

UNIVERSIDAD SAN FRANCISCO DE QUITO USFQ

Colegio de Ciencias Biológicas y Ambientales

Relación entre la densidad de anidación y el éxito reproductivo en el Piquero de Nazca (*Sula granti*), Isla de la Plata, Ecuador

Proyecto de Investigación

María José Gavilanes Luján

Biología

Trabajo de titulación presentado como requisito para la obtención del título de Licenciada en Biología

Quito, 8 de mayo de 2017

UNIVERSIDAD SAN FRANCISCO DE QUITO USFQ
COLEGIO DE CIENCIAS BIOLÓGICAS Y
AMBIENTALES

HOJA DE CALIFICACIÓN
DE TRABAJO DE TITULACIÓN

Relación entre la densidad de la anidación y el éxito reproductivo en el
Piquero de Nazca (*Sula granti*), Isla de la Plata, Ecuador

María José Gavilanes Luján

Calificación:

Nombre del profesor, Título académico

Carlos A. Valle, Ph.D

Firma del profesor

Quito, 8 de mayo de 2017

DERECHOS DE AUTOR

Por medio del presente documento certifico que he leído todas las Políticas y Manuales de la Universidad San Francisco de Quito USFQ, incluyendo la Política de Propiedad Intelectual USFQ, y estoy de acuerdo con su contenido, por lo que los derechos de propiedad intelectual del presente trabajo quedan sujetos a lo dispuesto en esas Políticas.

Asimismo, autorizo a la USFQ para que realice la digitalización y publicación de este trabajo en el repositorio virtual, de conformidad a lo dispuesto en el Art. 144 de la Ley Orgánica de Educación Superior.

Firma del estudiante:

Nombres y apellidos:

María José Gavilanes Luján

Código:

00114039

Cédula de Identidad:

171956331-2

Lugar y fecha:

Quito, 8 de mayo de 2017

AGRADECIMIENTOS

Un especial agradecimiento al Parque Nacional Machalilla por toda la colaboración prestada a lo largo de la investigación. A todos sus guarda parques y guías. A mi tutor, Carlos Valle, por guiarme en el transcurso de esta investigación y apoyarme. A Carlos Mena y Lorena Benítez por su colaboración y conocimiento en sistemas de información geográfica, y en la elaboración de mapas. A mis compañeros de investigación Katherine Jaramillo y Alberto Puertas por su colaboración durante la toma de datos. A Amalia de la Torre, Adrián Robalino, Daniel Velarde, Daniela Larriva, Felipe Wittmer y Juliana Salcedo por su amistad y colaboración durante esta investigación. A mis padres, Santiago Gavilanes y Myriam Lujan, por su apoyo incondicional y a mi hermano Nicolás Gavilanes. A Pablo Sánchez por su confianza, apoyo y ayuda durante esta investigación y mi carrera.

RESUMEN

Múltiples hipótesis han sido planteadas para explicar la prevalencia del hábito de anidación colonial en las aves marinas. En el piquero de Nazca (*Sula granti*), un ave marina con anidación colonial, el éxito reproductivo está aparentemente determinado por factores como la disponibilidad de recursos, depredación, oportunidades de apareamiento, topografía, sustrato, prevalencia de ectoparásitos y presencia de congéneres como de otras especies. Sin embargo, en esta como en otras especies de aves marinas el costo o beneficio de anidación colonial en el éxito reproductivo no ha sido investigado con suficiente detalle. En este estudio, llevado a cabo entre marzo a agosto del 2016 en la Isla de la Plata en el sitio denominado Punta Escalera se investigó la relación entre la densidad de anidación y el éxito reproductivo a través de las diferentes fases del ciclo de reproducción. El estudio reveló que en la Isla de la Plata la dispersión de los nidos de *S. granti* sigue un patrón de dispersión de los nidos centro-periférico. También se encontró la existencia de una relación compleja entre la densidad de anidación y el éxito reproductivo dependiendo de la etapa del ciclo reproductivo.

Palabras clave: Piqueros de Nazca, Densidad de anidación, Éxito reproductivo, Dispersión centro- periférico, Morfometría.

ABSTRACT

Multiple hypotheses have been proposed to explain the prevalence of the habit of colonial nesting in seabirds. In the Nazca booby (*Sula granti*), a marine bird with colonial nesting, the reproductive success is apparently determined by factors such as availability of resources, predation, mating opportunities, topography, substrate, ectoparasite prevalence, and presence of congeners as well as other species. However, in this and other species of seabirds the cost or benefit of colonial nesting on reproductive success has not been investigated in sufficient detail. In this study, carried out between March and August of 2016 in the Isla de la Plata at Punta Escalera, we investigated the relationship between nesting density and reproductive success through the different phases of the reproduction cycle. The study revealed that the nest dispersal of the *S. granti* on the Isla de la Plata follows a center-peripheral dispersion pattern. We also found evidence for a complex relationship between nesting density and reproductive success depending on the stage of the reproductive cycle.

Key words: Nazca booby, Nest density, Reproductive success, Center- Peripheral dispersion, Morphometry

TABLA DE CONTENIDO

AGRADECIMIENTOS	4
TABLA DE CONTENIDO	7
ÍNDICE DE TABLAS	8
ÍNDICE DE FIGURAS.....	9
INTRODUCCIÓN.....	10
METODOLOGÍA	13
Área de estudio	13
Métodos de campo	14
Análisis	16
RESULTADOS.....	18
DISCUSIÓN.....	26
CONCLUSIONES	29
REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS.....	30

ÍNDICE DE TABLAS

Tabla 1. Tasa de crecimiento general y por etapas en porcentajes de las medidas morfométricas y peso del piquero de nazca.....	25
--	----

ÍNDICE DE FIGURAS

Figura 1. Distribución de nidos de la colonia de piqueros de nazca en Punta Escalera..	16
Figura 2. Porcentaje de supervivencia de piqueros de nazca por etapas durante la temporada de reproducción.....	19
Figura 3. Densidad de nidos activos de piquero de nazca en Punta Machete.....	20
Figura 4. Frecuencia de distancias promedio de nidos (n=100).	21
Figura 5. Regresiones logísticas en 3 etapas de crecimiento de polluelos de piquero de nazca	22
Figura 6. Líneas de tendencia de crecimiento del pico, tarso, ala y peso del piquero de nazca (n=100).....	24

INTRODUCCIÓN

La anidación colonial es una forma de comportamiento social que ocurre en aves marinas, que se caracteriza por la abundancia de individuos que anidan cerca unos de otros, alimentándose generalmente fuera del área de anidación y que se modifica por presiones adaptativas, con costos y beneficios para los miembros de la colonia (Kharitonov y Siegel-Causey, 1988; Oro, 1996 y Danchin y Wagner, 1997). Los individuos seleccionan lugares de anidación utilizando tres tipos de señales que pueden influir en una decisión de un individuo de abandonar o establecerse en un parche dado: la presencia de conspécificos, el éxito reproductivo de los congéneres y las características de los compañeros potenciales (Danchin & Wagner, 1997). En cuanto al éxito de anidación está influenciado por factores como de sitios de anidación, la depredación y las condiciones climáticas (Nelson & Hamer, 1995). Los factores que influyen en la de anidación colonial (colonialidad) varían entre especies, incluso poblaciones de una misma especie, y no se ha logrado establecer ningún principio general. Los costos identificados implican competencia por alimentos, sitios de anidación y parejas, así como un aumento en los riesgos de transmisión de ectoparásitos, enfermedades, canibalismo e interferencia social. Las posibles ventajas están asociadas a la depredación y la mejora de la búsqueda de alimentos (Erwin, 1978; Pius y Leberd, 1997; Hill, Jones, Hardenbergh, y Browne, 1997; Rolland, Etienne, y de Fraipont, 1998). No obstante, la evolución colonial presume que la anidación colonial sólo ocurre cuando las desventajas son superadas por las ventajas, al menos a largo plazo (Schreiber y Burger, 2001).

Entre las principales hipótesis acerca de evolución de anidación colonial, son la mejora de la búsqueda de alimentos, la reducción de la depredación, siendo la segunda la más estudiada en aves marinas (Danchin y Wagner, 1997; Rolland, Etienne, y de Fraipont, 1998; Velando y Freire, 2001) y la hipótesis de distribución centro-periférico propuesta por primera vez por Coulson (1968), en su estudio de una colonia de gaviotas tridáctilas (*Rissa tridactyla*), donde encontró que la cría de aves en el área central era de mejor calidad física y tenía un mayor éxito reproductivo que los que anidan en la periferia (Clode, 1993; Danchin y Wagner, 1997; Regehr, Rodway, y Montevecchi, 1998 y Velando y Freire, 2001).

El Piquero de Nazca (*Sula granti*), es una especie colonial (Arango, 2014), donde se ha observado que, debido a la proximidad de los individuos en las colonias, la interacción agresiva entre individuos de diferentes parejas es frecuente, aunque típicamente sólo se defiende un área pequeña alrededor del nido (Schreiber y Burger, 2001 y Humphries, Arevalo, Fischer y Anderson, 2006). Esta especie elige congregarse incluso donde no hay espacio, pero tienden a formar grupos pequeños, separados a menudo por distancias grandes (Nelson, 1978). Su tamaño y densidad de colonial varían mucho entre colonias reproductoras, y está influenciada por la disponibilidad o competencia de los sitios de anidación (LaHaye, Gutiérrez, y Call, 1997 y Huyvaert y Anderson, 2004). Sus colonias reproductoras se encuentran solamente en algunas islas dentro de la placa Nazca. Las islas más importantes para su reproducción se encuentran dentro del Archipiélago de las Galápagos y Malpelo seguidas por las islas de La Plata, Clipperton, San Benedicto y Lobos de Afuera (Figuroa, 2004; García y López-Victoria, 2007). El éxito reproductivo en *S. granti* usualmente determinado por factores como disponibilidad de recursos, depredación, oportunidades de apareamiento, topografía, sustrato, prevalencia de ectoparásitos y presencia tanto de

congéneres como de otras especies (Brown y Brown, 1996; Furness, 2012). No obstante, en esta especie no se ha determinado a detalle si la densidad colonial confiere algún costo o beneficio para el éxito reproductivo. En esta investigación sobre la reproducción de *Sula granti*, Isla de la Plata se plantearon dos objetivos. Determinar el patrón espacial de distribución de los nidos y establecer si existe o no relación entre la densidad de anidación y el éxito reproductivo en las diferentes fases del ciclo reproductivo.

METODOLOGÍA

Área de estudio

La Isla de la Plata (01°16'S 81°03'W) se encuentra aproximadamente a 30 km de las costas de la provincia de Manabí, Ecuador. La isla comprende un área de 14.2 km² y es parte del Parque Nacional Machalilla (PNM) y está oficialmente protegida dentro del Sistema Nacional de Áreas Protegidas (SNAP). Se encuentra influenciada por la corriente fría de Humboldt durante la época seca, o fresca (junio – noviembre), que produce una alta producción marina; y por la corriente cálida de Panamá, durante la época húmeda, o lluviosa (diciembre – mayo), que produce una baja producción marina (Ortiz, Parra, Cárdenas y Cepada, 1994 y Burgos y Gamboa, 2002). Es un sitio de gran importancia para seis especies de aves marinas coloniales como el piquero de nazca (*Sula granti*), el piquero de patas azules (*S. nebouxii*), el piquero de patas rojas (*S. sula*), la fragata magnífica (*Fregata magnificens*), el albatro de galápagos (*Phoebastria irrorata*), y el pájaro tropical (*Phaethon aethereus*), que la usan para reproducirse y para alimentarse en los alrededores (Duffy y Hurtado, 1984). Las costas están formadas en su mayor parte por altos acantilados, siendo la playa de Bahía Drake el único acceso para embarcaciones, desde este punto parten dos senderos que atraviesan Punta Palo Santo, Punta Machete, Punta Escalera y la Quebrada del Faro. El muestreo se lo realizó en Punta Escalera, el cual se encontraba cerrado para acceso turístico, por lo cual se mantuvo sin perturbaciones a excepción de las visitas realizadas para esta investigación. Se escogió este sitio ubicado en el sur este de la isla, debido a que es el lugar con la colonia mas gran de piqueros de nazca dentro de la isla. La mayor elevación es de 90 m.s.n.m y la menor de 55 m.s.n.m, está rodeada por acantilados, y está dominada por una vegetación xerofítica,

entre lo que destacan especies como *Cordia lutea*, *Croton rivinifolius*, *Bursera graveolens*, *Capparis spp.* y *Prosopis juliflora*, además de plantas rastreras que proporcionan suficiente espacio abierto que son típicas de las formaciones del matorral seco litoral y el matorral seco de tierras bajas. Este tipo de vegetación se caracteriza por no ser lo suficientemente alta como para obstruir las corridas de los piqueros (Curry, 1993).

Métodos de campo

El área de la colonia estudiada fue dividida en 4 zonas, donde se monitorearon las actividades reproductoras y el éxito reproductivo durante marzo a agosto del 2016. Las zonas de estudio fueron visitadas a intervalos de 7 a 10 días por visita llevándose a cabo un total de 8 visitas, a horas muy tempranas de la mañana (6-12am). Las zonas de estudio varían de tamaño desde ~ 0.3 Ha a ~24 Ha. Cada zona incluye de ~90 a ~450 nidos activos. Al inicio de la temporada reproductora se marcaron 100 nidos al azar distribuidos entre las 4 zonas. Las áreas 1 y 2 se encontraban en la parte alta de la colonia a 70-90 m de altura, mientras que las áreas 3 y 4 ubicadas en la parte baja de la colonia a 55-70m de altura. Los nidos ubicados en la pendiente no se tomaron en cuenta debido a que la densidad era muy baja (Figura 1). Los nidos fueron marcados con una cinta numerada, con el fin de distinguirlos de los otros nidos.

Los datos de densidad de nidos incluyeron conteos directos de todos los nidos que contenían adultos, adultos con cría, huevos o crías (nidos activos) (Figura 1). Se tomaron las coordenadas de cada nido con un GPS (Magellan Triton 1500) calibrado, con una presión de 5m para poder apreciar la distribución de nidos la colonia (Figura 1). Para determinar la distancia promedio de nidos, se dividió a cada nido en 4 cuadrantes siguiendo el eje cartesiano y con una cinta métrica se obtuvo la distancia en metros al nido más próximo de

cada cuadrante, con las cuales se determinó el valor promedio de proximidad. Los datos obtenidos de la densidad como la distancia promedio fueron tomados una sola vez, a mediados de la etapa reproductora durante junio y agosto.

Adicionalmente se capturó a los padres de cada nido para tomar medidas morfométricas de la longitud (BL), ancho (BW) y altura del pico (BW), longitud del tarso (TL), longitud del ala (WL) y peso (WT) y fueron marcados con un anillo metálico con códigos individuales en el tarso para su identificación. Para la toma de datos de los polluelos estos fueron manipulados dos veces por cada visita (en un intervalo de 5 días), con el fin de obtener información de su sobrevivencia, estado de desarrollo y crecimiento, donde se tomaron medidas morfométricas de la longitud, ancho y altura del pico, ancho del tarso, longitud del ala y peso. Los datos morfométricos se tomaron con un calibrador y el peso con pesolas de varias capacidades. A los polluelos al igual que a los padres fueron marcados con bandas metálicas cuando llegaron a la etapa con plumón largo, ya que durante el monitoreo los polluelos se desplazaban de sus nidos alrededor de 10m. Además, se estimó la edad de los polluelos con el patrón de plumaje, siguiendo el método usado por Coulter (no publicado), Valle (2008) en piqueros de patas azules (*S. nebouxii*). Donde se considera las siguientes etapas del ciclo y desarrollo de los polluelos: Incubación (41-43 días), polluelo desnudo (“Naked” (NK)) (3-5 días), polluelo con plumón corto (“Downy” (D)) (6-20 días), polluelo con plumón largo (“Fluffy” (FY)) (21-60 días), polluelo con alas primarias (“Winged” (W)) (61-80 días), juvenil no volantón (“Juvenile 1” (J1)) y juvenil volantón (“Juvenile 2” (J2)) (81-120 días).

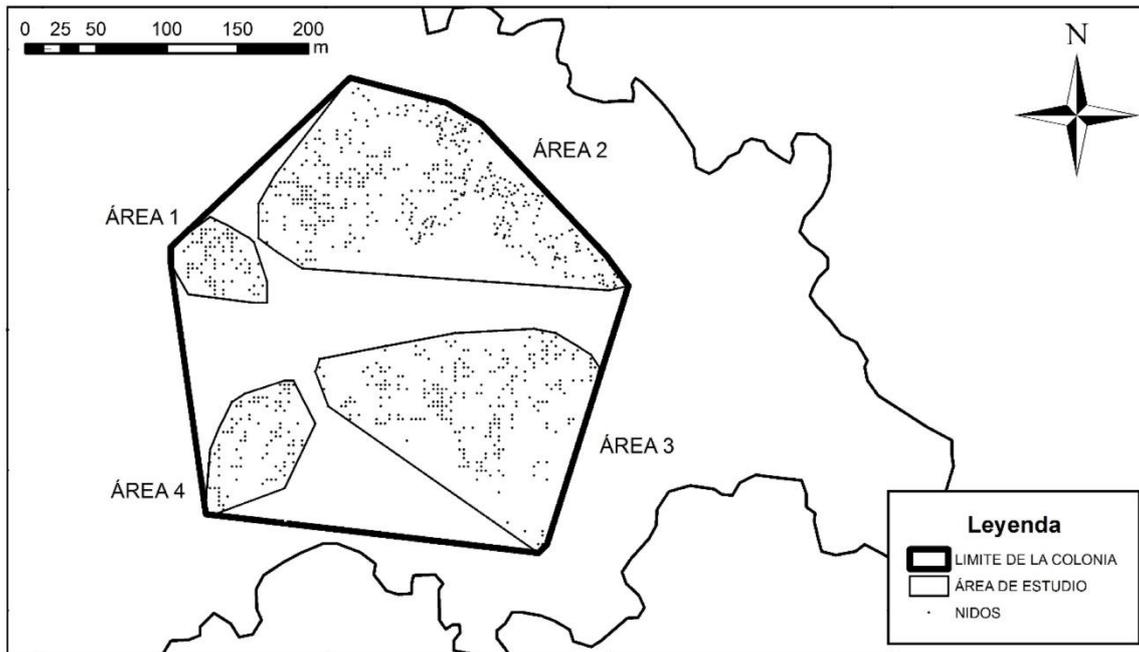


Figura 1. Distribución de nidos de la colonia de piqueros de nazca en Punta Escalera. Los puntos representan los 924 nidos activos encontrados en 8 Ha que constituyen el área total ocupada por la colonia. Zona 1 (0,2979 Ha) (93 nidos activos), zona 2 (2,3907 Ha) (456 nidos activos), zona 3 (1,8942 Ha) (273 nidos activos), zona 4 (0,4829 Ha) (102 nidos activos). Entre las áreas (1-2) y (3-4) se encuentra una pendiente.

Análisis

Los análisis estadísticos fueron realizados para siete etapas del ciclo reproductivo: incubación, polluelo desnudo, polluelo con plumón corto, polluelo con plumón largo, polluelo con alas primarias, juvenil no volantón y juvenil volantón. No se tomaron en cuenta para estos análisis las etapas de cortejo ni nido en construcción ya que todos los nidos sobrevivieron. Para cada una de estas etapas se evaluó si existe una relación entre la distancia entre nidos (densidad) y el éxito reproductivo. La relación de la distancia promedio de cada

nido a los cuatro nidos cercanos y el éxito reproductivo fue investigado, mediante análisis de regresión logística binaria uni-factorial (Rstudio versión 1.0.136).

La distribución de nidos fue determinada mediante la obtención de coordenadas, las cuales fueron usadas en el programa ArcGIS (versión 10.4.1), y georeferenciadas para poder construir el mapa de la colonia (Figura 1). Posteriormente para la densidad de nidos se llevó a cabo un análisis de densidad (número de nidos en área, clasificados en tres niveles de densidad (densidad baja, media y alta) con el fin de determinar cuál es la densidad de la colonia por metro cuadrado).

El crecimiento de los polluelos no fue analizado con modelos clásicos (ecuación logística, Gompertz, Von bertalanffy, Richards (Konarzewski, Kooijman, y Ricklefs, 1998), debido a que en la mayoría de los polluelos la información de crecimiento es incompleta. En su lugar se calculó la media y el error estándar de las diferentes variables de crecimiento para cada una de las etapas de desarrollo de los polluelos. Adicionalmente se calculó una ecuación polinomial de tercer grado con el fin de establecer la tendencia de crecimiento de los polluelos en cada una de las variables morfométricas y el peso.

Para obtener el incremento en la tasa de crecimiento de las medidas morfométricas y peso de los polluelos entre cada etapa se utilizó la siguiente fórmula

$$\frac{\text{Etapa Siguiente} - \text{Etapa Anterior}}{\text{Etapa Anterior}} \times 100\% \quad (\text{ecuación 1})$$

RESULTADOS

La curva de sobrevivencia de nidos a través de las diferentes etapas del ciclo reproductivo, declina de forma variable manteniéndose a un nivel por encima del 90% entre el cortejo, nido en construcción e incubación. Hay una sobrevivencia alta desde el cortejo hasta la etapa de puesta del huevo, hay una declinación dramática en la transición de la incubación (cuello de botella) de la puesta de huevo a la eclosión de huevo, donde la sobrevivencia declina a menos del 50%, lo que implica que el 51% de los nidos fracasaron. También se observa muy poca variación en la supervivencia entre las etapas de polluelo desnudo y polluelo con alas primarias donde la supervivencia bajo solo un 16%, un patrón observado en otros estudios (Nelson, 1978). En cuanto al porcentaje de la sobrevivencia observada en las etapas de juveniles, los resultados obtenidos no son concluyentes, ya que 25 nidos se les suspendió el monitoreo durante estas etapas (Figura 2). Sin embargo, de acuerdo a otros estudios se espera que al menos el 35% de los nidos llegue a la etapa de juvenil (Nelson, 1978).

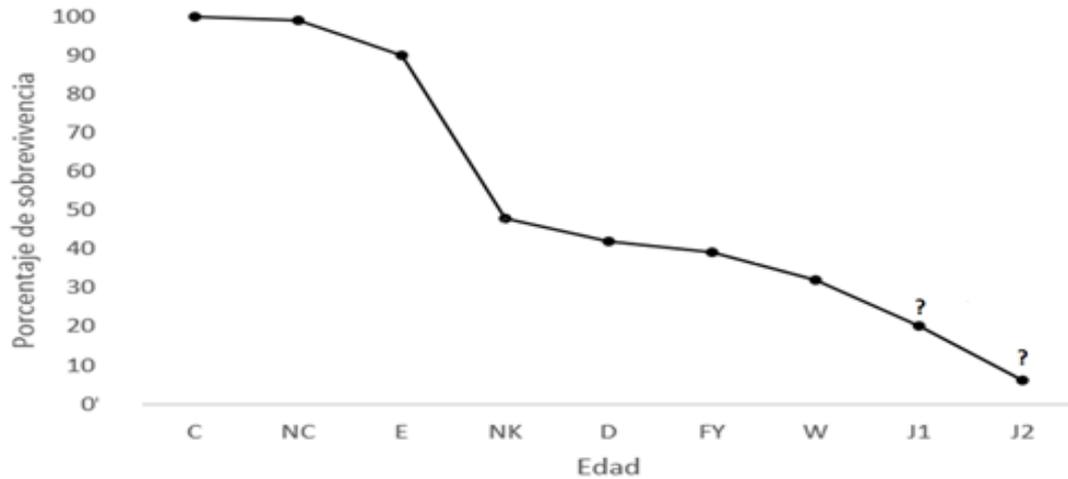


Figura 2. Porcentaje de supervivencia de piqueros de nazca por etapas durante la temporada de reproducción. Ver simbología en metodología

La densidad de anidación (nidos en 25 m²) vario de 1 a 4 nidos activos en 25 m², donde se puede observar que la mayoría de la colonia presenta una densidad baja y media. Un patrón también evidente en las áreas de estudio fue la distribución centro-periferia, donde se observan parches con densidad alta (aglomeraciones) que al aumentar la distancia con respecto al centro la densidad se va disminuyendo hacia la periferia (Figura 3).

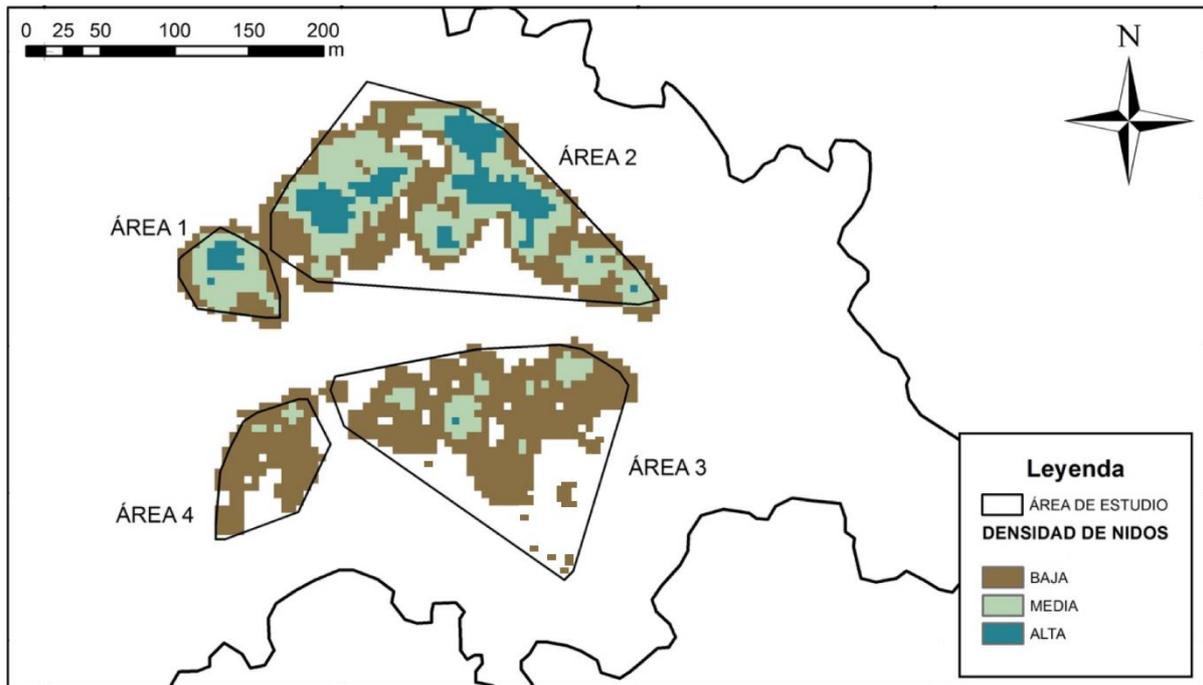


Figura 3. Densidad de nidos activos de piquero de nazca en Punta Machete. Densidad baja (1-2 nidos en 25m^2), densidad media (3-4 nidos en 25m^2), densidad alta (>4 nidos en 25m^2).

La distancia promedio entre nidos vario entre 4 y 28m, donde la mayoría estuvo entre 6 y 16m, mientras que las menos frecuentes fueron a partir de los 18 m, lo que indica un sesgo positivo (Figura 4). Esta distribución es congruente con la distribución centro-periférico obtenida de la distribución de nidos (Figura 3), ya que dentro menor sea la distancia mayor es la densidad, mientras que a una mayor distancia la densidad es menor.

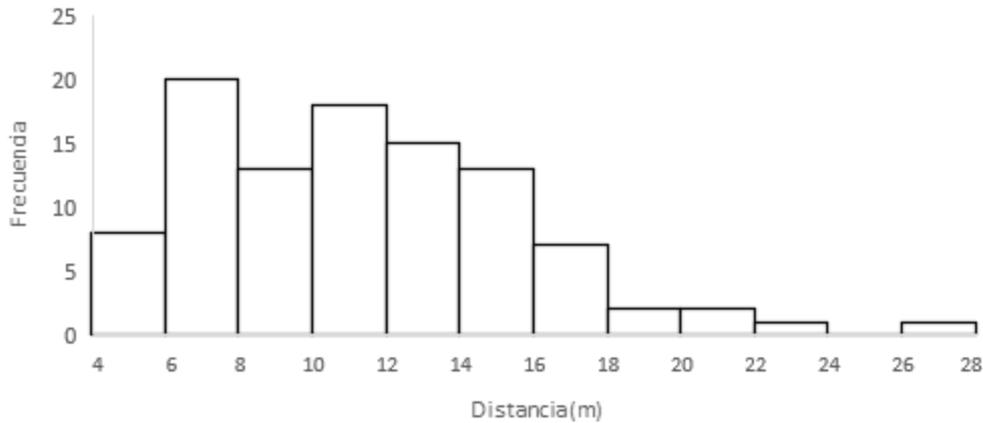


Figura 4. Frecuencia de distancias promedio de nidos (n=100).

Para evaluar si existe una relación entre la densidad de anidación (distancia de nidos) y el éxito reproductivo se llevó a cabo múltiples análisis de regresión logística para cada una de las etapas de ciclo reproductivo. Donde se obtuvo para NK ($z=-1.479$; $p=0.139$), D ($z=-2.772$; $p=0.006$), FY ($z=-2.642$; $p=0.008$), W ($z=-2.296$; $p=0.0217$), J1 ($z=-1.181$, $p=0.199$) y J2 ($z=0.199$; $p=0.842$), siendo solo las etapas de polluelo con plumón corto (D), polluelo con plumón largo (FY) y polluelo con alas primarias (W) las únicas que presentaron relación entre la densidad y el éxito reproductivo, es decir, que en estas etapas dentro de más aglomerados están (alta densidad) mayor es la sobrevivencia.

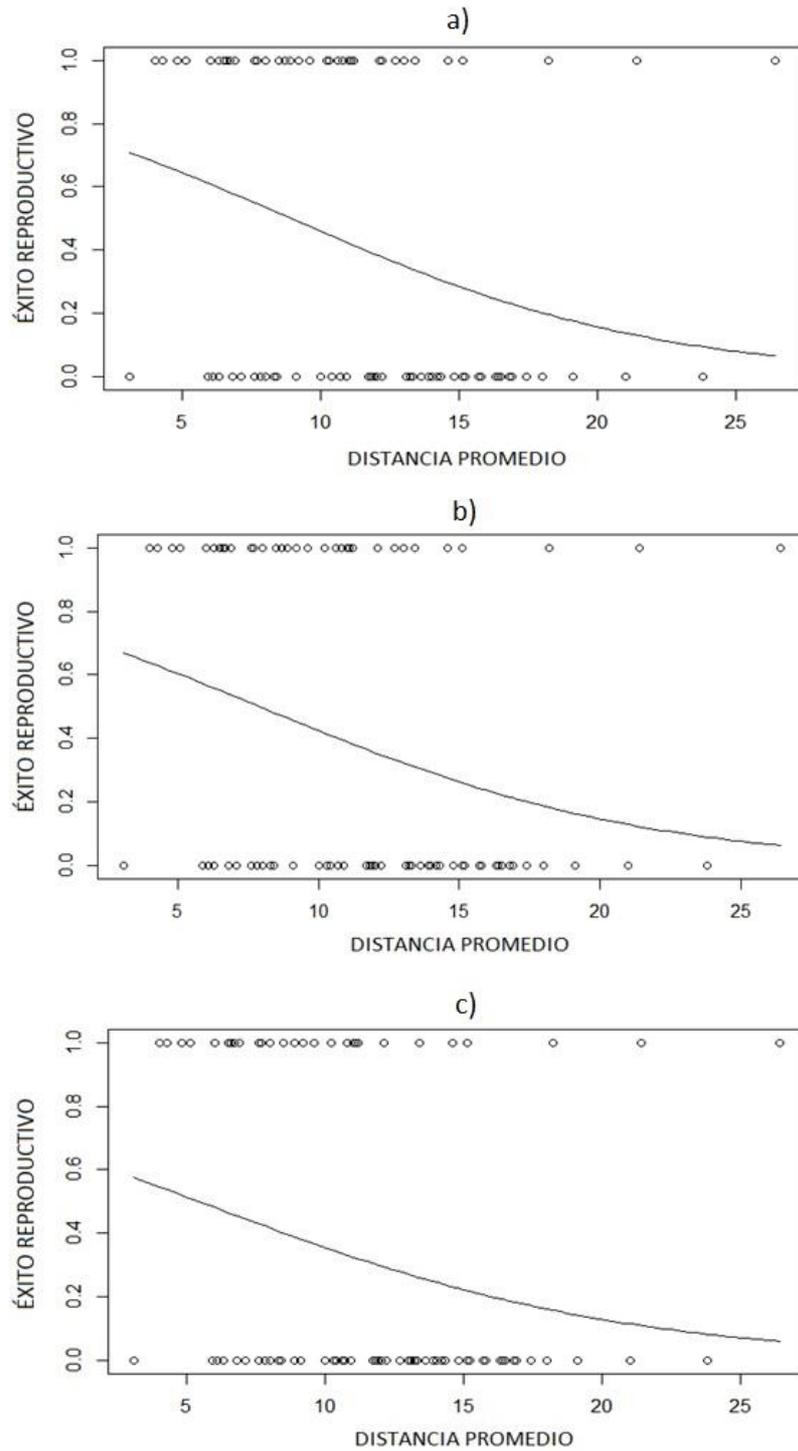


Figura 5. Regresiones logísticas en 3 etapas de crecimiento de polluelos de piquero de nazca. a) polluelo con plumón corto (D), b) polluelo con plumón largo (FY), y c) polluelo con alas primarias (W).

Como era de esperarse el crecimiento del polluelo demuestra que las medidas morfométricas y peso alcanzan valores cercanos del adulto durante su desarrollo BL (polluelo=99cm; adulto=104cm), BD (polluelo=35cm; adulto= 35cm) y BW (polluelo=25cm; adulto=26cm), TL (polluelo=63cm; adulto= 55cm), WL (polluelo=496cm; adulto= 468cm) y WT (polluelo=1884gr; adulto 1976gr) en la etapa de juvenil. Datos muy similares de las medidas morfométricas y el peso de los polluelos y el adulto se encontraron en Galápagos (Nelson, 1978). Tanto el peso como el tarso disminuyen, mientras que el pico como el ala crecen rápidamente. No obstante, se observa que el crecimiento de las alas es más rápido que el pico y el tarso, alcanzando el tamaño adulto aproximadamente al mismo tiempo que alcanzan el peso máximo (Figura 6).

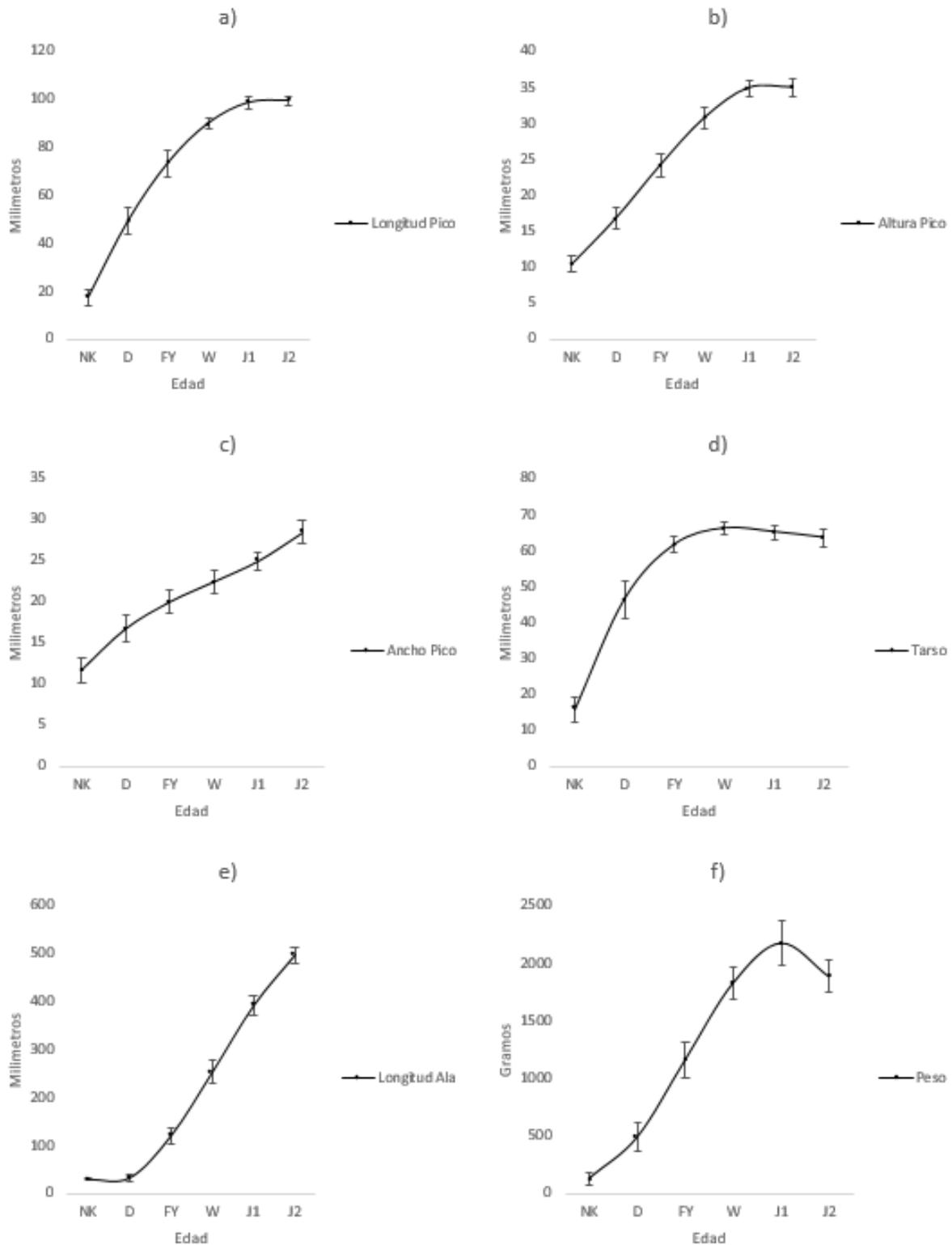


Figura 6. Líneas de tendencia de crecimiento del pico, tarso, ala y peso del piquero de nazca ($n=100$). Ver simbología en metodología

La longitud del pico se incrementó al valor inicial casi cinco veces el mismo entre la etapa inicial y final. La altura del pico se incrementó el valor inicial casi 2 veces el mismo. El ancho del pico incremento el valor inicial 1.5 veces. La longitud del tarso tuvo un incremento 3 veces este valor inicial. El largo del ala se incrementó del valor inicial casi 16 veces y el peso del polluelo se incrementó casi 14 veces. Además, se puede observar una pérdida de medida del tarso y de peso después de la etapa polluelo con alas primarias y de juvenil no volantón, respectivamente (Tabla 1).

Tabla 1. Tasa de crecimiento general y por etapas en porcentajes de las medidas morfométricas y peso del piquero de nazca. Ver simbología en metodología.

ETAPAS	TASA DE CRECIMIENTO OBSERVADA EN PORCENTAJE					
	BL	BD	BW	TL	WL	WT
NK-D	186.2	61.8	43.5	195.2	10.3	283.31
D-FY	49.1	43.9	19.9	32.6	272	139.2
FY-W	22.3	27.4	12.4	7.4	110.9	57.9
W-J1	9.6	13.6	11.2	-1.5	54.9	19.1
J1-J2	0.9	0.2	14	-2.4	26.9	-13.4
(NK-J2)	477	237.5	144.8	303.8	1599.9	1392.5

DISCUSIÓN

El valor de un hábitat para un organismo puede estar correlacionado negativa o positivamente con la densidad (Birkhead, 1977). A medida que la densidad aumenta, la calidad y el éxito reproductivo del hábitat aumentan o disminuyen. Sin embargo, la mayoría de los estudios empíricos y teóricos se han centrado en los efectos negativos de la densidad a través de la competencia intraspecífica, la depredación intraspecífica y el estrés abiótico (Cairns, 1980). Sin embargo, algunos autores han planteado hipótesis que los congéneres también pueden tener efectos positivos sobre el éxito reproductivo y que la selección de sitios de anidación puede responder tanto a los efectos negativos como positivos. No obstante, se presume que los beneficios sobrepasan a los costos de la colonialidad. La densidad óptima a la que los individuos tienen un alto éxito reproductivo puede variar entre diferentes especies. Es por esto que, dependiendo de los beneficios y costos particulares involucrados, los individuos de una especie pueden experimentar al máximo el éxito reproductivo en densidades bajas, altas o intermedias para evitar los efectos negativos relacionados con la densidad de anidación (Stokes y Boersma, 2000; Danchin, Boulinier, y Massot, 1998).

Por medio de esta investigación se pudo determinar que la colonia presenta el modelo de distribución centro-periférico, es decir, que existen sitios centrales con alta densidad, que al aumentar la distancia con respecto al centro, la densidad se va disminuyendo hacia la periferia. Este modelo presume que aquellos individuos que anidan en altas densidades se están viendo beneficiados y presentan una mejor calidad física y un mayor éxito reproductivo que aquellos que se encuentran en la periferia. Por estos motivos, se espera que los jóvenes o aquellos en peores condiciones físicas serán relegados a los sitios menos favorables (Velando

& Freire, 2001). Además, se espera que la variación en la supervivencia se da debido a que los individuos centrales son menos accesibles a los depredadores, es decir, que están más protegidos que los de la periferia (Stokes y Boersma, 2000; Harmer, Schreiber y Burger, 2002 y Kim, Torres, y Drummond, 2009). Otro factor por el cual se presume que existen estas congregaciones, es por el tipo de vegetación cerca de los sitios de anidación, ya que posiblemente aquellos sitios con altas densidades son aquellos con una menor densidad de vegetación para no obstaculizar las corridas de los piqueros y permitir una buena defensa de su territorio, pareja y cría (Nelson, 1978).

De igual manera se determinó una relación compleja que varía dependiendo del estado del ciclo reproductivo, donde dependiendo de la etapa del ciclo los individuos se están viendo beneficiados o no de una alta densidad. Por ejemplo, no hubo relación en la etapa de polluelo desnudo, esto se puede deber a que en esta etapa el desplazamiento del polluelo es muy poco (siempre dentro del nido), existe un alto cuidado parental, y la frecuencia de interacción agresiva con conspecíficos es poca y nula lo que implica que la densidad no tenga ningún efecto (Pius & Leberd, 1997). Mientras que si hubo una relación en las etapas de polluelo con plumón corto, polluelo con plumón largo y polluelo con alas primarias. En las cuales una mayor densidad de anidación condujo a un mejor éxito reproductivo. Esto se puede deber a que en estas etapas la presencia de congéneres puede influir en la mejora de la detección y defensa de los depredadores, así como en la transmisión de información para una mejor crianza de los polluelos. Finalmente, tampoco se encontró relación en las etapas de juveniles, lo cual pudo deberse a su grado alto de desplazamiento, por lo cual no se espera ningún efecto de la densidad en relación al éxito reproductivo (Kim, Torres, y Drummond, H. 2009; Oro, 1996).

Por último, se determinó que el crecimiento del polluelo demuestra que las medidas morfométricas y peso alcanzan valores cercanos del adulto durante la etapa de juvenil para poder emprender el vuelo y ser independientes y que existen cambios de disminución de masa del tarso como el peso, ya que este patrón sirve para poder emprender el vuelo. La disminución de la masa antes del vuelo es común en especies oceánicas, ya que puede ser una desventaja para un juvenil ser demasiado pesado, mientras está aprendiendo a defenderse por sí mismo (Nelson, 1978; Stokes y Boersma, 2000).

CONCLUSIONES

Existen pocos datos sobre la dinámica poblacional en *S. granti* como en la mayoría de las especies de aves marinas e incluso para las pocas especies en las que existen buenos datos no se entiende realmente cómo se regulan las poblaciones o el efecto dependiente de la densidad. Tanto los efectos positivos como los negativos de la presencia de congéneres pueden estar presentes en la misma población e incluso actuar sobre los mismos individuos, ya que los efectos positivos y negativos de la densidad deben influir en la selección de sitios de anidación y la dispersión. Por medio de este estudio se puede concluir que existe una relación compleja entre el éxito reproductivo y la densidad de anidación en *S. granti* que varía entre etapas del ciclo reproductivo, donde solo en las etapas de polluelo con plumón corto, polluelo con plumón largo y polluelo con alas primarias existe una relación positiva entre una alta densidad y el éxito reproductivo, debido a que en estas etapas la presencia de congéneres puede influir en la mejora de la detección y defensa de los depredadores, así como en la transmisión de información para un éxito reproductivo mayor. Además se encontró que la colonia ubicada en la Isla de la Plata presenta el modelo de distribución centro-periférico, donde se presume que aquellos ubicados en las congregaciones presentan una mejor calidad física y un mayor éxito reproductivo que aquellos que se encuentran en la periferia. Además, que las altas densidades se pueden deber a que influyen en una mejora de la detección y defensa de los depredadores, mayor oportunidad para la elección, formación y apareamiento de parejas y mejor evaluación de la calidad de sitios de anidación.

REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Arango, C. (01 de Octubre de 2014). *Universidad ICESI*. Obtenido de Piquero de Nazca: <http://www.icesi.edu.co/>
- Birkhead, T. (1977). The effect of habitat and density on breeding success in the common guillemot (*Uria aalge*). *The Journal of Animal Ecology* , 751-764.
- Brown, C., y Brown, M. (1996). *Coloniality in the cliff swallow: the effect of group size on social behavior*. University of Chicago Press.
- Burgos, L., y Gamboa, M. (2002). Condiciones físico químicas en el entorno de la Isla de la Plata. *Acta Oceanográfica del Pacífico* .
- Cairns, D. (1980). Nesting density, habitat structure and human disturbance as factors in Black Guillemot reproduction. *The Wilson Bulletin* , 352-361.
- Curry, R. L. (1993). Update from Isla de la Plata. *Noticias de Galápagos*, 52, 24-25.
- Clode, D. (1993). "Colonially breeding seabirds: Predators or prey? *Trends in Ecology & Evolution* , 336-338.
- Danchin, E., y Wagner, R. (1997). The evolution of coloniality: the emergence of new perspectives. *Trend in Ecology & Evolution* , 342-347.
- Danchin, E., Boulinier, T., y Massot, M. (1998). Conspecific reproductive success and breeding habitat selection: implications for the study of coloniality. *Ecology* , 79(7),2415-2428.
- Duffy, D. M., y Hurtado, M. (1984). he conservation and status of seabirds of the Ecuadorian mainland. Status and conservation of the world's seabirds. *International Council for Bird Preservation Technical Publication* , 231-236.
- Erwin, M. (1978). Coloniality in terns: The role of social feeding. *Condor* , 211-215.
- Figueroa, J. (2004). First record of breeding by the Nazca Booby *Sula granti* on Lobos de Afuera Islands. *Marine Ornithology* , 117-118.
- Furness, R., y Monaghan , P. (2012). *Seabird Ecology*. New York: Springer Science & Business Media.
- García, S., y Lopéz-Victoria, M. (2007). Ecología Trófica del Piquero de Nazca *Sula granti* (Aves: Sulidae) en la Isla Malpelo, Colombia. 9-32.
- Harmer, K. C., Schreiber, E. A., y Burger, J. (2002). Breeding biology, life histories, and life history–environment interactions in seabirds. *Biology of marine birds*.

- Hill, W., Jones, K., Hardenbergh, C., y Browne, M. (1997). Nest distance mediates the costs of coloniality in Eared Grebes. *Colonial Waterbirds* , 470-477.
- Humphries, C. A., Arevalo, V. D., Fischer, K. N., y Anderson, D. J. (2006). Contributions of marginal offspring to reproductive success of Nazca booby (*Sula granti*) parents: test of multiple hypotheses. *Oecologia* , 379-390.
- Huyvaert, P., y Anderson, J. D. (2004). Limited dispersal by Nazca boobies *Sula granti*. *Journal of Avian Biology* , 46-53.
- Kharitonov, S., y Siegel-Causey, D. (1988). Colony formation in seabirds. *Current ornithology* , 223-272.
- Kim, S., Torres, R., y Drummond, H. (2009). Simultaneous positive and negative density-dependent dispersal in a colonial bird species. *Ecology* , 90(1), 230-239.
- Konarzewski, M., Kooijman, S., & Ricklefs, R. (1998). Models for avian growth and development. *Oxford Ornithology Series*, 340-365.
- LaHaye, W., Gutiérrez, R., y Call, D. (1997). Nest-site selection and reproductive success of California spotted owls. *The Wilson Bulletin* , 42-51.
- Nelson, B. (1978). *The Sulidae: Gannets and boobies* . Oxford: Oxford University Press.
- Nelson, S., y Hamer, T. (1995). Nest Success and the Effects of Predation on Marbled Murrelets.
- Oro, D. (1996). Colonial seabird nesting in dense and small sub-colonies: an advantage against aerial predation. *The Condor* , 848-850.
- Ortiz, J., Parra, D., Cárdenas, J., y Cepada, F. (1994). Plan de Manejo Turístico del Parque Nacional Machalilla de la Republica del Ecuador. *Ortiz, J., Parra, D., Cárdenas, J., & CEPADA, F. (1994). Plan de Manejo Turístico del Parque Nacional Machalilla de la Republica del Ecuador. Instituto Ecuatoriano Forestal y de Áreas Naturales y Vida Silvestre (INEFAN)* .
- Pius, S., y Leberd, P. (1997). Aggression and nest spacing in single and mixed species groups of seabirds. *Oecologia* , 144-150.
- Regehr, H., Rodway, M., y Montevecchi, W. (1998). Antipredator benefits of nest-site selection in Black-legged Kittiwakes. *Canadian Journal of Zoology* , 910-915.
- Rolland, C., Etienne, D., y de Fraipont, M. (1998). The Evolution of Coloniality in Birds in Relation to Food, Habitat, Predation, and Life-History Traits: A comparative analysis. *The American Naturalist* .
- Schreiber, E., y Burger, J. (2001). *Biology of marine birds*. CRC Press.

Stokes, D., y Boersma, P. (2000). Nesting density and reproductive success in a colonial seabird, the Magellanic penguin. *Ecology* , 81(10), 2878-2891.

Velando, A., y Freire, J. (2001). How general is the central-periphery distribution among seabird colonies? Nest spatial pattern in the European Shag. *The Condor* , 544-554.