



**UNIVERSIDAD CATÓLICA DEL NORTE**

**FACULTAD DE CIENCIAS DEL MAR**

Programa de Posgrado Magíster en Ciencias del Mar, Mención Recursos Costeros

“Tasas de crecimiento en polluelos de Pingüinos de Humboldt: un estudio comparativo entre dos sitios reproductivos ubicados en el norte y sur de Chile”

(Chick growth rates in Humboldt penguin: a comparative study between two breeding sites in northern and southern Chile)

Actividad de titulación para optar al grado de Magíster en Ciencias del Mar, Mención Recursos Costeros

Diego Alfonso Miranda Urbina

Profesor Guía: Guillermo Luna Jorquera

Coquimbo, Chile

2015

## RESUMEN

El conocimiento de los patrones de crecimiento en aves puede ser útil para comprender las adaptaciones evolutivas y el rendimiento individual de los polluelos o los padres, en relación a las presiones de selección. Como se ha observado en especies de aves marinas, la variabilidad de las condiciones oceanográficas puede afectar aspectos de la biología reproductiva de las especies. De todas las especies de pingüinos, el Pingüino de Humboldt presenta el mayor rango de reproducción latitudinal ( $\sim 4200$  km,  $5^\circ - 42^\circ\text{S}$ ) y enfrenta diferentes condiciones climáticas y anomalías intermitentes. Por tanto, los Pingüinos de Humboldt son excelentes organismos para poner a prueba si existen variaciones del crecimiento de los polluelos en relación a la disponibilidad de alimento. En esta tesis, se investigó el crecimiento de los polluelos de Pingüinos de Humboldt con el fin de comparar el crecimiento en dos colonias separadas por  $\sim 1700$  km (Isla Pan de Azúcar  $26^\circ\text{S}$  e Islotes Puñihuil  $42^\circ\text{S}$ ) bajo diferentes condiciones oceanográficas utilizando la temperatura del mar y la concentración de clorofila-a como indicadores de la disponibilidad de presas. Los datos oceanográficos fueron obtenidos desde bases de datos satelitales para áreas marinas cercanas a cada isla. Para determinar el crecimiento se utilizaron dos métodos: curvas de crecimiento y condición corporal ( $\text{g día}^{-1}$ ). Las curvas de crecimiento fueron ajustadas a los datos del peso de todos los polluelos en cada sitio de reproducción; esto permitió calcular los parámetros del modelo. La condición corporal (fase lineal del crecimiento) de los polluelos fue calculada para cada uno y representa la ganancia en gramos por día. Los resultados muestran diferencias consistentes entre localidades de acuerdo a los datos oceanográficos, por tanto en Isla Pan de Azúcar la disponibilidad de presas es menor que en Islotes Puñihuil. Las tasas de crecimiento difieren entre las colonias, así los polluelos de Puñihuil crecieron más rápido que los de Pan de Azúcar. La condición corporal de los polluelos de Pan de Azúcar fue menor en comparación con los polluelos de Puñihuil. En Pan de Azúcar, los polluelos hermanos presentaron diferencias en la condición corporal, donde el primer polluelo muestra un crecimiento más rápido que su hermano. Estas diferencias entre polluelos hermanos no fueron observadas en Puñihuil. Las diferencias en las tasas de crecimiento entre los sitios se encuentran relacionadas con la variabilidad de abundancia y disponibilidad de alimentos. Las fluctuaciones en la calidad y cantidad de alimentos parecen ser fundamentales para entender los procesos de crecimiento y desarrollo de los polluelos y en última instancia para evaluar el vínculo con el éxito reproductivo y las tendencias poblacionales de los pingüinos.

## ABSTRACT

Knowledge of developmental patterns can be useful in understanding evolutionary adaptations and individual performance of chicks or parents, in relation to selection pressures. As has been observed in seabird species, the variability of the oceanographic conditions can affect aspects of the reproductive biology of the species, especially in those inhabiting an extensive latitudinal range in which they can face shortages in food availability. Of all penguin species, the Humboldt penguin has the greatest latitudinal breeding range (~4.200 km, 5° - 42°S) and breeds under different climatic conditions and intermittent anomalies. Therefore, the Humboldt penguins are excellent organisms to test the hypotheses of chick growth rate variation in relation to prey availability. We investigated the growth of Humboldt penguin chicks from two colonies in order to compare chick growth rates between breeding sites separated by ~ 1700 km (Pan de Azúcar Island 26°S and Puñihuil Island 42°S) under different oceanographic conditions using sea temperature and chlorophyll-a as indicators of the availability of prey. We used two estimates of growth, growth rate curves and body conditions (g/day<sup>1</sup>). Growth curves were fitted to weight data and growth parameters were calculated for nestlings. The body condition (linear phase of the chick growth) of every chick was used to estimate the variation in growth of siblings between islands. At Pan de Azúcar prey availability was assumed to be lower than at Puñihuil, according to oceanographic data. Differences in growth were found for the constant growth and asymptotic weight, being the growth of the Puñihuil chick faster than chicks of Pan de Azucar. No significant difference in growth constant was found between chicks from Puñihuil, when comparing between two successive breeding seasons. The body condition of chicks from Pan de Azúcar Island was significantly lower than that of chicks from Puñihuil. We also found significant differences within broods in growth for mass in Pan de Azúcar, where the first chick shows faster growth than their sibling. But at Puñihuil growth of sibling did not differ between both years. This study presents data on the growth of the Humboldt penguin chicks in two breeding sites very different conditions. Growth of nestling Humboldt penguin varied at breeding sites. Differences in growth rate among sites could be due to variability in food abundance and availability. Therefore, fluctuations in food quality and quantity appear to be critical to understand the growth and development processes of nestling and ultimately to assess the link with reproductive success and populations trends in penguins.

## **AGRADECIMIENTOS**

A mi esposa y compañera, Rasme, por entregarme su amor y apoyo incondicional.

A mi familia, Magdalena, Cecilia, Camila, Belén, Daniela, Catalina e Iván, por su cariño y apoyo. A Pedro, Claudia y familia.

A mi profesor, Guillermo Luna por su amistad, cariño y apoyo en todo momento durante mi estadía en su laboratorio.

Agradezco a los profesores revisores de la tesis, Héctor Flores, Marcelo Rivadeneira, Alejandro Simeone y especialmente a Martin Thiel por ayuda y aportes para mejorar la tesis. Así mismo agradezco a Pilar Haye, directora del magister de ciencias del mar, por su apoyo constante para finalizar mi tesis.

Agradezco a mis amigos y compañeros de laboratorio: Matías, Juan, Nicolás, Maritza, Claudia, Paula; por compartir su pasión por las aves marinas.

Finalmente, agradezco a la Comisión Nacional de Investigación Científica y Tecnológica (CONICYT) por financiar mis estudios de magíster en la Universidad Católica del Norte.

## INDICE GENERAL

INTRODUCCIÓN.....	9
HIPOTESIS GENERAL.....	16
OBJETIVOS.....	17
METODOLOGÍA.....	18
Área de estudio.....	18
Datos morfométricos de polluelos.....	20
Estimaciones de crecimiento de polluelos.....	21
Análisis estadísticos.....	22
RESULTADOS.....	24
Condiciones oceanográficas en los sitios de reproducción.....	24
Crecimiento de polluelos.....	26
DISCUSIÓN.....	29
CONCLUSIONES.....	35
LITERATURA CITADA.....	36
APÉNDICE 1.....	44

## INDICE DE FIGURAS

Figura 1. Promedio de la Concentración de clorofila-a ( $\text{mg m}^{-3}$ ) en Isla Pan de Azúcar (A. octubre – diciembre 1997, B. octubre-diciembre 1998) e Islotes de Puñihuil (C. enero – marzo 1998, D. enero – febrero 1999). Average chlorophyll-a concentrations ( $\text{mg m}^{-3}$ ) in Pan de Azúcar Island (A. October – December 1997, B. October – December 1998) and Puñihuil Islets (C. January – March 1998, D. January – February 1999).....24

Figura 2. Promedios semanales de concentraciones de clorofila-a y temperatura superficial del mar obtenidos en zonas marinas adyacentes a las Islas Pan de Azúcar ( $25.7 - 26.6 \text{ S}^\circ$ ,  $70.68-71.18\text{W}^\circ$ ) e Islotes Puñihuil ( $41.47 - 42.37$ ,  $74.05 - 74.65\text{W}^\circ$ ) durante el periodo de estudio. En la figura se muestran los promedios y el error estándar. Averages of chlorophyll-a concentrations and sea surface temperature obtained from adjacent marine areas to Pan de Azúcar Island ( $25.7 - 26.6 \text{ S}^\circ$ ,  $70.68-71.18\text{W}^\circ$ ) and islets Puñihuil ( $41.47 - 42.37$ ,  $74.05 - 74.65\text{W}^\circ$ ) during the study period. The averages and standard error are observed.....25

Figura 3. Curva de crecimiento logística ajustada al peso corporal de polluelos del pingüino de Humboldt en dos sitios reproductivos: Islotes Puñihuil (1997/1998: línea negra; 1999: línea gris) e Isla Pan de Azúcar Island (línea punteada). Logistic growth curve adjusted to body weight of Humboldt penguin chicks in two breeding sites: Islets Puñihuil (1997/1998: black line; 1999: gray line) and Pan de Azúcar Island (dotted line).....27

Figura 4. Variación de la condición corporal ( $\text{g día}^{-1}$ ; fase lineal de crecimiento) de polluelos hermanos en Isla Pan de Azúcar e Islotes de Puñihuil. En la figura se muestran los promedios y el error estándar. Variation in body condition of sibling chicks at Pan de Azúcar Island and Islets Puñihuil. The averages and standard error are observed.....27

## INDICE DE TABLAS

Tabla 1. Parámetros ecológicos y climáticos descritos para los sitios de reproducción (Isla Pan de Azúcar e Islotes de Puñihuil). Ecological and climatic parameters for the breeding sites (Pan de Azúcar Island and Puñihuil Islets).....18

Tabla 2. Promedios trimestrales de precipitaciones (mm) y temperaturas ambientales (°C) de Isla Pan de Azúcar e Islotes Puñihuil durante 1998 y 1999 (Datos obtenidos de los anuarios climatológicos de la Dirección meteorológica de Chile). \*Promedios de precipitaciones y temperaturas durante el periodo de estudio. Quarterly rainfall and environmental temperature averages in Pan de Azúcar Island and Puñihuil islets during 1998 and 1999 (Data obtained from the climatological yearbooks of Dirección meteorológica de Chile). \*Averages rainfall and temperature during the study period. ....19

Tabla 3. Parámetros del modelo de crecimiento logístico para los polluelos de pingüino de Humboldt en Isla Pan de Azúcar e Islotes Puñihuil (1997/1998 and 1998/1999). A (g) = Asíntota estimada,  $t_i$  = Punto de inflexión, k=constante de crecimiento logística, r = Coeficiente de correlación y EE= Error estándar. Logistic growth model parameters for Humboldt penguin chicks at Pan de Azúcar Island and islets Puñihuil (1997/1998 and 1998/1999). A (g) = estimated Asymptote,  $t_i$  = inflection point, k = logistic growth constant, r = correlation coefficient and EE = standard error.....26

Tabla 4. Resultados del análisis de covarianza (ANCOVA) realizado para los datos de crecimiento de los polluelos de pingüino de Humboldt. Results of analysis of covariance (ANCOVA) for weight data of Humboldt penguin chicks.....28

Tabla 5. Resultados del análisis de varianza (Modelo lineal mixto) utilizado para determinar las diferencias del crecimiento de los polluelos en relación a las islas, hermanos y edad. Results of analysis of covariance (Lineal mixed model) used to determine differences in the chicks growth in relation to islands, siblings and age..28

## INDICE DE APÉNDICES

<b>Apéndice 1.</b> Valores del criterio de información de Akaike (AIC), coeficiente de correlación (r) y error estándar (EE) para los modelos ajustados. Values of Akaike Information Criterion (AIC), correlation coefficient (r) and standard error (EE) for the adjusted models.....	44
---	----

## INTRODUCCIÓN

Los patrones de desarrollo de las aves son un componente esencial de sus rasgos de historia de vida y han logrado ser fundamentales para sus estrategias adaptativas (Huin y Prince 2000; Remes 2007). Tradicionalmente, los patrones de desarrollo de los pollos se caracterizan por presentar un gradiente que va desde altriciales a precociales, de acuerdo a una combinación de caracteres que incluyen comportamiento (cuidado del nido, conducta de alimentación), tipo relación parental-pollo, y rasgos morfológicos (e.g. ojos abiertos o cerrados, pterilosis). Los pollos altriciales se caracterizan por nacer sin plumas y con los ojos cerrados, y necesitan ser alimentados por sus padres. Por su parte, los pollos precociales, al nacer presentan plumas y ojos abiertos y pueden caminar y buscar su alimento (Nice 1962; Ricklefs 1983; O'Connor 1984; Starck 1993; Starck y Ricklefs 1998). Entre estas dos categorías se pueden encontrar estados intermedios, como pollos superprecociales, semiprecociales y semialtriciales (Starck 1993).

En muchos grupos de aves se ha observado que las tasas de crecimiento de los pollos presentan una gran variación entre las especies (Ricklefs 1968). Varios estudios han demostrado que el crecimiento de los pollos puede ser influenciado por aspectos ecológicos como las condiciones climáticas, el suministro de alimentos o las tasas de predación; y también por los patrones de desarrollo. Se ha sugerido que la disponibilidad de alimentos es el factor ambiental más importante que influye en las tasas de crecimiento aviar (Gebhardt-Henrich y Richner 1998). Una escasez de alimento puede conducir a una reducción en el tamaño de la nidada, a tasas reducidas de aprovisionamiento de polluelos, al abandono de estos y a la mortandad de adultos, dependiendo de la intensidad del evento (Klaassen 1994; Salihoglu et al. 2001; Hedd et al. 2002; Lyon y Roby 2011). Al parecer las diferencias en las tasas de crecimiento entre especies representan adaptaciones a diferentes factores ambientales (Starck y Ricklefs 1998).

La mayoría de las especies de aves que habitan en ambientes con alta variabilidad ambiental deben reproducirse cuando las condiciones son favorables (e.g., fotoperiodo, temperatura ambiental, vientos, lluvias, y disponibilidad y calidad de alimentos). Así, durante la época de reproducción el crecimiento de los polluelos y el rendimiento reproductivo de las aves dependen en gran medida de la disponibilidad de presas dentro de sus zonas de alimentación (Stienen y Brenninkmeijer 2002; Dänhardt y Becker 2011). Las malas condiciones de alimentación pueden reducir el crecimiento de los pollos e incluso afectar la morfología adulta. Si los adultos se encuentran limitados para proporcionar alimento a los pollos debido a una disponibilidad de alimento irregular o impredecible, las tasas de alimentación de los polluelos serán esporádicas e irregulares. Las variaciones en la entrega de alimento se pueden, además, acrecentar por interacciones sociales entre hermanos y entre los polluelos y sus padres (Starck y Ricklefs 1998). Si los padres tienen habilidades limitadas para proporcionar alimento a sus polluelos, se producen competencias por la disponibilidad de alimento y resulta en una distribución desigual del alimento entre los hermanos (Schew y Ricklefs 1998).

Varias especies de aves experimentan marcadas diferencias en las condiciones ecológicas debido a sus extensas áreas de distribución (Tremblay y Cherel 2003). En el hemisferio sur un grupo de aves marinas que presentan extensas distribuciones son los pingüinos. Un ejemplo de ello es el pingüino de Magallanes que ha sido objeto de estudios para comprender cómo sus poblaciones son afectadas por las variaciones oceanográficas, los cambios en las cadenas alimenticias marinas, y las actividades humanas a través de múltiples escalas temporales y espaciales (Boersma 2008). Los pingüinos se agrupan en la familia Spheniscidae y en la actualidad se reconocen 17 especies de pingüinos que se encuentran ampliamente distribuidos (García-Borboroglu y Dee Boersma 2013), desde latitudes bajas (0–2°S) como el pingüino de las Galápagos (*Spheniscus mendiculus*) hasta latitudes altas (70°S) como el pingüino Emperador (*Aptenodytes forsteri*). En este rango, la mayoría de las especies (70%) habitan entre los 30° y 60°S (Ancel et al. 2013).

Por regla general, se ha planteado que las especies de pingüinos presentan similares adaptaciones morfológicas y fisiológicas en respuesta a las condiciones que impone el ecosistema marino (Williams 1995). Sin embargo, la extensa y diversa distribución reproductiva de las especies ha ocasionado una considerable heterogeneidad en aspectos ecológicos y demográficos, mostrando sorprendentes grados de variación entre las especies. En muchos casos se podría esperar que estas variaciones entre las especies estuvieran relacionadas con la latitud, pero se ha observado que varias especies que habitan en latitudes similares responden de diversas maneras a las presiones selectivas del ambiente. De acuerdo a Croxall y Davis (1999) existirían ciertas paradojas con respecto a las variaciones ecológicas que presentan las especies de pingüinos: (1) especies de pingüinos que comparten ambientes en latitudes similares son clasificados en migrantes como *Aptenodytes forsteri*, *Spheniscus magellanicus*, y algunas especies del genero *Eudyptes* que visitan las colonias solo durante la época reproductiva; y por otro lado existen especies residentes como *S. demersus*, *Pygoscelis papua*, *Eudyptula minor* que permanecen durante todo el año cerca de las colonias; (2) algunos pingüinos tienen la capacidad fisiológica de permanecer por tiempo prolongado en ayuno, y pueden soportar entre 25 a 40 días sin alimentarse; por el contrario, otras solo lo hacen por pocos días (menor a 3 días); (3) también existen variaciones en la tasas de “divorcio” que oscilan entre 20% a 80%; (4) en general, los pingüinos presentan eclosión asincrónica que produce diferencias de tamaño entre hermanos. En lugar de un patrón común, las especies muestran una amplia gama de resultados incluyendo reducción durante la incubación, pérdida de un polluelo, y sin evidencia de reducción de nidada; (5) a excepción de las especies grandes como el Emperador y Rey, no existe un patrón claro en la supervivencia de los adultos en el resto de especies de pingüinos; y (6) el tiempo del período reproductivo es esperable que cambie con la latitud, y se espera que en latitudes más altas esta época se reduzca.

Se ha sugerido que la temporada de cría es más corta en latitudes altas, porque hay un período más acotado de las condiciones climáticas favorables. En estas

condiciones es posible esperar que las especies con temporadas de reproducción más cortas presentan tasas de crecimiento más rápidas en comparación con aquellas especies que tienen largas temporadas. De esta manera, en ambientes fríos los polluelos deben estar preparados para migrar cuando concluya el periodo reproductivo (Tjørve 2007; Tjørve et al. 2009). Ejemplos de estas relaciones se han observado en varias especies residentes de pingüinos (Croxall y Davis 1999, Ancel et al. 2013) y en algunos grupos de aves como las playeras, gaviotas y golondrinas en el hemisferio norte (McCarty 2001; Tjørve 2007).

A pesar de los diversos patrones biológicos y paradojas que presentan las especies de pingüinos, aún se requiere información de aspectos básicos sobre su biología y ecología en especial de aquellas especies que han sido pobremente estudiadas, para así comprender de mejor manera cómo responden los pingüinos a las presiones selectivas. En biología evolutiva es importante explicar por qué los rasgos de historia de vida varían según las especies (Roff 1992). Desde esta perspectiva, Croxall y Davis (1999) han planteado varias hipótesis basados en características tales como migración, supervivencia, demografía y tiempo del periodo reproductivo pero no han incluido el desarrollo y las tasas de crecimiento de los polluelos a pesar de que son componentes integrales de las estrategias de historia de vida. Así, es necesario examinar las variaciones del crecimiento de los polluelos de pingüinos que nidifican a lo largo de extensas áreas de distribución reproductiva.

De todas las especies de pingüinos, el pingüino de Humboldt presenta el mayor rango latitudinal de reproducción (~4200 km). Este pingüino es endémico del Sistema de la Corriente de Humboldt (SCH) y su distribución geográfica incluye latitudes templado-frías (e.g., Isla Metalqui, 42°S, sur de Chile), regiones secas y áridas (e.g., costa del desierto de Atacama, norte de Chile), y latitudes sub-tropicales (e.g., Isla Foca, 5°S, sur de Perú). A lo largo de la costa del Océano Pacífico Sur, los pingüinos de Humboldt experimentan diferentes condiciones climáticas y oceanográficas (Williams 1995; Simeone et al. 2002; Herling et al. 2005). Por

ejemplo, las zonas del norte de Chile se encuentran bajo la influencia del SCH y presentan aguas ricas en nutrientes asociadas a las surgencias costeras (Thiel et al. 2007), mientras que zonas del sur no se encuentran bajo el SCH y los nutrientes son transportados hacia el mar por los ríos (Hennicke y Culik 2005). Por otra parte, durante El Niño, las surgencias se interrumpen y las aguas aumentan su temperatura entre 3°C a 5°C (Camus 1990; Thiel et al. 2007) afectando especialmente las zonas norte del área de distribución del pingüino de Humboldt (Hennicke y Culik 2005). Estos cambios en las condiciones oceanográficas pueden provocar una disminución de la biomasa del fito y zooplancton afectando la distribución y abundancia de sardinas y anchovetas, principales presas de los pingüinos (Herling et al. 2005). Bajo estas condiciones variables, los pingüinos de Humboldt, para sobrevivir y reproducirse, deben ser capaces de ajustar su comportamiento a las diferentes condiciones oceanográficas de su ambiente natural (Culik et al. 2000; Culik 2001; Simeone et al. 2002).

Algunos estudios han documentado el efecto del aumento de la temperatura del mar sobre los drásticos cambios en la abundancia y composición de las comunidades de productores primarios y secundarios (Shultz et al. 2009, Williams y Buck 2010). Los efectos pueden ser transferidos a lo largo de la cadena trófica marina, resultando en una disminución de la abundancia de presas para los depredadores tope del ecosistema marino, como los pingüinos de Humboldt. Los parámetros como la temperatura superficial del mar, velocidad del viento, niveles de clorofila-a y desembarcos pesqueros han sido utilizados como buenas aproximaciones para determinar la productividad y por tanto la disponibilidad de presas para las aves marinas (Frederiksen et al. 2007; Rivalan et al. 2010; Wolff et al. 2010). En Chile, diferentes investigaciones han utilizado datos de parámetros climáticos y oceanográficos como acercamientos para determinar la productividad del océano, y a su vez relacionarlas con la abundancia de peces (Culik y Luna-Jorquera 1997; Culik et al. 1998; Culik et al. 2000; Culik 2001; Simeone et al. 2002; Hennicke y Culik 2005). En esta tesis se utilizaron datos de la temperatura superficial del mar y la

concentración de clorofila-a para evaluar la disponibilidad de presas y su relación con el crecimiento de los polluelos del pingüino de Humboldt en dos sitios de reproducción: Islotes de Puñihuil (42°S) e Isla Pan de Azúcar (26°S). Se eligieron estos índices debido a que son indicadores importantes de la productividad del ecosistema marino y se han relacionado significativamente con la abundancia de presas para las aves marinas (Abraham y Sydeman 2004).

Debido a su ubicación geográfica, ambas colonias presentan diferencias ecológicas y climáticas. Los Islotes Puñihuil se ubican en la costa Pacífica expuesta de la Isla Grande de Chiloé a una distancia de 25 Km. al suroeste de la ciudad de Ancud (Simeone 2005). Estos islotes son tres, tienen una superficie de 8,64 hectáreas y conforman el Monumento Nacional Islotes Puñihuil (CONAF 2009). En estos islotes existe una pequeña población de aproximadamente 80 parejas de pingüinos de Humboldt, los cuales presentan una temporada reproductiva estacional comenzando en octubre y finalizando en enero (Simeone 2005). Adicionalmente en los Islotes Puñihuil, los pingüinos de Humboldt y Magallanes conforman una colonia mixta que se reproducen en la misma época y comparten zonas de alimentación similares (Raya Rey et al. 2013). La otra colonia, Isla Pan de Azúcar, se ubica en el norte de Chile y forma parte del Parque Nacional Pan de Azúcar (Hennicke y Culik 2005). En esta zona predomina el clima desértico con escasas lluvias y altas temperaturas durante el verano. Como ocurre en otras colonias del centro-norte de Chile, en Isla Pan de Azúcar las poblaciones del pingüino de Humboldt presentan un periodo reproductivo más prolongado que se extiende entre marzo y diciembre (Simeone et al. 2002). Con respecto a las condiciones oceanográficas obtenidas para el periodo de estudio (Isla Pan de Azúcar: entre octubre y diciembre de 1998; Islotes de Puñihuil: entre diciembre de 1997 y 7 de marzo de 1998 y entre 9 de enero y 26 de marzo de 1999), en Isla Pan de Azúcar las temperaturas superficiales del mar fueron más altas y los niveles de clorofila-a más bajos que en Islotes Puñihuil. Es posible que estas condiciones pueden estar relacionadas con el fuerte fenómeno El Niño de 1997/1998 que afectó a la costa del norte de Chile (Simeone et al. 2002; Herling et al. 2005;

Hennicke et al. 2005). Teniendo en cuenta estas condiciones oceanográficas se asume que la abundancia y disponibilidad de presas fue más baja en este periodo en Isla Pan de Azúcar.

A pesar que existe numerosa literatura sobre los pingüinos de Humboldt en la costa de Chile que han abordado aspectos ecológicos importantes para el conocimiento de la especie como patrones reproductivos (Simeone et al. 2002), conductas termoregulatorias (Luna-Jorquera y Culik 2000; Simeone et al. 2004), estimaciones poblacionales (Luna-Jorquera et al. 2000; Simeone et al. 2005; Vianna et al. 2014), conductas de forrajeo (Luna-Jorquera y Culik 1999; Culik et al. 2000; Hennicke y Culik 2005), datos sobre los patrones de desarrollo de los polluelos y cómo se relacionan con las condiciones ambientales aún no han sido estudiadas o no se han publicado. El hecho que aspectos claves de la historia de vida de esta especie son relativamente bien conocidos, convierte al pingüino de Humboldt en un buen modelo de estudio para investigar el crecimiento de los polluelos en dos colonias separadas por ~ 1700 km y que presentan condiciones ambientales contrastantes.

## **HIPÓTESIS GENERAL**

De acuerdo a los antecedentes antes descritos se propone la siguiente hipótesis general:

El crecimiento de los polluelos de pingüino de Humboldt presenta variaciones de acuerdo a la disponibilidad de alimento.

Se predice que en Isla Puñihuil (mayor concentración de clorofila-a y menor temperatura superficial del mar, factores que podrían afectar la disponibilidad de alimento) los polluelos tienen tasas de crecimiento más altas que los de Pan de Azúcar.

## **OBJETIVOS**

### **OBJETIVO GENERAL**

Analizar los patrones de crecimiento en polluelos de pingüino de Humboldt en dos sitios de reproducción con diferentes condiciones oceanográficas.

### **OBJETIVOS ESPECÍFICOS**

Caracterizar las condiciones oceanográficas en zonas marinas cercanas a cada sitio de reproducción.

Determinar las tasas de crecimiento de polluelos de pingüino de Humboldt en cada sitio de reproducción.

Comparar el crecimiento entre polluelos hermanos de pingüinos de Humboldt.

Evaluar las relaciones entre el crecimiento de los polluelos de pingüino de Humboldt y las condiciones oceanográficas.

## METODOLOGÍA

### Área de estudio

El estudio fue realizado en dos sitios de reproducción del pingüino de Humboldt en Chile: Isla Pan de Azúcar (26°S) e Islotes Puñihuil (42°S). La tabla I muestra las diferencias entre los parámetros ecológicos y climáticos informados en la literatura para ambos sitios.

Tabla 1. Parámetros ecológicos y climáticos descritos para los sitios de reproducción (Isla Pan de Azúcar e Islotes de Puñihuil).

<b>Parámetros</b>	<b>Island Pan de Azúcar</b>	<b>Islotes Puñihuil</b>
<sup>1</sup> Efecto de El Niño	Si	No
<sup>2</sup> Surgencias	Si	No
<sup>3</sup> Colonia mixta	No	Si
<sup>4</sup> Lluvias	No	Si
<sup>5</sup> Temporada reproductiva	Dos periodos durante el año	Un periodo durante el año
<sup>6</sup> Inicio época reproductiva	final de agost.– inicios de sept.	final de sept.– inicios de nov.
<sup>7</sup> Estimación poblacional	~3000	~120
<sup>8</sup> Porcentaje de nidos con dos polluelos	~76%	~71%
<sup>9</sup> Vertebrados introducidas	No	Si

Los datos fueron recolectados en la Isla Pan de Azúcar en 1998 (8 octubre a 21 diciembre) y en Islotes Puñihuil durante dos temporadas 1997/1998 (20 de diciembre a 7 de marzo) y 1999 (9 enero a 26 marzo).

Para caracterizar las condiciones climáticas de cada sitio, utilizamos datos de temperatura ambiental y precipitaciones mensuales (Tabla 2). Los datos fueron

---

Tabla 1. <sup>1</sup> Simeone et al. (2005), Hennieke y Culik (2005); <sup>2</sup> Hennieke y Culik (2005); <sup>3</sup> Raya Rey et al. (2013) reproducción de pingüinos de Humboldt y Magallanes; <sup>4</sup> Simeone (2002); <sup>5</sup> Simeone (2002); <sup>6</sup> Simeone (2002); <sup>7</sup> Vianna et al. (2014); <sup>8</sup> este estudio; <sup>9</sup> Luna-Jorquera com.pers, TIB Partners (2012).

obtenidos desde los anuarios climatológicos de la Dirección meteorológica de Chile entre los años 1998 y 1999. Las estaciones meteorológicas utilizadas se encontraban a una distancia menor a 100 km en relación a las colonias y se ubicaron en las ciudades de Caldera y Puerto Montt. Durante el periodo de estudio en 1998, las precipitaciones en los islotes Puñihuil fueron menores en comparación con los otros periodos del año (Tabla 2). Para el caso de Isla Pan de Azúcar, las precipitaciones fueron nulas (Tabla 2). Las precipitaciones en los islotes Puñihuil durante el periodo de estudio en 1999 fueron menores en comparación con los periodos de otoño e invierno, pero más altas que el periodo de primavera. Con respecto a las temperaturas ambientales durante el periodo de estudio, en Isla Pan de Azúcar las temperaturas fueron menores en comparación con los valores obtenidos en la época estival de los años 1998 y 1999. En los Islotes Puñihuil, las temperaturas del periodo de estudio fueron más altas en comparación con los otros periodos de año (Tabla 2).

Tabla 2. Promedios trimestrales de precipitaciones (mm) y temperaturas ambientales (°C) de Isla Pan de Azúcar e Islotes Puñihuil durante 1998 y 1999 (Datos obtenidos de los anuarios climatológicos de la Dirección meteorológica de Chile). \*Promedios de precipitaciones y temperaturas durante el periodo de estudio.

		<b>Isla Pan de Azúcar</b>		<b>Islotes Puñihuil</b>	
		Precipitaciones (mm)	Temperaturas (°C)	Precipitaciones (mm)	Temperaturas (°C)
1998	Ene-Mar	0,0	20,2	<b>45,6*</b>	<b>13,8*</b>
	Abr-Jun	3,6	14,1	95,3	10,0
	Jul-Sep	0,0	12,0	144,1	7,0
	Oct-Dic	<b>0,0*</b>	<b>16,2*</b>	65,0	11,4
1999	Ene-Mar	1,6	18,7	<b>75,6*</b>	<b>13,3*</b>
	Abr-Jun	7,9	15,3	145,9	7,5
	Jul-Sep	0,2	12,0	160,7	7,1
	Oct-Dic	1,4	16,5	65,8	11,8

Para describir las condiciones oceanográficas alrededor de las colonias se utilizó la temperatura superficial del mar (TSM) y la concentración de clorofila-a (Cl-

a). Las variables oceanográficas fueron obtenidas en un área cercana a los sitios de reproducción estudiados, que abarcó 50 km en dirección sur, norte y oeste de cada sitio. Esta distancia fue seleccionada sobre la base de estudios previos que indican que las zonas de alimentación de los pingüinos de Humboldt se extienden en promedio 50 km desde los sitios de reproducción (Culik y Luna-Jorquera 1997; Luna-Jorquera et al. 1999). Los datos fueron obtenidos desde Ocean Watch con una resolución de 5 km (Satellite Environmental Data) (TSM: GOES; CI-a: Aqua MODIS). Para cada localidad y durante el periodo estudiado se obtuvieron valores diarios de TSM y CI-a. Los datos fueron agrupados semanalmente dependiendo de la disponibilidad de los satélites utilizados.

#### Datos morfométricos de polluelos

En total se colectaron datos de 146 polluelos de pingüinos de Humboldt: 90 en Isla Pan de Azúcar, 17 (1997/1998) y 39 (1999) en Islotes de Puñihuil. El peso corporal de los polluelos fue obtenido utilizando una pesola (5 g de precisión) y la longitud del pico se obtuvo utilizando un pie de metro (0,01 mm de precisión). Los polluelos seleccionados fueron medidos y pesados durante el periodo de estudio con intervalos de 10 días. Las mediciones por cada polluelo variaron en ambas islas con rangos de 2 a 8 mediciones. Para identificar cada nido y polluelo se utilizaron estacas y bandas de plásticos numeradas, respectivamente.

Los datos correspondientes a las mediciones morfométricas de los polluelos fueron obtenidos por el Dr. J.C Hennieke y cedidos al Dr. Guillermo Luna Jorquera para realizar el presente estudio.

## Estimaciones del crecimiento de polluelos

En este trabajo se utilizaron dos estimaciones para determinar el crecimiento de los polluelos de pingüino de Humboldt: curvas de crecimiento y condición corporal ( $\text{g día}^{-1}$ ). Las curvas de crecimiento fueron ajustadas a los datos del peso de 146 polluelos; esto permitió calcular los parámetros del modelo. La condición corporal de los polluelos fue calculada para determinar la variación del crecimiento de polluelos hermanos entre las islas. Para la condición corporal se incluyeron sólo los datos correspondientes a la fase lineal de crecimiento de los polluelos. Esta fase del crecimiento es una medida utilizada para realizar comparaciones intraespecíficas del crecimiento de los polluelos (Jodice et al. 2008).

Los métodos clásicos para determinar el crecimiento de los polluelos se basan en el análisis de comportamiento de las ecuaciones de crecimiento (Ricklefs 1967). De la variedad de ecuaciones disponibles, las tres más comúnmente utilizados son Logística, Gompertz y von Bertalanffy (Huin y Prince 2000b). En este estudio se analizaron las tres ecuaciones y fueron ajustadas a los datos de crecimiento de los polluelos de Pingüino de Humboldt.

Para determinar el mejor ajuste de los datos se realizaron los siguientes pasos: 1) cada ecuación de crecimiento fue ajustada de acuerdo a los métodos de estimaciones no lineales (Suryan et al. 1999; Novales 2013). Para determinar el mejor ajuste de los datos se analizó el porcentaje de varianza explicada y se analizaron los residuales del modelo. Adicionalmente, se graficaron los valores observado y esperados del modelo. Todos los análisis fueron realizados en el Programa Statistica 7.0 (Statsoft, inc. 2004); 2) los datos fueron ajustados utilizando el Programa Curve Expert Professional 2.2.0 (Hyams 2011). Para determinar el mejor ajuste de los datos se analizaron los residuales y los valores del criterio de información de Akaike entregados por el programa (Apéndice 1).

De acuerdo a los dos métodos utilizados, la ecuación logística proporcionó la mejor aproximación del conjunto de datos. Los análisis se realizaron utilizando la siguiente ecuación logística (Ricklefs 1967):  $W(t) = \frac{1}{1 + b(e^{-kt})}$ , en la cual  $W(t)$  es el valor asintótico del peso,  $b$  es una constante para la relación lineal entre la ecuación de crecimiento,  $k$  es la constante de crecimiento y  $t$  (días) es la edad (tiempo) en el punto de inflexión.

#### Análisis estadísticos

Se realizó un análisis de varianza de una vía (ANOVA) para examinar las diferencias significativas entre la temperatura superficial del mar y la concentración de Clorofila-a en ambos sitios de reproducción.

Para comparar las tasas de crecimiento de los polluelos en las islas se realizó un ajuste lineal de la curva logística (Mathews 2005), de acuerdo a la siguiente fórmula:  $Y' = \ln\left(\frac{a}{p} - 1\right)$ , en la cual  $Y'$  es el valor ajustado del peso,  $a$  es valor asintótico del peso y  $p$  es el peso de cada polluelo. Una vez ajustados los datos a la ecuación lineal, se aplicó un análisis de covarianza (ANCOVA) para comparar las tasas de crecimiento en función de la edad de los pollos.

Se utilizaron modelos lineales mixtos para determinar las diferencias del crecimiento de los polluelos en relación a las islas (Isla Pan de Azúcar, Islotes Puñihuil 1997/1998, Islotes Puñihuil 1999), tipo de polluelo (primer y segundo polluelos nacidos en el mismo nido) y edad de los polluelos. Debido a falta de independencia entre los polluelos hermanos, se incluyó la identidad de los polluelos como un efecto aleatorio. Los datos fueron transformados logarítmicamente para cumplir con los supuestos del modelo sobre normalidad y homocedasticidad. Finalmente, se aplicaron análisis a posteriori.

Los análisis estadísticos fueron realizados utilizando el programa estadístico STATISTICA 7.0 (Statsoft, inc. 2004).

## RESULTADOS

### Condiciones oceanográficas en los sitios de reproducción

Durante el periodo de estudio, las condiciones oceanográficas difieren entre colonias. Los valores de concentraciones de clorofila-a (Clo-a) fueron más altos en Isla Puñihuil durante 1999, seguido de Isla Puñihuil en 1998 e Isla Pan de Azúcar (ANOVA para Clo-a en 3 años,  $p < 0.0001$ ) (Fig. 1 y 2). Los datos de temperatura superficial del mar (TSM) mostraron altos valores en zonas cercanas a Isla Pan de Azúcar, seguido de Puñihuil 1998 y 1999 (ANOVA para TSM en 3 años,  $p < 0.0001$ ) (Fig. 2).

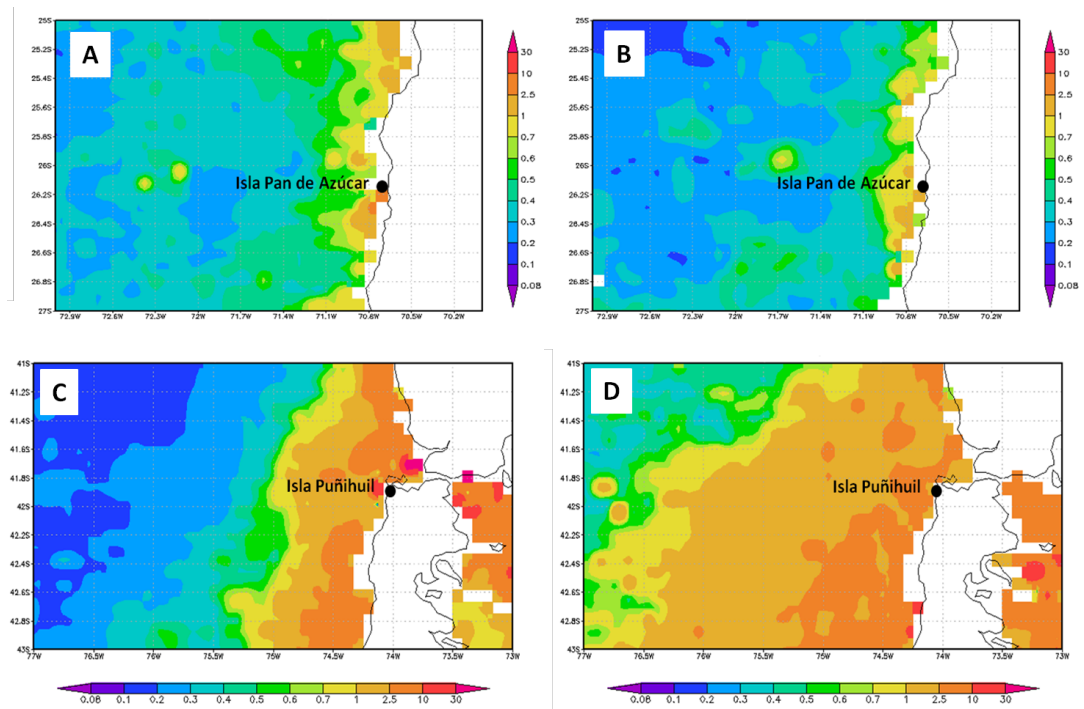


Figura 1. Promedio de la Concentración de clorofila-a ( $\text{mg m}^{-3}$ ) en Isla Pan de Azúcar (A. octubre – diciembre 1997, B. octubre-diciembre 1998) e Islotes de Puñihuil (C. enero – marzo 1998, D. enero – febrero 1999).

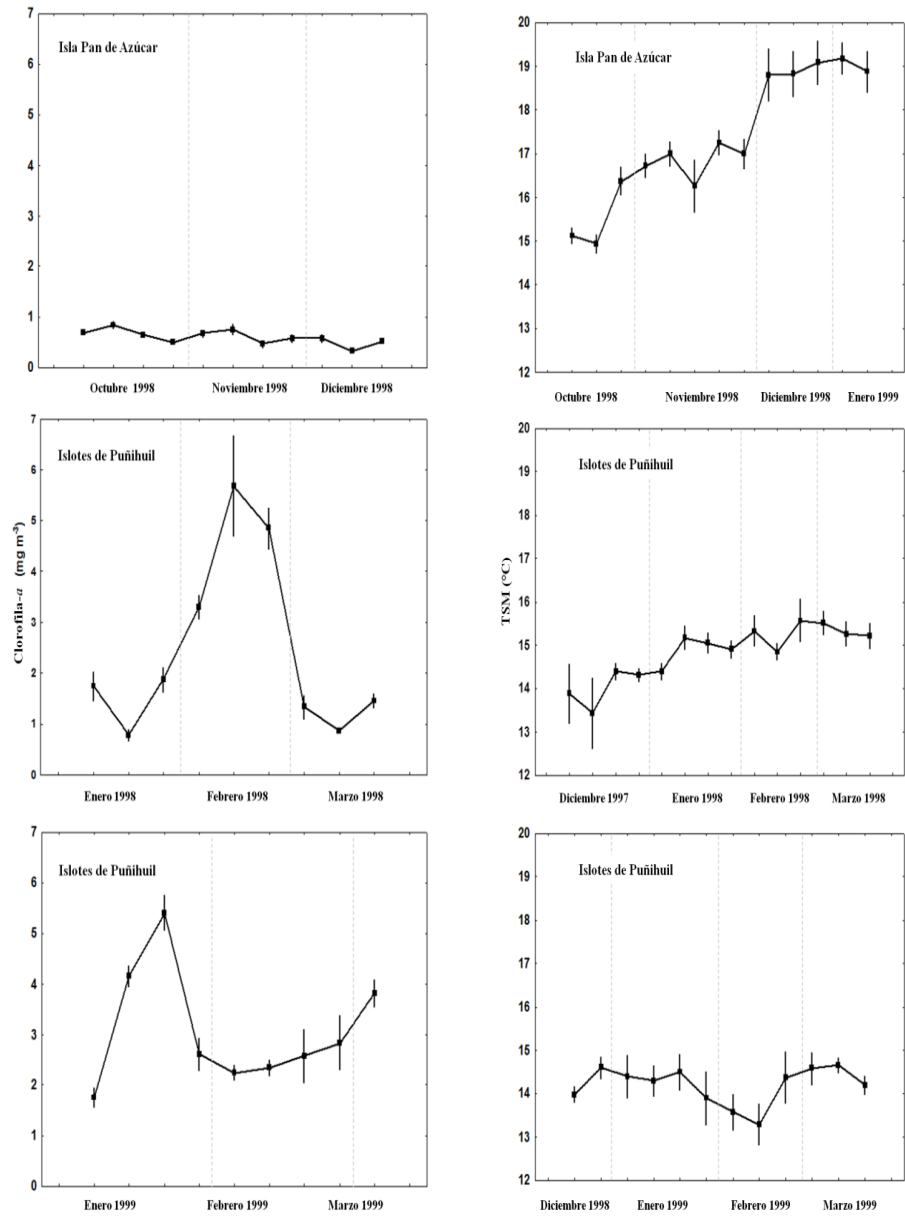


Figura 2. Promedios semanales de concentraciones de clorofila-a y temperatura superficial del mar obtenidos en zonas marinas adyacentes a las Islas Pan de Azúcar (25.7 - 26.6 S°, 70.68-71.18W°) e Islotes Puñihuil (41.47 – 42.37, 74.05 – 74.65W°) durante el periodo de estudio. En la figura se muestran los promedios y el error estándar.

## Crecimiento de los polluelos

La mejor ecuación que describe el crecimiento de los polluelos del pingüino de Humboldt fue la logística. Los análisis indicaron diferencias entre los polluelos en ambos sitios reproductivos (Tabla 3). Los polluelos de Islotes de Puñihuil nacidos durante 1998 y 1999 presentaron un crecimiento más rápido en comparación con los polluelos de Isla Pan de Azúcar ( $P=0.0039$ ,  $P=0.0006$ ; Fig. 3 y Tabla 3). Al comparar los dos años en Islotes Puñihuil, no se encontraron diferencias en las tasas de crecimiento de los polluelos ( $P=0.410$ , Fig.3).

Tabla 3. Parámetros del modelo de crecimiento logístico para los polluelos de pingüino de Humboldt en Isla Pan de Azúcar e Islotes Puñihuil (1997/1998 and 1998/1999). A (g) = Asíntota estimada,  $t_i$  = Punto de inflexión,  $k$ =constante de crecimiento logística,  $r$  = Coeficiente de correlación y EE= Error estándar.

Colonia	Peso Corporal				
	A (g)	$t_i$ (días)	$k$	$r$	EE
Puñihuil 97/98	3561	32	0.091	0.945	388.30
Puñihuil 98/99	3573	31	0.092	0.939	271.38
Pan de Azúcar	2806	31	0.083	0.898	393.13

Los resultados muestran que la condición corporal fue más baja en los polluelos de Isla Pan de Azúcar en comparación con los polluelos de Islotes Puñihuil en 1998 y 1999 (Fig. 4, Tabla 4). En Isla Pan de Azúcar se registraron diferencias significativas entre polluelos hermanos ( $P=0.002$ ), indicando que el primer polluelo creció más rápido que su hermano (Fig. 5, Tabla 4). Por el contrario, el crecimiento de los polluelos hermanos en Islotes Puñihuil nacidos durante 1998 y 1999 no difirió significativamente entre los años ( $P=0.330$ ;  $P=0.705$ ) (Fig. 4).

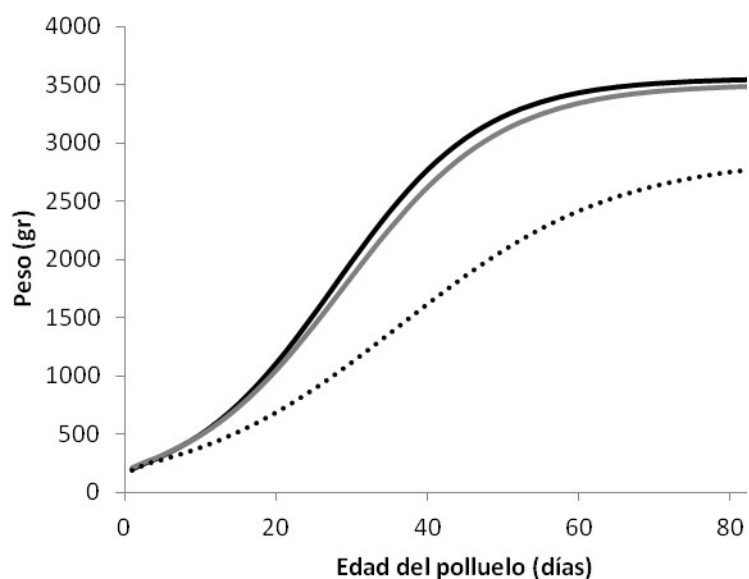


Figura 3. Curva de crecimiento logística ajustada al peso corporal de polluelos del pingüino de Humboldt en dos sitios reproductivos: Islotes Puñihuil (1997/1998: línea negra; 1999: línea gris) e Isla Pan de Azúcar Island (línea punteada).

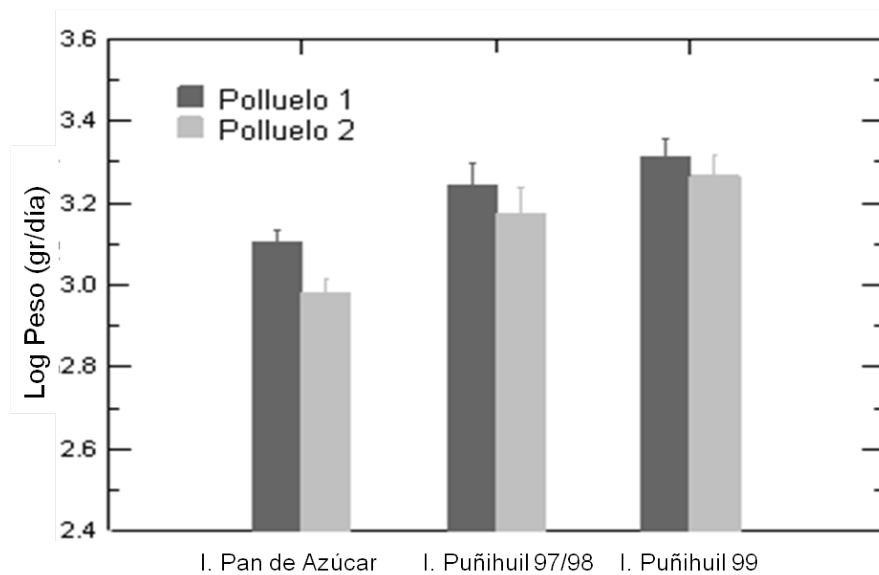


Figura 4. Variación de la condición corporal ( $\text{g día}^{-1}$ ; fase lineal de crecimiento) de polluelos hermanos en Isla Pan de Azúcar e Islotes de Puñihuil. En la figura se muestran los promedios y el error estándar.

Tabla 4. Resultados del análisis de covarianza (ANCOVA) realizado para los datos de crecimiento de los polluelos de pingüino de Humboldt.

<b>Variables</b>	<b>SS</b>	<b>gl</b>	<b>MS</b>	<b>F</b>	<b>P</b>
Edad	107,0436	1	107,0436	1150,744	0,000000
Isla	1,1958	2	0,5979	6,428	0,002119
Error	13,3950	144	0,0930		

Tabla 5. Resultados del análisis de varianza (Modelo lineal mixto) utilizado para determinar las diferencias del crecimiento de los polluelos en relación a las islas, hermanos y edad.

<b>Variables</b>	<b>gl</b>	<b>MS</b>	<b>F</b>	<b>P</b>
Islas	2	123	3.031	0,042
Edad	1	123	605.177	0.0001
Isla x polluelo	3	123	3.656	0.014

## DISCUSIÓN

En este estudio, el crecimiento de los polluelos de pingüino de Humboldt varió entre los sitios de reproducción distantes 1700 kilómetros a lo largo de la costa de Chile. Las tasas de crecimiento fueron similares entre años en Islotes Puñihuil en el sur, pero difieren de aquellas obtenidas en Isla Pan de Azúcar en el norte. Si bien durante este estudio no obtuvieron datos directos de tasas de suministro de alimento de los adultos hacia los polluelos o medidas de la calidad y cantidad de la dieta, las variaciones del crecimiento entre los polluelos podrían estar relacionadas con las condiciones oceanográficas, ya que en Isla Pan de Azúcar, la temperatura superficial del mar fue más alta y los niveles de clorofila-a fueron más bajos que en los Islotes Puñihuil. Es probable que la disponibilidad de presas en Isla Pan de Azúcar fuese más baja debido a que las poblaciones de peces migran hacia zonas más frías cuando la temperatura superficial del mar aumenta (Quinn y Neal 1987). En un estudio reciente en Islotes Puñihuil se determinó que las zonas de alimentación de los pingüinos de Humboldt y de Magallanes se caracterizan por altos niveles de concentraciones de clorofila ( $>12 \text{ mg m}^{-3}$ ) (Raya-Rey et al. 2013). Durante el mismo periodo de estudio que esta tesis, Herling et al. (2005) encontraron altas proporciones de estomatópodos en los estómagos de los pingüinos de Humboldt en Isla Pan de Azúcar y sugieren que estos crustáceos bentónicos son presa atípica para estas aves marinas y pueden reflejar la escasa disponibilidad de presas. Por su parte, Hennen y Culik (2005) determinaron que los viajes de alimentación de los pingüinos fueron más prolongados en Isla Pan de Azúcar (36,5 h) en comparación con Islotes Puñihuil (19 h), resultando en un mayor gasto de energía para los adultos.

Asumiendo que la disponibilidad de presas es escasa cerca de los lugares de reproducción en Isla Pan de Azúcar debido a la variabilidad anual de las concentraciones de clorofila (Correa-Ramirez et al. 2012) o influenciadas por la fase final de El Niño (Ker 1999), es probable que los pingüinos aumenten la distancia y el tiempo para alimentarse; en consecuencia, existe una disminución en la capacidad de

los padres para entregar adecuadamente el alimento a los polluelos (e.g. menos frecuencia de alimentación y entrega de energía), y esto se refleja en un lento crecimiento de los polluelos (Heath y Randall 1985; Wilson 1985).

La literatura disponible para las especies de pingüinos *Spheniscus* muestra variaciones en las tasas de crecimiento de los polluelos. Por ejemplo, el pingüino africano presenta rangos de tasa de crecimiento que van desde los 0,039 a 0,075. Esta especie presenta un reducida área de reproducción ( $\sim 24^\circ - 34^\circ$  S) y la variación intraespecífica en las tasas de crecimiento observadas sugiere que la limitación de alimento genera diferencias en las tasas de crecimiento (Wilson 1985; van Heezik y Seddon 1991). Por otra parte, el pingüino de Magallanes presenta un mayor rango de distribución que se extiende desde los  $29^\circ$  a los  $54^\circ$ S aproximadamente en ambas costas del Océano Pacífico y Atlántico. En esta especie también se han encontrado variaciones interanuales de las tasas de crecimiento en respuesta a diferencias en la disponibilidad de alimento, observándose rangos entre 0.069 y 0.075 (Boersma et al. 1990). El lento crecimiento de los polluelos indica que la alimentación es más limitada durante la etapa de cría en años con escasos recursos (Boersma et al. 1990).

Varios autores han propuesto que algunas características de la biología reproductiva de las aves marinas pueden variar de acuerdo a diferentes rangos de disponibilidad de alimento (Cairns 1987; Montevecchi 1993; Piatt et al. 2007). Por ejemplo, cuando el alimento es extremadamente escaso esta condición se verá reflejada en la supervivencia de los adultos. Por su parte, cuando la disponibilidad de alimento es escasa a moderada esta condición se reflejará en el éxito reproductivo y en el crecimiento de los polluelos (Cairns 1987). Sin embargo, se ha sugerido que las tasas de depredación, las lluvias, la temperatura ambiental e incluso las infestaciones de parásitos afectan el crecimiento de los polluelos. En un estudio a largo plazo realizado en pingüinos de Magallanes en Argentina, la principal causa de muerte de los polluelos fue inanición provocada por falta de alimento; pero también la

depredación y las lluvias son factores que afectan el éxito reproductivo de los pingüinos de Magallanes (Boersma y Redstock 2014). Los polluelos que crecen más rápido y presentan mejores condiciones corporales pueden responder de mejor forma a las condiciones climáticas adversas (e.g., capacidad de termorregulación en un ambiente frío) y evitar la vulnerabilidad a la depredación; aumentado su supervivencia y el éxito reproductivo de sus padres (Lack 1968).

Se ha determinado que el efecto de depredación provocado por las ratas sobre los polluelos de pingüinos podría afectar el crecimiento y la sobrevivencia (Bool et al. 2007). Con respecto a las amenazas de depredación causadas por especies introducidas en ambas islas durante este estudio, el efecto en Isla Pan de Azúcar sería muy bajo ya que no existen especies (i.e., ratas) que presenten un alto nivel de amenaza para los huevos o polluelos (Luna-Jorquera *com.pers*). En Islotes Puñihuil se ha informado a la cabra (*Capra hircus*) como una especie introducida (TIB Partners 2012) que podría causar algún grado de perturbación en las zonas donde habitan los pingüinos de Humboldt, ya sea por destrucción de la flora o problemas de erosión por sobre pastoreo; sin embargo aún se desconoce el impacto que puedan ocasionar.

En relación a las precipitaciones registradas durante el estudio, estas fueron escasas en Islotes Puñihuil y casi nulas en Isla Pan de Azúcar (Dirección Meteorológica de Chile 1998, 1999). En pingüinos de Humboldt se ha demostrado que los altos niveles de precipitaciones causan hasta el 94% de deserción de los nidos activos por parte de los adultos (Simeone et al. 2002). En lugares lluviosos los polluelos deben destinar mayor energía para controlar los procesos termoregulatorios en desmedro del crecimiento de sus estructuras corporales. Si bien en Islotes Puñihuil se registraron lluvias escasas, estas no afectarían significativamente a los pingüinos de Humboldt ya que los pingüinos utilizan cuevas de tierra con una importante cubierta vegetal (Simeone y Schlatter 1998; Simeone 2005) que otorgarían una mayor estabilidad térmica y ayudaría a evitar los problemas causados por inundaciones. En

estas zonas costeras del sur de Chile, las mediciones del éxito reproductivo en los pingüinos de Humboldt han presentado niveles más altos en comparación con Isla Pan de Azúcar (0,33 volantones por nido y 40% de supervivencia) con aproximadamente 0,81 volantones por nido y un 100% de supervivencia (Hennicke y Culik 2005).

La depredación y las precipitaciones pueden afectar a los pingüinos de Humboldt como se ha observado en otras especies de pingüinos congéneres (Boersma y Redstock 2014). Sin embargo, estos factores no representarían significativos efectos sobre el desarrollo de los polluelos durante el presente estudio. Esto podría estar apoyado por el aumento general en las últimas décadas de las poblaciones del pingüino de Humboldt en las colonias de Islotes Puñihuil e Isla Pan de Azúcar (Vianna et al. 2014). En este periodo, solo se han observado disminuciones de las poblaciones en la zona norte de Chile relacionadas con la escasa disponibilidad de alimento causada por los históricos eventos de El Niño (Culik et al. 1998; Culik et al. 2000; Vianna et al. 2014).

En pingüinos, la asincronía de eclosión provoca asimetrías de tamaño entre los hermanos (Lamey 1990). Varios estudios han reportado diferencias en las tasas de crecimiento y una mejor supervivencia de los polluelos que nacen primero (Williams y Croxall 1990; Seddon y Van Heezik 1991; Moreno et al. 1994). En Islotes Puñihuil las tasas de crecimiento de los hermanos no fueron significativamente diferentes, mientras que en Isla Pan de Azúcar el polluelo que nació primero creció más que su hermano. Los resultados en Isla Pan de Azúcar son consistentes con otros estudios que muestran diferencias en la condición corporal y/o tasa de crecimiento entre hermanos durante periodos con baja disponibilidad de alimentos. Por ejemplo, se ha observado en pingüinos de Galápagos y pingüinos africanos que el hermano mayor creció significativamente más rápido que su hermano más joven (Boersma 1974, van Heezik y Seddon 1991). Por su parte, Blanco et al. (1996) mencionan que las asimetrías de tamaño observadas en pingüinos de Magallanes determinan una mayor

ganancia de masa corporal en los polluelos más grandes en comparación con los polluelos pequeños. Van Heezik y Davis (1990) encontraron que el crecimiento de los polluelos de pingüino de ojos amarillo fue más lento en aquellos nidos con dos polluelos que en nidos con un solo polluelo durante años con baja disponibilidad de alimento. Se ha sugerido que las diferencias de crecimiento entre hermanos aumentarán cuando los recursos alimenticios son limitados debido a que el polluelo más joven tiene una maduración más lenta, lo que reduce su capacidad de competir eficazmente con su hermano mayor (Starck y Ricklefs 1998). Estos resultados sugieren que la condición diferencial entre pollos hermanos puede ser un indicador adicional útil sobre el estado de la disponibilidad local de alimentos alrededor de un sitio de reproducción (Waller 2011).

Es conocido que los pingüinos de Humboldt se alimentan de recursos que pueden ser altamente variables en términos espaciales (Majluf 1985; Zavalaga y Paredes 1997). La evidencia encontrada durante el periodo de estudio en Isla Pan de Azúcar es consistente con la estrategia de mantener un periodo de crecimiento relativamente prolongado en el tiempo que permita a los padres suplir los requerimientos energéticos de los polluelos de modo paulatino sin comprometer su propia supervivencia. Sin embargo, no puede descartarse la hipótesis que explica el crecimiento lento de las aves en latitudes bajas. Tjørve et al. (2009) sugiere que la temporada de cría es más corto en latitudes altas, porque hay un período más acotado de las condiciones climáticas favorables. En estas condiciones es posible esperar que las especies con temporadas de reproducción más cortas presentan tasas de crecimiento más rápidas en comparación con aquellas especies que tienen largas temporadas. De esta manera, en ambientes fríos los polluelos deben estar preparados para migrar apenas concluya el periodo reproductivo (Tjørve 2007, Tjørve et al. 2009). Ejemplos de estas relaciones se han observado en algunos grupos de aves como las playeras, gaviotas y golondrinas en el hemisferio norte (McCarty 2001, Tjørve 2007).

En esta investigación, la información utilizada consiste en datos recopilados de parámetros morfológicos de los pollos durante el periodo reproductivo en dos islas con diferentes condiciones climáticas y oceanográficas. La desventaja que presenta contar con esta única información es que impide un análisis más a fondo sobre las relaciones de las tasas de crecimiento de los polluelos con otros factores ecológicos (e.g., tasas de predación) o biológicos (e.g., infestaciones de parásitos). Por tanto, se requieren más estudios a largo plazo que integren estos factores en conjunto con datos directos de tasas de suministro de alimento de los adultos hacia los polluelos o medidas de la calidad y cantidad de la dieta. Esta información permitirá comprender de mejor manera cómo los patrones de crecimiento de los polluelos del Pingüino de Humboldt responden a las condiciones ambientales.

## **CONCLUSIONES**

En conclusión, este estudio muestra variaciones entre el crecimiento de polluelos de pingüinos de Humboldt y estas diferencias se encuentran relacionadas con las condiciones oceanográficas locales. La escasa disponibilidad de alimento en Isla Pan de Azúcar provocó una reducción en la eficiencia de los padres para obtener alimento y esto tuvo como consecuencia un menor crecimiento de los polluelos en comparación con Islotes de Puñihuil. Además, los resultados indican diferencias de crecimiento entre polluelos hermanos en Isla Pan de Azúcar relacionado con el aumento de la competencia entre polluelos durante condiciones de escasez de recursos alimenticios. Finalmente, las fluctuaciones en la calidad y cantidad de alimentos parecen ser fundamentales para entender los procesos de desarrollo y crecimiento de los polluelos y en última instancia para evaluar las relaciones con el éxito reproductivo y las tendencias poblacionales de pingüinos.

## LITERATURA CITADA

- Abraham CL, Sydeman WJ (2004) Ocean climate, euphausiids and Auklet nesting: InterAnnual trends and variation in phenology, diet and growth of a planktivorous seabird, *Ptychoramphus Aleuticus*. Marine Ecology Progress Series 274: 235–250.
- Ancel A, Beaulieu M, Gilbert C (2013) The different breeding strategies of penguins: a review. Comptes Rendus Biologies, 336:1–12.
- Blanco DE, Yorio P, Boersma PD (1996) Feeding Behavior, Size Asymmetry, and Food distribution in Magellanic Penguin (*Spheniscus magellanicus*) Chicks. The Auk, 113:496–498.
- Boersma P (1974) The Galapagos penguin: A study of adaptations for life in an unpredictable environment. Philosophy PhD Thesis, Ohio State University. 222p.
- Boersma P (2008) Penguins as marine sentinels. BioScience, 58: 597–607
- Boersma P, Parrish JK (1998) Flexible growth rates in Fork-Tailed Storm-Petrels: a Response to environmental variability. The Auk, 115:67–75.
- Boersma P, Rebstock G (2014) Climate Change Increases Reproductive Failure in Magellanic Penguins. PLoS ONE 9(1). doi:10.1371/journal.pone.0085602
- Boersma P, Stokes D, Yorio P (1990) Reproductive variability and historical change of Magellanic Penguins (*Spheniscus magellanicus*) at Punta Tombo, Argentina. Pages 15-43 in Penguin biology (L. Davis and J. Darby, Eds.). Academic Press, Chicago.
- Bool N, Page B, Goldsworthy (2007) What is causing the decline of Little penguins (*Eudyptula minor*) on Granite Island, south Australia? SARDI Reserach Report Series N 217, 55pp.
- Camus P (2001) Biogeografía marina de Chile Continental. Revista Chilena de Historia Natural, 74: 587–617.
- Cairns D (1987) Seabirds as indicators of marine food supplies. Biological Oceanography, 5:261–71.

- Correa-Ramirez M, Hormazabal S, Morales C (2012) Spatial patterns of annual and interannual surface chlorophyll-a variability in the Peru–Chile Current System. *Progress in Oceanography*, 92–95: 8–17.
- Croxall J, Davis L (1999) Penguins: paradoxes and patterns. *Marine Ornithology*, 27:1–12.
- Culik B (2001) Finding food in the open ocean: foraging strategies in Humboldt penguins. *Zoology*, 104:327–38.
- Culik B, Hennicke J, Martin T (2000) Humboldt penguins outmanoeuvring El Niño. *Journal of Experimental Biology*, 203:2311–22.
- Culik B, Luna-Jorquera G (1997) The Humboldt penguin *Spheniscus humboldti*: a migratory bird? *Journal of Ornithology* 325–330.
- Culik B, Luna G, Correa H, Oyarzo H (1998) Humboldt penguins monitored via VHF-telemetry. *Marine Ecology Progress Series*, 162: 279–288.
- Davis L, Renner M (2003). *Penguins*. London, Poyser AC Black/Helm.
- Dänhardt A, Becker PH (2011) Herring and Sprat Abundance Indices Predict Chick Growth and Reproductive Performance of Common Terns Breeding in the Wadden Sea. *Ecosystems*, 14:791–803.
- Dirección Meteorológica de Chile (1998) *Anuario climatológico*. 235 pp.
- Dirección Meteorológica de Chile (1999) *Anuario climatológico*. 237 pp.
- Duffy D (1990) Seabirds and the 1982-1984 El Niño/Southern Oscillation. *EN Glynn, P. W.ED. Global ecological consequences of the 1982/83 El Niño Southern Oscillation*. Elsevier. pp. 395–415.
- Frederiksen, M., Mavor, R. A., and Wanless, S. 2007. Seabirds as environmental indicators: the advantages of combining datasets. *Marine Ecology Progress Series*, 352: 205–211.
- Gerhardt-Heinrich S, Richner H (1998) Causes of growth variation and its consequences for fitness. Pages 324–339 in *Avian Growth and Development* (J. M. Starck and R. E. Ricklefs, Eds.). Oxford University Press, New York

- Glynn PW (1988) El Niño-Southern Oscillation 198~1983: near-shore population, community, and ecosystem responses. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 19:309–345.
- Hays C (1986). Effects of the 1982–1983 El Niño on Humboldt penguin colonies in Peru. *Biological Conservation*, 36: 169–180.
- Heath R, Randal R. (1985) Growth of Jackass penguin chicks (*Spheniscus demersus*) hand reared on different diets. *Journal of Zoology*, 205: 91-105.
- Hedd a, Ryder J, Cowen L, Bertram D (2002) Inter-annual variation in the diet, provisioning and growth of Cassin’s auklet at Triangle Island, British Columbia: responses to variation in ocean climate. *Marine Ecology Progress Series*, 229:221–232.
- Hennicke JC, Culik BM (2005) Foraging performance and reproductive success of Humboldt penguins in relation to prey availability. *Marine Ecology Progress Series*, 296:173–181.
- Herling C, Culik B, Hennicke J (2005) Diet of the Humboldt penguin (*Spheniscus humboldti*) in northern and southern Chile. *Marine Biology*, 13–25.
- Huin N, Prince PA (2000) Chick growth in albatrosses : curve fitting with a twist. *Avian Biology*, 31:418–425.
- Jodice PGR, Roby DD, Turco KR, et al. (2008) Growth of Black-legged kittiware rissa tridactyla chicks in relation to delivery rate, size and energy density of meals. *Marine Ornithology*, 36: 107–114.
- Klaassen M (1994) Growth and Energetics of Tern Chicks from Temperate and Polar Environments. *Auk*, 111:525–544.
- Kerr RA (1999) Big El Niños ride the back of slower climate change. *Science* 283:1108–1109
- Lamey T. (1990) Hatch asynchrony and brood reduction in penguins. Pages 339-416 in *Penguin biology* (L. S. Davis and J. T. Darby, Eds.). Academic Press, Chicago.

- Luna-Jorquera G (1996) Balancing the energy budget for a warm-blooded bird in a hot desert and cold seas: the case of the Humboldt Penguin. PhD dissertation, Christian-Albrechts Universität, Kiel.
- Luna-Jorquera G, Culik BM (1999) Diving behaviour of Humboldt penguins *Spheniscus humboldti* in northern Chile. *Marine Ornithology*, 67–76.
- Luna-Jorquera G, Culik BM (2000) Metabolic rates of swimming Humboldt penguins. *Marine Ecology Progress Series*, 203:301–309.
- Luna-Jorquera G, Garthe S, Sepúlveda F, Weichler T, Vásquez J (2000) Population size of Humboldt Penguins assessed by combined terrestrial and at-sea counts. *Waterbirds*, 23:506–510
- Luna-Jorquera G, Simeone A, Aguilar R (2003) Ecofisiología de animales endotermos en un desierto cálido y un mar frío: El caso de las aves marinas de la Corriente de Humboldt. En: Bozinovic F (ed.), *Fisiología Ecológica y Evolutiva. Teoría y casos de estudios en animales*. Ediciones Universidad Católica de Chile. Santiago de Chile. 297–316 pp.
- Lyons DE, Roby DD (2011) Validating growth and development of a seabird as an indicator of food availability: captive-reared Caspian Tern chicks fed ad libitum and restricted diets. *Journal of Field Ornithology*, 82:88–100.
- Majluf P (1985) Comportamiento del lobo fino de Sudamérica (*Arctocephalus australis*) en Punta San Juan, Perú, durante “El Niño” 1982-83. *Boletín IMARPE*: 187–193.
- Mathews J (2005). *Modules for Numerical Methods y Numerical Analysis. Logistic Curve Fitting*. Disponible en: <http://mathfaculty.fullerton.edu/mathews/>.
- Mccarty JP (2001) Variation in growth of nestling tree swallows across multiple temporal and spatial scales. *The Auk*, 118:176–190.
- Montevecchi WA (1993) Birds as indicators of change in marine prey stocks. In: Furness RW, Greenwood JJD, Eds. *Birds as monitors of environmental change*. London: Chapman yHall. p 217–66.

- Moreno J, Carrascal L, Sanz J, et al. (1994) Hatching asynchrony, sibling hierarchies and brood reduction in the Chinstrap penguin *Pygoscelis antarctica*. *Polar Biology*, 14:21–30.
- Nice M (1962) Development of behavior in precocial birds. *Transactions of the Linnean Society of London*, 211p.
- O'Connor R (1984) *The growth and development of birds*. Wiley, Chichester.
- Paredes R, Zavalaga CB (1998) Overview of the effects of El Niño 1997–98 on Humboldt Penguins and other seabirds at Punta San Juan, Perú. *Penguin Conservation*, 11:5–7.
- Piatt J, Harding A, Shultz M, Speckman S, Van Pelt T, Drew G, Kettle A (2007) Seabirds and indicators of marine food supplies: cairns revisited. *Marine Ecology Progress, Series* 352:221–234.
- Quinn W, Neal V (1987) El Niño occurrences over the past four and a half centuries. *J Journal of Geophysical Research*, 92: 449–461.
- Raya Rey AR, Pütz K, Simeone A, Hiriart-Bertrand L, Reyes-Arriagada R, Riquelme V, Lüthi B (2013) Comparative foraging behaviour of sympatric Humboldt and Magellanic Penguins reveals species-specific and sex-specific strategies. *Emu*, 113:145–153.
- Remes V (2007) Avian growth and development rates and age-specific mortality: the roles of nest predation and adult mortality. *Journal of Evolutionary Biology*, 20:320–5.
- Ricklefs R (1967) A graphical method of fitting equations to growth curves. *Ecology*, 48: 679–743.
- Ricklefs R (1968) Patterns of growth in birds. *Ibis*, 110:419–51.
- Ricklefs R (1979) Adaptation, constraint, and compromise in avian postnatal development. *Biology Review*, 54: 269–290.
- Ricklefs R (1983) Avian postnatal development, p 1-83 *En: Avian Biology, Vol.VII*. Academic Press, Inc.
- Roff, D.A. 1992. *The evolution of life histories*. Chapman and Hall Publishers, New York.

- Salihoglu B, Fraser W, Hofmann E (2001) Factors affecting fledging weight of Adélie penguin ( *Pygoscelis adeliae* ) chicks: a modeling study. *Polar Biology*, 24:328–337.
- Schew W, Ricklefs R (1998). Developmental plasticity, p. 288–304. In J. M. Starck and R. E. Ricklefs [EDS.], *Avian growth and development*. Oxford University Press, New York.
- Seddon P, Van Heezik Y (1991). Effects of hatching order, siblings asymmetries, and nest site on survival of Jackass penguin chicks. *The Auk*, 108: 548-555.
- Shultz M, Piatt J, Harding A, Kettle A, Van Pelt T (2009) Timing of breeding and reproductive performance in murre and kittiwakes reflect mismatched seasonal prey dynamics. *Marine Ecology Progress Series*, 393:247–258.
- Simeone A (2005) Evaluación de la población reproductiva del pingüino de Magallanes y del pingüino de Humboldt en los Islotes Puñihuil, Chiloé. Informe técnico. 48p.
- Simeone A, Araya B, Bernal M, et al. (2002) Oceanographic and climatic factors influencing breeding and colony attendance patterns of Humboldt penguins *Spheniscus humboldti* in central Chile. *Marine Ecology Progress Series*, 227:43–50.
- Simeone A, Luna-Jorquera G, Wilson RP (2004) Seasonal variations in the behavioural thermoregulation of roosting Humboldt penguins (*Spheniscus humboldti* ) in north-central Chile. *Journal of Ornithology*, 145:35–40.
- Simeone A, Schlatter R (1998) Threats to a mixed-species colony of *Spheniscus* penguins in southern Chile. *Colonial waterbirds*, 21: 418–421
- Starck J (1993) Evolution of avian ontogenies. *Current Ornithology*, 10:275-366.
- Starck J, Ricklefs R (1998) *Avian growth and development. Evolution within the altricial-precocial spectrum*. Oxford Ornithology Series, Oxford University Press. 441p.
- Stienen E, Brenninkmeijer A (2002) Variation in growth in Sandwich Tern chicks *Sterna sandvicensis* and the consequences for pre- and post- fledging mortality. *Ibis*, 144: 567–576.

- Thiel M, et.al (2007) The Humboldt current system of northern and central Chile. *Oceanography and Marine Biology - An Annual Review*, 195–344.
- TIB Partners 2012. Threatened Island Biodiversity Database. Version 2012.1. <[www.tib.islandconservation.org](http://www.tib.islandconservation.org)>. Downloaded on December 2014.
- Tjørve K (2007) Does chick development relate to breeding latitude in waders and gulls? *Wader Study Group Bulletin*, 112:12–23.
- Tjørve K, García-Peña G, Székely T (2009) Chick growth rates in Charadriiformes: comparative analyses of breeding climate, development mode and parental care. *Journal of Avian Biology*, 40: 553-558
- Tremblay Y, Cherel Y (2003) Geographic variation in the foraging behaviour, diet and chick growth of rockhopper penguins. *Marine Ecology Progress Series*, 251:279–297
- Valle A, Cruz B, Cruz J, Merlen G, Coulter, M (1987) The Impact of the 1982-1983 El Niño-Southern Oscillation on Seabirds in the Galapagos Islands, Ecuador. *Journal of Geophysical Research* 92:437–444.
- Van Heezik Y, Davis L (1990) Effects of food variability on growth rates, fledging sizes and reproductive success in the Yellow-eyed Penguin (*Megadyptes antipodes*). *Ibis*, 132:354-365.
- Van Heezik Y, Seddon P. (1991). Influence of hatching order and brood size on growth in jackass penguins. *South African Journal of Zoology*, 26: 199-203.
- Vianna J, Cortes M, Ramos B, Sallaberry-Pincheira N, González-Acuna D, Dantas G, Morgante J, Simeone A, Luna-Jorquera G (2014) Changes in abundance and distribution of Humboldt Penguin *Spheniscus humboldti*. *Marine Ornithology*, 42: 153–159.
- Waller LJ (2011) The African Penguin *Spheniscus demersus*: Conservation and Management Issues. Thesis doctoral, University Cape Town. 293pp.
- Williams T (1995) *The Penguins*. Oxford University Press, New York. 288pp.
- Williams T, Croxall J. (1990). Is chick fledging weight a good index of food availability in seabird populations? *Oikos*, 59: 414–416

- Williams C, Buck C. (2010). Spatial and temporal variation in Tufted Puffin *Fratercula cirrhata* nestling diet quality and growth rates. *Marine Ornithology*, 38: 41 – 48
- Wilson R (1995) Foraging ecology. En: Williams T (ed). *The penguins Spheniscidae*. Oxford University Press. pp 91–106
- Wilson R (1985). Seasonality in diet and breeding success of the Jackass Penguin *Spheniscus demersus*. *Journal of Ornithology*, 126: 53–62.
- Wilson R, Wilson M, Duffy D, Araya B, Klages N (1989) Diving behaviour and prey of the Humboldt penguin (*Spheniscus humboldti*). *Journal of Ornithology*. 130: 75–79.
- Wolf S, Snyder M, Sydeman W, Doak D, Croll D (2010) Predicting population consequences of ocean climate change for an ecosystem sentinel, the seabird Cassin's auklet. *Global Change Biology* 16: 1923–1935
- Zavalaga, C. y R. Paredes. 1997. Humboldt penguins at Punta San Juan, Peru. *Penguin Conservation*, 10: 6–8.

**Apéndice 1.** Valores del criterio de información de Akaike (AIC), coeficiente de correlación (r) y error estándar (EE) para los modelos ajustados.

<b>Modelo</b>	<b>Islas</b>								
	<b>I. Pan de Azúcar</b>			<b>I. Puñihuil 1998</b>			<b>I. Puñihuil 1999</b>		
	<b>AIC</b>	<b>r</b>	<b>EE</b>	<b>AIC</b>	<b>r</b>	<b>EE</b>	<b>AIC</b>	<b>r</b>	<b>EE</b>
<b>Logístico</b>	2026	0.89	393.1	824.6	0.95	388.3	1455.2	0.93	271.4
<b>Gompertz</b>	2093	0.89	392.1	830.1	0.95	371.2	1464.8	0.91	298.2