



CRECIMIENTO POSNATAL EN AVES MARINAS DE SUDAMÉRICA: ADAPTACIONES, ESTADO DEL CONOCIMIENTO Y HERRAMIENTAS ESTADÍSTICAS PARA SU ESTUDIO

POSTNATAL GROWTH IN SOUTH AMERICAN SEABIRDS: ADAPTATIONS, STATE OF KNOWLEDGE AND STATISTICAL TOOLS FOR ITS STUDY

Walter S. Svagelj

Grupo Vertebrados, Instituto de Investigaciones Marinas y Costeras (IIMyC), Facultad de Ciencias Exactas y Naturales, Universidad Nacional de Mar del Plata (UNMDP) – Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas (CONICET), Mar del Plata, Buenos Aires, Argentina

*wsvagelj@mdp.edu.ar

RESUMEN: La etapa de crecimiento posnatal es clave en el ciclo de vida de los individuos ya que la variación en las trayectorias de crecimiento y los fenotipos juveniles resultantes pueden afectar directamente a las habilidades competitivas, la supervivencia y el éxito de apareamiento futuro, lo que se refleja en última instancia en términos de eficacia biológica. En este sentido, a pesar de que diferentes aspectos del crecimiento corporal han sido estudiados en aves en general y aves marinas en particular, los estudios realizados en aves marinas sudamericanas son escasos. Aquí, presento una síntesis de causas próximas, últimas, e implicancias de la variación en el crecimiento corporal en aves marinas, abordando además la utilidad de algunas herramientas estadísticas para su estudio. Asimismo, planteo una revisión bibliográfica de la información existente para la región, identificando aspectos de interés a ser considerados en futuros estudios.

PALABRAS CLAVE: *dimorfismo sexual en tamaño, modelos de crecimiento, modelos no lineales mixtos (MNLM), tamaño adulto estimado, tasa de crecimiento*

ABSTRACT: The postnatal growth stage is key in the life cycle of individuals since variation in growth trajectories and the resulting juvenile phenotypes can directly affect competitive abilities, survival and future mating success, which is ultimately reflected in terms of fitness. In this sense, although different aspects of body growth have been studied in birds in general and seabirds in particular, studies in South American seabirds are scarce. Here, I present a synthesis of proximate causes, ultimate causes, and implications of variation in postnatal growth in seabirds, also addressing the usefulness of some statistical tools for its study. I also present a bibliographic review of the existing information for the region, identifying aspects of interest to be considered in future studies.

KEYWORDS: *growth models, growth rate, non-linear mixed models (NLMM), predicted adult size, sexual size dimorphism*

I. AVES MARINAS, CRECIMIENTO POSNATAL EN AVES, Y EVOLUCIÓN ANTE AMBIENTES SUB-ÓPTIMOS

El crecimiento posnatal es un carácter de historia de vida que presenta considerable variación entre los distintos órdenes y familias de aves (Ricklefs 1968a,

Stearns 1992, Starck & Ricklefs 1998a, 1998b). De hecho, las aves marinas exhiben una amplia diversidad en los patrones de desarrollo y crecimiento a lo largo del espectro altricial-precocial (Starck & Ricklefs 1998a, Hamer et al. 2002, Visser 2002). Por ejemplo, los pichones de cormoranes (familia Phalacrocoracidae) y piqueros (Sulidae) son altriciales, naciendo sin

plumas y con los ojos cerrados, siendo completamente dependientes del calor, protección y alimento entregado por los progenitores en el nido, mientras que los pichones de algunos mérgulos y alcas (Alcidae) son precociales y abandonan el nido rápidamente luego del nacimiento -en el género *Synthliboramphus*, a los dos días de edad, incluso-, mucho antes de alcanzar el tamaño adulto (Hamer et al. 2002, Visser 2002). Más allá de esta diversidad en el patrón de desarrollo, todas las especies de aves marinas se caracterizan por ser longevas y tener una baja mortalidad anual, una maduración sexual y reproducción tardías, y una baja tasa de reproducción anual (Hamer et al. 2002). Así, muchas aves marinas pueden vivir más de 30 años, no comienzan a reproducirse hasta los 3 años de edad o más y sólo ponen de uno a tres huevos por puesta (Hamer et al. 2002). El periodo de crecimiento de los pichones es altamente variable entre especies de aves marinas (1-9 meses), aunque para la mayoría de las especies queda circunscrito a los 2-4 meses desde el nacimiento (Hamer et al. 2002). Debido a que el crecimiento y desarrollo adquirido durante esas primeras semanas de vida será un determinante del fenotipo de individuos que, típicamente, pueden llegar a vivir varias décadas, esta ventana temporal debería estar sujeta a una fuerte presión de selección (Gebhardt-Henrich & Richner 1998, Lindström 1999).

En condiciones ideales, el crecimiento corporal estaría fundamentalmente limitado por la capacidad de diferenciación de tejidos del pichón en desarrollo (Metcalf & Monaghan 2001). Sin embargo, este escenario ideal muy raramente se da y los individuos deben desarrollarse en un amplio gradiente de condiciones sub-óptimas en las cuales el alimento recibido es limitante (Schew & Ricklefs 1998). Un ambiente de crecimiento sub-óptimo puede tener efectos negativos tanto en las trayectorias de crecimiento como en los fenotipos juveniles resultantes, pudiendo afectar directamente a las habilidades competitivas, la supervivencia y el éxito de apareamiento futuro de los individuos (Schew & Ricklefs 1998, Metcalf & Monaghan 2001, 2003, West-Eberhard 2003). Entre los diversos efectos negativos de un pobre crecimiento están una menor supervivencia (Bolton 1991, Harris et al. 1992), menor tasa de reclutamiento (Coulson & Porter 1985) y un acortamiento y aceleración en la pérdida de telómeros (Watson et al. 2015). Ante estos típicos ambientes no ideales y variables, los organismos han desarrollado diferentes estrategias como el *crecimiento convergente*, el *crecimiento compensatorio* y el *crecimiento diferencial*.

Para los individuos de muchas especies, el tamaño como adulto tiene una importante influencia en su eficacia biológica. Ante un escenario sub-óptimo en términos de provisión de alimento, los pichones tendrán un menor crecimiento y desarrollo que el que se corresponde con el ideal -lo que provocará un desfase entre la edad cronológica y la correspondiente al desarrollo alcanzado-, y si esta restricción persiste, un menor tamaño final. Ahora, si las condiciones cambiasen y se tornasen favorables durante el crecimiento, los pichones podrían reponerse mostrando un *crecimiento convergente* ("catch-up growth"; Jobling 2010, Hector & Nakagawa 2012), lo que implica que aún podrían alcanzar el tamaño adulto de una situación de crecimiento ideal a expensas de crecer durante un mayor periodo de tiempo (Hector & Nakagawa 2012, Aldredge 2016). Por otro lado, los pichones podrían recuperarse a través de un *crecimiento compensatorio* ("compensatory growth"; Hector & Nakagawa 2012), es decir, compensar el menor desarrollo inicial a través de una tasa de crecimiento mayor a la ideal, lo que les permitiría crecer más rápido, recuperarse y acercarse al tamaño y desarrollo correspondientes a su edad cronológica. Estas estrategias, sin embargo, podrían tener un costo asociado en términos de un aumento de la probabilidad de depredación -a consecuencia del mayor tiempo de permanencia en el nido- y un menor tiempo para el desarrollo de habilidades cognitivas o destrezas antes de que las condiciones ambientales o de alimento desmejoren, para el caso del crecimiento convergente, o en el caso del crecimiento compensatorio, de aumentar la acumulación de daño celular, resistencia al estrés oxidativo, acortamiento de telómeros, y reducir la supervivencia y fecundidad (Mangel & Munch 2005, Hector & Nakagawa 2012). Basándose en diversos metanálisis en una amplia gama de taxones, Hector & Nakagawa (2012) encontraron que ambas estrategias tienen un costo asociado en términos de eficacia biológica, aunque en el corto plazo resulten beneficiosas.

Por otro lado, los efectos negativos de un ambiente sub-óptimo no necesariamente afectan en forma homogénea a todas las características corporales del individuo en desarrollo. De hecho, los individuos en crecimiento pueden exhibir una plasticidad que les permite ajustar su morfología, fisiología y comportamiento y así maximizar su eficacia biológica en relación al ambiente que experimentan (Starck & Ricklefs 1998a, West-Eberhard 2003). De esta forma, los individuos que crezcan en ambientes desfavorables podrían priorizar la asignación de recursos al desarrollo de aquellas estructuras o características

corporales clave que aumenten sus probabilidades de supervivencia y reproducción (O'Connor 1977, Gil et al. 2008, Coslovsky & Richner 2011, Mainwaring & Hartley 2012). Es importante notar que la asignación de recursos -ya de por sí, limitados- a determinados caracteres o estructuras relevantes en etapas tempranas del desarrollo (e.g., pichones), se podría encontrar en una solución de compromiso con otros caracteres que pueden ser relevantes en otras etapas del ciclo de vida (Roff 1992, Stearns 1992, Mock & Parker 1997, Mainwaring & Hartley 2012). Por ejemplo, una mayor inversión en estructuras que aumenten la habilidad competitiva del pichón en el nido (e.g., ancho o área expuesta del pico que represente un mayor estímulo para los progenitores al distribuir el alimento; Glassey & Forbes 2002, Gil et al. 2008) podría ir en detrimento de otro carácter que resulte relevante, unos días más tarde, para su supervivencia al abandonar el nido (peso corporal, largo del tarso, largo del ala). Es importante destacar que los caracteres clave diferirán entre especies dependiendo de sus características de historia de vida y estrategias reproductivas, e incluso podrían diferir entre poblaciones de una misma especie sujetas a diferentes presiones selectivas (Mainwaring & Hartley 2012). Considerando todas estas aristas, es claro el por qué el estudio de este *crecimiento diferencial* y sus causas y consecuencias es un área de investigación apasionante y fértil, con un muy interesante desarrollo reciente en aves (Nilsson & Gårdmark 2001, Johnson et al. 2003, Gil et al. 2008, Mainwaring et al. 2009, 2011, Mainwaring & Hartley 2012).

Finalmente, un mismo ambiente de crecimiento puede tener un efecto diferente dependiendo del sexo del pichón en desarrollo (Kalmbach & Benito 2007). En especies que presentan dimorfismo sexual en tamaño corporal, el sexo más grande suele crecer a una tasa de crecimiento absoluto mayor (Richner 1991), requiere más energía e inversión parental (Weathers 1992, Anderson et al. 1993, Krijgsvelde et al. 1998) y, en consecuencia, es más vulnerable a los entornos alimentarios sub-óptimos (Kalmbach & Benito 2007). En especies de aves sexualmente dimórficas en tamaño se ha documentado una mayor sensibilidad del sexo más grande para rasgos tan diversos como la supervivencia de los pichones (Teather & Weatherhead 1989, Torres & Drummond 1997, Nager et al. 2000), el peso a la independencia (Kalmbach et al. 2005), la tasa de crecimiento (Daunt et al. 2001) y la edad a la que se alcanza el máximo crecimiento (Kalmbach et al. 2009). Esta *sensibilidad sexo-dependiente* puede ser intrínseca (i.e., desventaja fisiológica del sexo mayor tamaño) o extrínseca (i.e., desventaja de un sexo debida a las inte-

racciones entre la progenie; Kalmbach & Benito 2007). Así, la sensibilidad sexo-dependiente puede afectar al valor reproductivo relativo de los sexos y, por tanto, se espera que influya en las estrategias de inversión de los progenitores (Trivers & Willard 1973, Clutton-Brock et al. 1985, Clutton-Brock 1991, Hardy 2002).

El estudio del crecimiento convergente, compensatorio, diferencial y de sensibilidad sexo-dependiente en aves tiene una gran parte de su cuerpo de evidencia proveniente de estudios en paseriformes y en menor medida en aves marinas. Para el caso de las aves marinas sudamericanas, existen algunos trabajos los cuales están mayormente conducidos en unas pocas especies. En la siguiente sección se presentará un panorama del estado del conocimiento actual del crecimiento en aves marinas de Sudamérica.

II. ESTADO DEL CONOCIMIENTO DEL CRECIMIENTO POSNATAL EN AVES MARINAS DE SUDAMÉRICA

Metodología y criterios de inclusión

En este trabajo se consideraron sujetos de revisión a las aves marinas que reproducen en los Grandes Ecosistemas Marinos de Sudamérica, siendo estos grandes áreas costeras y oceánicas adyacentes al continente, definidas por su batimetría, hidrografía, productividad y relaciones tróficas (Sherman et al. 1990, Sherman 1991), excluyéndose de la revisión a islas no costeras. Mediante la plataforma de búsqueda Google Académico (<https://scholar.google.com.ar>) y el portal Scientific Electronic Library Online (<https://search.scielo.org/>), se realizó una búsqueda de artículos utilizando como palabras clave los nombres científicos -actuales y pasados- de las especies de aves marinas que reproducen en la región (Hoyo et al. 1992, 1996, Schreiber & Burger 2002). Asimismo, se utilizaron los términos "growth" y "crecimiento" asociados a los nombres científicos con el objeto de tener referencias más directas. Se seleccionaron aquellos artículos publicados hasta marzo de 2024 que contemplaron cualquier tipo de estudio cuantitativo en alguna característica corporal (e.g., peso corporal, largo del tarso, alto del pico) a lo largo del crecimiento, siendo excluidos los estudios que no satisficieron esto o que fueron realizados en las especies abordadas pero fuera de la región. Asimismo, se exploraron e incluyeron artículos, tesis, informes y actas de congreso publicadas que surgieron de la bibliografía de los artículos analizados o por el intercambio con colegas.

¿Qué sabemos sobre el crecimiento posnatal en aves marinas sudamericanas?

La mayor parte de los estudios relacionados a algún aspecto del crecimiento posnatal de aves marinas sudamericanas estuvo circunscripto a unas pocas especies (Tabla 1). Así, la mayoría de los trabajos fueron realizados en el Cormorán Imperial (*Leucocarbo atriceps*) y el Pingüino Patagónico (*Spheniscus magellanicus*). A continuación, se sintetizan los principales aportes para las especies que se reproducen en Sudamérica.

El Cormorán Imperial (*Leucocarbo atriceps*) es un ave marina de tamaño mediano que se alimenta en el mar en base a buceos propulsados por sus patas (Hoyo et al. 1992, Quintana et al. 2022). Es una especie monógama (Calderón et al. 2012), sexualmente dimórfica en tamaño con los machos siendo más grandes y pesados (18%) que las hembras (Malacalza & Hall 1988, Svagelj & Quintana 2007). En esta especie el tamaño de puesta modal es de tres huevos, los cuales eclosionan asincrónicamente con pichones altriciales que nacen sin plumas y con los ojos cerrados, que crecen y se desarrollan hasta alcanzar la muda juvenil aproximadamente a los tres meses de edad (Malacalza & Navas 1996, Punta et al. 2003, Frere et al. 2005, Svagelj & Quintana 2011a, 2011b). El crecimiento en tarso se completa a los 25-30 días de edad mientras que el crecimiento completo del pico y cabeza se alcanza a los 40-45 días, siendo el crecimiento total del ala alcanzado cerca de los dos meses de edad (Malacalza & Navas 1996, Punta et al. 2003, Svagelj & Quintana 2017). Los machos presentan valores asintóticos y tasas de crecimiento absoluto mayores a las hembras, aunque la aparición del dimorfismo sexual varía entre características corporales. El dimorfismo en peso, largo de pico y largo de cabeza surge tempranamente (10-15 días), en tanto que esa diferencia entre sexos es más tardía en los largos del tarso (20 días) y ala (40 días, Svagelj & Quintana 2017). El orden de nacimiento de los pichones y el nivel de asimetría en edad entre los mismos -consecuencia del nacimiento asincrónico- son factores determinantes del crecimiento en esta especie (Svagelj 2009, 2019). En nidadas de tres pichones, la ganancia en peso de los pichones disminuye con el orden de su nacimiento, donde el tercer pichón en nacer usualmente muere de inanición en la primera semana de vida (Svagelj 2009, 2019). En un estudio que modeló el crecimiento en peso ante distintos tratamientos experimentales en los cuales la asimetría en edad entre hermanos de nidada fue modificada, se encontró que el peso asintótico de los pichones de nidadas simétricas (i.e., tres pichones nacidos el mismo día) fue menor que el correspondiente

a nidadas naturalmente asimétricas (i.e., tres pichones donde dos de ellos nacieron dos y cuatro días después respecto al primero, en promedio; Giudici et al. 2017). En esta especie la utilización de parámetros bioquímicos del plasma sanguíneo de pichones como indicadores de crecimiento y condición física, tuvo una aplicabilidad limitada (Gallo et al. 2017). Con un enfoque netamente metodológico, la información del crecimiento de esta especie fue utilizada para evaluar la pertinencia de diferentes modelos matemáticos de amplia aplicación en el estudio del crecimiento corporal en aves, presentando amplio soporte al modelo de Richards (Tjørve & Tjørve 2010, 2017) en relación a modelos más clásicos como el logístico, Gompertz o von Bertalanffy (Svagelj et al. 2019). Finalmente, en esta especie se evaluó el efecto sexo-dependiente del tamaño de nidada y del orden de nacimiento en el crecimiento en peso, encontrando que las hembras pueden tener pleno desarrollo y alcanzar el tamaño adulto máximo aún en nidadas en la que se independicen dos pichones, siempre que éstas sean el pichón de mayor edad del nido. En el caso de los pichones macho, los que se emanciparon como único pichón del nido tuvieron un mayor peso que los pichones de mayor edad de nidadas de dos pichones independizados (Svagelj et al. 2021). A pesar de esta sensibilidad sexo-dependiente, los Cormoranes Imperiales no realizan una asignación diferencial del sexo de su prole, ni en términos de la razón de sexos total de la nidada ni en relación al orden de puesta (Svagelj 2009, Svagelj & Quintana, datos inéditos).

Como todas las especies pertenecientes a la familia Phalacrocoracidae, el Biguá (*Nannopterum brasilianus*) es una especie dimórfica con pichones altriciales de eclosión asincrónica (Frere et al. 2005). En un estudio realizado en la zona central de Chile, Kalmbach & Becker (2005) estudiaron el crecimiento en peso en relación al orden de nacimiento y el tamaño de nidada. En las nidadas de cuatro pichones, los últimos pichones en nacer tuvieron una menor tasa de crecimiento absoluto en relación al resto de los pichones. Esta diferencia entre el último pichón en nacer y el resto de la nidada, sin embargo, no fue detectable en nidadas más pequeñas (Kalmbach & Becker 2005).

Un estudio que incluyó a varias especies de aves guaneras de Perú analizó el crecimiento básico de pichones del Guanay (*Leucocarbo bougainvillii*), Piquero variado (*Sula variegata*), Piquero Patiazul (*Sula nebouxii*) y Pelicano Pardo (*Pelecanus thagus*) en las islas Lobos de Tierra, Macabí y Mazorca y en la Punta San Juan (Jahncke & Paz-Soldán 1998). Además de la caracteri-

Tabla 1. Estudios relacionados al crecimiento posnatal de aves marinas en Sudamérica. Se detalla el carácter analizado (Peso representa el peso corporal, Pico incluye medidas de la totalidad o partes del pico en su largo, alto o ancho, Pata representa alguna característica de los miembros inferiores -pie, pata, tarso, etc.- y Ala, largo del ala. Modelo refiere a la ecuación utilizada para estimar los parámetros de crecimiento, donde L, G, vB y R representan los modelos Logístico, Gompertz, von Bertalanffy y Richards, respectivamente, a través de los cuales se analizó el tamaño adulto estimado (A) o alguna forma de tasa de crecimiento (k). Predictores refiere a los principales factores implicados en la variación del crecimiento (1 = año, 2 = sexo, 3 = fecha de nacimiento en la temporada, 4 = tamaño de la nidada, 5 = orden de nacimiento o asincronía/asimetría entre pichones de la nidada, 6 = locación o lugar de reproducción, 7 = otro predictor).

Especie	Autores	Característica					Modelo			Parámetro			Predictores	
		Peso	Pico	Pata	Ala	L	G	vB	R	k	A			
SULIFORMES														
Phalacrocoracidae														
Cormorán Imperial (<i>Leucocarbo atriceps</i>)	Malacalza & Navas (1996)	✓	✓	✓	✓	✓								
	Punta et al. (2003)	✓	✓	✓		✓					✓		✓	
	Svagej (2009)	✓	✓	✓	✓	✓					✓		✓	2
	Gallo et al. (2017)	✓						✓						7
	Giudici et al. (2017)	✓						✓			✓		✓	2 3 4 5
	Svagej & Quintana (2017)	✓	✓	✓	✓	✓		✓			✓		✓	2
	Svagej (2019)	✓												5
	Svagej et al. (2019)	✓	✓	✓	✓	✓		✓			✓		✓	7
	Svagej et al. (2021)	✓									✓		✓	1 2 3 4 5
Bigua (<i>Nannopterum brasilianus</i>)	Kalmbach & Becker (2005)	✓									✓		✓	4 5
Guanay (<i>Leucocarbo bougainvillii</i>)	Jahncke & Paz-Soldán (1998)	✓	✓	✓	✓	✓		✓			✓		✓	3 6
Sulidae														
Piquero variado (<i>Sula variegata</i>)	Jahncke & Paz-Soldán (1998)	✓	✓	✓	✓	✓		✓			✓		✓	3 6
Piquero Patiazul (<i>Sula nebouxi</i>)	Jahncke & Paz-Soldán (1998)	✓	✓	✓	✓	✓		✓			✓		✓	3
	Duffy & Ricklefs (1981)	✓	✓	✓	✓	✓		✓						
Fregatidae														
Ave Fragata (<i>Fregata magnificens</i>)	Zavalaga (2015)	✓	✓	✓	✓	✓		✓			✓		✓	2
PELECANIFORMES														
Pelecanidae														
Pelicano Pardo (<i>Pelecanus thagus</i>)	Guerra & Cikutovic (1983)	✓	✓	✓	✓	✓								

Especie	Autores	Característica				Modelo			Parámetro		Predictores	
		Peso	Pico	Pata	Ala	L	G	vB	R	k		A
SPHENISCIFORMES												
Spheniscidae												
Pinguino Patagónico (<i>Spheniscus magellanicus</i>)	Jahncke & Paz-Soldán (1998)	✓	✓	✓	✓	✓	✓	✓				
	Boersma (1992)	✓										1 4 5
	Boersma & Stokes (1995)	✓	✓									5
	Radl & Culik (1999)	✓										5 6
	Barrionuevo & Frere (2014)	✓	✓	✓	✓							1 5 7
	Barrionuevo & Frere (2017)	✓				✓						1 5
	Barrionuevo et al. (2018)	✓	✓	✓	✓	✓						1 7
	Barrionuevo et al. (2021)	✓	✓	✓	✓			✓				2
	Gownaris & Boersma (2021)	✓	✓	✓	✓							
Pinguino de Humboldt (<i>Spheniscus humboldti</i>)	Riveros (1999), en Lau Alarcón (2021)	✓										1
	Castro (2005), en Lau Alarcón (2021)	✓										1
	Lau Alarcón (2021)	✓	✓	✓	✓	✓						1 7
PROCELLARIIFORMES												
Procellariidae												
Petrel Gigante del Sur (<i>Macronectes giganteus</i>)	Copello et al. (2006)	✓	✓	✓	✓							2
Potoyunco Peruano (<i>Pelecanoides garrnotti</i>)	Jahncke & Goya (1998)	✓	✓	✓	✓	✓						1 3
CHARADRIIFORMES												
Laridae												
Gaviota Cocinera (<i>Larus dominicanus</i>)	Yorio & García Borboroglu (2002)		✓	✓	✓	✓		✓				5
	Dantas & Morgante (2010)	✓	✓	✓	✓				✓			
	Kasinsky et al. (2022)	✓	✓	✓	✓	✓		✓				1
Gaviota Garuma (<i>Leucophaeus modestus</i>)	Guerra et al. (1988)	✓	✓	✓	✓	✓			✓			7
Gaviotín Peruano (<i>Sternula lorata</i>)	Zavalaga et al. (2008)	✓								✓		

zación de las curvas de crecimiento de esas especies, se pudo establecer que el peso corporal de los volantones de Guanay estuvo inversamente relacionado con el tamaño de la colonia en la que crecieron, en tanto que el de los piqueros variados dependió de la fecha de nacimiento de los pichones, con los mayores pesos siendo registrados en verano (Jahncke & Paz-Soldán 1998). Adicionalmente, basándose en dos visitas a las islas Lobos de Tierra y Macabí, Duffy & Ricklefs (1981) realizaron una descripción del crecimiento en peso, largos de pico y de ala del Piquero Patiazul. Finalmente, para el Pelicano Pardo también existe información sobre el crecimiento de pichones en condiciones controladas en un aviario en Chile, en las que se estableció que las extremidades que más rápido crecen son el tarso, húmero y radio-cúbito, las que solucionan a temprana edad lo concerniente a la locomoción de los pichones (Guerra & Cikutovic 1983).

El Ave Fragata (*Fregata magnificens*) presenta un dimorfismo sexual reverso, es decir que las hembras son más grandes y pesadas que los machos, con pichones altriciales (Diamond & Schreiber 2002). En Tumbes, Perú, se encontró que el crecimiento estructural en relación al peso corporal fue casi dos veces más rápido que el correspondiente a pichones de otros lugares de reproducción como Isla de Barbuda en las Antillas o Baja California en México, probablemente debido a mejores condiciones de disponibilidad de alimento (Zavalaga 2015). Este mayor desarrollo permitió que los pichones de Tumbes comiencen a volar a una edad más temprana que los de los otros sitios de reproducción (Zavalaga 2015).

El Pingüino Patagónico (*Spheniscus magellanicus*) es un ave monógama, dimórfica en tamaño con machos más grandes que hembras, puestas típicas de dos huevos de eclosión asincrónica y pichones semialtriciales que se distribuye en las costas Atlántica y Pacífica de Sudamérica (Scolaro et al. 1983, Hamer et al. 2002, Bertellotti et al. 2002, Schiavini et al. 2005). Modelando el crecimiento en peso, largo y alto del pico, largo de pie y de aleta, en esta especie se evaluó el surgimiento del dimorfismo y los costos de crianza sexo-dependientes, encontrando que los machos son más grandes que las hembras con un dimorfismo en peso apreciable desde los 30 días de edad, y un costo energético de crianza ligeramente mayor (Barrionuevo et al. 2021). En esta especie, el dimorfismo sexual en largo y alto del pico, y largo de aleta ya es evidente a los 70 días de edad y permite determinar el sexo de los pichones en base a su morfometría (Bertellotti et al. 2002). El tamaño de nidada tiene un efecto en el cre-

cimiento donde la parte final del crecimiento en peso de los pichones criados en solitario muestra un mayor peso que la correspondiente a pichones de nidadas de dos individuos (Boersma 1992). En comparación con los pichones de la costa Atlántica, los que se desarrollaron en dos colonias del sur de Chile mostraron una mayor tasa de crecimiento y el peso al volantoneo (Radl & Culik 1999). En esta especie, el tamaño del huevo tiene una relación positiva con el peso de los pichones hasta los 12 días, y con su tamaño corporal hasta los 48 días (Barrionuevo & Frere 2014). El peso de los pichones a la independencia no tiene una relación con la eclosión asincrónica (Boersma & Stokes 1995). Sin embargo, la manipulación experimental de la asincronía de nacimiento revela que esta afecta al crecimiento donde los pichones de nidadas de 2 días de asimetría volantonean a un mayor peso que el correspondiente a pichones de nacimiento sincrónico (Barrionuevo & Frere 2017). Otro factor relacionado positivamente al crecimiento de los pichones es la condición corporal paterna (Barrionuevo et al. 2018). Finalmente, utilizando una base de datos de largo término, se analizó el crecimiento diferencial en esta especie encontrando que los pichones primero asignaron los recursos a desarrollar las patas y luego las aletas (Gownaris & Boersma 2021). Por otro lado, el crecimiento de los pichones que finalmente murieron fue más lento y variable en relación a los exitosos (Gownaris & Boersma 2021).

El Pingüino de Humboldt (*Spheniscus humboldti*) habita las costas del Pacífico de Perú y Chile y al igual que su pariente patagónico, es dimórfico en tamaño, tiene puestas típicas de dos huevos de eclosión asincrónica y pichones semialtriciales (Hoyo et al. 1992, Zavalaga & Paredes 1997a, 1997b, Hamer et al. 2002). En esta especie tanto el peso corporal asintótico como la tasa de crecimiento en peso varían interanualmente (Riveros 1999, Castro 2005, Lau Alarcón 2021); sin embargo, los tamaños asintóticos de los caracteres morfométricos (tarso, culmen, aleta) son relativamente estables a través de los años y no exhiben variación considerable (Lau Alarcón 2021). Asimismo, las anomalías de la temperatura superficial del mar durante el desarrollo no estarían relacionadas con la tasa de crecimiento de los pichones (Lau Alarcón 2021).

El Petrel Gigante del Sur (*Macronectes giganteus*) es un procelariforme de gran tamaño que exhibe notable dimorfismo sexual donde los machos son 40% más pesados que las hembras, y sus pichones -provenientes de puestas de un único huevo- son altriciales (Quintana et al. 2005, Copello et al. 2006). En esta es-

pecie se estudió el desarrollo del peso corporal, largo y alto del pico, y largos de tarso y ala en relación al sexo de los pichones, encontrando un extenso periodo de crecimiento de los pichones, de 3-4 meses, donde el dimorfismo sexual comienza a surgir a partir del mes de vida fundamentalmente para el alto del pico (Copello et al. 2006).

El Potoyunco Peruano (*Pelecanoides garnotii*) es un procelariforme de pequeño tamaño que habita las costas de Chile y Perú. En Isla La Vieja (Perú) se analizó el crecimiento en peso corporal y largo del ala en esta especie, determinando que los pichones requieren de 70 a 80 días para completar el desarrollo (Jahncke & Goya 1998).

Finalmente, existe información del crecimiento de varios láridos. La Gaviota Cocinera (*Larus dominicanus*) es un lárido dimórfico con machos más grandes que hembras, puestas típicas de tres huevos y pichones semi-precociales (Torlaschi et al. 2000, Yorio et al. 2005). En esta especie la duración de la etapa de cría de pichones se extiende por 9-10 semanas en las cuales el largo del tarso es la característica que primero alcanza los valores asintóticos adultos (Yorio & García Borboroglu 2002, Dantas & Morgante 2010, Kasinsky et al. 2022), no difiriendo entre primer, segundo y tercer pichón del nido a las cuatro semanas de edad (Yorio & García Borboroglu 2002). La Gaviota Garuma (*Leucophaeus modestus*) es una especie que se alimenta en el mar pero que nidifica en el interior del desierto de Atacama a 35-100 km de la costa del Pacífico de Chile (Guerra et al. 1988). En esta especie no existen diferencias en el peso asintótico estimado entre pichones criados en aviario con alimento *ad libitum* y aquellos en silvestría (Guerra et al. 1988). Dentro de esta familia también existe información del crecimiento de un pichón del Gaviotín Peruano (*Sternula lorata*), una especie amenazada desde el punto de vista de su conservación para la cual se conoce muy poco (Zavalaga et al. 2008).

A modo de síntesis, podemos decir que existe información básica sobre el desarrollo y crecimiento corporal solo para algunas especies de los cinco órdenes (Tabla 1). Debido fundamentalmente a restricciones logísticas impuestas por la locación de los sitios de reproducción y la sensibilidad ante disturbios, se desconoce esa información básica para la mayoría de las especies de aves marinas que se reproducen en la región. Así, para enriquecer nuestra comprensión de la evolución del crecimiento, se necesita incorporar estudios en especies que aún no han sido abordadas. Asimismo, los estudios que evaluaron específicamente la existencia de crecimientos diferencial o de sensi-

bilidad sexo-dependiente son escasos y puntuales (Gownaris & Boersma 2021, Svagelj et al. 2021). Un aspecto a considerar a futuro es que a pesar de que la mayoría de las especies de aves marinas exhiben dimorfismo sexual en tamaño (Fairbairn & Shine 1993, Croxall 1995), varios estudios no han considerado esa fuente de variación en sus análisis del crecimiento, siendo ello un elemento fundamental al momento de evaluar hipótesis con precisión. Sea a través de técnicas de biología molecular utilizando muestras de sangre (Ellegren 1996) o en base a la morfometría de pichones de sexo conocido (Bertellotti et al. 2002, Svagelj & Quintana 2017), el determinar el sexo de las aves en desarrollo resulta fundamental a la hora de estudiar especies dimórficas. Por otro lado, la mayoría de los estudios se han realizado en especies donde los machos son más grandes que las hembras, razón por lo cual son necesarios estudios que analicen el crecimiento en escúas (Stercorariidae), piqueros (Sulidae) y fragatas (Fregatidae), especies que exhiben dimorfismo sexual reverso con hembras más grandes que machos.

III. ANÁLISIS ESTADÍSTICO DEL CRECIMIENTO

La forma en que se desarrolla un determinado carácter a lo largo del tiempo no solo varía entre especies sino también entre caracteres de una misma especie, razón por la cual no existe una ecuación única ideal predeterminada para su modelado. En virtud de esa variación se han utilizado una gran cantidad de ecuaciones, la mayoría con forma sigmoideal, para modelar el crecimiento aviar (Ricklefs 1967, 1968a, 1968b). En general, estos modelos no lineales comprenden un pequeño número de parámetros (normalmente de dos a cuatro) que tienen un significado o interpretación biológica y que por lo tanto son útiles para la inferencia estadística (e.g., comparaciones entre tratamientos, inter e intra-específicas). Por ejemplo, los parámetros que se suelen considerar en las ecuaciones pueden incluir al tamaño adulto estimado (A), una tasa de crecimiento máxima relativa (k) y el punto de inflexión (T) que indica la edad en la que se da el máximo crecimiento instantáneo (Starck & Ricklefs 1998b). Los ornitólogos han utilizado principalmente modelos logísticos, de Gompertz y de von Bertalanffy (Ricklefs 1967, 1968a, Starck & Ricklefs 1998b) para describir el crecimiento posnatal. A pesar de su utilidad y simplicidad, estos modelos tienen formas fijas con un punto de inflexión fijado en un porcentaje de la asíntota superior (30, 37 y 50% para los modelos von Bertalanffy, Gompertz y logístico, respectivamente), lo que suele ser un supuesto poco realista (Tjørve &

Tjørve 2017, Svagelj et al. 2019). En este sentido, la elección de un modelo incorrecto -que no represente a los datos- derivará en asíntotas y tasas de crecimiento sesgadas e irreales (Svagelj et al. 2019). Una alternativa interesante a las ecuaciones clásicas es el modelo de Richards (Tjørve & Tjørve 2010) que incluye un parámetro adicional que determina la ubicación del punto de inflexión, por lo que los modelos logístico, Gompertz y von Bertalanffy representan casos particulares de la ecuación de Richards. Más aún, ciertos caracteres como el peso corporal de algunas especies de aves marinas (e.g., procelariiformes) o estructuras relacionadas a las boqueras o el ancho del pico en paseriformes pueden mostrar un desarrollo máximo y luego un decrecimiento antes de llegar al valor representativo de adulto. Esta recesión (Ricklefs 1968b) no puede ser representada por modelos simples con una asíntota superior, pero sí por ecuaciones dobles donde sea modelada naturalmente (e.g., un modelo Richards-Richards; Huin & Prince 2000, Oswald et al. 2012). Considerando todo esto, la elección y evaluación de diferentes modelos matemáticos candidatos es un paso fundamental antes de seleccionar aquel que presente un buen ajuste a un determinado carácter (Svagelj et al. 2019).

Por otro lado, los modelos no lineales de efectos mixtos (en adelante, MNLM; Pinheiro & Bates 2000) se han convertido en una potente herramienta para analizar el crecimiento posnatal (Oswald et al. 2012, Sofaer et al. 2013, Aldredge 2016). Los MNLM pueden hacer frente a la falta de independencia estadística entre los datos, como ocurre con múltiples mediciones en el mismo individuo o mediciones en grupos de individuos relacionados (por ejemplo, pichones de una misma nidada, o pichones de los mismos progenitores a lo largo de los años). Estos modelos permiten la inclusión simultánea de parámetros de crecimiento como efectos fijos, que describen la curva media de crecimiento, así como efectos aleatorios que permiten la variación aleatoria en torno a los valores medios poblacionales (Sofaer et al. 2013, Aldredge 2016). Además, los MNLM permiten un enfoque regresivo en el que el efecto de las variables predictoras puede evaluarse para cada parámetro de crecimiento (Kalmbach et al. 2009, Giudici et al. 2017, Svagelj & Quintana 2017). Así, la aplicación de la ecuación de Richards utilizando el enfoque de MNLM aparece como una herramienta analítica flexible y poderosa a tener en cuenta para el análisis del crecimiento aviar. Alternativamente, la estadística bayesiana también ha mostrado su versatilidad y utilidad a la hora de ajustar modelos no lineales de crecimiento (Finco et al. 2016,

Sawada et al. 2021), siendo una muy interesante opción a aplicar en futuros estudios.

En relación a los análisis empleados en el estudio del crecimiento de las aves marinas sudamericanas, existió una amplia variedad de enfoques estadísticos desde la medición puntual del tamaño a determinadas edades a lo largo del crecimiento, hasta el modelado aplicando MNLM con un enfoque regresivo poniendo a prueba variables predictoras. En este sentido, es interesante destacar que el modelado de los datos utilizando una determinada ecuación de crecimiento (Tabla 1) permite estimar parámetros (con un significado biológico, como A = tamaño adulto estimado, o k = tasa de crecimiento) que pueden sintetizar el crecimiento y ser comparados. Así, en futuros estudios, la opción de ajustar los datos a ecuaciones o modelos matemáticos debería ser aplicada siempre que sea posible.

IV. CONSIDERACIONES FINALES Y PERSPECTIVAS FUTURAS DEL ANÁLISIS DEL CRECIMIENTO EN AVES MARINAS DE SUDAMÉRICA

El estudio del crecimiento corporal en aves marinas sudamericanas tiene un interesante campo de desarrollo por delante en relación a su evolución histórica (considerando sus patrones, presiones de selección y plasticidades) y a los escenarios y amenazas futuras. Los factores moduladores en relación a impactos antrópicos como pesquerías, basurales y turismo y sus consecuencias en el crecimiento y por ende en las dinámicas poblacionales augura una profundización de estos estudios a futuro. Por otro lado, el escenario actual de cambio climático predice que el incremento en la temperatura global que se ha dado en las últimas décadas continuará a futuro así como también se incrementará la severidad y frecuencia de olas de calor y eventos extremos (IPCC 2021). Existe evidencia de que los cambios recientes en los patrones de temperatura repercuten sobre el desarrollo y reproducción de las aves, siendo el crecimiento de pichones una etapa clave (Stevenson & Bryant 2000, Quillfeldt & Masello 2013, Wingfield et al. 2017, Keogan et al. 2018, Andreasson et al. 2020, Sauve et al. 2021, Quintana et al. 2022). Así, futuros estudios son necesarios para enriquecer nuestra comprensión de esta etapa clave en el ciclo vital de las aves marinas sudamericanas.

AGRADECIMIENTOS

Agradezco a la Editora Asociada Andrea Raya Rey y a dos revisores anónimos por los comentarios

vertidos sobre la versión original de esta revisión, los cuales mejoraron la misma en términos de contenido, presentación y claridad.

BIBLIOGRAFÍA CITADA

- Aldredge RA (2016) Using non-linear mixed effects models to identify patterns of chick growth in House Sparrows *Passer domesticus*. *Ibis* 158:16–27. <https://doi.org/10.1111/ibi.12312>
- Anderson DJ, Reeve J, Gomez JEM, Weathers WW, Hutson S, Cunningham HV, Bird DM (1993) Sexual size dimorphism and food requirements of nestling birds. *Canadian Journal of Zoology* 71:2541–2545. <https://doi.org/10.1139/z93-347>
- Andreasson F, Nilsson J-Å, Nord A (2020) Avian reproduction in a warming world. *Frontiers in Ecology and Evolution* 8:576331. <https://doi.org/10.3389/fevo.2020.576331>
- Barrionuevo M, Ciancio J, Marchisio N, Frere E (2018) Parental body condition and high energy value of fish determine nestling success in Magellanic penguin (*Spheniscus magellanicus*). *Marine Biology* 165:105. <https://doi.org/10.1007/s00227-018-3358-3>
- Barrionuevo M, Ferreti V, Ciancio J, Frere E (2021) Sex-specific costs of rearing a nestling and its implications in the brood sex ratio of Magellanic penguins. *Marine Biology* 168:125. <https://doi.org/10.1007/s00227-021-03906-y>
- Barrionuevo M, Frere E (2014) Parental investment in eggs and its effect on nestling growth and survival in Magellanic penguins. *Emu – Austral Ornithology* 114:259–267. <https://doi.org/10.1071/MU13067>
- Barrionuevo M, Frere E (2017) An experimental approach to the brood reduction hypothesis in Magellanic penguins. *Journal of Avian Biology* 48:1077–1086. <https://doi.org/10.1111/jav.01200>
- Bertellotti M, Tella JL, Godoy JA, Blanco G, Foreiro MG, Donazar JA, Ceballos O (2002) Determining sex of Magellanic Penguins using molecular procedures and discriminant functions. *Waterbirds* 25:479–484. [https://doi.org/10.1675/1524-4695\(2002\)025\[0479:DSOM-PU\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1675/1524-4695(2002)025[0479:DSOM-PU]2.0.CO;2)
- Boersma PD (1992) Asynchronous hatching and food allocation in the Magellanic penguin *Spheniscus magellanicus*. *Proceedings of the International Ornithological Congress* 20:961–973
- Boersma PD, Stokes DL (1995) Mortality patterns, hatching asynchrony, and size asymmetry in Magellanic Penguin *Spheniscus magellanicus* chicks. Pp. 3–25 en: Dann P, Norman I, Reilly P (eds) *The penguins: ecology and management*. Surrey Beatty & Sons, Chipping Norton, NSW, Australia
- Bolton M (1991) Determinants of chick survival in the Lesser Black-backed Gull: relative contributions of egg size and parental quality. *Journal of Animal Ecology* 60:949–960. <https://doi.org/10.2307/5424>
- Calderón L, Svagelj WS, Quintana F, Lougheed S, Tubaro P (2012) No evidence of extra-pair paternity or intraspecific brood parasitism in the Imperial Shag *Phalacrocorax atriceps*. *Journal of Ornithology* 153:399–404. <https://doi.org/10.1007/s10336-011-0754-6>
- Castro N (2005) *Variación temporal del éxito reproductivo del Pingüino de Humboldt Spheniscus humboldti (Meyen, 1834) en Punta San Juan, Marcona Perú (2000–2003)*. Tesis de Licenciatura. Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Agraria La Molina, Lima, Perú
- Clutton-Brock TH (1991) *The evolution of parental care*. Princeton University Press
- Clutton-Brock TH, Albon SD, Guinness FE (1985) Parental investment and sex differences in juvenile mortality in birds and mammals. *Nature* 313:131–133. <https://doi.org/10.1038/313131a0>
- Copello S, Quintana F, Somoza G (2006) Sex determination and sexual size-dimorphism in Southern Giant-Petrels (*Macronectes giganteus*) from Patagonia, Argentina. *Emu* 106:141–146. <https://doi.org/10.1071/MU05033>
- Coslovsky M, Richner H (2011) Predation risk affects offspring growth via maternal effects. *Functional Ecology* 25:878–888. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2435.2011.01834.x>
- Coulson JC, Porter JM (1985) Reproductive success of the Kittiwake *Rissa tridactyla*: the roles of clutch size, chick growth rates and parental quality. *Ibis* 127:450–466. <https://doi.org/10.1111/j.1474-919X.1985.tb04841.x>
- Croxall JP (1995) Sexual size dimorphism in seabirds. *Oikos* 73:399–403. <https://doi.org/10.2307/3545964>
- Dantas GPM, Morgante JS (2010) Breeding biology of Kelp Gull on the Brazilian coast. *Wilson Journal of Ornithology* 122:39–45. <https://doi.org/10.1676/08-104.1>
- Daunt F, Monaghan P, Wanless S, Harris MP, Griffiths R (2001) Sons and daughters: age-specific differences in parental rearing capacities. *Functional Ecology* 15:211–216
- Diamond AW, Schreiber EA (2002) *Magnificent frigatebird* (*Fregata magnificens*). En: Pool A (ed) *The birds of North America Online*. Cornell Lab of Ornithology, Ithaca
- Duffy DC, Ricklefs RE (1981) Observations on growth of Blue-footed Boobies and development of temperature regulation in Peruvian Guano Birds. *Journal of Field Ornithology* 52:332–336
- Ellegren H (1996) First gene on the avian W chromosome (CHD) provides a tag for universal sexing of non-ratite birds. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences* 263:1635–1641. <https://doi.org/10.1098/rspb.1996.0239>
- Fairbairn J, Shine R (1993) Patterns of sexual size dimorphism in seabirds of the Southern Hemisphere. *Oikos* 68:139–145. <https://doi.org/10.2307/3545964>

- org/10.2307/3545319
- Finco EM, Marcato SM, Furlan AC, Rossi RM, Grieser DdeO, Zancanela V, Oliveira TMM, Stanquevis CE (2016) Adjustment of four growth models through Bayesian inference on weight and body nutrient depositions in laying quail. *Revista Brasileira de Zootecnia* 45:737–744. <https://doi.org/10.1590/S1806-92902016001200002>
- Frere E, Quintana F, Gandini P (2005) Cormoranes de la costa patagónica: estado poblacional, ecología y conservación. *Hornero* 20:35–52
- Gallo L, Quintana F, Svagelj WS, Uhart M (2017) Plasma biochemistries and morphometric indices of body condition in Imperial Cormorant (*Phalacrocorax atriceps*) chicks. *Waterbirds* 40:118–128. <https://doi.org/10.1675/063.040.0204>
- Gebhardt-Henrich S, Richner H (1998) Causes of growth variation and its consequences for fitness. Pp. 324–339 en: Starck J, Ricklefs RE (eds) *Avian growth and development: evolution within the altricial-precocial spectrum*. Oxford University Press
- Gil D, Bulmer E, Celis P, López I (2008) Adaptive developmental plasticity in growing nestlings: sibling competition induces differential gape growth. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences* 275:549–554. <https://doi.org/10.1098/rspb.2007.1360>
- Giudici PI, Quintana F, Svagelj WS (2017) The role of hatching asynchrony in a seabird species exhibiting obligate brood reduction. *Waterbirds* 40:221–232. <https://doi.org/10.1675/063.040.0304>
- Glasse B, Forbes S (2002) Begging and asymmetric nestling competition. Pp. 269–281 en: Wright J, Leonard ML (eds) *The evolution of begging: competition, cooperation and communication*. Kluwer Academic Publishers, Netherlands
- Gownaris NJ, Boersma PD (2021) Feet first: adaptive growth in Magellanic penguin chicks. *Ecology and Evolution* 11:4339–4352. <https://doi.org/10.1002/ece3.7331>
- Guerra CG, Cikutovic MA (1983) Algunos aspectos de la nidificación y el crecimiento de *Pelecanus occidentalis thagus* Molina, 1782 en el norte de Chile. *Proceedings of the First Simposium of Neotropical Ornithology* 33–48
- Guerra CG, Fitzpatrick LC, Aguilar RE (1988) Influence of desert nesting and foraging distance on growth rates in Gray Gulls (*Larus modestus*). *Auk* 105:779–783
- Hamer KC, Schreiber EA, Burger J (2002) Breeding biology, life histories, and life-history environment interactions in seabirds. Pp. 217–261 en: Schreiber EA, Burger J (eds) *Biology of marine birds*. CRC Press, Florida, USA
- Hardy ICW (2002) *Sex ratios. Concepts and research methods*. Cambridge University Press
- Harris MP, Halley DJ, Wanless S (1992) The post-fledging survival of young Guillemots *Uria aalge* in relation to hatching date and growth. *Ibis* 134:335–339. <https://doi.org/10.1111/j.1474-919X.1992.tb08012.x>
- Hector KL, Nakagawa S (2012) Quantitative analysis of compensatory and catch-up growth in diverse taxa. *Journal of Animal Ecology* 81:583–593. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2656.2011.01942.x>
- Hoyo J, Elliot A, Sargatal J, Christie DA (1992) *Handbook of the Birds of the World*. Vol. 1: Ostrich to Ducks. Lynx Edicions, Barcelona, España
- Hoyo J, Elliot A, Sargatal J, Christie DA (1996) *Handbook of the Birds of the World*. Vol. 3: Hoatzin to Auks. Lynx Edicions, Barcelona, España
- Huin N, Prince PA (2000) Chick growth in albatrosses: curve fitting with a twist. *Journal of Avian Biology* 31:418–425. <https://doi.org/10.1034/j.1600-048X.2000.310318.x>
- IPCC (2021) Summary for policymakers. Pp 3–32 en: Masson-Delmotte V et al. (eds) *Climate change 2021: The physical science basis. Contribution of working group I to the sixth assessment report of the intergovernmental panel on climate change*. Cambridge University Press, UK
- Jahncke J, Goya E (1998) Biología reproductiva del Potoyunco peruano *Pelecanoides garnotii* en Isla La Vieja, costa central del Perú. *Boletín del Instituto del Mar del Perú* 17:67–74
- Jahncke J, Paz-Soldán L (1998) La biología reproductiva de las aves guaneras y sus relaciones con la disponibilidad de anchoveta. *Boletín del Instituto del Mar del Perú* 17:55–66
- Jobling M (2010) Are compensatory growth and catch-up growth two sides of the same coin? *Aquaculture International* 18:501–510. <https://doi.org/10.1007/s10499-009-9260-8>
- Johnson LS, Wimmers LE, Campbell S, Hamilton L (2003) Growth rate, size, and sex ratio of last-laid, last-hatched offspring in the tree swallow *Tachycineta bicolor*. *Journal of Avian Biology* 34:35–43. <https://doi.org/10.1034/j.1600-048X.2003.02950.x>
- Kalmbach E, Becker PH (2005) Growth and survival of Neotropical Cormorant (*Phalacrocorax brasilianus*) chicks in relation to hatching order and brood size. *Journal of Ornithology* 146:91–98. <https://doi.org/10.1007/s10336-004-0061-6>
- Kalmbach E, Benito MM (2007) Sexual size dimorphism and offspring vulnerability in birds. Pp. 133–142 en: Fairbairn DJ, Blanckenhorn WU, Székely T (eds). *Sex, size and gender roles - Evolutionary studies of sexual size dimorphism*. Oxford University Press
- Kalmbach E, Furness RW, Griffiths R (2005) Sex-biased environmental sensitivity: natural and experimental evidence from a bird species with larger females. *Behavioral Ecology* 16:442–449. <https://doi.org/10.1093/beheco/ari018>
- Kalmbach E, Griffiths R, Furness RW (2009) Sex-specific growth patterns and effects of hatching condition on growth in the reversed sexually

- size-dimorphic Great Skua *Stercorarius skua*. *Journal of Avian Biology* 40:358–368. <https://doi.org/10.1111/j.1600-048X.2008.04339.x>
- Kasinsky T, Suárez N, Yorio P (2022) Evaluación de parámetros reproductivos de la Gaviota Cocinera (*Larus dominicanus*) en una de las mayores colonias de Patagonia, Argentina. *Hornero* 37:37–50
- Keogan K, Daunt F, Wanless S, Phillips RA, Walling CA, Agnew P, Ainley DG, et al. (2018) Global phenological insensitivity to shifting ocean temperatures among seabirds. *Nature Climate Change* 8:313–318. <https://doi.org/10.1038/s41558-018-0115-z>
- Krijgsveld K, Dijkstra C, Visser HG, Daan S (1998) Energy requirements for growth in relation to sexual size dimorphism in Marsh Harrier *Circus aeruginosus* nestlings. *Physiological Zoology* 71:693–702
- Lau Alarcón KA (2021) *Variación interanual en la tasa de crecimiento de pichones de Pingüino de Humboldt (Spheniscus humboldti, Meyen 1834) en Punta San Juan-Ica periodo 2000-2019*. Tesis de Licenciatura. Universidad Ricardo Palma, Lima, Perú
- Lindström J (1999) Early development and fitness in birds and mammals. *Trends in Ecology and Evolution* 14:343–348
- Mainwaring MC, Dickens M, Hartley IR (2011) Sexual dimorphism and growth trade-offs in Blue Tit *Cyanistes caeruleus* nestlings. *Ibis* 153:175–179. <https://doi.org/10.1111/j.1474-919X.2010.01071.x>
- Mainwaring MC, Hartley IR (2012) Causes and consequences of differential growth in birds: a behavioral perspective. *Advances in the Study of Behavior* 44:225–277. <https://doi.org/10.1016/B978-0-12-394288-3.00006-X>
- Mainwaring MC, Rowe LV, Kelly DJ, Grey J, Bearhop S, Hartley IR (2009) Hatching asynchrony and growth trade-offs within barn swallow broods. *Condor* 111:668–674. <https://doi.org/10.1525/cond.2009.090064>
- Malacalza VE, Hall MA (1988) Sexing adult King cormorants (*Phalacrocorax albiventer*) by discriminant analysis. *Colonial Waterbirds* 11:32–37. <https://doi.org/10.2307/1521167>
- Malacalza VE, Navas JR (1996) Biología y ecología reproductiva de *Phalacrocorax albiventer* (Aves: Phalacrocoracidae) en Punta León, Chubut, Argentina. *Ornitología Neotropical* 7:53–61
- Mangel M, Munch SB (2005) A life-history perspective on short- and long-term consequences of compensatory growth. *American Naturalist* 166:E155–E176. <https://doi.org/10.1086/444439>
- Metcalfe NB, Monaghan P (2001) Compensation for a bad start: grow now, pay later? *Trends in Ecology and Evolution* 16:254–260. DOI: 10.1016/S0169-5347(01)02124-3
- Metcalfe NB, Monaghan P (2003) Growth versus lifespan: perspectives from evolutionary ecology. *Experimental Gerontology* 38:935–940. [https://doi.org/10.1016/S0531-5565\(03\)00159-1](https://doi.org/10.1016/S0531-5565(03)00159-1)
- Mock DW, Parker GA (1997) *The evolution of sibling rivalry*. Oxford University Press
- Nager RG, Monaghan P, Houston DC, Genovart M (2000) Parental condition, brood sex ratio and differential young survival: an experimental study in gulls (*Larus fuscus*). *Behavioral Ecology and Sociobiology* 48:452–457. <https://doi.org/10.1007/s002650000262>
- Nilsson J-Å, Gårdmark A (2001) Sibling competition affects individual growth strategies in marsh tit, *Parus palustris*, nestlings. *Animal Behaviour* 61:357–365. <https://doi.org/10.1006/anbe.2000.1602>
- O'Connor RJ (1977) Differential growth and body composition in altricial passerines. *Ibis* 119:147–166. <https://doi.org/10.1111/j.1474-919X.1977.tb03533.x>
- Oswald SA, Nisbet ICT, Chiaradia A, Arnold JM (2012) FlexParamCurve: R package for flexible fitting of nonlinear parametric curves. *Methods in Ecology and Evolution* 3:1073–1077. <https://doi.org/10.1111/j.2041-210X.2012.00231.x>
- Pinheiro JC, Bates DM (2000) *Mixed-effects models in S and S-Plus*. Springer science & business media
- Punta G, Yorio P, Herrera G, Saravia J (2003) Biología reproductiva de los cormoranes Imperial (*Phalacrocorax atriceps*) y Cuello Negro (*P. magellanicus*) en el Golfo San Jorge, Chubut, Argentina. *Hornero* 18:103–111
- Quillfeldt P, Masello JF (2013) Impacts of climate variation and potential effects of climate change on South American seabirds - a review. *Marine Biology Research* 9:337–357
- Quintana F, Schiavini A, Copello S (2005) Estado poblacional, ecología y conservación del Petrel Gigante del Sur (*Macronectes giganteus*) and Argentina. *Hornero* 20:25–34
- Quintana F, Uhart MM, Gallo L, Mattera MB, Rimondi A, Gómez-Laich A (2022) Heat-related massive chick mortality in an Imperial Cormorant *Leuco-carbo atriceps* colony from Patagonia, Argentina. *Polar Biology* 45:275–284. <https://doi.org/10.1007/s00300-021-02982-6>
- Quintana F, Wilson R, Prandoni N, Svagelj WS, Gómez-Laich A (2022) *Long-term ecology studies in Patagonian seabirds: a review with the Imperial Cormorant as a case study*. En: Helbling W, Narvarte M, González R, Villafañe V (eds) *Global change in Atlantic coastal Patagonian ecosystems: A journey through time*. Springer, Suiza, pp 233–262
- Radl A, Culik BM (1999) Foraging behaviour and reproductive success in Magellanic penguins (*Spheniscus magellanicus*): a comparative study of two colonies in southern Chile. *Marine Biology* 133:381–393
- Richner H (1991) The growth dynamics of sexually dimorphic birds and Fisher's sex ratio theory: does sex-specific growth contribute to balanced sex ratios. *Functional Ecology* 5:19–28. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2115.1991.tb00001.x>

- org/10.2307/2389552
- Ricklefs RE (1967) A graphical method of fitting equations to growth curves. *Ecology* 48:978–983. <https://doi.org/10.2307/1934545>
- Ricklefs RE (1968a) Patterns of growth in birds. *Ibis* 110:419–451. <https://doi.org/10.1111/j.1474-919X.1968.tb00058.x>
- Ricklefs RE (1968b) Weight recession in nestling birds. *Auk* 85:30–35. <https://doi.org/10.2307/4083621>
- Riveros J (1999) *Crecimiento y desarrollo postnatal del Pingüino de Humboldt* *Spheniscus humboldti* (Meyen, 1834). Tesis de Licenciatura. Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Agraria La Molina, Lima, Perú
- Roff DA (1992) *The evolution of life histories: theory and adaptation*. Chapman and Hall
- Sauve D, Friesen VL, Charmantier A (2021) The effects of weather on avian growth and implications for adaptation to climate change. *Frontiers in Ecology and Evolution* 9:569741. <https://doi.org/10.3389/fevo.2021.569741>
- Sawada A, Akatani K, Takagi M (2021) Growth curves of Ryukyu Scops Owl nestlings, an owl species with asynchronous hatching and reversed sexual dimorphism. *Ardea* 109:229–241. <https://doi.org/10.5253/arde.v109i3.a1>
- Schew WA, Ricklefs RE (1998) Developmental plasticity. Pp. 288–304 en: Starck JM, Ricklefs RE (eds) *Avian growth and development: evolution within the altricial-precocial spectrum*. Oxford University Press
- Schiavini A, Yorio P, Gandini P, Raya Rey A, Boersma PD (2005) Los pingüinos de las costas argentinas: estado poblacional y conservación. *Hornero* 20:5–23
- Schreiber EA, Burger J (2002) *Biology of marine birds*. CRC Press, Boca Ratón
- Scolaro JA, Hall MA, Ximénez IM (1983) The Magellanic Penguin (*Spheniscus magellanicus*): sexing adults by discriminant analysis of morphometric characters. *Auk* 100:221–224
- Sherman K (1991) The Large Marine Ecosystem concept: research and management strategy for living marine resources. *Ecological Applications* 1:349–360. <https://doi.org/10.2307/1941896>
- Sherman K, Alexander LM, Gold BD (1990) *Large marine ecosystems: patterns, processes and yields*. American Association for the Advancement of Science, Washington, D.C., USA
- Sofaer HR, Chapman PL, Sillett TS, Ghalambor CK (2013) Advantages of nonlinear mixed models for fitting avian growth curves. *Journal of Avian Biology* 44:469–478. <https://doi.org/10.1111/j.1600-048X.2013.05719.x>
- Starck JM, Ricklefs RE (1998a) Variation, constraint, and phylogeny: comparative analysis of variation in growth. Pp. 247–265 en: Starck JM, Ricklefs RE (eds) *Avian growth and development: evolution within the altricial-precocial spectrum*. Oxford University Press
- Starck JM, Ricklefs RE (1998b) Avian growth rate data set. Pp. 381–423 en: Starck JM, Ricklefs RE (eds) *Avian growth and development: evolution within the altricial-precocial spectrum*. Oxford University Press
- Stearns SC (1992) *The evolution of life histories*. Oxford University Press
- Stevenson IR, Bryant DM (2000) Avian phenology: climate change and constraints on breeding. *Nature* 406:366–367
- Svagelj WS (2009) *Ecología reproductiva de aves marinas dimórficas en relación a las teorías de inversión parental y proporción de sexos en las nidadas*. Tesis Doctoral. Universidad de Buenos Aires, Argentina
- Svagelj WS (2019) Brood reduction in Neotropical birds: mechanisms, patterns and insights from studies in the Imperial Shag (*Phalacrocorax atriceps*). Pp. 87–102 en: Reboresda JC, Fiorini VD, Turo DT (eds) *Behavioral Ecology of Neotropical Birds*. Springer, Suiza
- Svagelj WS, Gómez-Laich A, Pérez MR, Somoza GM, Quintana F (2021) Sex-specific environmental sensitivity on the postnatal growth of a sexually size-dimorphic seabird. *Ibis* 163:1032–1044. <https://doi.org/10.1111/ibi.12920>
- Svagelj WS, Gómez-Laich A, Quintana F (2019) Richards's equation and nonlinear mixed models applied to avian growth: why use them? *Journal of Avian Biology* 50:e01864. <https://doi.org/10.1111/jav.01864>
- Svagelj WS, Quintana F (2007) Sexual size dimorphism and sex determination by morphometric measurements in breeding Imperial Shags (*Phalacrocorax atriceps*). *Waterbirds* 30:97–102. [https://doi.org/10.1675/1524-4695\(2007\)030\[0097:SSDASD\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1675/1524-4695(2007)030[0097:SSDASD]2.0.CO;2)
- Svagelj WS, Quintana F (2011a) Breeding performance of the Imperial Shag (*Phalacrocorax atriceps*) in relation to year, laying date and nest location. *Emu* 111:162–165. <https://doi.org/10.1071/MU10062>
- Svagelj WS, Quintana F (2011b) Egg-size variation in the Imperial Cormorant: on the importance of individual effects. *Condor* 113:528–537. <https://doi.org/10.1525/cond.2011.100038>
- Svagelj WS, Quintana F (2017) Sex-specific growth in the Imperial Cormorant (*Phalacrocorax atriceps*): when does dimorphism arise? *Waterbirds* 40:154–161. <https://doi.org/10.1675/063.040.0207>
- Teather KL, Weatherhead PJ (1989) Sex-specific mortality in nestling Great-tailed Grackles. *Ecology* 70:1485–1493. <https://doi.org/10.2307/1938207>
- Tjørve E, Tjørve KMC (2010) A unified approach to the Richards-model family for use in growth analyses: why we need only two model forms. *Journal of Theoretical Biology* 267:417–425. <https://doi.org/10.1016/j.jtbi.2010.09.008>
- Tjørve KMC, Tjørve E (2017) A proposed family of

- Unified models for sigmoidal growth. *Ecological Modelling* 359:117–127. <https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2017.05.008>
- Torlaschi C, Gandini P, Frere E, Martinez Peck R (2000) Predicting the sex of Kelp gulls by external measurements. *Waterbirds* 23:518–520. <https://doi.org/10.2307/1522193>
- Torres R, Drummond H (1997) Female-biased mortality in nestlings of a bird with size dimorphism. *Journal of Animal Ecology* 66:859–865. <https://doi.org/10.2307/6001>
- Trivers RL, Willard DE (1973) Natural selection of parental ability to vary the sex ratio of offspring. *Science* 179:90–91. DOI: 10.1126/science.179.4068.90
- Visser GH (2002) Chick growth and development in seabirds. Pp. 439–465 en: Schreiber EA, Burger J (eds) *Biology of marine birds*. CRC Press, Florida, USA
- Watson H, Bolton M, Monaghan P (2015) Variation in early-life telomere dynamics in a long-lived bird: links to environmental conditions and survival. *Journal of Experimental Biology* 218:668–674. <https://doi.org/10.1242/jeb.104265>
- Weathers WW (1992) Scaling nestling energy requirements. *Ibis* 134:142–153. <https://doi.org/10.1111/j.1474-919X.1992.tb08391.x>
- West-Eberhard MJ (2003) *Developmental plasticity and evolution*. Oxford University Press
- Wingfield JC, Pérez JH, Krause JS, Word KR, González-Gómez PL, Lisovski S, Chmura HE (2017) How birds cope physiologically and behaviourally with extreme climatic events. *Philosophical Transactions of the Royal Society B* 372:20160140. <https://doi.org/10.1098/rstb.2016.0140>
- Yorio P, Bertellotti M, García Borboroglu P (2005) Estado poblacional y de conservación de gaviotas que se reproducen en el litoral marítimo argentino. *Hornero* 20:53–74
- Yorio P, García Borboroglu P (2002) Breeding biology of Kelp Gulls (*Larus dominicanus*) at Golfo San Jorge, Patagonia, Argentina. *Emu* 102:257–263. <https://doi.org/10.1071/MU00077>
- Zavalaga CB (2015) *Proyecto Fragata Karoon, Tumbes 2012-2013. Informe sobre los resultados del estudio biológico de las aves fragatas magníficas en la Isla de los Pájaros, Manglares de Puerto Pizarro*. JW Impresiones S.A.C. Lima, Perú
- Zavalaga CB, Paredes R (1997a) Sex determination of adult Humboldt penguins using morphometric characters. *Journal of Field Ornithology* 68:102–112
- Zavalaga CB, Paredes R (1997b) Humboldt penguins at Punta San Juan, Perú. *Penguin Conservation* 10:6–8
- Zavalaga CB, Plenge MA, Bertolero A (2008) The breeding biology of the Peruvian Tern (*Sternula lorata*) in Peru. *Waterbirds* 31:550–560