8)	$38,74 \pm 0,344$ (8)	n.s.

Por el contrario los adultos en el sector de nidificación de tierra presentan diferencias significativas en la temperatura corporal tanto entre los meses como en las diferentes horas del día (ANOVA medidas repetidas, $F_{(3,12)} = 8,95$ $p = 0,0021$ para el factor mes; $F_{(1,4)} = 45,291$ $p = 0,0025$ para el factor hora). Al realizar una prueba a

posteriori de Student Newman-Keul se encuentra que en el mes de Enero T_{b_a} de los adultos a las 13:00 h. es significativamente mayor que las T_{b_a} registradas durante el mes de Noviembre y de los meses de Diciembre, Enero y Febrero, registradas a las 0:00 hrs. (Figura 10). Por otra parte, las temperaturas de Diciembre y Febrero no difieren significativamente entre ellas, y tampoco difieren las registradas a las 13:00 h. con las registradas en Enero a la misma hora.

Para determinar el efecto de la temperatura ambiente de las cuevas sobre las capacidades termorregulatorias de los adultos, se analizó el cambio de T_{b_a} en función de la T_{c_a} . Para ello, se consideró la temperatura corporal de todos los adultos estudiados, independiente del sector de nidificación en que se hayan encontrado (Figura 11). Se observa claramente que la T_{b_a} es independiente de la T_{c_a} hasta un punto crítico entre los 23 y 26 °C de temperatura ambiente (Figura 11). Sobre este umbral, la temperatura corporal de los adultos aumenta en forma progresiva a medida que aumenta la temperatura ambiental de las cuevas. La temperatura corporal promedio por bajo de los 23 °C es de $38,82 \pm 0,48$ °C ($\bar{X} \pm 1$ DE), y el intercepto de 38,68 °C, valor que no varía significativamente al valor descrito para esta especie por Drent y Stonehouse (1971).

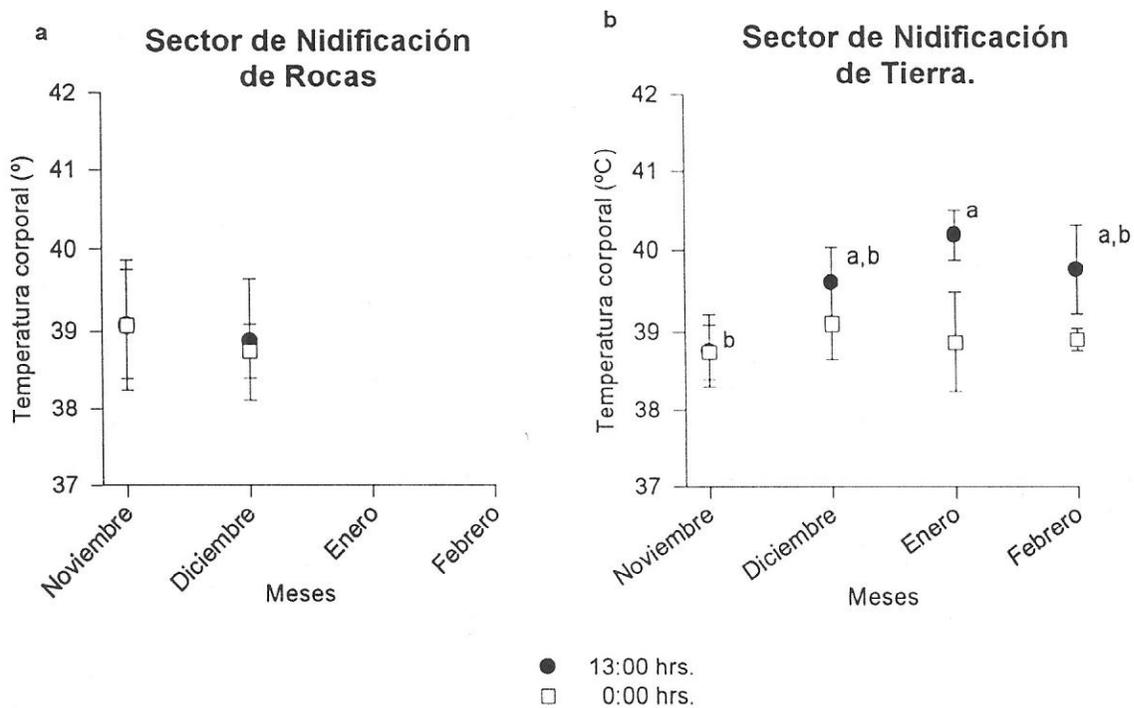


Figura 10. Temperatura corporal de los adultos dentro de las cuevas durante los meses de primavera y verano. En el gráfico a, se presentan los valores obtenidos en el sector de nidificación de rocas. En el gráfico b, se presentan los valores obtenidos en el sector de tierra. Se presentan los valores promedios \pm 1DE.

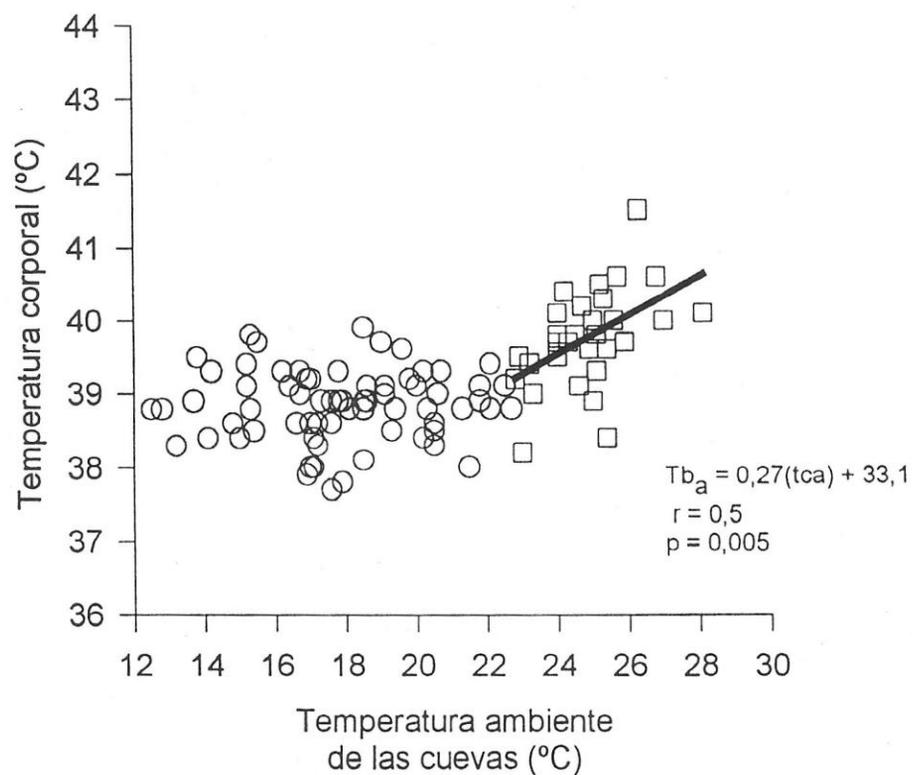


Figura 11. Temperatura corporal de los adultos en función de la temperatura ambiental de las cuevas. Se puede observar que sobre los 24 °C, la Tb_a aumenta en forma significativa con la Tca . Esto se representa por la ecuación de Tb_a en función de Tca que se presenta en el gráfico. Los puntos considerados en la regresión se presentan con cuadrados blancos.

Efecto de la temperatura sobre las crías.

Durante el evento reproductivo de Otoño, solo se registró la presencia de huevos, sin embargo ninguno de ellos eclosionó (Tabla I).

Por el contrario, durante el evento reproductivo de primavera, ambos sitios de nidificación presentaron eclosión de huevos y presencia de crías (Tabla II). En cada uno de los sitios de nidificación nacieron 8 crías.

En la figura 12a se presentan las curvas de crecimiento de las crías en ambos sectores de nidificación. Se puede observar que sobre los 8 días de edad, las crías nacidas en los nidos construidos en tierra presentan un crecimiento mayor (Figura 12a). A los 14 días de edad, éstas doblan el peso de las crías nacidas en rocas, $W = 305,0 \pm 51,6$ g y $W = 756,5 \pm 12,0$ g en las crías en tierra ($X \pm 1$ DE). Al transformar los datos a una escala semilogarítmica se encuentra que las curvas de crecimiento son diferentes entre cada uno de los sectores de ANCOVA, $F_{(1,32)} = 12,76$ $p = 0,001$; figura 12b). Esto indica que las crías nacidas en el sector de nidificación de tierra presentan una tasa de crecimiento mayor que la de las crías nacidas en cuevas ubicadas en roca.

Si se considera que las crías son capaces de termorregular a los 38 °C aproximadamente, se encontró que las crías nacidas en ambos sitios de nidificación comienzan a termorregular cuando sobrepasan los 300 g (Figura 13a). Al realizar una transformación semilogarítmica no se encuentran diferencias significativas entre las curvas (ANCOVA, $F_{(1,33)} = 0,02$ $p = 0,88$; figura 13b). Si bien la capacidad de termorregulación se alcanza al mismo tamaño corporal, la edad a la que las crías alcanzan

el peso umbral es diferente (Figura 12). Por lo tanto, si se compara la temperatura corporal en función de la edad, se observa que la capacidad de termorregulación de las crías nacidas en los diferentes sitios de nidificación se alcanza a diferentes edades (Figura 14a). Al realizar un ANCOVA a los valores transformados en escala semilogarítmica, se observa que el intercepto de las crías nacidas en tierra es significativamente más alto (ANCOVA, $F_{(1,32)} = 4,98$ $p = 0,033$; figura 14b). En el caso de las crías nacidas en el sector de nidificación de rocas se alcanza aproximadamente entre los 8 y 12 días, mientras que en el sector de tierra a los 5 días (figura 14a).

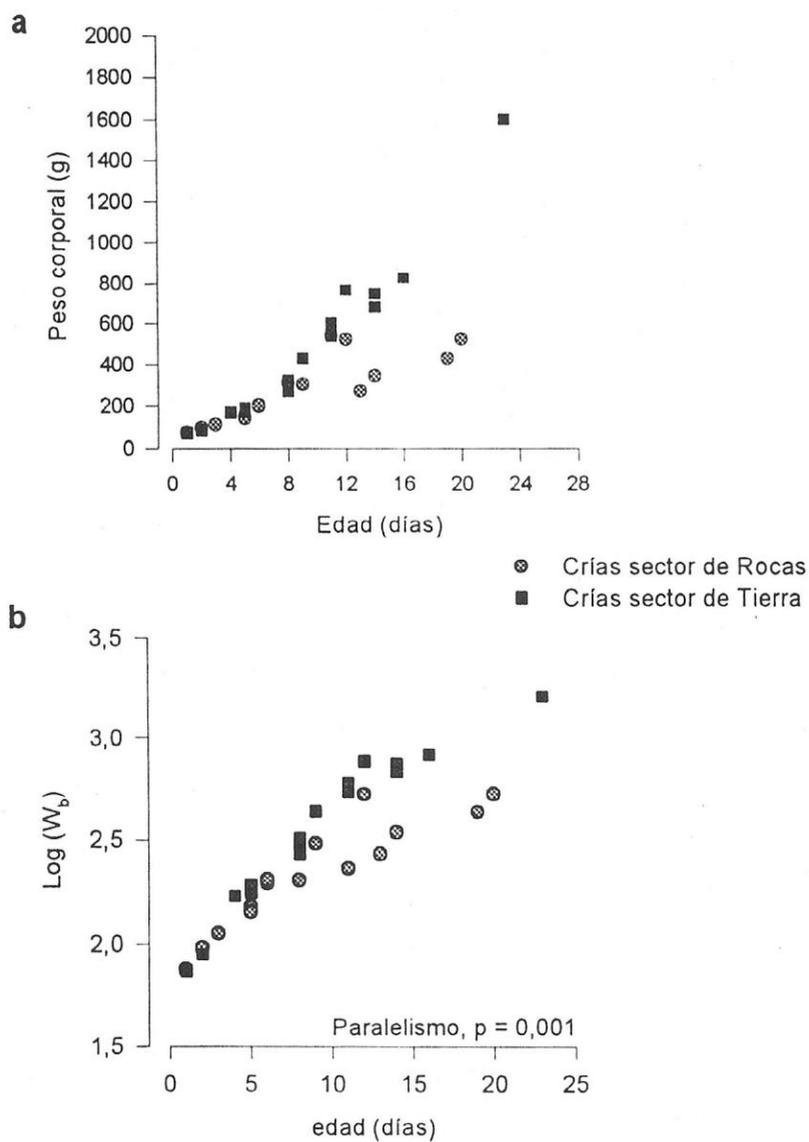


Figura 12. Tasa de crecimiento de las crías en ambos sitios de nidificación. En el gráfico a se presentan las curvas de crecimiento, mientras que en el gráfico b, se presentan los valores transformados en escala semilogarítmica. Además, se incluye la probabilidad de la prueba de pendientes.

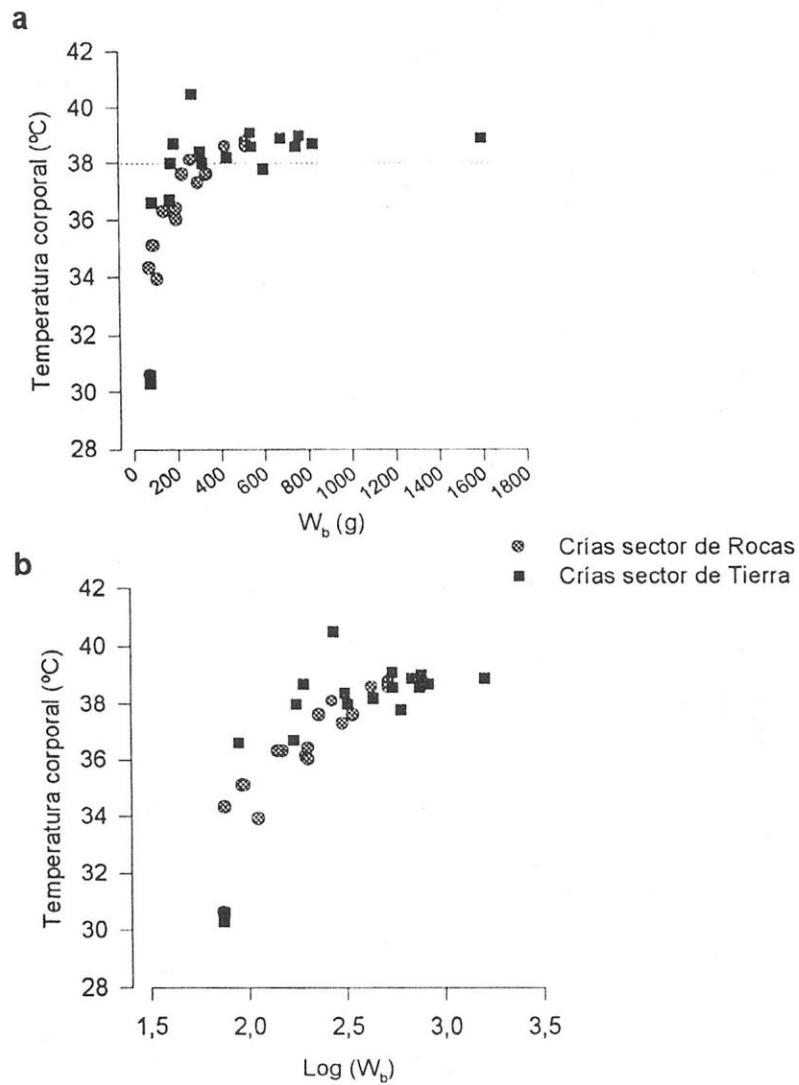


Figura 13. Adquisición de la regulación de la temperatura corporal de las crías en función del peso corporal en ambos sitios de nidificación. En el gráfico a se presentan las curvas de adquisición de termorregulación en función de la masa corporal. En el gráfico b se presentan los resultados en escala semilogarítmica.

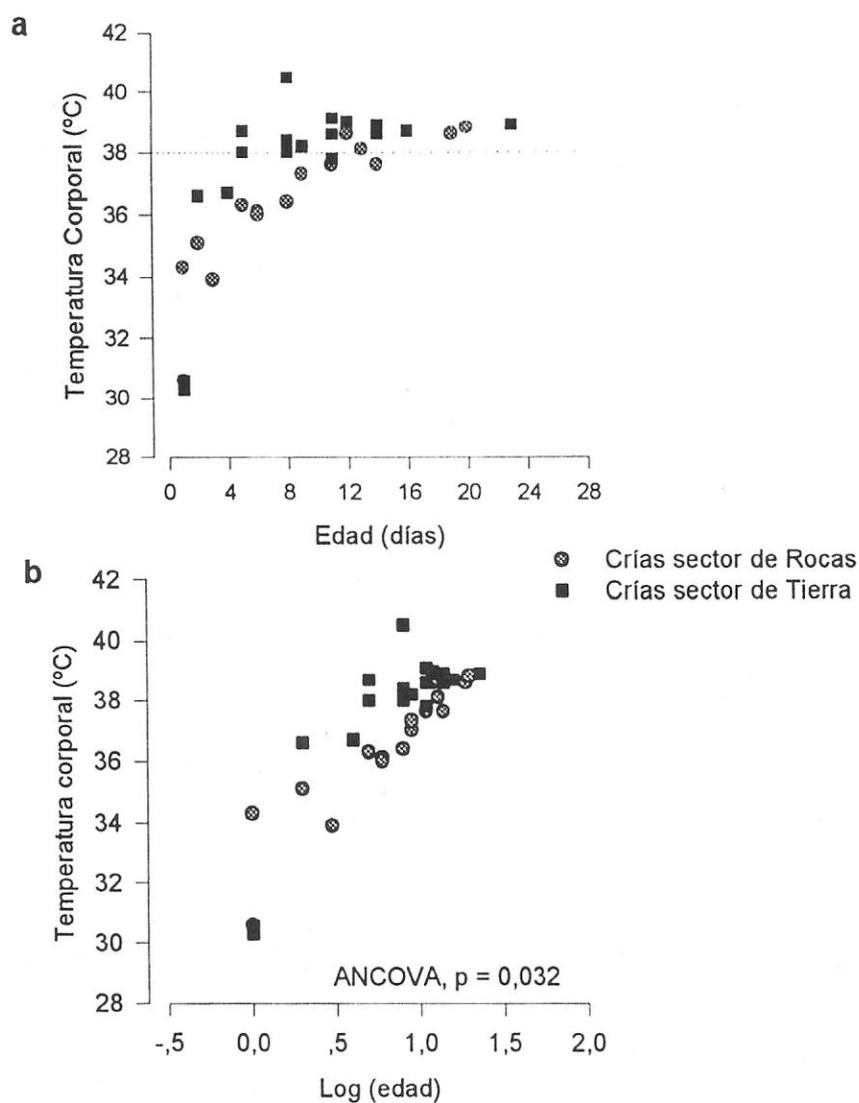


Figura 14. Adquisición de la regulación de la temperatura corporal de las crías en función de la edad para ambos sitios de nidificación. En el gráfico a se presentan las curvas de adquisición de la termorregulación en función de la edad. En el gráfico b, se presentan los valores transformados en escala semilogarítmica.

Además, se presentan el resultado del ANCOVA entre cada una de las curvas.

Por último, hay que señalar que la mortalidad de crías fue diferente entre cada sector de nidificación. En el sector de nidificación de rocas la sobrevivencia por sobre los

20 días de edad fue de 12,5 %, mientras que en el sector de tierra fue de 75 %. Hay que hacer notar, que el mayor porcentaje de crías muertas se concentra durante los primeros 5 días de edad, llegando a un 62,5 % de mortalidad en las crías nacidas en el sector de nidificación de rocas y de un 12,5 % en el sector de tierra (Tabla V).

Tabla V. Tasa de mortalidad de las crías. Se presentan los porcentajes de mortalidad en función de la edad de las crías. Los valores entre paréntesis corresponden al número de individuos muertos.

Sector de nidificación	% Mortalidad					Total
	5 días	10 días	15 días	20 días	después de los 20 días	
Rocas	62,5 (5)	0	0	0	25 (2)	87,5 (7/8)
Tierra	12,5 (1)	0	0	0	12,5 (1)*	25 (2/8)

* Muerte por derrumbe de cuevas.

Estimación de patrones conductuales.

Tasa de ocupación:

Durante el período reproductivo de otoño, las aves presentaron una marcada preferencia por la utilización de cuevas ubicadas en el sector de tierra (figura 15a). Sin embargo, la disponibilidad de cuevas en el área de muestreo es mayor en el sector de rocas, por lo que

al comparar la ocupación de cuevas ponderando por la disponibilidad, se encuentra que la preferencia por la utilización de cuevas en tierra se acentúa (figura 15b).

La puesta de huevos también refleja una marcada preferencia en la utilización de las cuevas ubicadas en el sector de tierra (figura 16). El sector de nidificación de tierra es el primero en presentar huevos y es donde se aprecia el máximo número de huevos (Tabla I).

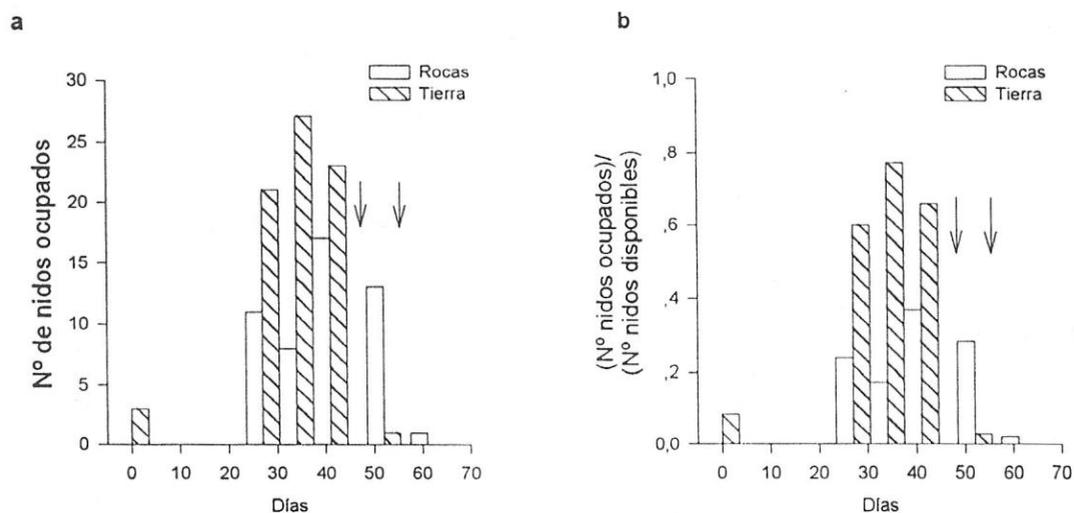


Figura 15. Tasa de ocupación de las cuevas durante el evento reproductivo de Otoño. Las flechas indican las fechas en que se registraron precipitaciones dentro de los sitios de muestreo. El gráfico a, indica el número de nidos ocupados en función del tiempo. El gráfico b, presenta la relación entre la disponibilidad de nidos y los nidos ocupados en función del tiempo.

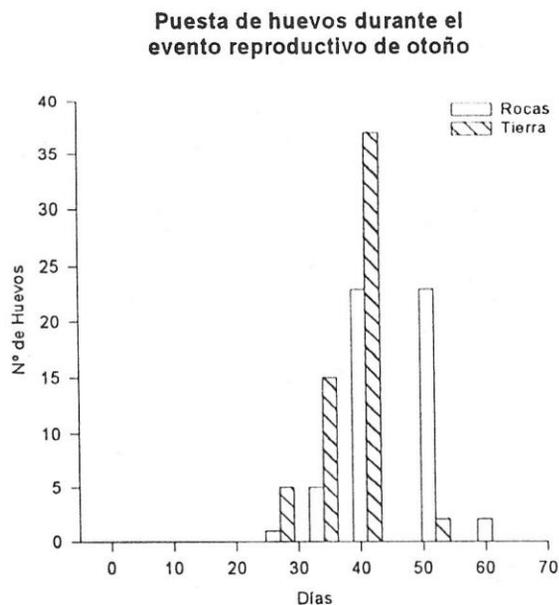


Figura 16. Puesta de huevos durante el período reproductivo de Otoño. Se presentan los valores obtenidos para cada uno de los sitios de nidificación.

Durante el período reproductivo de primavera se encuentra que la ocupación de cuevas es sincrónica en ambos sitios de nidificación (Figura 17). Durante este período se alcanza un máximo de cuevas ocupadas durante Diciembre (aproximadamente a los 80 días de la primera cueva utilizada). Hay que señalar que durante todo este período hubo precipitaciones esporádicas en la isla. La última lluvia que se registró fue el día 20 de diciembre, fecha que coincide con el abandono masivo de cuevas en ambos sitios de nidificación (Figura 17). A partir de esta fecha, solo el sector de nidificación de tierra presenta una nueva ocupación de cuevas, llegando a un máximo aproximadamente a los 135 días.

Al comparar la puesta de huevos se observa que en el sector de tierra existen dos eventos de puestas de huevos. La primera puesta coincide con la primera ocupación de cuevas, la cual es sincrónica entre ambos sitios de nidificación. Sin embargo, los huevos colocados durante este período no fueron exitosos, siendo abandonados por los adultos (Figura 18a). Por el contrario, los huevos presentes en el sector de nidificación de roca eclosionaron y se desarrollaron las crías (Figura 18b).

Durante la segunda ocupación, se observa una nueva puesta de huevos en el sector de tierra que alcanza su máximo a los 110 días (30 días del comienzo de la segunda ocupación).

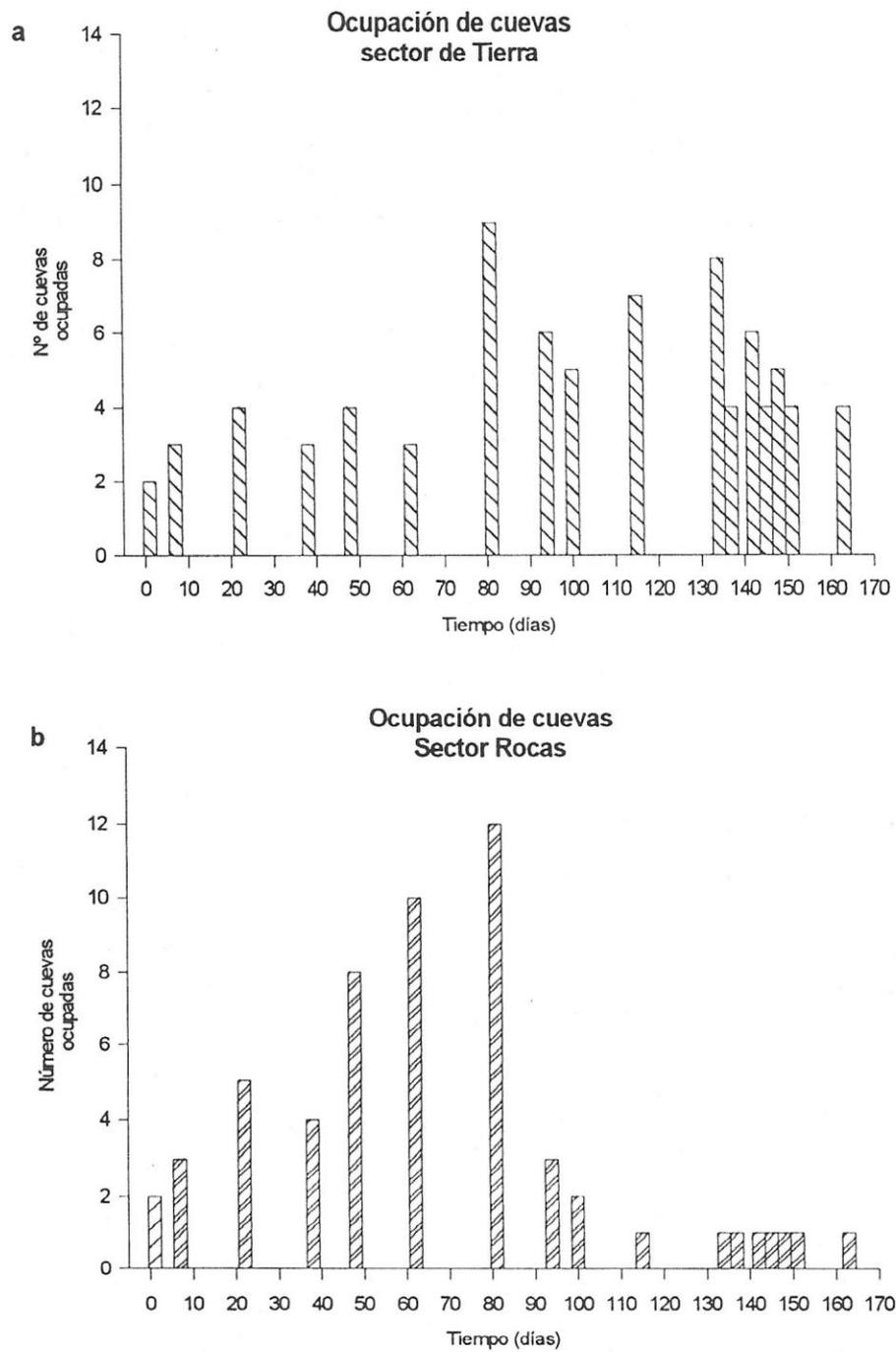


Figura 17. Ocupación de cuevas desde el registro de la primera cueva ocupada durante el período reproductivo de Primavera. **a** sector de nidificación de tierra, **b** sector de nidificación de roca.

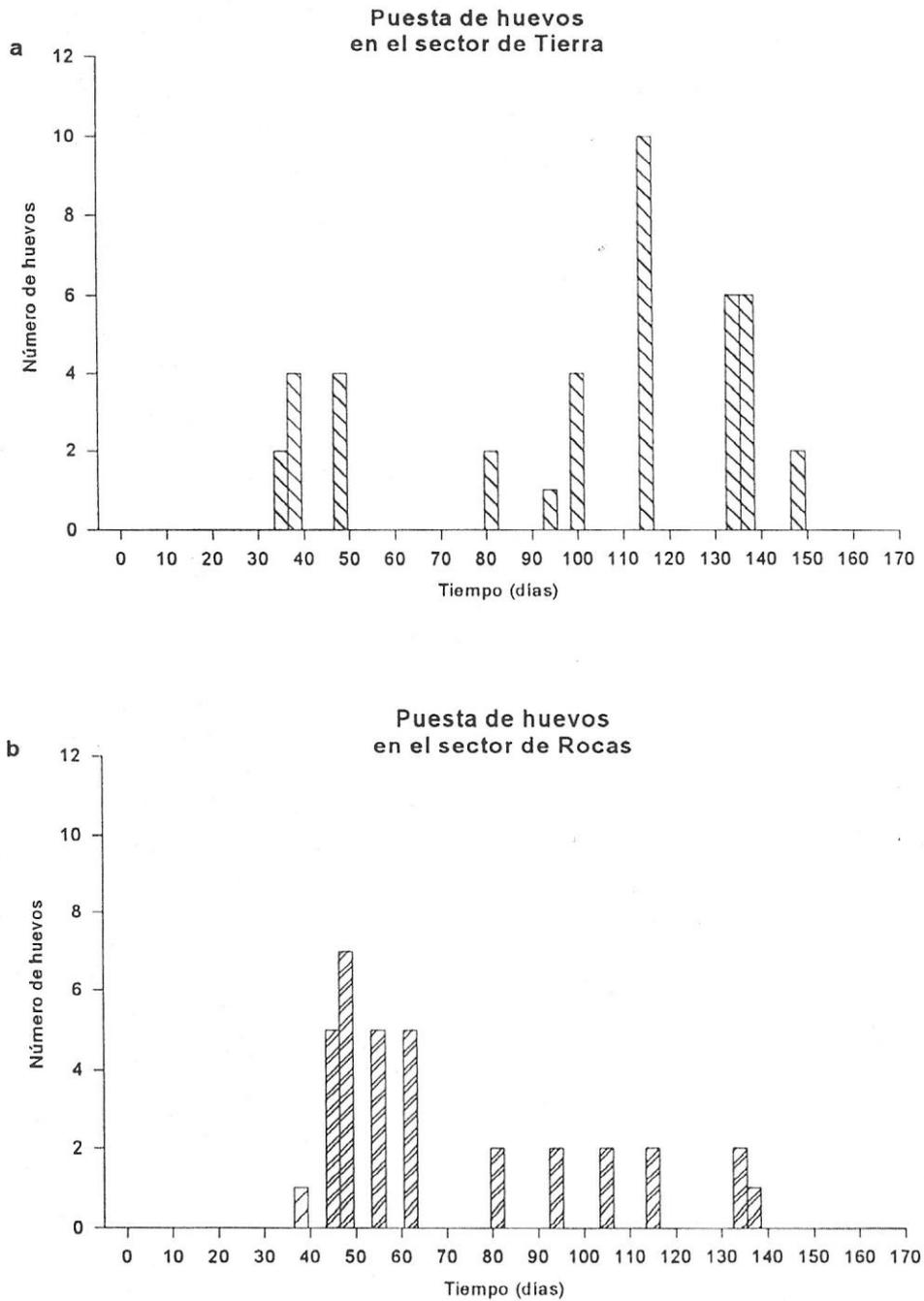


Figura 18. Puesta de huevos en ambos sectores de nidificación. **a**, en el sector de nidificación de tierra. **b**, en el sector de nidificación de rocas.

Comportamiento diario:

El comportamiento diario observado es bastante conservativo, presentando las mismas características en ambos períodos reproductivos y en ambos sitios de nidificación (figura 19). Durante la mañana las aves que no se encuentran en los nidos ingresan al mar en donde pasan la mayor cantidad de tiempo. Dentro de las actividades que realizan dentro del mar se reconocieron dos: la de forrajeo (que incluye el tiempo de llegada y de regreso de los sitios de forrajeo) y de acicalamiento del plumaje. Posteriormente, las aves que regresan pasan un tiempo que puede ser variable asoleándose en las rocas. En la figura 20 se resume el porcentaje de tiempo diario destinado a cada una de las actividades diarias. Es interesante observar que durante febrero disminuye en forma considerable el número de individuos que ingresan al mar. Esto se debe a que durante este mes, las aves se encuentran mayoritariamente mudando.

Un punto interesante de señalar es que las aves que ingresan al mar siempre ingresan agrupados. Al comparar el número de grupos y el tamaño de cada uno de estos en los distintos meses, se encuentra que no difieren en forma significativa (ANOVA, $F_{(3,80)} = 0,80$ $p = 0,51$). El promedio de individuos dentro de cada grupo es de $8,19 \pm 2,02$.

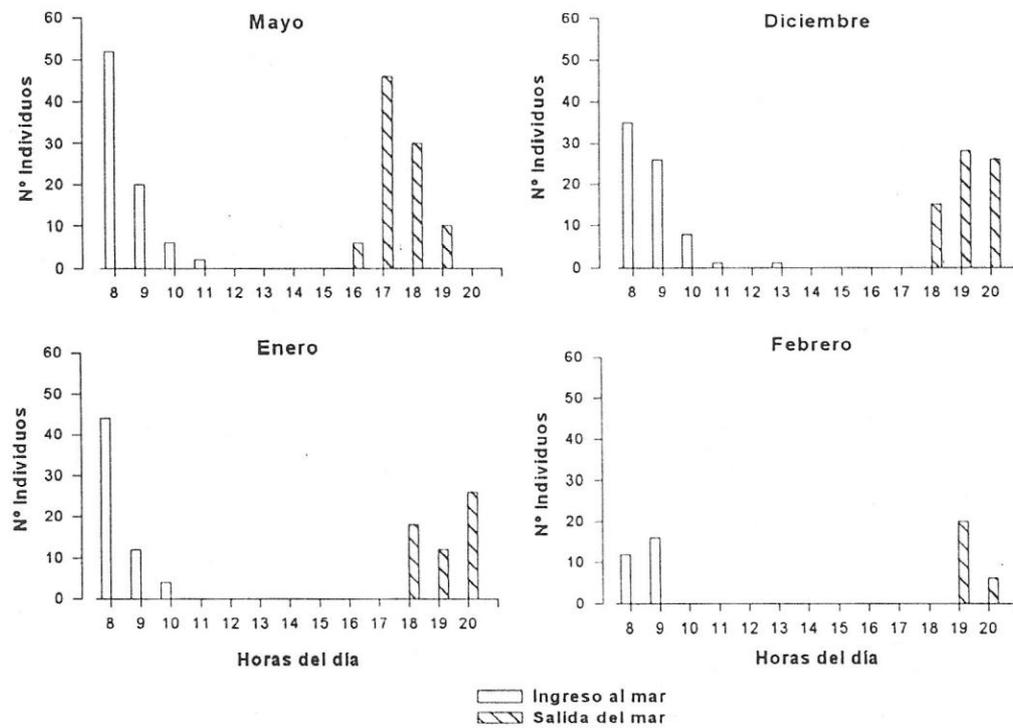


Figura 19. Patrón de actividad diario de *S. humboldti* durante los meses de estudio. Se presentan los datos de entrada y salida del mar durante el período reproductivo de Otoño (Mayo) y durante el período reproductivo de Primavera (Diciembre a Febrero).

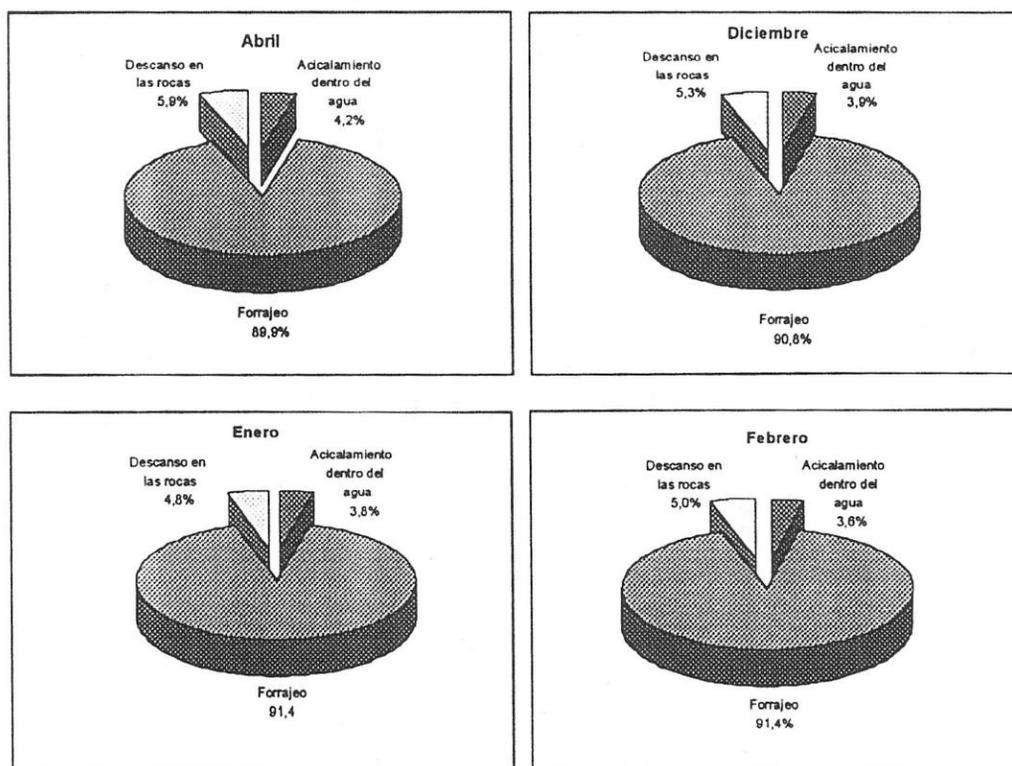


Figura 20. Patrón de actividad diaria. Se presentan los porcentajes de tiempo destinados a cada una de las actividades que realiza *S. humboldti* cuando no se encuentra dentro de los nidos.

DISCUSIÓN

Caracterización térmica de los sitios de nidificación.

La temperatura ambiental dentro de las cuevas es significativamente mayor durante los meses de primavera y verano en el sitio de nidificación de tierra (mediciones registradas a las 13:00 h; figuras 5 y 6a). Es interesante comprobar, que pese a la pequeña distancia que existe entre ambos sitios de nidificación existan marcadas diferencias microambientales. Para explicar estas diferencias térmicas se pueden señalar por lo menos cuatro procesos que podrían explicar en su conjunto este patrón. En primer lugar, se ha descrito que uno de los mecanismos más importantes en el intercambio de calor es la radiación (Schmidt-Nielsen, 1990). En particular, la radiación solar puede ser determinante en la ganancia de calor de los cuerpos (Huey, 1991). Las cuevas que se ubican en el sector de tierra están expuestas la mayor parte del día al efecto directo de la radiación solar. Por el contrario, las cuevas ubicadas en el sector de rocas, presentan cortos períodos de tiempo en que están expuestas en forma directa a la radiación solar. En este sector de nidificación, las rocas actúan como barreras naturales que evitan la acción directa de la radiación sobre las cuevas. Dado que el efecto de la radiación solar solo ocurre durante el día, se esperaría que durante la noche no se presentaran diferencias significativas entre los sitios de nidificación, lo cual concuerda con los datos obtenidos (ver figura 7b).

En segundo lugar, otro aporte importante de energía sobre las cuevas es la disipación de calor de las aves que utilizan las cuevas. La importancia de la disipación de calor del propio organismo dependerá en gran medida de las características físicas del substrato para disipar el calor producido por éste. Se ha descrito que el aire presenta una de las conductancias térmicas más bajas (Schmidt-Nielsen, 1990), por lo que un substrato poroso y con burbujas de aire presentará una baja conductancia térmica. En este sentido, la conducción de la tierra sería menor que la de las rocas dado que su estructura porosa permite la presencia de aire entre sus partículas. Por el contrario, las rocas son un bloque macizo de partículas que no permiten la existencia de gases de menor conductividad.

Por último, otro de los efectos determinantes en la disipación de calor es la arquitectura propia de las cuevas. En este sentido, cuevas que tengan más de una entrada o ranuras, debiera facilitar la acción de la convección dentro del nido. Este fenómeno ha sido estudiado en roedores fosoriales, donde la arquitectura de los túneles facilita la acción de la convección para mantener la ventilación de las galerías (Vogel et al, 1973; Contreras and McNab, 1990). En este contexto las cuevas ubicadas en rocas presentan ranuras o varias entradas, lo cual permite un flujo de aire que facilita la disipación de calor. En este caso se ve facilitada la acción directa de convección natural y de convección forzada (Schmidt-Nielsen, 1990).

En resumen, se puede señalar que la acción directa y prolongada de la radiación solar sobre las cuevas ubicadas en el sector de nidificación de tierra aumentaría la temperatura respecto a las cuevas ubicadas en el sector de rocas. Además, el calor disipado por las aves presentes en las cuevas se perdería más lento en las cuevas ubicadas

en tierra debido a la baja conductancia térmica del sustrato. Por otra parte, las cuevas ubicadas en el sector de rocas ven facilitada su ventilación por la presencia de aberturas o grietas que permiten la convección (tanto natural como forzada; ver tabla VI).

Tabla VI. Resumen de las características físicas de los distintos sitios de nidificación que estarían dando cuenta de las diferencias térmicas registradas durante los meses de primavera y verano.

Sector de nidificación	Radiación solar directa	Conductancia térmica del sustrato	Convección
Tierra	Alta	Baja	Baja
Roca	Baja	Alta	Alta

Consecuentemente, las diferencias en las características físicas y estructurales descritas en la tabla VI serían las que darían cuenta de las diferencias en las temperaturas ambientales de las cuevas en los distintos sitios de nidificación.

Durante los meses de Otoño e Invierno, el efecto de la radiación solar es mucho menor sobre ambos sitios de nidificación, y en particular, el tiempo de exposición del sector de nidificación de tierra es mucho menor debido a la inclinación del sol y de la geografía de la isla. En gran medida, esto es lo que explica que no se observen diferencias en las temperaturas ambientales entre ambos sitios de nidificación.

Efecto de la temperatura sobre los adultos.

La temperatura ambiental de las cuevas durante el período reproductivo de primavera afecta en forma diferencial a los adultos (figura 10). Las aves presentes en las cuevas ubicadas en el sector de tierra no logran mantener su equilibrio térmico. En efecto, es interesante señalar que las aves que se encuentran en cuevas de temperaturas ambientales mayores a 24 °C ya no son capaces de mantener constante su temperatura corporal, aumentándola hasta 2 °C sobre el promedio normotérmico ($39,0 \pm 0,6$ °C). Drent & Stonehouse (1972) estudiaron como cambia el metabolismo en función de la temperatura ambiental para esta especie. En dicho trabajo, ellos encuentran que la temperatura límite superior de termoneutralidad es de 25 °C, valor que concuerda con la temperatura ambiental hasta la cual logran mantener su temperatura corporal (figura 11).

Por otra parte, hay que señalar que los individuos de *S. humboldti* que se encuentran en un medio estresante que supera las capacidades fisiológicas de evasión de calor, no presentan respuestas de cambios de la actividad diaria para evitar el exceso de calor (figura 20). Sin embargo, durante las horas con temperaturas más altas, las aves presentan jadeo y una postura corporal que maximiza el intercambio de calor con el medio (separan pecho del suelo y extienden las alas). Este tipo de respuestas de termorregulación también han sido descritas para el pingüino Africano (*S. demersus*) y para el pingüino de las galápagos (*S. mendiculus*), que nidifican en ambientes muy similares a *S. humboldti* (Boersma, 1975; La Cock, 1988). Esto da cuenta de que los

individuos de *S. humboldti* que están sujetos a temperaturas extremas mantienen al máximo sus habilidades termorregulatorias pero no presentan respuestas conductuales (evasivas) frente al estrés térmico. Esto indicaría que *S. humboldti* es un organismo que presenta estrategias de tolerancia (resistencia) frente al ambiente térmico (basado en la definición de Caviedes-Vidal et al, 1987).

El hecho de que las aves no presenten otras respuestas conductuales puede estar asociado a los altos requerimientos energéticos que el ave debe satisfacer. Durante el período reproductivo de primavera las aves sobreponen el proceso reproductivo con el proceso de muda. Esta sobreposición de procesos aumenta el esfuerzo de forrajeo maximizando el tiempo que destinan a ello (Adams & Brown, 1990). Esto se ve reflejado en un progresivo aumento de la permanencia de las aves en el mar durante los meses de primavera y verano (figura 19 y 20). Por otra parte, Wilson & Wilson (1990) señalan que *S. humboldti* tiene un marcado ritmo de forrajeo diurno, el cual se extiende en un radio de 26 Km de la colonia (Luna-Jorquera et al, en prensa). El efecto de una rotación diurna de los adultos en el nido implicaría una pérdida de tiempo de forrajeo y un costo energético en el desplazamiento desde los sitios de forrajeo y la colonia. Esto implicaría un costo mayor que el de soportar un ambiente térmicamente estresante durante varias horas al día. Sin embargo, las T_{b_a} sobre normotermia solo se registran durante las mediciones de las 13:00 h, lo cual, hace presumir que el tiempo de exposición a un ambiente térmicamente estresante no sobrepasaría aproximadamente un total de 6 h. Tomando en cuenta esto y que el tiempo de rotación de las aves en el nido es de 24 h, se puede presumir que el tiempo que las aves están expuestas a un ambiente térmicamente

estresante es de aproximadamente 12% del tiempo en que se produce la rotación (6 de 48 horas). Además, hay que considerar que la mayor parte del tiempo en que los pingüinos se encuentran fuera del nido (aproximadamente 90 % de las horas de luz diaria), las aves se encuentran dentro del mar. Otro efecto importante es el de las bajas temperaturas del agua. Estas ayudarían a disipar rápidamente el calor y a la recuperación de la normotermia (Wilson & Grémillet, 1996).

Efecto de la temperatura sobre las crías.

Los resultados obtenidos indican que las crías nacidas en los diferentes sitios de nidificación presentan diferentes tasas de crecimiento (figura 12 y 14). Sin embargo, la capacidad de termorregular se alcanza al mismo tamaño corporal (figura 13). Además, la tabla VI muestra que la mortalidad de las crías es mayor en el sector de rocas. A partir de esto se concluye que la velocidad con que se alcanza un tamaño corporal adecuado para termorregular es determinante en la sobrevivencia de las crías. Eppley (1996), estudiando diferentes especies de Charadriiformes, encuentra que las especies que habitan ambientes fríos (especies antárticas) alcanzan más rápido un tamaño adecuado para termorregular. De esto se deduce que un crecimiento más rápido puede ser determinante en la sobrevivencia de crías en ambientes fríos. Esto puede ser explicado por dos tipos de mecanismos: por un lado, la relación área/volumen disminuye a medida que el ave aumenta su tamaño corporal, y por ende disminuye proporcionalmente la superficie de intercambio

de calor (Schmit-Nielsen, 1990; Visse & Riklefs, 1993, Soto-Gamboa & Nespolo, 1997). Otro efecto que puede tener el alcanzar un tamaño corporal rápidamente, tiene que ver directamente con los mecanismos propios de termogénesis. En la literatura se plantea que el mecanismo más importante de producción de calor es por efecto de tiritar (shivering; Stevens, 1986; Choi et al, 1993). Olson (1994), plantea que en el caso de *Agelauis phoeniceus* la mayor producción de calor por tiritar se detecta en los músculos pectorales, además, propone que las capacidades de termogénesis aumentan progresivamente durante la ontogenia.

De esta forma, es de esperar que las crías nacidas en el sector de nidificación en roca presenten un menor desempeño en las capacidades de termogénesis con respecto a las crías nacidas en el sector de tierra a la misma edad.

Un punto interesante de señalar es que *S. magellanicus* nidifica en el extremo sur del país, y utiliza exclusivamente como sustrato de nidificación la tierra. La características de las cuevas que construyen son bastante similares a las de *S. humboldti* (Stokes and Boersma, 1991). Sin embargo, *S. humboldti* presenta una marcada preferencia por la utilización de cuevas ubicadas en roca en todas las colonias ubicadas en el extremo norte del país (Básicamente en Isla Cachagua y en Pan de Azúcar; Vilina, 1993). Esto sugiere, que no solo existe una selección a nivel local (Algarrobo) por la selección de microambientes para nidificar, si no que además, hay una preferencia de cuevas “cálidas” (en tierra) en regiones más frías, y una preferencia de cuevas “frescas” (en rocas) en las regiones más cálidas. Esto, abre nuevas posibilidades de estudio dentro del campo de la ecología térmica de *S. humboldti*.

CONCLUSIONES

Los microambientes analizados que utiliza *S. humboldti* presentan diferencias significativas en las temperaturas máximas que alcanzan durante los meses de primavera y verano. Esto da cuenta de que los microambientes utilizados para nidificar presentan diferentes características que pueden afectar la fisiología propia de los adultos y el éxito reproductivo.

Las diferencias térmicas registradas afectan en forma directa a los adultos presentes en los sitios de nidificación. Las aves que nidifican en el sector de tierra están sometidos diariamente a soportar ambientes térmicos que sobrepasan sus mecanismos de evasión de calor, y por lo tanto, no son capaces de mantener constante su T_{b_a} . No obstante, las aves no presentan diferencias en los presupuestos de tiempo diario, y no alteran la tasa de rotaciones diaria en el nido respecto a las aves que nidifican en rocas. Esto sugiere que las aves también presentan restricciones en el balance energético, y optimizan el tiempo de forrajeo frente a estrategias de evasión de las restricciones ambientales (Stearns, 1992).

Las diferencias microambientales de los sitios de nidificación no solo afectarían a los adultos. Efectivamente, la tasa de crecimiento de las crías se ve afectada en forma directa por la T_{c_a} . Las crías nacidas en el sector de nidificación de rocas presentan una tasa de crecimiento menor, debido a esto la regulación térmica la alcanzan a una mayor

edad. Debido a que los primeros 10 días son determinantes en la sobrevivencia de las crías, las diferencias ambientales determinan que las tasas de mortalidad de las crías sean diferentes, siendo mayores en el sector de nidificación de tierra.

Por último hay que hacer notar la importancia de este tipo de trabajos en los que se determina el desempeño fisiológico para soportar el medio ambiente en el cual se encuentra un organismo. La mayor parte de los trabajos realizados en el área de la ecofisiología determinan las capacidades fisiológicas a partir de mediciones experimentales en el cual el investigador somete a diferentes ambientes al organismo. Sin embargo, este tipo de mediciones no siempre concuerdan con las condiciones ambientales en las que se encuentran los organismos, y por lo tanto no tienen relación con el desempeño fisiológico que éstos puedan tener en condiciones naturales. En este trabajo, se ha mostrado como *S. humboldti* presenta un compromiso entre mantener sus capacidades fisiológicas de evasión térmica maximizadas para enfrentar las restricciones térmicas que imponen ciertos sitios de nidificación, y asegurar así, el éxito reproductivo.

LITERATURA CITADA

- Adams N. J. And Brown C. R. (1990). Energetics of molt in penguins. En Davis Ll. S. and Darby J. T. (eds). Penguin biology. Academic press, inc., San diego. Pp 297-315.
- Araya B. (1986). Guía de campo de las aves de Chile. Editorial Universitaria. Pp 75-81.
- Aspey and Lutick,(1983). Behavioral energetics. The cost of survival in vertebrates. Ohio State University: Columbus. Pp 265-294.
- Bakken G. S. (1976). A heat Tranfer Analysis of Animals: Unifying Concepts and the Application of Metabolism Chamber data to Field Ecology. Journal Theoretical Biology 60: 337-384.
- Boersma D. (1975). Adaptation of Galápagos Penguins for life in two different environments. Pp 101-114. In The Biology of Penguins (B. Stonehouse, de.). London, Macmillan Press.
- Bozinovic F., Rosenmann M, Veloso C. (1988). Termorregulación Conductual en *Phyllotis darwini* (Rodentia: Cricetidae): efecto de la temperatura ambiente, uso de nidos y agrupamiento social sobre el gasto de energía. Revista Chilena de Historia Natural 61: 81-86.
- Caviedes-Vidal E., Bozinovic B. and Rosenmann M. (1987). Thermal freedom of *Graomys griseoflavus* in a seasonal enviroment. Comparative Physiology A. 87A: 257-259.
- Canals M., Rosenmann M. and Bozinovic F. (1989). Energetics and geometrical Huddling in small Mammals. Journal Theoretical Biology 141:181-189.
- Calder W. A. (1972). Microhabitat selection during nesting of hummingbirds in the roky mountains. Ecology, Vol. 54, N°1: 127-134.

- Choi I. H., Riklefs R. S. and Shea R. E. (1993). Skeletal muscle growth, enzyme activities, and the development of thermogenesis: a comparison between altricial and precocial birds. *Physiological Zoology*. 66(4):455-472.
- Contreras L., and McNab B. 1990). Thermoregulation and energetics in subterranean mammals. In *Evolution of subterranean mammals at the organismal and molecular levels*. Alan R. Liss, Inc. Pp 231-250.
- Del Hoyo J, Elliot A. and Sargatal J. (1992). *Handbook of the birds of the world*. Lynx editions vol. 1:140-160.
- Drent R.H. & Stonehouse B. (1971). Thermoregulatory response of the Peruvian penguin, *Spheniscus humboldti*. *Comparative Biochemistry and Physiology* 40A: 689-710.
- Huey R. B. (1991). Physiological consequences of habitat selection. *American Naturalist* 137: 591-115.
- La Cock, G. D. (1988). Effect of substrate and ambient temperature on burrowing African Penguins. *Wilson Bulletin*. 100(1): 132-133.
- Luna-Jorquera G. and Cukic B. M. (in press). Diving behaviour of Humboldt Penguin (*Spheniscus humboldti*) in northern Chile. *Marine Ornithology*.
- Eppley Z. A. (1996). Charadriiform birds in Antarctica: behavioral, morphological, and physiological adjustments conserving reproductive success. *Physiological Zoology* 69:1502-1554.
- Martin P. and Bateson P. (1993). *Measuring behavior. An introductory guide*. Cambridge University Press, second edition pp62-83.
- Olson J. M. (1994). The ontogeny of shivering thermogenesis in the red-winged blackbird (*Agelaius phoeniceus*). *Journal experimental Biology* 191:58-88.
- Porter W. P. and Gates D. M. (1969). Thermodynamic equilibria of animals with environment. *Ecological Monographs* 39:245- 270.
- Ricklefs R.E. (1982). Development of homeothermy in antarctic seabirds. *Antarctic Journal of the U.S.* :177-178.
- Ricklefs R. E. (1990). *Organisms in physical environments*. In *Ecology*. Third edition Pp: 4- 48. Freeman.

- Scmidt-Nielsen, K. (1990). *Animal Physiology. Adaptation and environment.* Cambridge University Press 4th edition. pp 217-291.
- Stahel C.D. Nicol S.C. And Walker G.J. (1987). Heat productions and thermal resistance in the Little Penguin *Eudyptula minor* in relation to wind speed. *Physiological Zoology* 60(4): 413-423.
- Seddon P. J.(1988). Nest site selection in yelloweyed penguins. International Conference On Penguins, Dunedin (New Zealand).
- Sibly and Calow, (1986). *Physiological Ecology of Animals. An Evolutionary Approach.* Blackwell Scientific Publications. Pp. 1-26, 44-65.
- Simeone A. (1996). Conservación del Pingüino de Humboldt *Spheniscus humboldti* (Meyen 1834) en Chile y situación de algunas colecciones existentes en zoológicos extranjeros. *Boletín Chileno de Ornitología* 3: 25-30.
- Sokal R. & Rohlf J. (1995) *Biometry. Third Edition.* W. H. Freeman Company. New York.
- Soto-Gamboa M. y Nespolo R. F. (1997). Desarrollo posteclosional de la homotermia en polluelos de dos especies de aves antárticas: *Pygoscelis papua* y *Daption capense* en península Ardley, isla rey Jorge. *Serie Científica Inach* vol. 47:31-37.
- Stearns S. C. (1992). *The Evolution of the Life Histories.* Oxford University Press.
- Stokes D. L. and Boersma P. D., (1991). Effects of on the Distributions of Magellanic (*Spheniscus magellanicus*) Burrows. *The Auk* 108: 923-933.
- Stonehouse B. (1967). The general biology and thermal balances of penguins. Cragg JB, *Advances in ecological research.* Academic Press, London. Vol 4 pp 131-196.
- Vilina, Y. (1993). *Ecología reproductiva del Pingüino de Humboldt, Spheniscus humboldti*, Mayen 1834, en isla Chañaral, Chile. Tesis de Magister, Fac. de medicina, Universidsad de Chile.
- Visser G. H. And Ricklefs R. E. (1993). Temperature regulation in Neonates of shorebirds. *The Auk* 110(3): 445-457.
- Vogel S, Ellington C. P and Kilgore D. L. (1973). Wind induced ventilation of the

burrow of the prairie dog *Cynomys ludovicianus*. Journal Comparative Physiology 85:1-14.

Wilson R. P. and M-P. T. Wilson (1990). Foraging ecology of breeding *Spheniscus* Penguins. En Davis L.I. S. and Darby J. T. (eds). Penguin Biology. Academic press, inc., San diego. Pp 181-206.

Wilson R. P. and Grémillet D. (1996). Body temperature of free-living African Penguins (*Spheniscus demersus*) and bank cormorants (*Phalacrocorax neglectus*). Journal Experimental Biology, 199:2215-2223.

With K. A. And Webb D. R. (1993). Microclimate of ground nest: the relative importance of radiative cover and wind breaks for three grassland species. The Condor 95 :401-413.

Wolf B. O. Wooden K. M., Walsberg G. E. (1996). The use of thermal refugia by two small desert birds. The Condor 98: 424-428.

Wolf B. O. and Walsberg G. E. (1996). Thermal effects of radiation and wind on a small bird and implications for microsites selection. Ecology 77 (7): 2228-2236.

Zar, J. H. (1996). Biostatistical Analysis. Third Edition. Prentice Hall Inc.