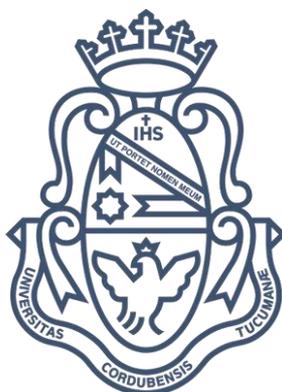


**Patrones de comportamiento de volantones y flujo de adultos de
Pingüino de Magallanes (*Spheniscus magellanicus*) en la colonia de
Punta Tombo, Chubut, Argentina**

UNIVERSIDAD NACIONAL DE CÓRDOBA

Facultad de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales

Carrera de Ciencias Biológicas



Tesinista: Candelaria Belén Piemonte

Firma:

Director: Mariano Sironi

Firma:

Codirectora: Dee P. Boersma

Firma:

**Cátedra Diversidad Biológica IV de la Facultad de Ciencias Exactas Físicas y Naturales de la
Universidad Nacional de Córdoba**

2019

**Patrones de comportamiento de volantones y flujo de adultos de
Pingüino de Magallanes (*Spheniscus magellanicus*) en la colonia de
Punta Tombo, Chubut, Argentina**

Tribunal Examinador

Nombre y Apellido: Firma:

Nombre y Apellido: Firma:

Nombre y Apellido: Firma:

Calificación:

Fecha:

ÍNDICE

RESUMEN	3
INTRODUCCIÓN	4 - 7
OBJETIVOS	7 - 8
HIPÓTESIS DE TRABAJO	8
MATERIALES Y MÉTODOS	9 - 13
RESULTADOS	14 - 23
DISCUSIÓN	24 - 29
CONCLUSIONES	29 - 30
ÉTICA: USO Y CUIDADO ANIMAL	30
AGRADECIMIENTOS	31
BIBLIOGRAFÍA	32 - 36
ANEXO	37 - 48

RESUMEN

El proceso de independización en pingüinos de Magallanes (*Spheniscus magellanicus*), comienza cuando los pichones salen por primera vez del nido hasta arribar al mar y aprenden a alimentarse independientemente de sus progenitores; es una etapa poco conocida en la historia de vida de los individuos. Solamente se conoce que la migración posterior a la independización constituye una fase de alta mortalidad en el ciclo de vida de los pingüinos. Caracterizar las estrategias comportamentales que llevan a los volantones a independizarse y conocer los factores sociales involucrados en términos de interacciones con conespecíficos podría acercarnos a respuestas más acertadas sobre las consecuencias a las que se enfrenta la población de pingüinos de la colonia de Punta Tombo en Chubut, Argentina ante un contexto de declive poblacional registrado desde el año 1987. En el presente estudio se investigó el comportamiento de pichones de la colonia de Punta Tombo en las temporadas reproductivas 2017 y 2018 durante la etapa de independización (finales de enero y principios de febrero). Se utilizó la técnica de observación individual focal con el fin de elaborar etogramas de individuos caracterizados como volantones o no volantones según si se verifica su independización al final de la observación. El proceso de independización modificó el repertorio comportamental en pichones volantones observado en la disminución los comportamientos de categoría confort y estáticos, y el aumento de actividades exploratorias e interacciones con individuos conespecíficos. Además, encontramos que seguir a los adultos hacia la playa ayudó a los volantones a independizarse, *i.e.* mientras mayor tiempo dedicó el volatón a seguir a un individuo adulto menor es el tiempo total que le tomó independizarse.

Estudiamos el patrón de movimiento diario de salida y entrada de adultos a la colonia durante las temporadas 2016 - 2018 a fin de vincularlo con las estrategias de los volantones para independizarse. La mayor cantidad de individuos adultos saliendo desde la colonia hacia el mar ocurrió en horarios de la mañana (07.00 a 10.00 hs) mientras que la mayor cantidad de individuos adultos ingresando a la colonia desde la costa ocurrió en horarios de la tarde (18.00 a 21.00 hs). Este patrón puede ser explicado por el comportamiento de forrajeo que requiere de capacidades visuales facilitadas por la luz del sol. Durante horarios del mediodía, el flujo de ejemplares adultos fue muy bajo ya que la mayoría de los individuos se encuentra forrajeando en el mar o en la costa para evitar las altas temperaturas en el interior de la colonia. El mayor número de volantones saliendo de la colonia se registró en la mañana (7h a 10hs), con observaciones excepcionales después del mediodía, coincidiendo con el patrón de flujo de adultos observado. Sin embargo, la cantidad de volantones que sale desde la colonia hacia el mar durante horarios de la mañana fue explicada en un 19% por la cantidad de adultos que sale hacia el mar durante el mismo horario, lo que podría deberse a que la respuesta comportamental que determina la asistencia a la playa en adultos y volantones estaría influenciada por otras variables ambientales que no han sido consideradas en el presente estudio.

Resultó altamente probable que los volantones estén utilizando señales sociales emitidas por adultos moviéndose en la colonia para encontrar el camino de salida a la playa. Entonces, una disminución de densidad poblacional podría afectar la efectividad de independización, disminuyendo la disponibilidad de señales sociales emitidas por adultos y contribuyendo en última instancia a disminución en la supervivencia de volantones.

PALABRAS CLAVE: SPHENISCUS MAGELLANICUS, ETOGRAMA, VOLANTONES, COMPORTAMIENTO INDIVIDUAL, SEÑALES SOCIALES, PATRÓN DE MOVIMIENTO, INDEPENDIZACIÓN.

INTRODUCCIÓN

Evaluar el comportamiento animal es esencial para comprender la historia de vida de los individuos y resulta fundamental para elaborar estrategias de manejo ante poblaciones en decrecimiento (Rebstock et al., 2015). La forma en que los animales se desplazan afecta el destino de los individuos (Delgado et al. 2009) y consecuentemente la estructura espacial, demográfica y genética de las poblaciones (Turchin 1998). Por ello, el estudio de los patrones de movimiento animal nos permite comprender procesos ecológicos a varias escalas espaciales y temporales (Kareiva y Shigesada 1983, Wiens et al. 1995, Blackwell 1997).

La fase de independencia en aves, entendida como el período comprendido entre el momento en que los volantones dejan el nido hasta su dispersión o migración (Cox et al. 2014), representa una fase intensiva de experiencia y aprendizaje que puede dar forma a las estrategias de comportamiento durante su dispersión final (Delgado et al. 2009). Por lo que ahondar en los factores próximos que llevan a la independización resulta necesario para comprender mejor el ciclo reproductivo de las aves y sus consecuencias en la supervivencia individual, y por ende en el “fitness”.

En el pingüino de Magallanes el período de cuidado parental se divide en la fase de crianza, cuando los pichones son constantemente atendidos por sus progenitores, y en la fase de guardería, cuando los pichones pasan más tiempo desatendidos mientras ambos padres se alimentan en el mar (Seddon 1989). Al final de la fase de la guardería, los volantones alcanzan suficiente masa corporal para quedarse solos en la colonia (Boersma 1991), para lograr el cambio de plumón por plumaje homeotérmico (Scolaro 1984) y para emprender su primer viaje al mar e independizarse totalmente de sus progenitores a una edad media de independencia de 78 ± 17 días luego de su nacimiento.

Para volantones del pingüino de Adelia (*Pygoscelis adeliae*) (Spurr 1975, Ainley 1974) y para el pingüino de Ojo Amarillo (*Megadyptes antipodes*) (Seddon 1990) se ha descrito la categoría de comportamientos confort entendidos como conductas de comodidad o descanso que incluyen movimientos de sacudida, estiramiento, limpieza y acicalamiento. En ambas especies se observó que a las 6-7 semanas de la fase de guardería disminuyen los comportamientos confort y la cantidad de tiempo que los pichones descansan en postura de pronación y aumentan los comportamientos exploratorios, de manera que antes de la independización los pichones pueden vagar hasta 20 metros desde el nido (Seddon 1990, Spurr 1975). En volantones del pingüino de Adelia se han descrito comportamientos de huida, de agresión y de juego que podrían ser la base para el aprendizaje de comportamientos de reacción ante predadores (Spurr, 1975). A pesar de la importancia de esta fase, la información acerca del período de independización de volantones de

pingüino de Magallanes es escasa y es uno de los aspectos esenciales para nuestra comprensión de las historias de vida de las aves (Sullivan 1989, Weatherhead y McRae 1990, Rappole 1995).

En el presente estudio, analizamos el comportamiento de independización en un ave marina longeva, el pingüino de Magallanes (*Spheniscus magellanicus*), en la colonia de Punta Tombo, Chubut, Argentina. En el pingüino de Magallanes se han estudiado intensamente los factores que influyen la supervivencia de pichones mientras están en sus nidos (Boersma y Rebstock 2009, Walker et al. 2005, Stokes y Boersma 2000, Radl y Culik 1999, Gandini et al. 1994, Scolaro 1990). Una vez que los pichones se independizan su supervivencia durante el primer año en el mar es baja (en promedio, 12% para hembras y 17% para machos) y altamente variable según la temporada reproductiva (rango de supervivencia desde <1% hasta >30% de año a año) (Gownaris y Boersma 2018). Pero se conoce poco acerca del período comprendido entre el momento que los pichones dejan el nido y llegan al mar (i.e. llegan a ser volantones) y solo se conoce anecdóticamente que algunos volantones son predados durante ese momento (Boersma datos no publicados).

Este estudio es relevante ya que la población de pingüinos de Magallanes en Punta Tombo disminuyó de 314,000 nidos activos en 1987 a 201,000 en 2014 (Rebstock et al. 2015). Los períodos de pichones, volantones y juveniles inmaduros poseen altas mortalidades y constituyen los períodos de selección natural más intensa que probablemente contribuyan al declive poblacional de la especie (Gownaris y Boersma 2018, Scolaro 1987).

En la colonia de Punta Tombo, los nidos se distribuyen desde los 50 metros de la línea de marea alta hasta casi 1 kilómetro tierra adentro (Stokes y Boersma 1998). Para los adultos, el tiempo de caminata desde la playa hasta su nido puede variar desde 2 min hasta los nidos más cercanos, hasta 30 min hasta los nidos en el interior (800 m) (Stokes y Boersma 2000). Debido al comportamiento de alimentación alternada de los pichones durante el período de crianza, los adultos deben realizar este viaje con frecuencia (Stokes y Boersma 1998). Por ello, el flujo de pingüinos adultos entre el mar y la colonia se relaciona con el comportamiento de alimentación. La mayor frecuencia de eventos de aprovisionamiento parental se observa durante el atardecer (obs. pers.), como se ha observado para el pingüino Gentoo (Polito y Trivelpiece 2006).

Debido a su paso corto y su gruesa capa de aislamiento térmico, los pingüinos tienen altos costos de locomoción terrestre (Pinshow et al. 1977). A mayor distancia aumentan los costos en tiempo, energía, cantidad de alimento disponible para los pichones, riesgo térmico y riesgo de depredación (Stokes y Boersma 1998) por zorro patagónico (*Dusicyon griseus*), armadillo (*Chaetophractus villosus*), zorrino (*Conepatus humboldti*) y hurón (*Lyncodon magellanicus*) (Yorio y Boersma 1994b). Además, la depredación y la agresión intraespecífica pueden operar de una manera

dependiente de la densidad y ser causas importantes de mortalidad de huevos y pichones (Boersma et al. 1990, Yorio y Boersma 1994b). Estas variables dependientes de la distancia estudiadas para los pingüinos adultos que ya poseen experiencia para realizar recorridos entre el mar y la colonia, podrían estar también limitando la supervivencia de volantones que realizan su primer viaje desde la colonia hacia el mar. Asimismo, para un ave sin experiencia previa el tiempo que le toma desplazarse desde el nido hasta el mar puede no ser directamente proporcional a la distancia recorrida. Un factor que podría influenciar el éxito de los volantones en el primer viaje desde su nido hacia el mar es la disponibilidad de señales sociales de otros pingüinos, de manera que los adultos moviéndose entre el mar y la colonia podrían estar guiando a los pichones que jamás han visto el océano (Spurr, 1975).

La playa es un hábitat alternativo donde ocurren importantes actividades durante la temporada reproductiva y representa para los individuos adultos un hábitat transicional entre sus nidos y el océano en el cual forrajean. Mientras que, para los individuos jóvenes no reproductivos, los bordes de la colonia proveen un espacio para actividades de prospección y socialización (Pozzi et al. 2013). Durante la etapa de cría los individuos reproductivos se ven comprometidos a permanecer la mayor parte del tiempo en sus nidos dentro de la colonia (Boersma et al. 1990, Yorio y Boersma 1994a) ya que los nidos desatendidos tienden a ser atacados por predadores (Yorio y Boersma 1994b, Frere et al. 1998). A medida que los pichones crecen aumenta el tiempo que los adultos pueden permanecer en la playa o alimentándose en el mar. De manera que tanto el tiempo de ocupación de los nidos como de asistencia a la playa varía según la etapa de la temporada reproductiva, y depende también de la hora del día y la temperatura (Pozzi et al. 2013): el menor número de pingüinos dentro de la colonia se observa en horas del mediodía (Capurro et al. 1988), con mayores valores de abundancia de individuos en la playa en días de alta temperatura (Pozzi et al. 2013).

Entonces, los patrones de movimiento observados mediante el estudio de flujo de pingüinos hacia dentro y fuera de la colonia reflejan los ritmos diarios de comportamiento ante variabilidad climática, estrategias de búsqueda de alimento y las diferentes etapas de crecimiento de las crías (Pozzi et al. 2013). Por lo tanto, un cambio en la respuesta comportamental afectará la cantidad de individuos que se encuentran en la playa y en la colonia, determinando consecuentemente la dirección (i.e. hacia dentro de la colonia o hacia afuera de ella) del mayor flujo de individuos. Y finalmente, si el flujo de individuos moviéndose en la colonia constituye una variable que influye en la independización de volantones, entonces debería existir una relación entre la cantidad de individuos adultos que salen desde la colonia hacia el mar y la cantidad de volantones que logran independizarse.

Resulta importante considerar que, aunque el número de adultos reproductores en la colonia ha disminuido, el área total de la colonia no se reduce y los pingüinos no abandonan las áreas periféricas (Rebstock et al. 2015). Entonces, dentro de la misma área existe una menor densidad de pingüinos que tiende a decrecer a medida que aumenta la distancia hasta la costa (Rebstock et al. 2015). Ante este escenario se esperaría que el flujo de adultos entre la colonia y el mar tienda a disminuir entre temporadas, lo que podría tener consecuencias negativas para los pichones si éstos necesitaran de las señales sociales emitidas por los adultos para una independización exitosa.

Por lo tanto, además de describir el repertorio de comportamientos de volantones que permita caracterizar la fase de independencia resulta importante evaluar si los patrones observados tienen relación con el flujo de adultos en la colonia en términos de señales sociales e interacciones intraespecíficas, en pos de predecir en futuros estudios si la disminución de densidad a consecuencia del declive poblacional modificará los patrones de comportamiento de los volantones en la colonia.

En este estudio se pretende estudiar si *existe una relación entre las estrategias de independización en volantones y los patrones de movimiento diario de los adultos en términos de flujo hacia dentro y fuera de la colonia, a fin de profundizar en el conocimiento de los requerimientos ecológicos de los pingüinos de Magallanes en la etapa de independización*, caracterizada por su alta mortalidad y que ha sido poco estudiada. En última instancia, es importante generar bases de conocimiento que permitan estudiar los efectos de la ubicación y calidad de los sitios de anidamiento, variabilidad climática, disminución del tamaño poblacional y variabilidad de abundancia de alimento en la supervivencia de volantones en un contexto mundial de disminución poblacional de aves y extinciones locales a causa del cambio climático global (Boersma et al. 2014), a fin de dirigir adecuadamente los esfuerzos de conservación para garantizar su protección.

OBJETIVOS

Objetivo general

Estudiar la relación entre las estrategias de independización en volantones y los patrones de movimiento diario de los adultos en términos de flujo hacia dentro y fuera de la colonia de Punta Tombo en un contexto de disminución poblacional.

Objetivos específicos

- ◆ Desarrollar un etograma con asignación de tiempos a cada comportamiento descrito en volantones en la estación estival.
- ◆ Establecer el patrón de movimiento a diferentes horas del día de los individuos adultos de la colonia reflejado a partir del flujo de individuos desde y hacia la colonia.
- ◆ Evaluar la relación entre la cantidad de individuos adultos que salen desde la colonia hacia el mar y la cantidad de volantones que logran independizarse.
- ◆ Determinar el efecto del comportamiento de seguimiento y las interacciones agonísticas de adultos y juveniles en el proceso de independización de los volantones en la estación estival.

HIPÓTESIS Y PREDICCIONES

Hipótesis 1

El proceso de independización modificará el repertorio comportamental en pichones volantones y no volantones en sus distintas etapas.

Predicción 1: Los volantones pasan más tiempo ejerciendo comportamientos exploratorios, de huida y agresión a diferencia de los pichones no volantones que pasan más tiempo ejerciendo comportamientos de tipo confort.

Hipótesis 2

El movimiento de adultos y juveniles hacia dentro y fuera de la colonia, afecta el proceso de independencia en volantones.

Predicción 1: Cuanto mayor es la cantidad de adultos saliendo desde la colonia hacia el mar, mayor es la cantidad de volantones que se independizan.

Predicción 2: Cuánto más tiempo dedica un volantón a seguir adultos más rápidamente se independiza.

MATERIALES Y MÉTODOS

1- Recolección de datos a campo

1.1 Sitio y época de muestreo

El estudio se realizó en la colonia reproductiva de Pingüinos de Magallanes en Punta Tombo (44°02S, 62°11W), Chubut, Argentina en los meses de enero y febrero durante los años 2016, 2017 y 2018 (Figura 1). Los datos fueron tomados personalmente, en conjunto con voluntarios e investigadores del proyecto que fueron entrenados para tal fin.



Figura 1: Área de estudio. *Punto A:* Sitio de paso desde y hacia la colonia, donde se registra el flujo de pingüinos desde el punto de observación B. *Punto C:* Sitio de paso desde y hacia la colonia, desde el área C. En este punto se registra el éxito de independización de volantones. *Área C:* Área de inicio de observación de seguimientos de individuos focales. Desde ese punto, se considera un perímetro visual de 10 metros aproximados para la selección del individuo. *Recorrido C:* Recorrido ilustrativo desde el Área C hasta el punto de independización C. *Punto D:* Sitio de paso de turistas. (Imagen satelital correspondiente al año 2003).

1.2 Especie en estudio

Los pingüinos de Magallanes se reproducen en colonias a lo largo de la costa sur de América del Sur y las islas cercanas (Gandini et al. 1996). En la colonia continental de Punta Tombo, Argentina (44°029 S, 65°119 W) anidan cerca de 201,000 parejas (Rebstock et al. 2015). Punta Tombo es un hábitat de matorral semidesértico donde los pingüinos anidan debajo de arbustos o en madrigueras que excavan. Los adultos regresan a finales de septiembre, luego de haber pasado el invierno austral alimentándose en el mar (ver *Anexo, figura 9*) (García-Borboroglu y Boersma 2013). Las hembras ponen usualmente dos huevos y ambos progenitores los incuban hasta que eclosionan a mediados de noviembre (Boersma et al. 1990) (Figura 2a).

Al eclosionar, los pichones están completamente cubiertos de plumón, no pueden defenderse por sí mismos y apenas termorregulan (Starck 1993). Durante el período de cría, los pichones dependen exclusivamente de sus padres para su alimentación (Scolaro 1978). Este período puede diferenciarse en dos etapas: fase de cuidado parental y fase de formación de guarderías. Durante la fase de cuidado parental el crecimiento del pichón es rápido (Williams 1980) y los progenitores alternan más o menos regularmente los viajes al mar en busca de comida (Scolaro 1978). El comienzo de la fase de guarderías lo marca la partida del nido de ambos progenitores dejando solos a los pichones que generalmente se reúnen en grupos no muy numerosos, denominadas guarderías (Warham 1974). Los padres alimentan alternadamente a los pichones y permanecen en el nido durante menos de 24 horas para luego regresar al mar (Scolaro 1984), por lo que la supervivencia de pichones dependerá de la amplitud del intervalo entre visitas de los progenitores al nido (Stonehouse 1970, Williams 1980). Para entonces (finales de enero – principios de marzo) los pichones han ganado suficiente masa corporal como para quedarse solos en la colonia (Boersma 1991) y para lograr el cambio de plumón de nacimiento por plumaje homeotérmico apto para la natación (Scolaro 1984) (Figura 2b). Una vez que el volantón ha arribado al mar, se considera que ha alcanzado la independencia (Boersma et al. 2017).

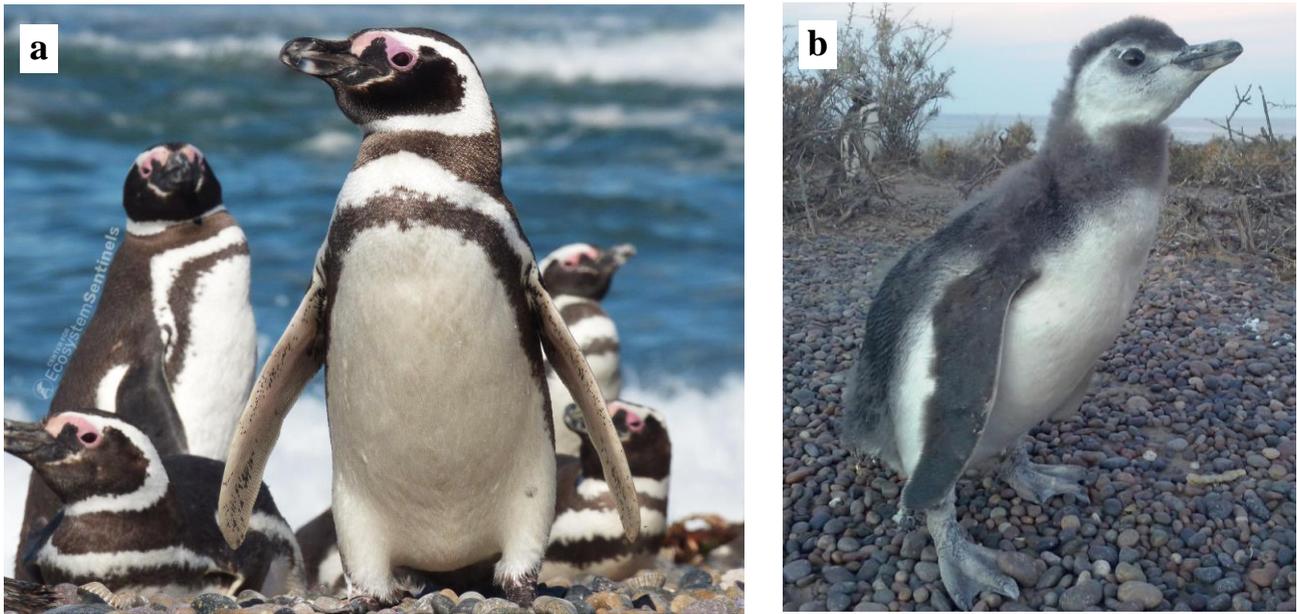


Figura 2: a- Pingüinos de Magallanes adultos en la playa, cortesía del Laboratorio de Ecosystem Sentinels. B- Pichón de pingüino de Magallanes, en la colonia reproductiva de Punta Tombo, tomada a principios de febrero del año 2016.

1.3 Medición de comportamiento

Se realizaron etogramas de pichones de la colonia durante horarios de la mañana (07.00 – 12.00 hs) y de la tarde (18.00 – 21.00 hs). El grupo focal de estudio fueron los pichones de la colonia cuyos nidos se encontraban en una zona ubicada a aproximadamente 350 metros de distancia hasta el mar, que cuenta con aproximadamente 165 nidos de estudio seguidos cada temporada (Boersma, metodología no publicada) (Figura 1).

Previo a la toma de datos formal, se realizó un estudio preliminar *ad libitum* (Altmann, 1974) observando oportunistamente las actividades desplegadas por uno o varios individuos sin restricciones en el tiempo de medición (Martin y Bateson, 2007), que permitió conocer la variedad de comportamientos exhibidos por pichones y volantones.

Se utilizó la técnica de observación individual focal con registro continuo (Martin y Bateson 2007, Altmann 1974) de pichones y volantones de pingüino de Magallanes. La selección del individuo a observar fue al azar. La observación comenzó a partir de un punto fijo dentro del área de anidamiento en el Área C (Figura 1) para que todas las observaciones representen la misma distancia desde el punto de observación hasta el mar y tengan lugar en un hábitat similar.

Una vez seleccionado un pichón, se registraron sus comportamientos hasta verificar su paso por algún punto de unión entre la colonia y la playa, que corresponda a una ruta de entrada y salida de pingüinos a la colonia (ejemplificado en recorrido C, figura 1), punto a partir del cual el individuo

se considera volantón (Punto A o C, figura 1). En caso de no suceder esto se registraron sus comportamientos hasta tener los datos suficientes que permitan descartar que la actividad corresponde a un patrón de independización (mínimo 10 minutos), y el individuo queda registrado como pichón no volantón. El registro se realizó sin ningún tipo de interacción, procurando no estar dentro del perímetro visual del individuo en estudio.

Se registraron todos los individuos posibles desde las 7.00 hs hasta las 12.00 hs y desde las 18.00 hs hasta las 21.00 hs, durante la época correspondiente al pico de independización en la colonia durante las temporadas reproductivas del año 2017 y 2018. Se registraron todos los estados comportamentales, contabilizando la duración de la actividad (aquellas que son ejercidas durante un mínimo de 60 segundos), los eventos comportamentales contabilizando la frecuencia de ocurrencia (aquellas que son ejercidas de manera instantánea y duran pocos segundos), la duración total del registro y punto de salida a la playa (considerado como punto final de muestreo) en caso de que haber ocurrido la independización.

1.4 Conteo de flujo de individuos adultos y volantones en la colonia

Desde mediados de enero hasta mediados de febrero, durante las temporadas reproductivas 2016, 2017 y 2018, se realizó el estudio de conteo de flujo de individuos adultos y volantones a primera hora de la mañana (entre las 7:00 y las 09:00 hs) y a última hora de la tarde (entre las 18:00 y las 21:00 hs). Durante la primera temporada del año 2016 se realizó también un conteo a horas del mediodía (entre las 13:00 y las 15:00 hs), pero las observaciones en este horario no se continuaron en las temporadas siguientes porque se registraron muy pocos pingüinos moviéndose entre la colonia y la playa durante esas horas.

El conteo se llevó a cabo desde uno de los miradores ubicados en el sendero de la Reserva Provincial (Punto B, figura 1), que proporciona una vista panorámica a la playa Norte de la Punta Tombo en el sector conocido como “Rocas Rojas”. Se registró el total de pingüinos adultos que cruzan las rocas rojas hacia la colonia y hacia el mar (Punto A, figura 1) durante 1 hora, en intervalos de 5 minutos (12 intervalos por hora) con dos observaciones de 30 segundos dentro de cada intervalo. Durante esa misma hora, se registraron de manera continua los volantones que cruzan las rocas rojas hacia el mar, registrando el instante de tiempo en que cruzan el punto fijo establecido (Punto A, figura 1).

2 – Modificaciones del tamaño muestral

Se estableció el valor máximo de cantidad de volantones cruzando el punto A (Figura 1) registrado en el intervalo de 60 minutos para cada temporada (50 volantones en temporada 2016 = 3/02/2016,

46 volantones en temporada 2017 = 29/01/2017, 49 volantones en temporada 2018 = 1/02/2018) y se definió un intervalo de fechas correspondientes a una semana anterior y posterior al pico de independizaciones en la temporada a fin de homogeneizar la cantidad de observaciones antes y después del pico de independización registrado. El pico de independizaciones se definió como el día con el mayor número de volantones registrado para el período de observación de 60 minutos. De acuerdo con estos criterios, de los 115 registros para el estudio de flujo de adultos y volantones (ver apartado 1.4) se utilizaron 83 para el análisis estadístico.

3 – Métodos de análisis estadístico

Con el objetivo de realizar un etograma con asignación de tiempos a cada comportamiento descrito para cada grupo se llevaron a cabo análisis de diferencia de medias entre volantones y no volantones. Para los estados comportamentales se utilizaron pruebas estadísticas diferentes debido al incumplimiento de los supuestos del modelo referido a la normalidad de los residuos que fue verificada mediante prueba de Shapiro Wilk a partir de los datos obtenidos del modelo lineal generalizado. Para los estados comportamentales para los cuales se verificó la normalidad de residuos se realizó prueba paramétrica T de Student. En caso de no haber verificado normalidad de los residuos se realizó la prueba no paramétrica de Mann Whitney para diferencia de medias. Se registraron estados comportamentales cuyos datos fueron insuficientes para realizar prueba de diferencias de medias. Los eventos comportamentales medidos mediante frecuencia fueron analizados mediante prueba de Fisher debido a que por el pequeño tamaño de la muestra (<5 en algunos grupos) no se asume normalidad para test Chi Cuadrado.

Los análisis de regresión lineal simple fueron utilizados para conocer la relación entre la cantidad de adultos saliendo desde la colonia y la cantidad de volantones independizándose durante horarios de la mañana, así como para conocer la relación entre el tiempo total de la observación de comportamiento de volantones y la cantidad total de tiempo que los mismos invierten en comportamiento de seguimiento a conespecíficos.

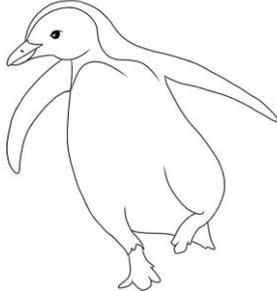
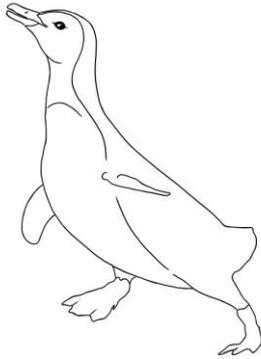
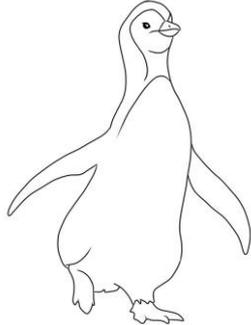
Todos los resultados y gráficos del análisis estadístico han sido obtenidos mediante el uso de RStudio 3.5.3 (2019-03-11) y MS Excel. Los gráficos han sido realizados con el programa Inkscape.Ink. Las ilustraciones fueron realizadas con el programa Open Canvas 7 y el uso de XP-PEN Tablet modelo Star G640.

RESULTADOS

Comportamiento de volantes y no volantes

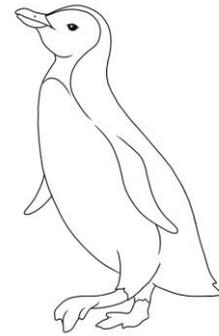
La población muestral de pichones estudiados de la colonia de Punta Tombo estuvo conformada por un total de 61 individuos de los cuales 23 fueron caracterizados como volantes y 38 como no volantes. Durante el registro preliminar *ad libitum* (Tabla 1) se reconocieron los siguientes comportamientos cuyas definiciones resultan del estudio de largo plazo que se realiza en la colonia desde el año 1982 (Boersma com. pers.) organizados según categorías comportamentales descritas por Spurr (1975) para el pingüino de Adelia.

Tabla 1: Comportamientos observados a partir de observación preliminar *ad libitum*. Los eventos comportamentales fueron medidos mediante frecuencia de ocurrencia del comportamiento, los estados comportamentales fueron medidos mediante duración del comportamiento.

CATEGORÍA	COMPORTAMIENTO	TIPO	POSTURA TÍPICA
AGRESIVO	ATACAR (A): evidente interacción agonista ejercida por el pichón para con otro individuo conespecífico, ataque físico con pico o aletas	EVENTO (Frecuencia)	
HUÍDA	RECIBIR ATAQUE (BA): evidente interacción agonista ejercida por un conespecífico para con el pichón focal, el cual intenta huir o esquivar el ataque	EVENTO (Frecuencia)	
EXPLORATORIA	SEGUIR A CONESPECÍFICO (F): caminar direccionalmente evidenciando observación y seguimiento a otro pingüino o grupo de pingüinos	ESTADO (Duración)	

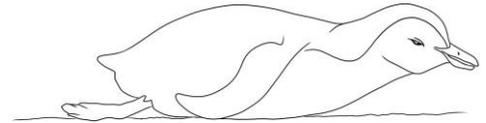
CAMINAR (WA): caminar sin mostrar evidencias de estar siguiendo a otro individuo o grupo de pingüinos

ESTADO
(Duración)



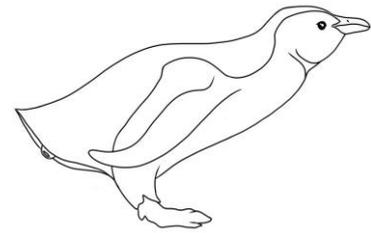
RECOSTARSE (L): reclinarse sobre el suelo con las patas traseras en pronación o con tarsos estirados apoyando cara externa de la pata trasera

ESTADO
(Duración)



DEFECAR (P): ubicando la cloaca hacia atrás

EVENTO
(Frecuencia)



ACICALARSE (PR): limpieza e impermeabilización del plumaje

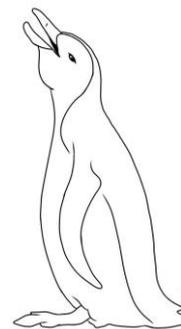
ESTADO
(Duración)



CONFORT

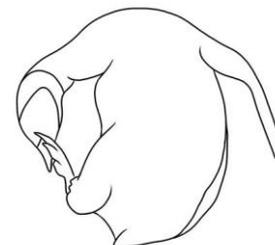
JADEAR (PA): respiración con mandíbulas abiertas, frecuente en días de altas temperaturas

ESTADO
(Duración)



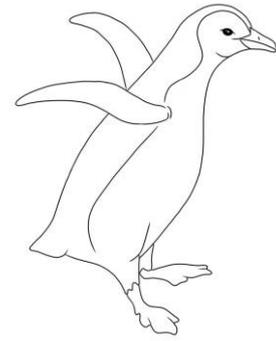
RASCARSE (R): con una pata trasera sobre alguna zona del cuerpo mientras se mantiene erguido sostenido por la otra pata trasera

EVENTO
(Frecuencia)



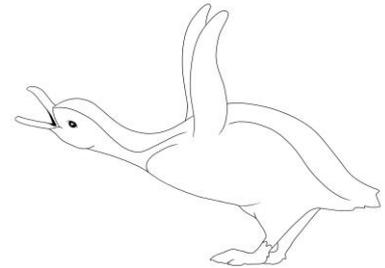
SACUDIRSE (S): movimiento de sacudida con la cabeza y/o el cuerpo

EVENTO
(Frecuencia)



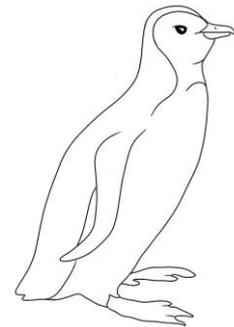
ESTIRARSE (Y): estirar ambas aletas hacia atrás y arriba, puede incluir sacudir rápidamente las aletas a continuación

EVENTO
(Frecuencia)



QUEDARSE QUIETO (ST): postura erguida del cuerpo sin estirar el cuello ni mostrar observación activa al entorno

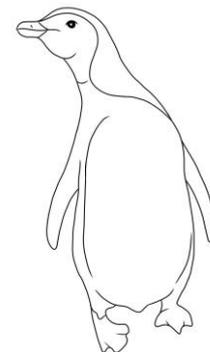
ESTADO
(Duración)



ESTÁTICO

OBSERVACIÓN ESTÁTICA (SO): postura erguida del cuerpo, cuello estirado evidenciando observación activa del entorno

ESTADO
(Duración)



A partir del etograma resultante de la observación focal de los individuos (ver *Anexo*) y debido a que la duración total difirió entre observaciones, se transformaron los datos del tiempo total de la observación para cada comportamiento en la proporción de tiempo en la cual los volantones ejercen cierto comportamiento.

Con el fin de conocer si el proceso de independización de volantones modificó el repertorio comportamental en pichones volantones y no volantones, de manera que se observe una modificación en las proporciones de tiempo y frecuencias totales de comportamientos entre aquellos individuos volantones y otros pichones cuya condición de volantón se descartó al finalizar la observación, se llevaron a cabo análisis de diferencia de medias entre grupos (volantón y no volantón) para los diferentes estados (variable continua) y eventos comportamentales (variable discreta) (Tabla 2). Previamente, se generaron histogramas de frecuencia y duración con el objetivo de visualizar alguna tendencia en relación a la proporción de tiempo que volantones y no volantones dedican a cada comportamiento (ver *Anexo*).

Tabla 2: Etograma de estados y eventos comportamentales en individuos volantones y no volantones. Se asume normalidad de residuos para los comportamientos WA ($W = 0.96626$, $p = 0.1386$) y F ($W = 0.94159$, $p = 0.05692$). No se asume normalidad de residuos para el comportamiento SO ($W = 0.94607$, $p = 0.02167$).

ESTADOS COMPORTAMENTALES	Test	Test estadístico	gl	p	n ₁ Volantones	n ₂ No volant.
CONFORT						
Jadeo (PA)	-	-	-	-	1	11
Recostarse (L)	-	-	-	-	0	1
EXPLORATORIO						
Caminar (WA)	T	-1,744	-	0,0878	19	34
Seguir (F)	T	8,1702	33,964	1,58E-09	23	13
ESTÁTICO						
Estático (ST)	-	-	-	-	0	22
Observación estática (SO)	Mann Whitney	227	-	0,07346	23	28
EVENTOS COMPORTAMENTALES	Test	Test estadístico	N° observ. Volantones (n ₁)	N° observ. No volantones (n ₂)		
AGRESIVO						
Ataque (A)	Fisher	$p < 1 \times 10^{-10}$	0	3		
HUÍDA						
Recibir ataque (BA)	Fisher	$p < 1 \times 10^{-10}$	107	42		
CONFORT						
Defecar (P)	Fisher	$p < 1 \times 10^{-10}$	0	3		
Acicalarse (PR)	Fisher	$p < 1 \times 10^{-10}$	0	8		
Rascarse (R)	Fisher	$p < 1 \times 10^{-10}$	2	18		
Sacudirse (S)	Fisher	$p < 1 \times 10^{-10}$	65	58		
Estirarse (Y)	Fisher	$p < 1 \times 10^{-10}$	4	7		

De los estados correspondientes a la categoría confort medidos mediante duración (jadeo, recostarse), ninguno registró observaciones suficientes para realizar pruebas de diferencia de

medias. El comportamiento de jadeo (PA) se observó solamente en 12 individuos, de los cuales solo 1 era volantón (Figura 3). La actividad de recostarse (L) fue registrada una sola vez en un individuo no volantón por lo que se decidió desestimar la observación.

En relación a los comportamientos de tipo exploratorio (Figura 4), se verificó en ambos casos la normalidad ($p=0.1386$, $p=0.05692$), por lo que existe evidencia significativa resultante de la prueba T para sugerir que el tiempo que volantones y no volantones dedicaron al comportamiento caminar (WA) no difirió significativamente entre grupos ($p=0.0878$, $n_1=19$, $n_2=34$), mientras que los volantones pasaron significativamente más tiempo siguiendo a conoespecíficos (comportamiento F) ($p=1,58E-09$, $n_1=23$, $n_2=13$). El comportamiento estático (ST) correspondiente a la categoría del mismo nombre no registró observaciones para individuos volantones, sin embargo, un $n_2=22$ para individuos no volantones es considerable para no desestimar la observación (Figura 3). No existió diferencia significativa entre la proporción de tiempo que volantones y no volantones dedican al comportamiento de observación estática (Mann Whitney, $p=0,07346$, $n_1=23$, $n_2=28$) (Figura 4).

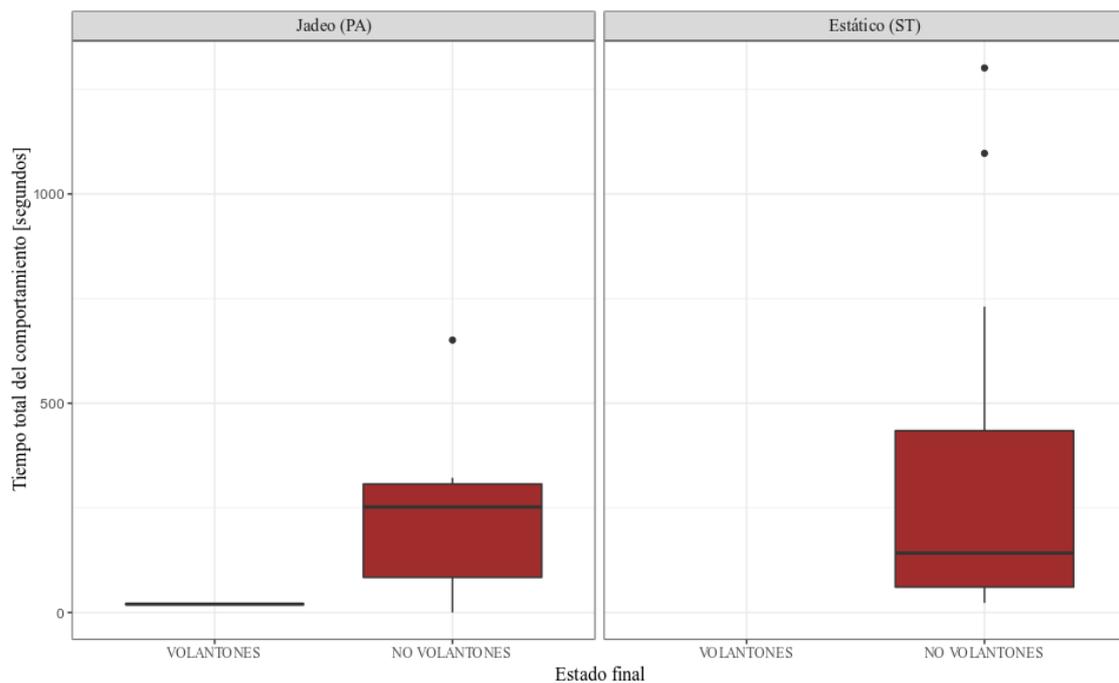


Figura 3: Gráficos de caja resultante para estados comportamentales entre volantones (verde) y no volantones (rojo), para los cuales no se han podido realizar pruebas estadísticas. Las líneas verticales representan la varianza, las líneas horizontales representan la mediana. Los puntos negros corresponden a valores atípicos.

PERO, FIGURA NO VALE.

La frecuencia de ocurrencia de los eventos comportamentales registrados dependió del estado final del individuo (volantón o no volantón) ($p < 4.133e-11$). Comportamientos tales como atacar (A) ($n_1=0, n_2=3$), defecar (P) ($n_1=0, n_2=3$) y acicalarse (PR) ($n_1=0, n_2=8$) fueron observados únicamente en no volantones. Los comportamientos rascarse (R) ($n_1=2, n_2=18$) y estirarse (Y) ($n_1=4, n_2=7$) ocurrieron más frecuentemente en individuos no volantones, mientras que sacudirse (S) ($n_1=65, n_2=58$) resultó ser el único comportamiento de la categoría confort que ocurrió más frecuentemente en individuos volantones. El comportamiento de huida (BA) ocurrió más frecuentemente en individuos volantones ($n_1=107, n_2=42$).

En términos generales, el comportamiento de categoría agresiva fue únicamente observado entre individuos no volantones, para los cuales se registraron las mayores frecuencias de ocurrencia de comportamientos de la categoría confort (en rojo, figura 5). Mientras que el comportamiento correspondiente a la categoría de huida se relacionó con el estado volantón (en verde, figura 5).

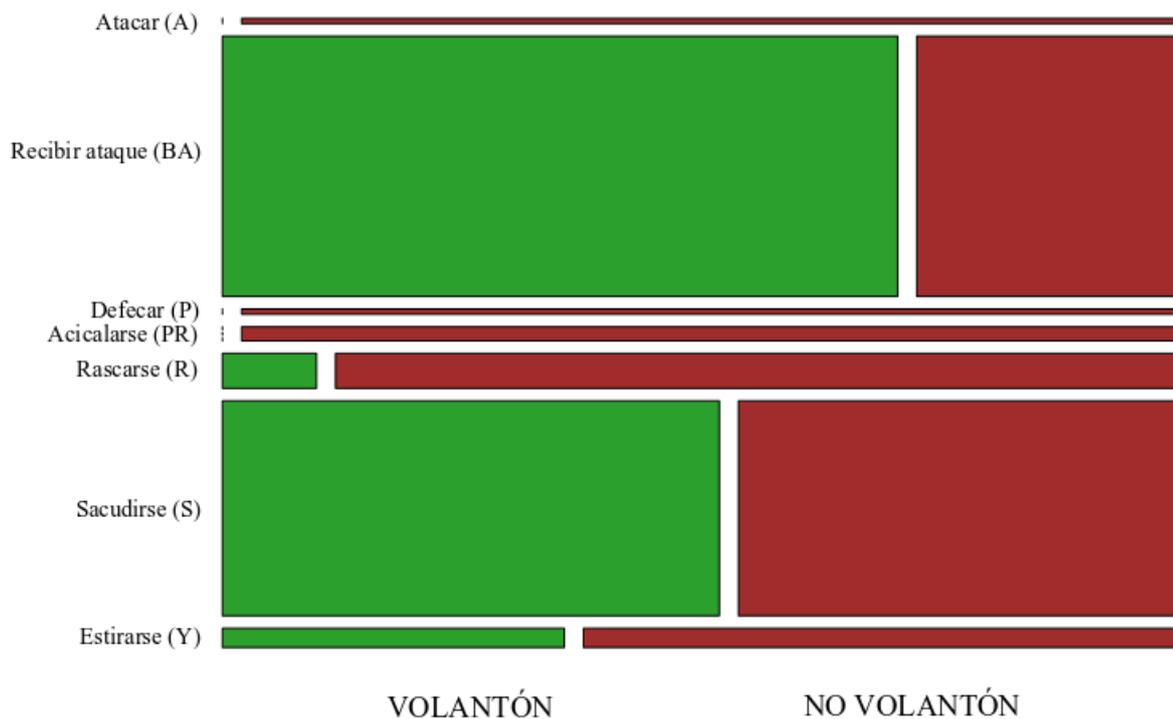


Figura 5: Gráfico mosaico para eventos comportamentales resultantes de los residuos de la prueba Chi cuadrado entre volantones (verde) y no volantones (rojo). El ancho de cada barra en el eje y corresponde a la cantidad de observaciones registradas para el comportamiento. El largo de cada barra sobre el eje x corresponde a la proporción marginal resultante de la distribución de los residuos.

Flujo de adultos y volantones en la colonia

El análisis del patrón de movimiento de adultos y volantones en la colonia (ver *Anexo*) realizado a partir de los conteos totales de número de individuos adultos y volantones que entran y salen de la colonia a la mañana (entre las 7:00 y las 09:00 hs), al mediodía (entre las 13:00 y las 15:00 hs) y a última hora de la tarde (entre las 18:00 y las 21:00 hs) evidenció la tendencia observada en la figura 6: durante horarios de la mañana la mayor cantidad de individuos adultos y volantones se encontró saliendo desde la colonia hacia la playa mientras que durante la tarde fue mayor la cantidad de adultos ingresando hacia la colonia desde la playa.

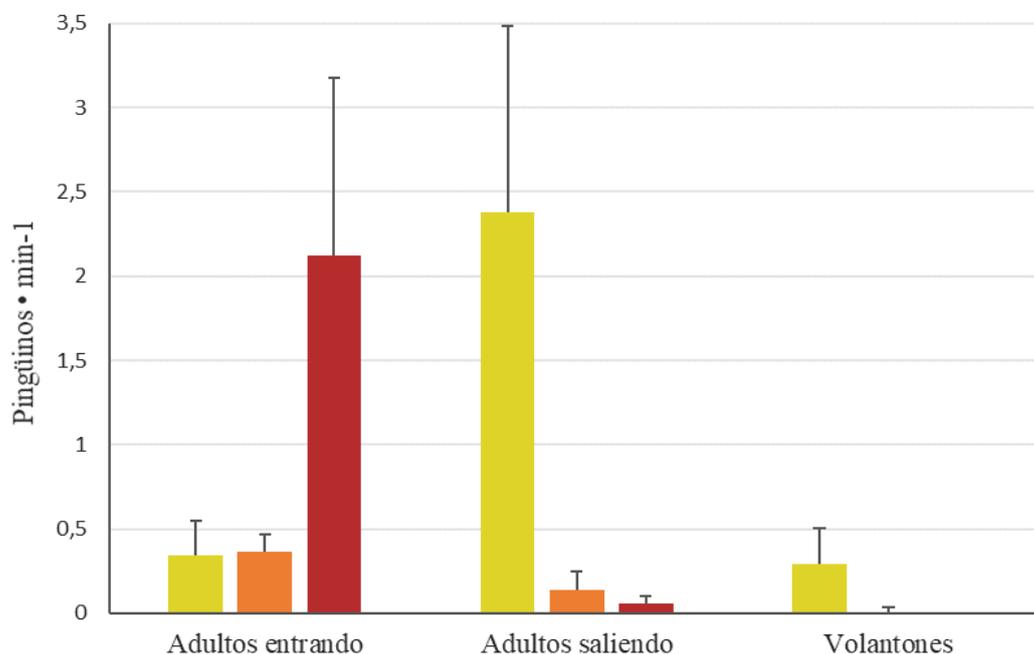


Figura 6: Flujo de adultos y volantones durante las temporadas de estudio 2016 a 2018 a partir de datos normalizados según cantidad de individuos registrados respecto al total de minutos observados. Cantidad de individuos moviéndose desde y hacia la colonia durante la mañana (07:00 hs a 10:00 hs, en amarillo), la siesta (13:00 hs a 15:00 hs, en anaranjado) y el atardecer (18:00 a 21:00 hs, en rojo).

Mañana	1191	8330	1017	43	3505
Mediodía	280	105	6	13	767
Tarde	3476	90	0	27	1637

El conteo de individuos moviéndose hacia dentro y fuera de la colonia durante horarios de la mañana fue realizado durante tres años consecutivos, considerando un intervalo de tiempo correspondiente al comienzo de la etapa de independización de los volantones (edad media de independencia 78 ± 17 días desde su nacimiento). Sin embargo, los conteos durante las demás franjas horarias (mediodía y atardecer) no fueron homogéneos entre temporadas de estudio: el flujo de individuos durante el mediodía se registró únicamente durante la temporada 2016, y durante la tarde en las temporadas 2016 y 2017. Por lo tanto, se calcularon los valores de abundancias normalizadas teniendo en cuenta el número de individuos que entran o salen de la colonia por minuto de observación (Tabla 3, ver *Anexo*). Las observaciones tuvieron una duración media de 60.3 minutos (rango 26 – 68 minutos).

Tabla 3: Patrón de movimiento de individuos en la colonia: cantidad total de individuos registrados ingresando y saliendo durante la mañana, mediodía y tarde para las temporadas 2016 a 2018.

Durante la mañana, el patrón fue consistente durante las tres temporadas: fue mayor la cantidad de individuos adultos saliendo por minuto de observación ($n_{2016}=2799$, $DES_{2016}=0.96$; $n_{2017}=3049$, $DES_{2017}=1.30$; $n_{2018}=2482$, $DES_{2018}=1.04$) que entrando ($n_{2016}=507$, $DES_{2016}=0.19$; $n_{2017}=375$, $DES_{2017}=0.22$; $n_{2018}=309$, $DES_{2018}=0.16$).

El patrón observado para el flujo de adultos durante la mañana coincidió con lo observado para volantones registrados saliendo de la colonia por minuto de observación: el mayor número de volantones se registró durante la mañana ($n_{2016}=387$, $DES_{2016}=0.23$; $n_{2017}=364$, $DES_{2017}=0.16$; $n_{2018}=266$, $DES_{2018}=0.23$). Durante el atardecer, en las temporadas 2016 y 2017 se observó un total de cero volantones saliendo desde la colonia hacia el mar. Para el año 2016, se registraron sólo seis volantones saliendo de la colonia durante la siesta. No se registraron volantones ingresando a la colonia desde la costa en ningún momento del día, sugiriendo que una vez que el volantón sale del nido y alcanza el mar, la independencia es total.

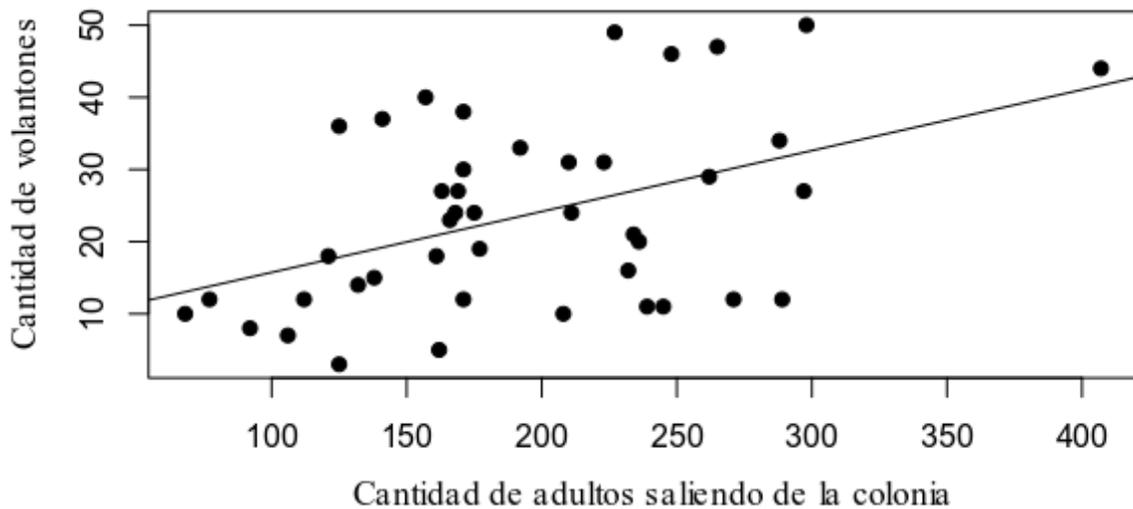
Durante horarios de la tarde, los datos registrados para las temporadas 2016 y 2017 mostraron direcciones opuestas a lo hallado para la mañana: la cantidad de individuos adultos ingresando a la colonia desde la costa por minuto de observación fue significativamente mayor ($n_{2016}=1189$, $DES_{2016}=0.48$; $n_{2017}=2287$, $DES_{2017}=1.18$) que la cantidad de adultos saliendo de la colonia ($n_{2016}=507$, $DES_{2016}=0.041$; $n_{2017}=375$, $DES_{2017}=0.047$).

Independizaciones en relación al flujo de adultos

Teniendo en cuenta que la cantidad de adultos saliendo de la colonia fue significativamente mayor durante la mañana, nos enfocamos en conocer la relación entre variables durante esa franja horaria.

Hubo una relación positiva entre la cantidad de adultos que sale de la colonia hacia el mar y la cantidad de volantones que se independizan durante la mañana ($p=0.002$, $R^2_{\text{ajustado}}=0.19$; figura 7).

De manera que la cantidad de volantones que pasa por el punto de observación desde la colonia hacia la playa por minuto de observación se relaciona en aproximadamente un 19% con la cantidad de adultos saliendo de la colonia por minuto de observación. **¡Error! Vínculo no**



válido.

Efecto de las interacciones en el proceso de independización

Existió una relación entre la cantidad de tiempo que le toma al volantón llegar hasta el mar desde el punto de partida en la colonia con la cantidad de tiempo que el mismo dedica a seguir a otros pingüinos. El efecto del componente comportamental de interacción en la efectividad del proceso de independización reflejó que aquellos volantones que dedicaron más tiempo a seguir conespecíficos, llegaron al mar más rápido que volantones que pasaron menos tiempo siguiendo conespecíficos ($p < 0.001$, $R^2_{\text{ajustado}} = 0.44$, figura 8).

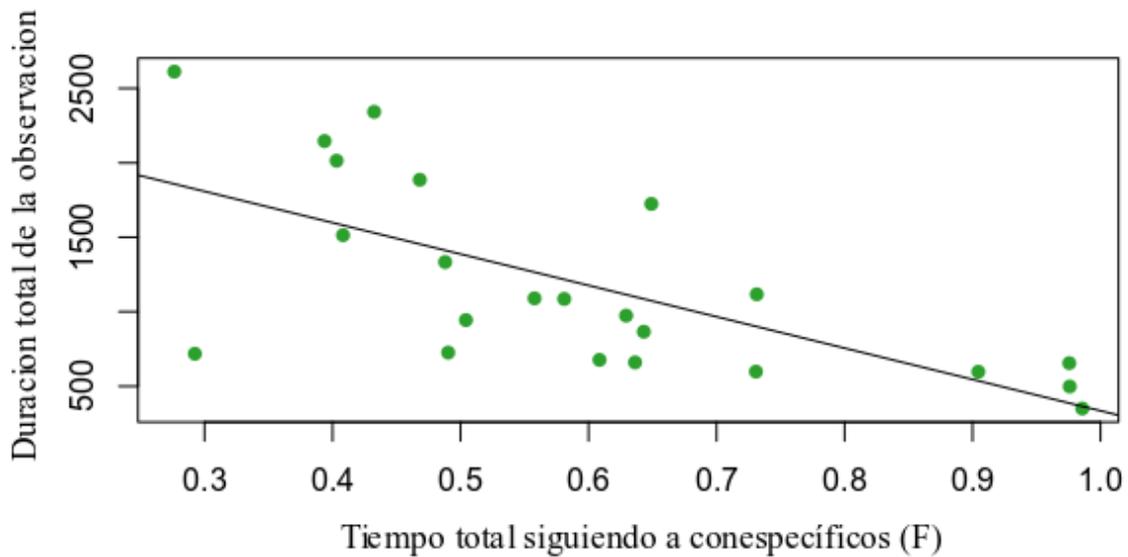


Figura 8: Regresión entre el tiempo total que los volantes dedican a seguir conespecíficos (duración total del comportamiento F) y la duración total de la observación para cada volante. Ecuación: $y = -2104,6x + 2439,2$

DISCUSIÓN

Comportamiento de volantes y no volantes

La frecuencia y duración de aproximadamente el 46% de los comportamientos observados dependen de si el individuo fue considerado volante o no volante. Si bien son pocos los comportamientos que fueron registrados exclusivamente en uno u otro grupo, las frecuencias y duración de los mismos variaron considerablemente entre grupos.

Según las etapas de desarrollo de comportamiento para especies de pingüino de Ojo Amarillo y de Adelia, a partir de los 21 días luego de su nacimiento, la capacidad locomotora, los comportamientos agresivos y el comportamiento exploratorio aumentan, caracterizando a la fase de independización como una etapa de socialización (Seddon 1990, Nice 1962). En el presente estudio, el comportamiento agresivo (A) fue observado únicamente en tres individuos no volantes, de manera que no podemos afirmar que se trata de un comportamiento específico de la etapa de volante. El tiempo total dedicado a comportamientos de categoría exploratoria, aumenta cerca de un 50% más en volantes respecto a no volantes. Los comportamientos de tipo exploratorio implican necesariamente interacción, ya sea mediante la recepción de estímulos sociales provenientes de conespecíficos (comportamiento F) o mediante el reconocimiento del entorno sin evidencias de socialización (comportamiento WA). El tipo de comportamiento exploratorio que

aumentó significativamente su duración a medida que avanzó el proceso de independización fue el comportamiento de seguimiento (F). El comportamiento WA no registró cambios significativos de duración en ambos grupos (Figura 4), de manera que su ocurrencia no aumentó a medida que avanzó el proceso de independización. La frecuencia de ocurrencia del comportamiento de huida ante ataque de conespecíficos (BA) fue además significativamente mayor en el grupo de volantones, por lo que podemos decir que la etapa de independización estuvo caracterizada por el incremento de interacciones entre conespecíficos que se reflejaron en el aumento de la frecuencia y la duración de comportamientos de huida y seguimiento respectivamente.

Los comportamientos de la categoría confort son característicos de las etapas previa y de transición a la independización según Nice (1962) observadas desde los primeros días en especies como el pingüino de ojo amarillo (Seddon, 1990) por lo que se esperaba que, en el pingüino de Magallanes, los comportamientos de tipo confort disminuyan a medida que aumentan los de comportamientos que impliquen socialización (de huida y agresivos). Este resultado se sostiene por lo obtenido para eventos comportamentales en la Tabla 2: los comportamientos de la categoría confort son más frecuentes en individuos no volantones y disminuyen en la etapa de independización a medida que los comportamientos de huida aumentan (Figura 5).

La duración del comportamiento de observación estática (SO) no varía considerablemente entre individuos. Este comportamiento podría resultar útil para el desarrollo del rango perceptivo ya que si bien no implica necesariamente desarrollo de habilidades locomotoras, significa un reconocimiento activo del entorno. El comportamiento estático sin evidente observación del entorno (ST) fue registrado únicamente para individuos no volantones.

Los resultados del estudio muestran que los comportamientos que aumentan su frecuencia, duración y ocurrencia en individuos volantones son aquellos que implican algún tipo de interacción con conespecíficos: comportamiento de huida (BA) y de seguimiento (F). Sin embargo, no están ausentes en aquellos individuos cuyo estado final fue definido como no volantón. Entonces podríamos decir que la etapa de independización si bien no está caracterizada por comportamientos excluyentes a cada grupo, si lo está por el aumento marcado de la socialización de los volantones con otros pingüinos de la colonia expresado mediante aumento de frecuencia y duración de comportamientos como respuesta al ataque (BA) y seguimiento a conespecíficos (F), respectivamente.

El desarrollo del rango perceptivo en relación al entorno, entendido como la capacidad de reconocer a los adultos y seguirlos, constituye un rasgo clave de la etapa previa a la independización (Zollner 2000) e implica necesariamente el desarrollo de capacidades cognitivas y locomotoras para recibir e interpretar estímulos sociales de conoespecíficos (Delgado et al. 2006). Por ello, el aumento de la duración y ocurrencia del comportamiento de seguimiento en volantones indicaría que se trata de un comportamiento fundamental para lograr una independización efectiva. Por lo tanto, los resultados apoyan la hipótesis 1 *que el proceso de independización modificará el repertorio comportamental en pichones volantones y no volantones en sus distintas etapas*, ya que los volantones pasan más tiempo ejerciendo comportamientos de seguimiento y de huida, no así de agresión, mientras que los pichones no volantones pasan más tiempo en comportamientos de la categoría confort.

Es muy probable que el aumento observado en la frecuencia del comportamiento de huida sea una consecuencia del aumento del comportamiento de seguimiento. Por ello, el aumento en la frecuencia de huida sería un indicador del aumento de interacciones por parte de los volantones. Y, en definitiva, el aumento de interacciones estaría marcando que los volantones en proceso de independización sean capaces de percibir las señales sociales emitidas por otros pingüinos para encontrar la salida al mar. Este desarrollo del rango perceptivo tendría importantes implicancias ecológicas y podría estar determinando la estrategia de búsqueda apropiada (Zollner y Lima 1999) y consecuentemente influir en la supervivencia de los volantones y los patrones de distribución (Pulliam et al. 1992, Lima y Zollner 1996, Zollner 2000).

Si bien todas las observaciones comportamentales partieron desde un punto específico en la colonia (Área C, figura 1), resulta imposible verificar que los individuos seleccionados aleatoriamente hayan salido de sus nidos ubicados en esa misma área o bien estuvieran transitando el área como parte del proceso de independización, pero sus nidos hayan estado ubicados colonia adentro lejos del área del punto de partida de observación. En futuros estudios sería interesante establecer un diseño experimental que permita conocer el nido de origen del individuo observado, ya que es altamente probable que la distancia entre el nido y el mar constituya una variable importante a la hora de determinar el efecto de ciertos comportamientos en el proceso de independización.

Por otro lado, cabe aclarar que el objetivo de este estudio no fue determinar la razón última por la que los pichones se independizan, sino sentar precedentes acerca de las razones proximales por las que éstos lo hacen, más enfocada en un *cómo* que en un *por qué*.

Independizaciones en relación al flujo de adultos

La etapa de independización estuvo determinada por el aumento de la interacción entre volantones y conespecíficos, por lo tanto, el comportamiento de los adultos en última instancia puede afectar el éxito de independización en volantones.

En el presente estudio, el patrón de flujo de adultos en los años 2016 a 2018 mostró depender de la hora del día. Durante la mañana, la mayor cantidad de adultos se encontró saliendo desde la colonia hacia el mar; durante el mediodía la movilidad de pingüinos en la colonia en general fue baja, tanto para adultos saliendo de la colonia como ingresando a ella desde el mar; y durante el atardecer la mayor cantidad de adultos se encontró ingresando a la colonia, en dirección opuesta a lo observado en la mañana (Figura 6, tabla 3).

Los valores observados reflejan una correspondencia con el patrón alimentario descrito para la especie: los pingüinos forrajean durante el día con presencia de luz de sol (Wilson 1985, Wilson y Wilson 1990, Williams y Rothery 1990, Wilson et al. 1993, Walker y Boersma 2003, Boersma y Rebstock 2009, Boersma et al. 2009) y para ello salen de la colonia hacia la costa antes de las 10:00 hs, para regresar al atardecer generalmente luego de las 18:00 hs (Capurro et al. 1988, Boersma y Rebstock 2009). Además, en esta época de la temporada reproductiva, los volantones en general alcanzan un estado nutricional suficiente para permitir el cambio de plumón, han adquirido mayores capacidades defensivas (Walker y Boersma 2003), y los predadores más frecuentes para ese entonces tienen hábitos preferentemente nocturnos: zorro gris patagónico, armadillos, zorrinos y hurones (Stokes y Boersma 1998, Yorio y Boersma 1994). Por ello, dejar a los pichones solos en el nido durante horarios de luz de sol no significaría importantes riesgos de predación.

En coincidencia con los patrones de flujo encontrados para los adultos de la colonia de Punta Tombo, la cantidad de volantones que llegan a la playa difiere según la hora del día (Figura 6, tabla 3). El mayor número de volantones que se independizan se registró para horarios de mañana y disminuye gradualmente hasta ser prácticamente nulo el atardecer, con solo algunas observaciones registradas en estudios comportamentales. Este patrón general de abundancias se estudió mediante el análisis de regresión para la cantidad de adultos que salen de la colonia y la cantidad de volantones que se independizan durante la mañana (Figura 7) reflejando una relación positiva entre variables: la cantidad de volantones que se independizan durante la mañana se explica en un 19% por la cantidad de adultos que sale desde la colonia hacia el mar, verificando parcialmente la predicción 1 de la hipótesis 2.

La playa es un hábitat alternativo donde ocurren actividades importantes en el ciclo de vida de los pingüinos de Magallanes (Pozzi et al. 2013). En el caso de los volantones su llegada a la playa implica haber alcanzado la independencia, considerando que no existen registros de cuidado post-parental para pingüinos de Magallanes a diferencia del estrechamente relacionado pingüino de Galápagos (Boersma et al. 2017). El comportamiento de forrajeo, cambios en las condiciones ambientales, las diferentes etapas de crecimiento de las crías dentro de la temporada o una posible falla reproductiva son factores que pueden generar (individual o conjuntamente) respuestas comportamentales que modifiquen el uso de hábitat de los adultos en la colonia (Pozzi et al. 2013). Las altas temperaturas, por ejemplo, son una fuente de estrés fisiológico en aves marinas y pueden alterar su comportamiento normal durante el período de cría (Bartholomew y Dawson 1952, 1954, Bartholomew 1966, Stonehouse 1967, Frost et al. 1976, Boersma 1977, Lustick et al. 1980, Lustick 1984). Las temperaturas extremas pueden causar deserción del nido, así como causar la muerte de individuos adultos y pichones (Stokes y Boersma 1998). Es común encontrar individuos muertos por sobrecalentamiento durante los meses de enero y febrero cuando la temperatura excede los 35°C (P.D. Boersma obs. pers.), por lo que la temperatura podría inducir a los volantones a salir de sus nidos durante la etapa de independización. En futuros estudios debería considerarse la variación de la temperatura como variable en el análisis del patrón de flujo de individuos en la colonia, ya que es probable que el valor de la regresión obtenido para la cantidad de volantones y adultos saliendo de la colonia durante horarios de la mañana, pueda ser explicado por la interacción con otras variables ambientales que modifican la respuesta comportamental de los individuos en términos del patrón de movimiento entre la playa y la colonia.

La disminución en el número de volantones que se independiza durante horarios de mediodía y atardecer, coincide con el aumento en el número de adultos que se mueven desde la costa hacia la colonia. Por lo tanto, el comportamiento de los adultos de la colonia en relación al patrón de movimiento es en última instancia el elemento que define qué tan efectiva es la independización (en términos de la trayectoria y el tiempo total que le toma al volantón para llegar al mar) y la cantidad de volantones que son capaces de percibir las señales sociales para llegar a la playa. El aumento de comportamientos de interacción en volantones y la relación existente entre la cantidad de volantones que se independizan y la cantidad de adultos que salen desde la colonia, sugiere que las señales sociales emitidas por adultos estarían facilitando el proceso de independización, permitiendo que los volantones encuentren el camino desde sus nidos al mar. Por el contrario, el ingreso de adultos a la colonia durante el atardecer, podría estar emitiendo señales que los volantones son incapaces de interpretar eficazmente para lograr su primer arribo al mar.

Asimismo, la cantidad de adultos que sale desde la colonia hacia el mar no es el único factor que determina la abundancia de volantones que se independizan. Otros factores importantes a considerar se relacionan con las razones proximales vinculadas a la independización: el estado nutricional del volantón, la última vez que recibió la visita de sus progenitores, y las condiciones climáticas, entre otras.

Efecto de las interacciones en el proceso de independización

Cuanto más tiempo dedicó un volantón a seguir adultos, más rápidamente se independizó (Figura 8). Esto significa que, a partir de la capacidad de los volantones de reconocer un congénere moviéndose en dirección de salida hacia el mar, logró que su trayectoria sea más directa. Por lo tanto, se verifica la predicción 2 que *cuánto más tiempo dedica un volantón a seguir adultos en su camino hacia la costa más rápidamente se independiza*, pudiendo el ingreso de adultos moviéndose en dirección opuesta extender el proceso de independencia.

La distancia desde la cual un animal puede percibir la presencia de un elemento del paisaje se define como rango perceptivo (Zollner 2000) y es una capacidad que los individuos desarrollan día a día (Delgado et al. 2009). El desarrollo de caracteres anatómicos y cognitivos en volantones probablemente influya en su habilidad para escapar de depredadores, siendo esta la causa principal proximal de mortalidad de volantones de especies de aves altriciales (Naef Daenzer y Gruebel 2016). De manera que los comportamientos observados podrían ser explicados como estrategias para evitar la predación, tal como ha sido observado en volantones de otras especies de aves altriciales como el Cárabo común (Overskaug et al. 1999).

Los volantones que dedican menos tiempo en seguir a conespecíficos y eligen caminos sinuosos para llegar al mar podrían estar evidenciando un desarrollo incompleto de sus habilidades cognitivas (como el rango perceptivo) (Delgado et al. 2006). Sin embargo, podría significar simplemente la ausencia de conespecíficos emitiendo las señales necesarias que el volantón interpretaría como camino de salida hacia el mar, ya sea porque había pocos individuos movilizándose o porque la mayoría de los individuos se movilizaba en dirección opuesta a la salida al mar.

CONCLUSIONES

A medida que se acercó el final del período de guardería, los volantones aumentaron las actividades exploratorias e interacciones con individuos conespecíficos. La presencia de adultos moviéndose en

la colonia desencadenó respuestas comportamentales en los volantones para encontrar el camino de salida desde la colonia hacia la playa, de manera que el desarrollo del rango perceptivo resultaría una capacidad esencial para reconocer y seguir a otros pingüinos para independizarse.

Por lo tanto, las estrategias de independización en volantones se relacionan con los patrones de movimiento diario de los adultos en términos de flujo hacia dentro y fuera de la colonia de Punta Tombo. Lo que en un contexto de disminución poblacional significaría que una menor cantidad de pingüinos adultos moviéndose en la colonia podría modificar los patrones de comportamiento en volantones, disminuyendo las posibilidades de interacción. Como consecuencia, las trayectorias elegidas por los volantones en su primera salida al mar serían probablemente más tortuosas y les tomaría más tiempo llegar a la costa desde su punto de partida en la colonia. Mientras más tiempo se encuentren recorriendo la colonia sin la protección que provee el nido o la presencia de sus progenitores, y sin contar con capacidades defensivas totalmente desarrolladas, los volantones estarían mayormente expuestos a morir por predación o sobrecalentamiento. De manera que, en última instancia, una disminución de densidad poblacional podría contribuir a una disminución en la supervivencia de volantones.

Los Sphenisciformes son centinelas del ambiente marino (Boersma 2008). Mediante su observación y estudio es posible conocer la naturaleza de los cambios que ocurren en los océanos del hemisferio sur, de manera que el estado de las poblaciones de pingüino refleja el estado del océano que habitan (Boersma 2008). En este contexto, las acciones de conservación deberían enfocar sus esfuerzos en la población reproductora que determina el rendimiento reproductivo de la colonia (Jenouvrier et al. 2005, Sandvik et al. 2012), e identificar los posibles riesgos que enfrentan las edades con mayores valores de mortalidad podría ser útil para comprender mejor la última fase del ciclo reproductivo.

ÉTICA: USO Y CUIDADO ANIMAL

Este estudio fue realizado bajo el protocolo #2213-02 aprobado por el Comité Institucional de Uso y Cuidado Animal (IACUC) de la Universidad de Washington, Seattle, Estado Unidos.

El estudio cuenta con los permisos de la Dirección de Fauna y Flora Silvestres y de la Subsecretaría de Conservación y Áreas Protegidas de Chubut.

AGRADECIMIENTOS

Este trabajo no hubiese sido posible sin el aporte y compromiso de cada una de estas partes. Por ello, agradezco:

Al *Center for Ecosystem Sentinels*, *Global Penguin Society*, *Wildlife Conservation Society (WSC)* y la *Universidad de Washington* por permitirme participar de la experiencia de campo y brindar financiamiento durante la estadía en Punta Tombo.

A la *cátedra de Diversidad Biológica IV de la FCEfyN* de la Universidad Nacional de Córdoba brinda apoyo para este proyecto a través de su Prof. Adjunto, *Dr. Mariano Sironi*. Específicamente, agradezco al Dr. Mariano Sironi por su confianza y valioso acompañamiento, no solo en mi proyecto de tesina sino también en los proyectos y pasiones que compartimos.

A la *Dra. Dee P. Boersma* por confiar en mi pasión y capacidad para formar parte del equipo de voluntarios asistentes de investigación durante tres temporadas de estudio en la Colonia de Punta Tombo. A *Natasha Gownaris* y *Caroline Cappello* por las enormes contribuciones a este trabajo y el enorme valor de su amistad, paciencia y compromiso.

Al *Tribunal Examinador de la Tesina* por sus valiosos aportes a este trabajo.

A *Pablo García Borboroglu* y *Alejandro Balbiano* por haber apostado a mí desde el principio y acompañar mi proceso de crecimiento como estudiante y profesional en la biología.

A *Natasha Gownaris, Ginger Rebstock, Caroline Cappello, Katie Holt, Aadu Prakash, Elizabeth Muntean* por las enormes contribuciones a la realización de esta tesina y a la recolección de datos a campo. A todo el *equipo de Center of Ecosystem Sentinels* por haber compartido experiencias absolutamente enriquecedoras personal y profesionalmente y haber contribuido activamente en este trabajo.

A la *Provincia de Chubut* en acuerdo con WCS a través del *Ministerio de Turismo de Chubut* por haber proporcionado alojamiento durante la temporada de campo y a las autoridades provinciales de la Reserva de Punta Tombo por permitirnos el acceso al área protegida.

A lxs dueñxs de la *Estancia La Regina* en Chubut, y a lxs *Guardafaunas de Tombo* por su disposición durante las temporadas de campo.

A la *Universidad Nacional de Córdoba*, pública y gratuita, por enseñarme el valor de la educación como un derecho, como un medio empoderador y formador de personas íntegras y críticas.

A mi *familia*, por haberme acompañado económica y emocionalmente, por enseñarme el valor del amor y la perseverancia en pos de lograr mis proyectos y vivir plenamente mis pasiones. A mis *amigos y amigas*, familia elegida, por escuchar y acompañar cada proceso y decisión y por enriquecernos mutuamente en el debate y la crítica. A mi *compañera*, por acompañarme y compartir juntas la pasión por la conservación.

Y a cada una de las personas con las que compartí este camino y me enseñaron el valor de la pasión, de la entrega y la importancia de hacer ciencia por y para todes.

BIBLIOGRAFÍA CITADA

AINLEY D.G. 1974. The comfort behavior of Adelie and other penguins. *Behaviour*, Vol. 50, No. ½, pp. 16-51.

ALTMANN JEANNE 1974. Observational study of behavior: sampling methods. *Rec.* 15-III-1973, pp. 227 – 266.

BARTHOLOMEW, G. A. 1966. The role of behavior in the temperature regulation of the masked booby. *Condor*, 68: 523-535.

BARTHOLOMEW, G. A. y DAWSON, W. R. 1952. Body temperatures in nestling western Gulls. *Condor*, 54: 58-60.

BARTHOLOMEW, G. A. y DAWSON, W. R. 1954. Temperature regulation in young pelicans, herons, and gulls. *Ecology*, 35: 466-472.

BLACKWELL P.G. 1997. Random diffusion models for animal movement. *Ecol. Model.* 100: 87–102.

- BOERSMA P. D. 2008. Penguins as Marine Sentinels. *BioScience*, Vol. 58 No. 7, pp. 597-607.
- BOERSMA P. D. y REBSTOCK G. A. 2009. Flipper bands do not affect foraging-trip duration of Magellanic penguins. *Journal of Field Ornithology*, 80: 408-418.
- BOERSMA P.D, CAPPELLO C.D., MERLEN G. 2017. First observations of post-fledgling care in Galapagos Penguins (*Spheniscus mendiculus*). *The Wilson Journal of Ornithology*, 129 (1):186-191.
- BOERSMA P.D. 1991. Asynchronous hatching and food allocation in the Magellanic Penguin (*Spheniscus magellanicus*). B.D. Bell editor. *Acta XX Congressus Internationalis Ornithologici*. New Zealand Ornithological Congress Trust Board, Christchurch, pp. 961-973.
- BOERSMA P.D. y REBSTOCK G.A. 2009. Flipper bands do not affect foraging-trip duration of Magellanic Penguins. *Field Ornithology*. 80(4):408-418.
- BOERSMA P.D. y REBSTOCK G.A. 2014. Climate change increases reproductive failure in Magellanic Penguins. *PLoS ONE* 9(1): e85602.
- BOERSMA P.D., REBSTOCK G.A., GARCIA BORBOROGLU P. 2015. Marine Protection is needed for Magellanic penguins in Argentina based on long-term data. *Biological Conservation*. Volume 182, February 2015, Pages 197-204.
- BOERSMA P.D., STOKES D.L., YORIO P.M. 1990. Reproductive variability and historical change of Magellanic Penguins (*Spheniscus magellanicus*) at Punta Tombo, Argentina. In Davis, L. S. and Darby, J. T., eds. *Penguin biology*. San Diego: Academic Press, pp. 15-43.
- BOERSMA, P. D. 1977. An ecological and behavioral study of the Galapagos penguin. *Living Bird*, 15: 43-93.
- BOERSMA, P. D. 2008. Penguins as marine sentinels. *Bio Science*, 58: 597-607.
- BOERSMA, P. D., REBSTOCK, G. A., FRERE, E. and MOORE, S. 2009. Following the fish: penguins and productivity in the South Atlantic. *Ecological Monographs*, 79: 59-76..
- CAPURRO, A., FRERE, E., GANDINI, M., GANDINI, P., HOLIK, T., LICHTSCHEIN, V., BOERSMA, P. D. 1988. Nest density and population size of Magellanic penguins (*Spheniscus magellanicus*) at Cabo Dos Bahías, Argentina. *Auk*, 105: 585-588.
- DELGADO M.M, PENTERIANI V, NAMS V.O. 2009. How fledglings explore surroundings from fledging to dispersal. A case study with Eagle Owls *Bubo bubo*. *Ardea* 97(1): 7-15.
- FRERE E., GANDINI P. y BOERSMA P. D. 1998. The breeding ecology of Magellanic penguins at Cabo Virgenes, Argentina: what factors determine reproductive success? *Colonial Waterbirds*, 21: 205-210.
- FROST, P. G. H., SIEGERIED

- FROST, P. G. H., SIEGERIED, W. R., BURGER, A. E. 1976. Behavioural adaptations of the Jackass penguin, *Spheniscus demersus* to a hot, arid environment. *Journal of Zoology*, 179: 165-187.
- GANDINI PATRICIA, BOERSMA P. DEE, FRERE ESTEBAN, GANDINI MARCELO, HOLIK TOMAS, LICHTSCHEIN VICTORIA 1994. Magellanic penguins (*Spheniscus magellanicus*) affected by chronic petroleum pollution along coast of Chubut, Argentina. *The Auk: Ornithological Advances*, Vol. 111, Issue 1 (Jan 1994), pp. 20-27.
- GANDINI PATRICIA, FRERE ESTEBAN, BOERSMA P. DEE 1996. Status and conservation of Magellanic Penguins *Spheniscus magellanicus* in Patagonia, Argentina. *Bird Conservation International* Vol. 6, Issue 4 (Dec 1996), pp. 307-316.
- GARCÍA BORBOROGLU, P. y BOERSMA P. D. 2013. Penguins: natural history and conservation. University of Washington Press, Seattle, USA.
- GOWNARIS N.J. y BOERSMA P.D. 2018. Sex-Biased Survival Contributes to Population Decline in a Long-Lived Seabird, the 3 Magellanic Penguins. In Press.
- JENOUVRIER S., BARBRAUD C., CAZELLES B., WEIMERSKIRCH H. 2005. Modelling population dynamics of seabirds: importance of the effects of climate fluctuations on breeding proportions. *Oikos* 108:511–522.
- KAREIVA P.M. y SHIGESADA N. 1983. Analyzing insect movement as a correlated random walk. *Oecologia* 56: 234–238.
- LIMA S.L. y ZOLLNER P.A. 1996. Towards a behavioral ecology of ecological landscapes. *Trends Ecol. Evol.* 11: 131–135.
- LUSTICK, S. 1984. Thermoregulation in adult seabirds. In, G. C. Whittow (ed.): *Seabird energetics*, pp. 183-200. Springer. New York.
- LUSTICK, S., ADAM, M. and HINKO, A. 1980. Interaction between posture, color, and their diative heat load in birds. *Science*, 208:1 052-1053
- MARTIN P. Y P. BATESON 2007. *Measuring Behaviour. An introductory guide* (Capítulos 3 y 5). Cambridge University Press. Traducción al castellano de la primera edición: *La medición del comportamiento*. Alianza Universidad 1991.
- NAEF-DAENZER B., GRUEBLE M.U., 2016. Post-fledgling survival of altricial birds: ecological determinants and adaptation. *J. Field Ornithology*, 0(0):1–24, 201

- NICE M. M. (1962). Development of behavior in precocial birds. Trans. Linn. Soc. N.Y. H: 1-21 1.
- OVERSKAUG K., BOLSTAD J.P., SUNDE P., ØIEN I.J., 1999. Fledgling behavior and survival in Northern Tawny Owls. The Condor, Vol. 101, NO.1, pp. 169-174.
- PENTERIANI V., DELGADO M.M., MAGGIO C., ARADIS A., SERGIO F. 2005. Development of chicks and pre-dispersal behaviour of young in the Eagle Owl *Bubo bubo*. Ibis 147: 155–168.
- PINSHOW B., FEDAK M.A., SCHMIDT-NIELSEN K. 1977. Terrestrial locomotion in penguins: it costs more to waddle. Science 195:592–594.
- POLITO M.J. y TRIVELPIECE W.Z. 2008. Transition to independence and evidence of extended parental care in the Gentoo penguin (*Pygoscelis papua*). Marine Biology (2008) 154: 231-240.
- POZZI L. M., BOERSMA P. D., PASCUAL M. A., 2013. Patrones de uso de playa en el pingüino de Magallanes *Spheniscus magellanicus*. Ardeola 60(2),2013,279-290.
- PULLIAM H.R., DUNNING J.B. Jr., LIU J. 1992. Population dynamics in complex landscapes: a case study. Ecol. Appl. 2: 165–177.
- RADL A. y CULIK B.M. 1999. Foraging behavior and reproductive success in Magellanic penguins (*Spheniscus magellanicus*): a comparative study of two colonies in southern Chile. Marine Biology (1999) 133: 381-393.
- RAPPOLE J.H. 1995. The ecology of migrant birds. Smithsonian Institution Press, Washington.
- REBSTOCK GINGER A., BOERSMA P. D., GARCÍA BORBOROGLU PABLO 2015. Changes in habitat use and nesting density in a declining seabird colony. Population Ecology 58:105–119.
- SANDVIK H., ERIKSTAD K.E., SAETHER B.E. 2012. Climate affects seabird population dynamics both via reproduction and adult survival. Mar Ecol Prog Ser 454:273–284.
- SCOLARO J.A. 1978. El pingüino de Magallanes (*Spheniscus magellanicus*) IV. Notas biológicas y de comportamiento. Pub. Ocas Inst. Biol. Animal, Mendoza, Serie Científica Nro 10:1-6.
- SCOLARO J.A. 1984. Revisión sobre biología de la reproducción del pingüino de Magallanes (*Spheniscus magellanicus*) El ciclo biológico anual. Centro Nacional Patagónico, Nro.91.
- SCOLARO J.A. 1990. Effects of nest density on breeding success in a colony of Magellanic penguins (*Spheniscus magellanicus*). Colonial Waterbirds 13 (1): 41 – 49.
- SEDDON PHILIP J. 1990. Behaviour of the yellow-eyed penguin chick. J.Zool., Lond, 220, 333-343.
- STARCK J. M. 1993. Evolution of avian ontogenies. Current ornithology. Plenum Press, New York, pp. 275–366.

- STOKES D.L. y BOERSMA P.D. 1998. Nest site characteristics and reproductive success in Magellanic Penguins (*Spheniscus magellanicus*). *Auk* 115:34–49.
- STOKES DAVID L. y BOERSMA P. DEE 2000. Nesting density and reproductive success in a colonial seabird, the Magellanic penguin. *Ecology*, 81(10), 2000, pp. 2878-2891.
- STONEHOUSE B. 1970. Adaptation in polar and subpolar penguins (Spheniscidae) in *Antarctic Ecology*, Vol.1 (ed. M.W. Holdgate). Academic Press, London and New York: 256-41.
- STONEHOUSE, B. 1967. The general biology and thermal balance of penguins. *Advances in Ecological Research*, 4: 131-196.
- SULLIVAN K.A. 1989. Predation and starvation: Age-specific mortality in juvenile juncos (*Junco phaeotus*). *J. Anim. Ecol.* 58: 275–286.
- TURCHIN P. 1998. Quantitative analysis of movement: measuring and modeling population redistribution in animals and plants. Sinauer Associates, Sunderland, USA.
- WALKER B. G. y BOERSMA P. D. 2003. Diving behavior of Magellanic penguins (*Spheniscus magellanicus*) at Punta Tombo, Argentina. *Canadian Journal of Zoology*, 81: 1471-1483.
- WALKER BRIAN G., BOERSMA P. DEE, WINGFIELD JOHN C. 2005. Physiological and behavioral differences in Magellanic penguin chicks in undisturbed and tourist-visited locations of a colony. *Conservation Biology* 1571-1577.
- WARHAM J. 1974. The breeding biology and behaviour of the Snares Crested Penguin. *J. Roy Soc. N.Z.* 4: 63.
- WEATHERHEAD P.J. y MCRAE S.B. 1990. Brood care in American Robins: Implications for mixed reproductive strategies by females. *Anim. Behav.* 39: 1179–1188.
- WIENS J.A., CRIST T.O., WITH K.A., MILNE B.T. 1995. Fractal patterns of insect movement in microlandscape mosaics. *Ecology* 76: 663–666.
- WIENS J.D., REYNOLDS R.T., NOON B.R. 2006. Juvenile movement and natal dispersal of Northern Goshawks in Arizona. *Condor* 108: 253–269.
- WILLIAMS A. 1980. Offspring Reduction in Macaroni and Rockhopper Penguins. *The Auk*, Vol. 97, No. 4 (Oct, 1980), pp. 754-759.
- WILLIAMS T. D. y ROTHERY P. 1990. Factors affecting variation and activity patterns of gentoo penguins (*Pygoscelis papua*) during the breeding season at Bird Island, South Georgia. *Journal of Applied Ecology* 27: 1042-1054.

- WILSON R. P. 1985. Diurnal foraging patterns of the Jackass penguin. *Ostrich*, 56: 212-214.
- WILSON R. P. y WILSON M. T. 1990. Foraging ecology of breeding Spheniscus Penguins. In, L. S. Davies and J. T. Darby (Eds.): *Penguin Biology*, 181-206. Academic Press. San Diego.
- WILSON R. P., PÜTZ K., BOST C. A., CULIK B. M., BANNASCH, R., REINS, T. and ADELUNG, D. 1993. Diel dive depth in penguins in relation to diel vertical migration of prey: whose dinner by candlelight? *Marine Ecology Progress Series*, 94: 101-104.
- YORIO P., y BOERSMA P. D. 1994a. Causes of nest desertion during incubation in the Magellanic penguin (*Spheniscus magellanicus*). *Condor*, 96: 1076-1083.
- YORIO P., y BOERSMA P.D. 1994b. Consequences of nest desertion and inattendance for Magellanic Penguin hatching success. *The Auk* 111:215–218.
- YORIO P.M., y BOERSMA P.D. 1992. The effects of human disturbance on Magellanic Penguin (*Spheniscus magellanicus*) behaviour and breeding success. *Bird Conserv Internatn.* 2: 161–173.
- ZOLLNER P.A. 2000. Comparing the landscape level perceptual abilities of forest sciurids in fragmented agricultural landscapes. *Landscape Ecol.* 15: 523–533.
- ZOLLNER P.A. y LIMA S.L. 1999. Search strategies for landscape level interpatch movements. *Ecology* 80: 1019–1030.

ANEXO



Figura 9: Representación de etapas de la temporada reproductiva de la población de pingüino de Magallanes (*Spheniscus magellanicus*) en la Colonia de Punta Tombo, Chubut, Argentina.

Tabla 4: Observaciones de comportamiento durante las temporadas de estudio 2017 y 2018. Comportamientos agrupados según duración (estados) o frecuencia registrada (eventos). La última columna de proporción de duración corresponde a la duración total de cada comportamiento (no instantáneo) respecto a la duración total de la observación.

ID	Estado Final	Tiempo total de observ. [Seg.]	Comportamiento	Duración [Seg.]	Frecuencia (cant.)	Proporción de duración [Seg.]			
						Pichones	Adultos	Juveniles	
1	Volantón	2342	BA	0	11	4	20	1	0
			F	1013	0	15	52	0	0.432
			S	0	6	0	0	0	0
			SO	941	0	0	0	0	0.402
			WA	388	0	0	0	0	0.166
2	Volantón	1514	BA	0	5	1	9	0	0
			F	618	0	0	12	0	0.408
			S	0	2	0	0	0	0
			SO	373	0	0	0	0	0.246
			WA	523	0	0	0	0	0.345
3	Volantón	1724	Y	0	1	0	0	0	0
			BA	0	14	0	7	7	0
			F	1119	0	0	37	0	0.649

			S	0	8	0	0	0	0
			SO	554	0	0	0	0	0.321
			WA	51	0	0	0	0	0.0296
			Y	0	2	0	0	0	0
			BA	0	6	0	4	4	0
4	Volantón	2146	F	845	0	7	26	0	0.394
			S	0	24	0	0	0	0
			SO	845	0	0	0	0	0.394
			WA	456	0	0	0	0	0.212
			BA	0	1	0	2	0	0
			S	0	1	0	0	0	0
5	NoVolantón	400	SO	192	0	0	0	0	0.48
			ST	133	0	0	0	0	0.332
			WA	75	0	0	0	0	0.187
			A	0	1	1	1	0	0
			BA	0	6	2	9	0	0
			F	291	0	6	13	0	0.159
6	NoVolantón	1824	S	0	11	0	0	0	0
			SO	1454	0	0	0	0	0.797
			WA	79	0	0	0	0	0.043
			Y	0	1	0	0	0	0
			BA	0	4	3	3	0	0
			F	608	0	2	18	0	0.558
7	Volantón	1090	S	0	2	0	0	0	0
			SO	240	0	0	0	0	0.22
			WA	242	0	0	0	0	0.222
			BA	0	4	0	7	0	0
			F	817	0	1	9	0	0.731
8	Volantón	1117	S	0	2	0	0	0	0
			SO	261	0	0	0	0	0.234
			WA	39	0	0	0	0	0.035
			BA	0	4	0	3	3	0
9	Volantón	597	F	540	0	1	12	0	0.904
			SO	57	0	0	0	0	0.095
			BA	0	8	0	8	1	0
			F	722	0	2	30	0	0.276
			S	0	9	0	0	0	0
10	Volantón	2612	SO	1234	0	0	0	0	0.472
			WA	656	0	0	0	0	0.251
			Y	0	1	0	0	0	0
			R	0	1	0	0	0	0
11	NoVolantón	862	SO	465	0	0	0	0	0.539
			ST	300	0	0	0	0	0.348
			WA	97	0	0	0	0	0.112
12	Volantón	1086	BA	0	8	3	12	0	0

			F	631	0	0	35	0	0.581
			S	0	2	0	0	0	0
			SO	279	0	0	0	0	0.257
			WA	176	0	0	0	0	0.162
			BA	0	10	0	3	5	0
13	Volantón	974	F	613	0	1	31	0	0.629
			S	0	1	0	0	0	0
			SO	274	0	0	0	0	0.281
			WA	87	0	0	0	0	0.089
			BA	0	5	0	4	5	0
14	Volantón	655	F	639	0	0	21	0	0.975
			S	0	1	0	0	0	0
			SO	16	0	0	0	0	0.024
			BA	0	9	2	13	0	0
			F	41	0	0	4	0	0.015
			R	0	16	0	0	0	0
15	NoVolantón	2703	S	0	12	0	0	0	0
			SO	2324	0	0	0	0	0.86
			WA	338	0	0	0	0	0.125
			Y	0	2	0	0	0	0
			BA	0	3	0	4	2	0
			F	651	0	0	19	0	0.488
16	Volantón	1334	S	0	2	0	0	0	0
			SO	288	0	0	0	0	0.216
			WA	395	0	0	0	0	0.296
			BA	0	12	0	14	4	0
			F	883	0	1	33	0	0.468
			R	0	2	0	0	0	0
17	Volantón	1886	S	0	4	0	0	0	0
			SO	442	0	0	0	0	0.234
			WA	561	0	0	0	0	0.297
18	NoVolantón	90	ST	90	0	0	0	0	1
			S	0	1	0	0	0	0
19	NoVolantón	139	ST	139	0	0	0	0	1
			SO	85	0	0	0	0	0.195
20	NoVolantón	435	ST	326	0	0	0	0	0.749
			WA	24	0	0	0	0	0.055
21	NoVolantón	301	PA	301	0	0	0	0	1
22	NoVolantón	302	PA	302	0	0	0	0	1
			PA	312	0	0	0	0	1
23	NoVolantón	312	S	0	3	0	0	0	0
			WA	7	0	0	0	0	0.022
			PA	322	0	0	0	0	0.988
24	NoVolantón	326	PR	0	1	0	0	0	0
			S	0	3	0	0	0	0

			WA	6	0	0	0	0	0.018
			P	0	1	0	0	0	0
25	NoVolantón	245	PA	118	0	0	0	0	0.482
			ST	116	0	0	0	0	0.473
			WA	11	0	0	0	0	0.045
			BA	0	1	0	2	0	0
26	NoVolantón	264	PA	229	0	0	0	0	0.867
			WA	35	0	0	0	0	0.133
			PR	0	6	0	0	0	0
			S	0	6	0	0	0	0
27	NoVolantón	464	SO	49	0	0	0	0	0.106
			ST	415	0	0	0	0	0.894
			Y	0	1	0	0	0	0
			L	703	0	0	0	0	0.777
			P	0	1	0	0	0	0
			S	0	1	0	0	0	0
28	NoVolantón	902	ST	26	0	0	0	0	0.103
			ST	119	0	0	0	0	0.132
			ST	35	0	0	0	0	0.0388
			WA	10	0	0	0	0	0.012
			WA	9	0	0	0	0	0.01
			R	0	1	0	0	0	0
			S	0	2	0	0	0	0
29	NoVolantón	880	ST	731	0	0	0	0	0.832
			WA	149	0	0	0	0	0.169
			Y	0	1	0	0	0	0
			PA	50	0	0	0	0	0.054
			S	0	2	0	0	0	0
30	NoVolantón	923	SO	306	0	0	0	0	0.331
			ST	441	0	0	0	0	0.478
			WA	126	0	0	0	0	0.136
31	NoVolantón	50	SO	42	0	0	0	0	0.84
			WA	8	0	0	0	0	0.16
			S	0	1	0	0	0	0
32	NoVolantón	177	SO	155	0	0	0	0	0.876
			WA	22	0	0	0	0	0.124
			SO	6	0	0	0	0	0.035
33	NoVolantón	172	WA	166	0	0	0	0	0.965
			F	162	0	0	13	0	0.251
34	NoVolantón	645	SO	16	0	0	0	0	0.025
			WA	467	0	0	0	0	0.724
			BA	0	2	0	4	0	0
35	Volantón	726	F	356	0	0	26	0	0.490
			SO	130	0	0	0	0	0.179
			WA	195	0	0	0	0	0.268

36	Volantón	498	BA	0	2	1	3	0	0
			F	486	0	0	15	0	0.976
			SO	63	0	0	0	0	0.126
			WA	48	0	0	0	0	0.096
37	NoVolantón	579	BA	0	13	0	6	0	0
			F	93	0	0	8	0	0.161
			S	0	1	0	0	0	0
			SO	176	0	0	0	0	0.304
			WA	310	0	0	0	0	0.535
38	NoVolantón	388	PA	39	0	0	0	0	0.1
			S	0	1	0	0	0	0
			SO	162	0	0	0	0	0.417
			ST	45	0	0	0	0	0.116
			WA	142	0	0	0	0	0.366
39	Volantón	866	BA	0	6	1	11	0	0
			F	557	0	1	33	0	0.643
			S	0	2	0	0	0	0
			SO	79	0	0	0	0	0.091
			WA	230	0	0	0	0	0.265
40	NoVolantón	946	F	292	0	3	12	0	0.309
			SO	270	0	0	0	0	0.285
			ST	23	0	0	0	0	0.024
			WA	361	0	0	0	0	0.382
41	NoVolantón	1741	F	22	0	0	6	0	0.013
			SO	861	0	0	0	0	0.494
			ST	622	0	0	0	0	0.357
			WA	236	0	0	0	0	0.135
42	NoVolantón	2487	BA	0	4	0	8	0	0
			F	86	0	1	3	0	0.034
			S	0	1	0	0	0	0
			SO	731	0	0	0	0	0.294
			ST	1301	0	0	0	0	0.523
			WA	369	0	0	0	0	0.148
43	Volantón	598	F	437	0	0	10	0	0.731
			SO	27	0	0	0	0	0.045
			WA	134	0	0	0	0	0.224
44	Volantón	944	BA	0	1	0	2	0	0
			F	476	0	0	9	0	0.504
			PA	20	0	0	0	0	0.021
			SO	134	0	0	0	0	0.142
			WA	314	0	0	0	0	0.333
45	NoVolantón	678	BA	0	1	1	1	0	0
			F	255	0	1	13	0	0.376
			SO	103	0	0	0	0	0.152
			WA	320	0	0	0	0	0.472

46	NoVolantón	248	F	58	0	0	2	0	0.234
			SO	93	0	0	0	0	0.375
			WA	97	0	0	0	0	0.391
47	NoVolantón	228	PR	0	1	0	0	0	0
			SO	43	0	0	0	0	0.189
			WA	185	0	0	0	0	0.811
48	NoVolantón	1359	PA	651	0	0	0	0	0.479
			SO	319	0	0	0	0	0.235
			ST	51	0	0	0	0	0.037
			WA	338	0	0	0	0	0.249
49	NoVolantón	573	A	0	1	1	1	0	0
			BA	0	1	1	1	0	0
			SO	117	0	0	0	0	0.204
			ST	411	0	0	0	0	0.717
			WA	45	0	0	0	0	0.078
50	NoVolantón	1578	BA	0	4	1	7	0	0
			F	316	0	0	14	0	0.2
			PA	252	0	0	0	0	0.16
			S	0	2	0	0	0	0
			SO	422	0	0	0	0	0.267
			ST	44	0	0	0	0	0.028
			WA	544	0	0	0	0	0.345
51	NoVolantón	818	F	15	0	0	2	0	0.018
			S	0	1	0	0	0	0
			SO	545	0	0	0	0	0.666
			WA	258	0	0	0	0	0.315
52	Volantón	660	F	420	0	2	19	0	0.636
			SO	240	0	0	0	0	0.363
53	NoVolantón	2454	BA	0	1	0	2	0	0
			F	143	0	0	14	0	0.0583
			S	0	2	0	0	0	0
			SO	454	0	0	0	0	0.185
			WA	1857	0	0	0	0	0.757
54	NoVolantón	538	SO	195	0	0	0	0	0.362
			WA	343	0	0	0	0	0.637
55	Volantón	350	F	345	0	0	10	0	0.986
			SO	5	0	0	0	0	0.014
56	NoVolantón	883	F	106	0	0	2	0	0.12
			S	0	6	0	0	0	0
			SO	213	0	0	0	0	0.241
			ST	145	0	0	0	0	0.164
			WA	419	0	0	0	0	0.474
			Y	0	1	0	0	0	0
57	Volantón	718	BA	0	1	0	2	0	0
			F	210	0	0	20	0	0.292

			SO	426	0	0	0	0	0.593
			WA	82	0	0	0	0	0.114
			BA	0	1	0	2	0	0
58	Volantón	677	F	412	0	1	15	0	0.609
			SO	145	0	0	0	0	0.214
			WA	120	0	0	0	0	0.177
			A	0	1	1	1	0	0
			S	0	1	0	0	0	0
59	NoVolantón	1204	SO	359	0	0	0	0	0.298
			ST	447	0	0	0	0	0.371
			WA	398	0	0	0	0	0.331
			Y	0	1	0	0	0	0
			F	812	0	0	25	0	0.403
60	Volantón	2014	SO	671	0	0	0	0	0.333
			WA	531	0	0	0	0	0.264
			BA	0	1	0	5	0	0
			P	0	1	0	0	0	0
61	NoVolantón	1801	PA	0	0	0	0	0	0
			SO	326	0	0	0	0	0.181
			ST	1097	0	0	0	0	0.609
			WA	579	0	0	0	0	0.321

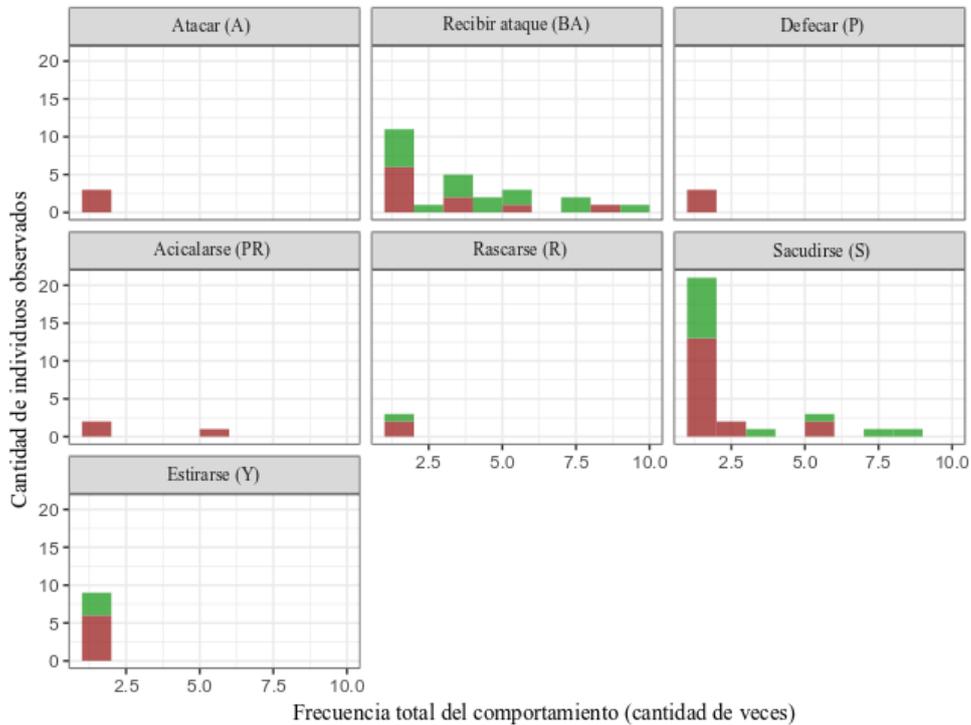
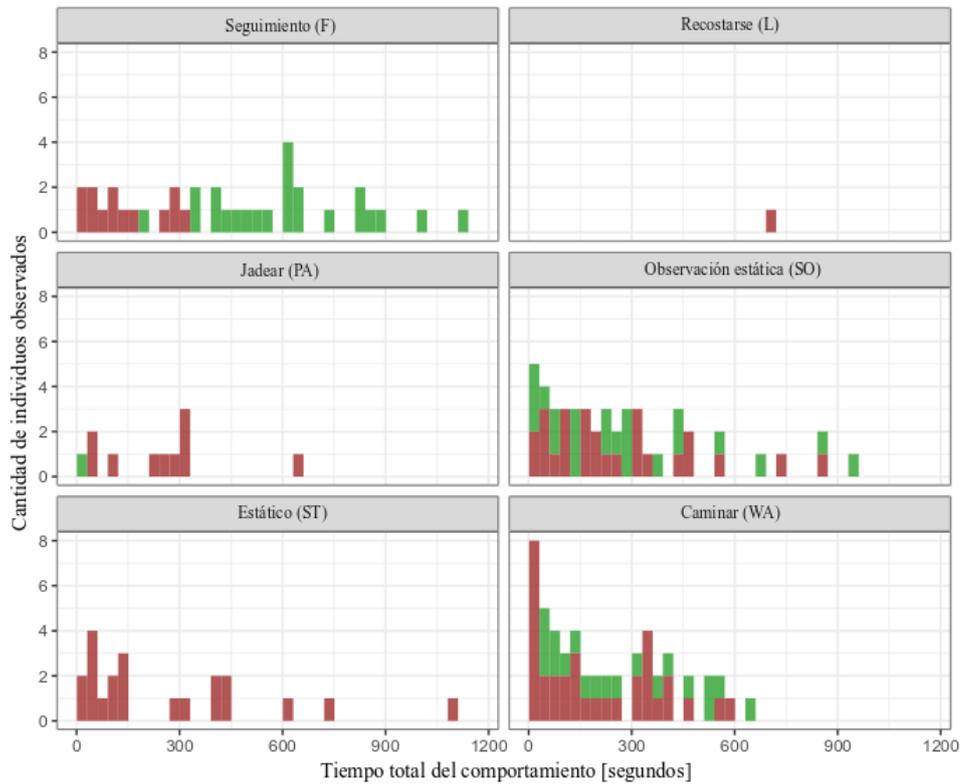


Figura 10: Distribución de comportamientos observados en individuos volantes (verde) y no volantes (rojo). Comportamientos de frecuencia (arriba): cantidad de individuos observados vs frecuencia total del comportamiento. Comportamientos de duración (abajo): cantidad de individuos observados vs tiempo total del comportamiento.

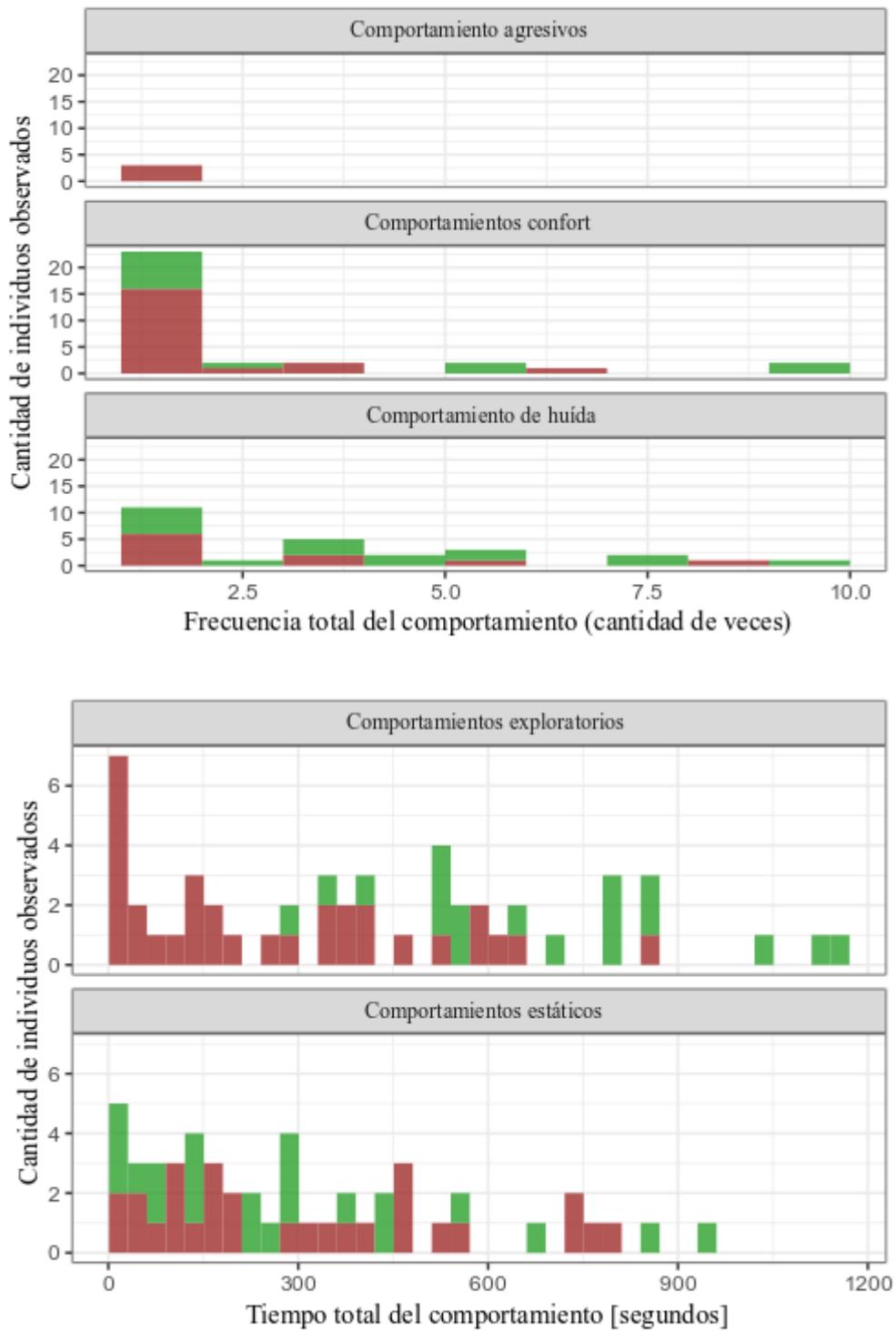


Figura 11: Distribución de categorías comportamentales observadas en individuos volantones (verde) y no volantones (rojo). Comportamientos de frecuencia (arriba): cantidad de individuos observados vs frecuencia total del comportamiento. Comportamientos de duración (abajo): cantidad de individuos observados vs tiempo total del comportamiento.

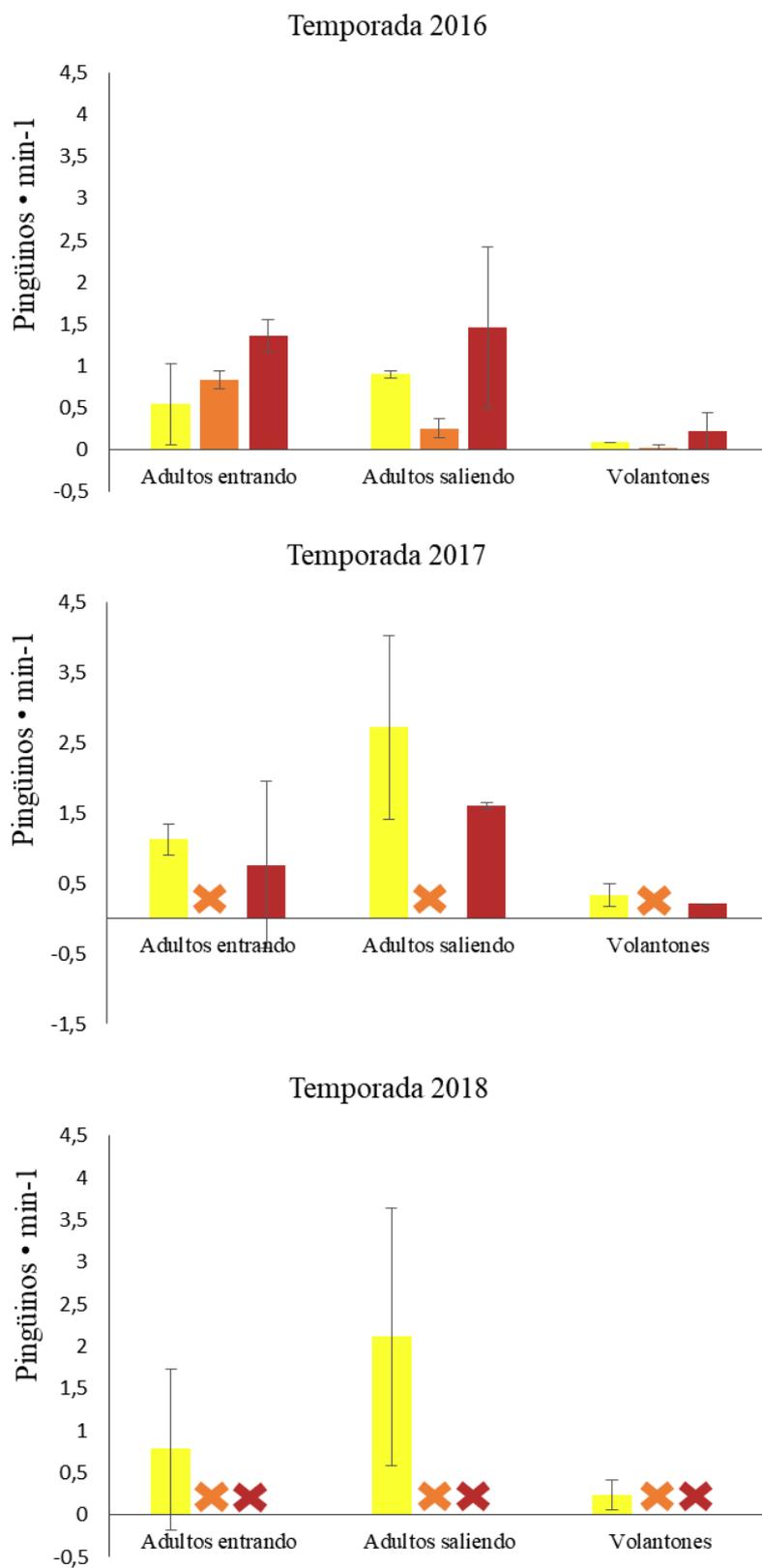


Figura 12: Flujo de adultos y volantes en las temporadas de estudio 2016, 2017 y 2018 con valores normalizados de número individuos por minutos de observación. En amarillo, cantidad de individuos moviéndose desde y hacia la colonia durante horarios de la mañana (07:00 hs a 10:00 hs); en anaranjado durante de la siesta (13:00 hs a 15:00 hs) y en rojo oscuro, durante el atardecer (18:00 a 21:00 hs). Las cruces indican falta de registro.

Tabla 6: Resultados de regresión para la cantidad de adultos y de volantones saliendo de la colonia durante horarios de la mañana para las temporadas de estudio 2016 - 2018.

RESIDUOS	Min	1Q	Mediana	3Q	Max
	-19,692	-7,143	-1,109	5,958	22,54
COEFICIENTES	Estimación	Error estándar	Valor T	Pr (> t)	
Intercepción	7,30292	5,31089	1,375	0,17657	
Pendiente	0,08439	0,02584	3,266	0,00221**	
Error estándar de los residuos	11,64	41 DF			
Estadístico F	10,67	1 - 41 gl			
R² Múltiple	0,2065				
R² Ajustado	0,1871				
p - valor	0,002206				

Tabla 7: Resultados de regresión para el tiempo total que el individuo volantón dedica a seguir a conoespecíficos (comportamiento F) [seg.] y la duración total de la observación [seg] para las temporadas de estudio 2016 - 2018.

Residuos	Min	1Q	Mediana	3Q	Max
	-1105,6	-261,4	-66,1	346,2	813,1
Coefficientes	Estimación	Error estándar	Valor T	Pr (> t)	
Intercepción	2439,2	313,3	7,786	0,000000127***	
Pendiente	-2104,6	495,2	-4,25	0,000358***	
Error estándar de residuos	486,1	21 gl			
Estadístico F	18,06	1 - 21 gl			
R² Múltiple	0,4624				
R² Ajustado	0,4368				
p - valor	0,0003575				