



Fundación para la
Conservación de
las Especies
y Medio Ambiente

FUCEMA

» Publicaciones

Convenio sobre la diversidad biológica

*1. Laboratorio
de Biología del
Comportamiento,
IBYME-CONICET,
Vuelta de Obligado
2490, 1428 Buenos
Aires, Argentina.

2. Departamento de
Ciencias Básicas,
Universidad de
Luján, 6700 Luján,
Argentina.

Estudios sobre ecología del comportamiento del ñandú. *Rhea americana*

Juan C. Reboreda ⁽¹⁾ y Gustavo J. Fernández ⁽¹⁻²⁾

1. Introducción

1.1. Sistemática y distribución

El ñandú, *Rhea americana*, es una de las dos especies del orden Rheiformes (la otra es el ñandú petiso, *Pterocnemia pennata*). Este orden, junto con los Strutioniformes (avestruces), Casuariiformes (emús y casuarios) y Apterygiformes (kiwis) son comúnmente agrupados dentro del grupo de las Ratites (aves no voladoras). Este grupo habría evolucionado a partir de un antepasado común, presente hace aproximadamente 100 millones de años en el antiguo continente de Gondwana y se habría diversificado durante el aislamiento geográfico consecuente al proceso de fragmentación de este continente (Cracraft 1974, Sibley & Ahlquist 1981).

Rhea americana es una especie neotropical que se distribuye desde el norte de Brasil hasta el norte de la Patagonia en Argentina, habitando campos abiertos y zonas poco arboladas. Se han descrito 5 subespecies o razas geográficas. *Rhea americana americana* se distribuye en el norte y este de Brasil, *R.a. intermedia* en el Sur de Brasil y Uruguay, *R.a. nobilis*, en el este de Paraguay, *R.a. araneipes*, este de Bolivia y sudeste de Brasil y *R.a. albescens*, en Argentina hasta el Río Negro (Olrog 1968, Blake 1977, Howard & Moore 1980, Handford & Mares 1982, Guittin 1985). El status de estas subespecies es dudoso y algunos autores (Short 1975) consideran que sólo existirían 2 subespecies, *R.a. albescens* y *R.a. araneipes*.





Fundación para la
Conservación de
las Especies
y Medio Ambiente

FUCEMA

2

1.2. Descripción

Rhea americana es un ave de aspecto similar al avestruz africano, con alas reducidas e incapaz de volar. Sus rectrices están atrofiadas y su quilla esternal muy poco desarrollada. Es muy veloz en la carrera y suele usar las alas para cambiar rápidamente de dirección mientras corre. El plumaje del adulto es de color gris, con cobertoras blancas en las patas y dorso del cuerpo. Tienen además una zona de plumaje más oscuro en la corona, base del cuello, y pecho que es más pronunciada en el macho, particularmente durante la época reproductiva. Los tarsos son largos y no emplumados. Los juveniles presentan una coloración gris amarronada, la cual persiste hasta cerca del año de edad cuando comienzan a exhibir una librea similar a la de los adultos. El tamaño adulto sólo se logra al año de edad, aunque aún no son reproductivamente activos hasta los 2 años. Los machos adultos pueden tener hasta 150 cm. de altura, con un peso de hasta 40 kg. mientras que las hembras raramente exceden los 130 cm. y los 25-30 kg.

1.3. Historia de vida

Si bien varios trabajos han estudiado distintos aspectos de la biología del ñandú en cautiverio (Astley 1907, Beawer 1978a, 1978b, Brito 1949, Le Mire 1980, Raikow 1968, 1969), el trabajo de Bruning (1974) constituye el primer y único trabajo que aporta observaciones sistemáticas realizadas en condiciones naturales. Sin embargo, este trabajo estuvo restringido a la parte central de la estación reproductiva, por lo tanto no incluyó datos directos sobre la dinámica social en la temporada no reproductiva y el éxito logrado por esta especie durante la época reproductiva.

Poco es lo que se conoce sobre el comportamiento de este animal durante la época no reproductiva excepto que muestran un comportamiento gregario, formando grupos de 2-3 animales hasta bandadas de más de 50 animales (Bruning 1974). La composición de estos grupos es variable estando constituidos por machos solamente, machos y hembras o bien también por machos, hembras y juveniles del año anterior.



Fundación para la
Conservación de
las Especies
y Medio Ambiente

Hacia fines de agosto (en la Provincia de Buenos Aires) se produce la fragmentación de los grupos invernales cuando un macho dominante monopoliza y defiende, mediante la exclusión de otros machos, un grupo de 2 a 8 hembras. El agrupamiento en el ñandú desaparece sólo parcialmente durante la época reproductiva, ya que junto a estos harenes formados por 1 o 2 machos y varias hembras, persisten grupos de machos inmaduros o machos y juveniles (Bruning 1974).

Según Bruning (1974) la época de puesta de esta especie en la Provincia de Buenos Aires empezaría en setiembre y se extendería hasta Diciembre. El macho dominante construye un nido y copula con las hembras de su harén, las que ponen sus huevos en forma comunal a intervalos de dos o tres días. El número de huevos en el nido puede variar entre 20 y 50 huevos (Muñiz 1885, Bruning 1974). La incubación comienza a los pocos días de haber sido puesto el primer huevo y se extiende por 36-37 días. A pesar de las diferencias temporales que existen en la puesta de huevos, la eclosión de éstos es sincrónica (Bruning 1974).

Este sistema puede ser definido como poliginia de harén o por defensa de las hembras (Jenni 1974, Orians 1969, Oring 1982), pero a diferencia de la mayoría de los sistemas poligínicos, aquí es el macho quien se encarga de la incubación y el posterior cuidado de los pichones.

Algunos autores (Muñiz 1885, Astley 1907, van Heyst 1950, Bruning 1974, Martella et al. 1994) mencionan que luego de finalizada la puesta en un nido, el grupo de hembras se uniría con otro macho que las ha seguido durante el período de puesta, y depositarían sus huevos en el nido de este segundo macho. Según Bruning, esta poliandria secuencial se repetiría varias veces (hasta 7 o más en una misma estación reproductiva) pero los nidos de los últimos machos serían generalmente abandonados, siendo su éxito reproductivo muy bajo. Este sistema de poliginia de harén y poliandria secuencial también se daría en la otra especie de ñandú y en algunas especies de tinamiformes como *Nothoprocta cinerascens* (Lancaster, 1964a), *Crypturellus boucardi* (Lancaster 1964b) y *Crypturus variegatus* (Beebe 1925, en Oring 1982).



Fundación para la
Conservación de
las Especies
y Medio Ambiente

FUCEMA

1.4. Conservación

Si bien el ñandú es aún relativamente común en aquellos campos donde se lo protege, en los últimos cien años, tanto su área de distribución como el tamaño de sus poblaciones han sufrido una progresiva disminución. Esta disminución se ha debido principalmente a la desaparición de su hábitat natural y al comercio nacional e internacional de plumas y cueros.

La explotación de cueros es probablemente la actividad que en los últimos años produjo un mayor impacto sobre las poblaciones de ñandú. Entre 1976 y 1984 el comercio internacional legal de cueros osciló entre 15 y 45 mil cueros por año (García Fernández 1992). No existen datos precisos sobre el comercio nacional de cueros.

Por otra parte, el progresivo desarrollo de la agricultura durante los últimos cien años produjo la exclusión de esta especie de gran parte de su antigua área de distribución y la consecuente fragmentación de sus poblaciones. Como resultados de esto en la actualidad la especie se distribuye como un conjunto de pequeñas poblaciones con un alto grado de aislamiento. El tamaño actual de las poblaciones de ñandú y su grado de fragmentación y aislamiento genético es desconocido.

No existen datos precisos acerca de las tasas de mortalidad de pichones, juveniles y adultos. El único dato sobre la supervivencia de los pichones en poblaciones naturales lo aporta Bruning (1974), quien estima que sólo sobreviven entre un 5 y un 10% de ellos, aunque no especifica el período de tiempo al que hace referencia. Los pichones están muy expuestos a predación (principalmente por parte del carancho, *Poliborus planctus*). Otras causas importantes de mortalidad de los pichones serían las enfermedades y las fuertes lluvias. Bruning (1974). Los predadores naturales de adultos son el Puma (*Felis concolor*) y el Yaguareté (*Leo onca*). Ambas especies también han sufrido una importante reducción de sus poblaciones por lo que su predación es menor en buena parte del área de distribución del ñandú.



Fundación para la
Conservación de
las Especies
y Medio Ambiente

FUCEMA

1 5. Objetivos

El objetivo general de este estudio es obtener un mayor conocimiento de la biología de Rhea americana que permita establecer una estrategia de conservación y manejo de la especie.

Los objetivos particulares son: 1. estudiar la estructura social de Rhea americana durante las temporadas reproductiva y no reproductiva. 2. estudiar la asignación de tiempos entre distintos comportamientos. 3. determinar la proporción de machos y hembras de la población que se reproduce. 4. determinar la proporción de nidos exitosos y las principales causas de pérdida de estos, 5. determinar el éxito de eclosión y las principales causas de pérdida de huevos en el nido. 6. determinar la mortalidad durante los primeros meses de vida y el porcentaje de juveniles que llega al año de vida.

2. Materiales y métodos

El estudio se realizó entre mayo de 1992 y octubre de 1995 en el Partido de General Lavalle, Provincia de Buenos Aires (36° 25' S, 56° 56' W) (Estancias Los Yngleses, La Clementina y La Rosada). La estancia Los Yngleses tiene una superficie de 6000 hectáreas y una población de aproximadamente 400 animales. La Clementina tiene una superficie de 700 hectáreas y una población 100-150 animales. En La Rosada el estudio abarcó un área de 400 ha. donde la población de ñandúes era de aproximadamente 100 animales.

Durante 1993, 1994 y 1995 (febrero y setiembre) se realizaron censos para determinar el éxito de la temporada reproductiva anterior y la supervivencia de juveniles durante el invierno. Además se realizaron censos en los meses de junio - julio para determinar la estructura de los grupos durante la estación no reproductiva.

Para determinar la asignación de tiempos entre los distintos comportamientos los animales fueron estudiados mediante el

método de observación focal (Altmann 1974). Las observaciones se realizaron entre las 7 y 19 horas usando binoculares de 12x50 desde un vehículo ubicado a una distancia de 50-300 m. de los sujetos. La duración de cada comportamiento se registro utilizando un programa de registro de eventos. Las categorías comportamentales registradas fueron: alimentación, vigilancia, caminar, acicalamiento, descanso, agresión y cortejo. Debido a que los animales se desplazan en forma continua mientras se alimentan, se consideró que estos caminaban sólo cuando lo hacían con la cabeza a la altura de la base del cuello o por sobre este nivel. A su vez, sólo se consideró vigilancia cuando el animal levantaba la cabeza estirando totalmente el cuello sin caminar y descanso cuando reposaban sobre sus tarsos desconociendo cualquier otro comportamiento realizado en esta posición como ser acicalarse o vigilar.

Las observaciones se realizaron durante un período de entre 10 y 15 min. para cada individuo focal y sólo se interrumpió el registro si el animal se perdía de vista o había una perturbación externa evidente. En estos casos, para el análisis posterior se descartaron todas aquellas mediciones que abarcaran un período de tiempo menor a 5 min. La duración de cada observación fue de 663.6 ± 18.4 seg. (media \pm error standard, $n=101$, rango 205-1415 seg.).

Durante la estación reproductiva (octubre - enero) los campos fueron recorridos en forma sistemática con el propósito de localizar nidos. Una vez ubicados los nidos fueron mapeados y posteriormente fueron visitados en forma periódica entre las 9 y las 18 hs. Para el estudio de la distribución espacial de los nidos se utilizó el método de la distancia al vecino más cercano (en este caso al nido más cercano). La distribución de frecuencias observada fue comparada con una obtenida tomando puntos al azar (Brown & Downhower 1988). En cada nido se procedió a medir, pesar y numerar con un marcador indeleble cada uno de los huevos, y a registrar su posición dentro del nido. La duración de las visitas a los nidos no superó los 30 min. Ninguno de los nidos estudiados fue abandonado durante el período de incubación como resultado de la manipulación realizada. En algunos de los nidos se realizaron observaciones del comportamiento del macho. Estas observaciones se realizaron entre las 10:00 y las 17:00 hs. a una distancia de aproximadamente 70



Fundación para la
Conservación de
las Especies
y Medio Ambiente

m. Una vez que el macho con sus pichones abandonaron el nido, se recogieron los huevos que no eclosionaron y se determinó el grado de desarrollo del embrión.

En 39 de los huevos recogidos se determinó el volumen por desplazamiento de agua y a partir de estos datos se realizó un análisis de la regresión entre el volumen medido y el producto del diámetro mayor (L) por el cuadrado del diámetro menor (W²) obteniendo los coeficientes $a = -47.18$, $b = 0.56$ ($r^2=0.73$). A partir de estos datos se realizó el cálculo del volumen de los huevos encontrados. Para la estimación de la densidad del huevo se aplicaron dos fórmulas distintas: el primero consistente en la división del peso ($P = \text{gr.}$) y el volumen estimado ($V = \text{cm}^3$); mientras que la segunda se aplicó la ecuación dada por Paganelli et al. (1974) que es $De = 1.038 \times P^{0.006}$, siendo De la densidad expresada en gr/cm^3 . Para el cálculo de la densidad de la cáscara se utilizó la fórmula dada por Paganelli et al. (1974) que es $Dc = 1.945 \times P^{0.014}$, siendo Dc expresada en gr/cm^3 . La superficie del huevo fue calculada también utilizando dos fórmulas dadas por Paganelli et al. (1974), una en base al peso del huevo ($A = 4.835 \times P^{0.662}$), mientras que la otra lo es sobre el volumen ($A = 4.951 \times V^{0.666}$). La toma de estos datos se debió a tratar de establecer si existía influencia de los mismos sobre el éxito individual de los huevos.

La temperatura de incubación fue medida en 5 nidos activos utilizando 3 registradores automáticos de temperatura (Tinytalk data loggers) que permiten obtener hasta 1800 mediciones continuas a intervalos regulares. El período de medición varió entre 4 y 6 días siendo el intervalo de registro de 3.2 minutos y 4.8 minutos respectivamente. En algunos casos los data loggers fueron colocados en el borde y en el centro de un mismo nido para evaluar las diferencias de temperatura que experimentan los huevos. En otros casos los data loggers fueron colocados dentro de huevos de ñandú vacíos reforzados con una base de yeso y con fibra de vidrio para aumentar su resistencia. Posteriormente a la colocación del termistor el huevo se llenaba con agar. En algunos casos, se colocó uno de estos huevos en el centro del nido para registrar directamente la temperatura de incubación. En otros casos se colocaron dos huevos, uno de ellos fijo en el centro del nido y el otro libre en el borde. En ningún caso el macho rechazó los huevos artificiales ni abandonó el

nido como consecuencia de la manipulación. La colocación de estos aparatos permitió también registrar los momentos en que el macho se levantó del nido durante la incubación.

3. Resultados y Discusión

3.1. Organización social

Las observaciones sobre organización social realizadas durante la estación no reproductiva confirmaron que durante el invierno la mayoría de los grupos están formados por un número variable de machos y hembras. Además de estos grupos se observaron grupos formados por un macho y varios juveniles de menos de 1 año de edad. Esto indica que el cuidado parental (principalmente protección antipredatoria) se extiende por más de 6 meses y que los grupos de machos con pichones observados al final del verano mantendrían su identidad durante el invierno. Esta sería la única verdadera estructura familiar que persiste (como máximo) hasta el inicio de la siguiente temporada reproductiva. A partir del mes de agosto, los machos abandonan a los juveniles, los cuales pueden mantener la cohesión durante la temporada reproductiva o, en algunos casos, unirse a otros individuos no reproductivos.

La organización social (composición y tamaño de los grupos) varió considerablemente entre el período no reproductivo y el reproductivo. Durante la temporada no reproductiva, los grupos tuvieron un mayor tamaño y los machos estuvieron más agrupados (test de Mann-Whitney, $Z=5.9$, $P=0.0001$; Figura 1a). Por el contrario, las hembras estuvieron más agrupadas durante la estación reproductiva (test de Mann-Whitney, $Z=3.16$, $P=0.0016$) (Figura 1b).

Durante los meses de mayo - agosto se observaron los siguientes grupos: a) grupos formados por varios machos y hembras. Estos grupos fueron los mas comunes y su tamaño varió desde 2-3 hasta 46 individuos (aproximadamente el 40% de los animales de la población). b) grupos formados por 1 macho y



Fundación para la
Conservación de
las Especies
y Medio Ambiente

juveniles de menos de 1 año de edad. c) animales solitarios.

A diferencia de esto, durante los meses de octubre - diciembre se observaron los siguientes grupos: a) grupos formados por 1 macho y entre 2 y 8 hembras. En algunos casos se observó la presencia de un segundo macho que seguía al grupo a cierta distancia. b) grupos formados por machos y hembras. c) machos solitarios. d) grupos de juveniles menores de un año no reproductivos. En esta época la formación de harenes hizo que la relación entre la cantidad de hembras y la cantidad de machos presentes en los grupos se incremente (test de Mann-Whitney, $Z=6.9$, $P=0.0001$). Estos grupos comenzaron a modificarse a principios de enero, cuando se observó la reaparición de grupos grandes de varios machos y hembras y de grupos de 1 macho con varios pichones.

Para evaluar si existía variación en el comportamiento grupal durante el día se consideraron 4 categorías temporales: la primera comprendía los grupos observados entre las 7 y las 10 hs, la segunda aquellos observados entre las 10 y las 13 hs, la tercera a los observados entre las 13 y las 16 hs y por último la cuarta que involucraba a los grupos observados entre las 16 y las 19 hs. El análisis estadístico demostró diferencias en el tamaño de los grupos en las distintas franjas horarias (ANOVA, $P<0.0029$) el cual se incrementó hacia el anochecer.

3.2. Asignación de tiempo entre distintas actividades

En relación a la asignación de tiempo entre los distintos comportamientos, la principal actividad durante todo el año es la alimentación (Figura 2). Los animales pasaron un 75% del tiempo alimentándose, 10.5% vigilando, 6.8% caminando, 3.75% descansando y 2.9% acicalándose, mientras que el tiempo empleado en interacciones agresivas fue menor al 0.3%.

3.2.a. Alimentación

La proporción de tiempo asignado a alimentación fue mayor en la estación no reproductiva (ANOVA, $F=7.58$, $P=0.007$).



Fundación para la
Conservación de
las Especies
y Medio Ambiente

Esta diferencia fue debida a que los machos dedicaron mayor tiempo a la alimentación en invierno que en verano (ANOVA, $F=4.12$, $P=0.0474$). En las hembras no se observaron diferencias estacionales (ANOVA, $P=0.398$). A su vez, durante la temporada no reproductiva se detectaron diferencias entre machos y hembras en la proporción de tiempo destinada a alimentación (hembras: 88.34 ± 1.36 % del tiempo, machos 80.39 ± 2.2 % del tiempo).

3.2.b. Agresión

Durante la temporada no reproductiva se observaron pocas interacciones agresivas y estas estuvieron asociadas principalmente al mantenimiento de la distancia individual durante la alimentación. Este tipo de agresión constituye lo que Archer (1988) denominó agresiones protectoras, donde el individuo protege un área determinada a su alrededor que en este caso era de aproximadamente unos 50-100 cm. El 41.2% de los encuentros agresivos de este tipo se observaron entre machos. También se observaron, en menor proporción, agresiones entre machos y hembras, y entre hembras (Figura 3). La distancia individual aumentó cuando el animal se hallaba reposando sobre sus tarsos en el suelo (resting). En este caso, al acercarse otro individuo a menos de 5-10 m., el individuo que yace en reposo en primer lugar abre su pico dirigiendo su cabeza hacia el otro. En caso de continuar acercándose desencadena una amenaza del tipo "head forward threat display" (Raikow 1969), con el cuello en forma de "S", el pico abierto y la emisión de un sonido grave, el cual constituiría un movimiento de intención de picoteo intimidatorio. Si finalmente el acercamiento continuaba, el individuo que yacía en reposo se incorpora concluyendo la agresión, pudiendo el animal dedicarse a alimentarse o acicalarse. La causa de esta reacción en los animales echados, si bien de naturaleza incierta, podría responder a que un animal echado es más vulnerable a los ataques que cuando se halla de pie. Marler (1956) ha sugerido que la distancia individual es el precursor evolutivo de la territorialidad y que por lo tanto deben ser los machos (en un sistema poligínico como este) los que desarrollen este sentido más que las hembras o juveniles.

En algunos casos se vio también agresión contra otras especies de aves (teros) con amenazas y persecuciones, y con amenazas a

algunos mamíferos (terneros y antílopes) que molestaban o irritaban al animal ("irritable aggression" según Moyer en Archer, 1988). En estos casos, la agresión involucraba amenazas y eventualmente cortas persecuciones y lanzamientos de picotazos intimidatorios.

Al acercarse la época reproductiva, la agresión entre machos se incrementó, lo mismo que la intensidad de la misma. Prácticamente no se registraron agresiones entre hembras ni juveniles. Durante esta temporada un 85.7% de las interacciones agresivas fueron entre machos, en su mayoría persecuciones (81.8%) y eventualmente algún enfrentamiento. La persecución se desencadenaba con una amenaza con el cuello en forma de "U" seguida de algunos pasos hacia el segundo animal que rápidamente desencadenaba una carrera por algunos metros (rara vez sobrepasaron los 10 m.). Los enfrentamientos constituyen la agresión de mayor intensidad entre los ñandúes. Estos enfrentamientos involucran a machos con harenes constituidos cuya lucha determinaba la unión de los harenes de hembras y el desplazamiento de uno de los machos o bien a machos que deseaban apoderarse de harenes de otros machos. Estos enfrentamientos se darían aparentemente sólo entre machos cuya dominancia no estaría establecida (Raikow 1969). El combate incluyó picotazos junto con el choque de los cuerpos y culminó con la huida de uno de los contendientes y persecución de este por parte del otro macho.

Durante la incubación también se registraron agresiones del macho que incubaba hacia intrusos que se acercaban al nido. El despliegue agresivo es semejante al descrito cuando se hallan echados, aunque con un mayor nivel motivacional al que le suma un despliegue de las plumas de las alas que le daría una apariencia más intimidatoria. Incluso este despliegue agresivo pudo observarse cuando se aproximaban las hembras para efectuar la puesta de huevos. Estas fueron sometidas a un continuo picoteo del macho durante la aproximación al nido, el cual cesó en el momento de la oviposición.

Cuando se produce la eclosión de pichones el macho invierte gran parte de su tiempo vigilando (Figura 4) y defendiendo sus pichones. La defensa se lleva a cabo contra predadores como el



Fundación para la
Conservación de
las Especies
y Medio Ambiente

carancho (*Poliborus planctus*) realizando despliegues con sus alas y cortas persecuciones ("chases") contra el predador. Durante estos despliegues el animal conserva el cuello ligeramente retraído y el pico entreabierto el cual golpetea en forma continua. Este tipo de despliegues es similar al observado cuando se acerca una persona a un macho con pichones (observación personal).

3.2.c. Cortejo

Las actividades de cortejo comenzaron a detectarse hacia fines del mes de agosto y tuvieron su máxima expresión en octubre. El desarrollo de esta actividad coincidió con la formación de harenes por parte de los machos y un aumento en las agresiones entre ellos. Esta actividad decayó en noviembre, época donde se empezaron a encontrar nidos y los harenes se encontraban ya formados. Hacia el mes de enero ya no se registró actividad de cortejo, lo que estaría marcando el fin de la temporada reproductiva.

La principal actividad de cortejo consistió el despliegue de las alas ("wing display", Raikow 1969). Estos movimientos fueron los más frecuentemente observados durante la temporada reproductiva y su función sería ayudar a la formación de los harenes y a mantener la cohesión de los mismos. En octubre se detectó otro despliegue de cortejo en los machos, el denominado "head-bobbing" o movimiento de cabeza, el cual consiste en un movimiento de la cabeza en forma oscilante, con una forma de ocho horizontal. Este movimiento de cabeza del macho se dirigía en la mayor parte de los casos hacia hembras que se encontraban echadas en posición de descanso. Raikow (1969) ha señalado que este comportamiento se desarrolla bajo una fuerte intensidad y que sería una solicitud del macho para la cópula. En algunos casos las hembras se incorporaban luego de lo cual comenzaba a desplazarse alimentándose en forma prácticamente normal. En estos casos el macho no insistía con nuevos despliegues sino que comenzaba también a desplazarse alimentándose. En otros casos lograba una respuesta de la hembra, la cual bajaba levemente el cuello y comenzaba a oscilar el cuello en forma similar al macho. Este se montaba sobre el dorso de la hembra apoyado en sus tarsos y picoteaba insistentemente el cuello y la cabeza de la hembra. En esta posición tenía lugar la cópula la cual no duraba más de un minuto. Finalizada la misma el macho se



Fundación para la
Conservación de
las Especies
y Medio Ambiente

incorporaba y comenzaba a desplazarse alimentándose, mientras que la hembra lo hacía breve tiempo después.

El "Call Display" (despliegue de llamado) descrito por Raikow (1969) no fue observado durante nuestro estudio debido a la distancia a la que se realizaron las observaciones.

3.2.d. Vigilancia

El tiempo que un animal dedicó a la vigilancia fue distinto dependiendo del tamaño del grupo durante la temporada no reproductiva ($F_{5,100}=7.20$, $P=0.0001$). El análisis de contrastes (Scheffe test) mostró que el tiempo que los animales solitarios dedicaron a vigilancia fue significativamente mayor que el de animales que integraban grupos de 2 o más individuos. Como consecuencia de esto, el tiempo que un animal dedicó a alimentarse fue menor en animales solitarios que en grupos de 2 o más individuos ($F_{5,100}=2.36$, $P=0.045$) (Figura 5).

Es observado frecuentemente que los niveles de vigilancia individual varían con el tamaño de grupo. Específicamente se ha encontrado que a medida que el tamaño del grupo se incrementa el nivel de vigilancia individual decrece (i.e.. Barnard 1980, Bertram 1980, Caraco et al. 1980, Jarman 1987, Burger & Gochfeld 1988).

Un individuo que es vigilante emplea tiempo que podría invertir en alguna otra actividad tal como alimentarse. Este gana algún beneficio en términos de seguridad, pero este beneficio puede ser compartido por otros miembros del grupo que no están vigilando.

Estar en un grupo, entonces puede conferir dos ventajas en términos de evitar ser muerto por un predador: a) en un grupo un individuo puede beneficiarse de la vigilancia de otros miembros del grupo (efecto de detección), b) aún si el predador no es detectado, la probabilidad de morir durante un encuentro con él disminuye a medida que se incrementa el tamaño de grupo (efecto de dilución). En consecuencia, los individuos de un grupo pueden reducir la tasa individual de vigilancia con el consecuente aumento en el tiempo disponible para alimentarse, un incremento de la vigilancia total y un efecto de dilución que otorgaría una disminución en la



Fundación para la
Conservación de
las Especies
y Medio Ambiente

probabilidad individual de morir (Bertram 1980, Burger & Gochfeld 1988). En este caso la duración promedio del intervalo con la cabeza alta (vigilancia) fue mayor en animales solitarios que en animales en grupo (Kruskall-Wallis, $P=0.001$) mientras que la duración promedio de los intervalos con la cabeza baja (inter-vigilancia) en animales solitarios fue menor que en animales en grupos (Kruskall-Wallis, $P=0.001$). De esta forma, el aumento de la vigilancia fue el resultado de una mayor duración y frecuencia de los períodos de vigilancia (Figura 6).

Sin embargo no se encontraron diferencias significativas en duración ni frecuencia, así como en tiempo dedicado a vigilar entre grupos de dos individuos y de tres o más individuos. Por lo tanto no podría aplicarse en estos casos la hipótesis de un aumento en el tiempo disponible para otras actividades con un incremento del tamaño de grupo. En este caso cabe la posibilidad de que exista un beneficio debido al efecto de dilución. Sin embargo la falta de predadores naturales en esta población (en estadio adulto) hace difícil comprobar la existencia de tal efecto.

El porcentaje de tiempo dedicado a vigilancia, por otra parte (con independencia del tamaño de grupo) fue mayor en machos (7.90 ± 0.82 , $n=65$) que en hembras (3.74 ± 0.48 , $n=29$) y juveniles (3.08 ± 1.14 , $n=7$) ($F_{2,100}=8.47$, $P=0.0004$; Figura 7). Este efecto se mantuvo al excluir del análisis a los individuos solitarios, los cuales eran en el 90.9% de los casos machos ($F_{5,100}=5.88$, $P=0.004$). En este caso el porcentaje de tiempo que vigilaba cada sexo fue de 6.39 ± 2.48 para los machos ($n=55$); 3.63 ± 2.48 para las hembras ($n=28$) y 3.08 ± 3.04 para los juveniles ($n=7$). Burger & Gochfeld (1988) encontraron diferencias similares en el avestruz africano, donde los machos eran sensiblemente más vigilantes que las hembras. Su hipótesis fue que los machos eran más conspicuos y, por lo tanto, probablemente más vulnerables a la predación. Por otra parte, encontraban un aumento de la vigilancia en los machos en grupos de más de 7 individuos por lo que plantearon la existencia de competencia entre machos lo cual incrementaba la vigilancia de los mismos. En el ñandú, en cambio, si bien las diferencias entre sexos existe, no puede atribuirse a una mayor vulnerabilidad de los machos a la predación ya que la coloración es prácticamente igual entre machos y hembras. Puede



Fundación para la
Conservación de
las Especies
y Medio Ambiente

ser probable que en este caso la mayor vigilancia esté relacionada con la competencia intraespecífica, dado que la curva de vigilancia alcanza rápidamente una asíntota en grupos de más de tres individuos. Evidencia indirecta de esta competencia intrasexual la constituye que el 41.2% de las agresiones observadas se produjeron entre machos.

Por otra parte, para descartar la posibilidad que las diferencias de vigilancia entre animales solitarios y en grupo fuese debida a que en prácticamente todos los casos (10/11) los animales solitarios fueron machos mientras que los grupos estaban integrados por machos, hembras o juveniles se repitió el análisis anterior (ANOVA con tamaño de grupo como factor) excluyendo a hembras y juveniles. Los resultados obtenidos mostraron que la vigilancia fue mayor en machos solitarios que en machos que formaban parte de grupos de 2 o mas individuos ($F_{5,64}=4.49$, $P=0.0015$).

3.3. Comportamiento reproductivo

Hacia fines de agosto, principios de setiembre se observó actividad de cortejo así como un mayor número de interacciones agresivas entre machos, pero solamente fueron encontrados nidos activos a partir de mediados de setiembre y principios de octubre (Figura 8). Previamente se encontraron huevos puestos fuera de nidos a los cuales se los denomina "guachos" y que probablemente son infértiles. Guittin (1985) ha sugerido que esta puesta por parte de las hembras es previa a la cópula y podría ser interpretada como una aceptación para la misma en respuesta al cortejo de los machos. Sin embargo, la aparición de estos huevos se produjo no sólo en una etapa previa a la aparición de nidos activos sino que se extendió durante toda la temporada reproductiva (hasta fines de diciembre).

En total se encontraron 54 huevos guachos durante 1992 sobre alrededor de 3000 ha, 41 durante 1993 sobre la misma superficie y 32 huevos guachos durante 1994 en aproximadamente 2000 ha. Estos no fueron diferentes en características a los huevos depositados en nidos activos (Mann-Whitney $Z=0.58$, $P=0.56$ para el largo y $Z=0.211$, $P=0.83$ para el ancho) excepto en cuanto al peso el cual demostró ser mayor para los huevos guachos (Mann-Whitney $Z=2.6$, $P=0.009$). A su vez, también existieron diferencias



Fundación para la
Conservación de
las Especies
y Medio Ambiente

FUCEMA

en cuanto al tamaño de estos huevos en los diferentes años, siendo ligeramente más largos aquellos puestos durante 1994 (ANOVA, $F=3.37$, $P=0.04$). Su distribución espacial no demostró estar relacionada a los sitios de nidificación (Chi-cuadrado = 38.63, $P=0.85$) pero es muy probable que la misma respondiera, en cambio, al patrón de movimiento de los harenes.

3.3.a. Nidificación

El nido consiste en una pequeña depresión en el piso, de unos 80-100 cm. de diámetro y poca profundidad, cubierta en general con materia vegetal, plumas y excremento de ganado. En algunos casos esta depresión era excavada y acondicionada por el macho mientras que en otros, el macho acondicionaba depresiones preexistentes al intento de nidificación. El macho construiría el nido colectando material de los alrededores, actitud que mantienen durante la incubación. La nidificación se llevó a cabo con preferencia en zonas altas, con una altura vegetal superior a los 30 cm.

Para detectar el patrón de distribución de nidos se llevó a cabo un estudio sobre una superficie continua de 4.300 ha en 1993, y de 800 ha durante 1994 donde se efectuó una búsqueda exhaustiva de los nidos. Las distancias entre nidos resultaron ser mayores que las esperadas por azar (Chi-cuadrado = 154.772, $P=0.0001$). Aplicando la prueba de Hopkins y Skellam para detectar el tipo de arreglo espacial que tenían los nidos (Pielow 1969), el índice mostró ser menor que cero ($A=0.54$), por lo que presentaría una disposición regular. Este tipo de distribución es común en animales con territorios de nidificación donde existe defensa de un área alrededor del nido (i.e. el avestruz, Bertram 1993). En el ñandú no es posible asegurar la existencia de territorios de nidificación debido a que tampoco se observó, una vez echado el macho, defensa del territorio cercano al nido.

3.2.b. Puesta de huevos

La puesta de huevos se dio siempre entre las 10 y 15 hs. Los primeros huevos pueden ser puestos directamente en el nido o cerca de él, pero luego la agresividad del macho se incrementa debiendo efectuar la oviposición a cierta distancia de él. El macho es quien entonces toma el huevo con el pico y lo desplaza hacia el

nido. Bruning (1974) afirma haber observado al macho llevar hasta el nido huevos que habían sido puestos a alrededor de 17 m. del mismo, siempre que fueran visibles para el macho. En este estudio sólo se pudo observar el desplazamiento de huevos que estaban a menos de 3 m. del nido. Una vez que el macho se echa en el nido, luego de la puesta de los primeros huevos, las hembras son cortejadas por un nuevo macho. Sin embargo, por lo menos durante la primera semana de postura las hembras parecen no responder al cortejo del segundo macho y se mantienen cerca del lugar donde se encuentra el nido. Las hembras ponen huevos, en promedio, cada dos días. Luego de una semana la oviposición se vuelve más lenta, hasta que cesa alrededor de los 12-15 días (en algunos casos puede extenderse algunos días más). La Figura 9 muestra que al día 12 alrededor del 95 % de la puesta está completa. Sólo en muy pocos casos (alrededor del 10 % de los nidos) la puesta continúa luego de esa fecha.

Dado que el esperma de un macho no sería viable más de 8-10 días después de la cópula (Bruning 1974), los huevos fértiles puestos fuera de este período serían el resultado de apareamientos con otros machos. Durante este estudio se han registrado puestas de huevos luego de 10 o más días en el 12 % de los nidos (sólo se consideran aquellos nidos que fueron visitados al menos en 3 ocasiones). Dado el retraso con que fueron puestos estos huevos, en ningún caso lograron eclosionar aunque mostraron desarrollo embrionario. La aparición de huevos ya avanzada la incubación implicaría que los machos que están incubando son aún receptivos y esto podría explicarse en base a la hipótesis de dilución planteada por Bertram (1979, 1992) en avestruces (*Struthio camelus*). Según esta hipótesis, aceptar estos huevos no implicaría un costo extra de incubación para el macho y éste podría beneficiarse al disminuir el riesgo de predación de sus huevos por efecto de dilución. La aparición de huevos tardíos no afectó el éxito del nido (test de G, $G=1.7$, $P=0.19$). En cambio se detectó una diferencia significativa en el tamaño de puesta (test de "U" Mann-Whitney, $Z=2.44$, $P=0.01$). En aquellos nidos con huevos tardíos el tamaño de puesta promedio fue de 33 ± 12.15 huevos mientras que en los nidos sin puesta tardía fue de 24.25 ± 7.71 huevos (media \pm desvío estándar). Sin embargo la cantidad de pichones que eclosionaron no fue diferente en nidos con o sin puesta tardía (13.8 ± 7.33 vs. 13.93 ± 5.8 ; test

de "U" Mann-Whitney, $Z=0.268$, $P=0.79$).

Por otra parte, el 72.4 % de los nidos con puesta completa (que tuvieron más de tres visitas) presentaron pérdidas de entre el 3 y el 90 % de sus huevos. Se observaron diferencias marginalmente significativas en pérdida de huevos entre los nidos con huevos tardíos y aquellos que no los tuvieron (test de "U" Mann-Whitney, $Z=1.88$, $P=0.06$). Por otra parte, los huevos tardíos tuvieron una ubicación preferentemente periférica (fuera de los 40 cm. centrales) en la mayoría de las visitas (72.2 %). Por lo tanto, sería esperable que estos huevos sufran un mayor riesgo de predación lo que es consistente con la hipótesis de dilución anteriormente planteada.

Estas observaciones han llevado al desarrollo de un experimento con adición de huevos artificiales con el consiguiente registro de pérdida de huevos y posición de los mismos dentro del nido. Los resultados muestran que los machos responden estereotipadamente a la presencia de un huevo en las cercanías del nido. En la totalidad de los casos ($n=9$) el huevo fue aceptado e incorporado al nido. El patrón de movimiento de estos huevos dentro del nido fue similar al de los huevos naturales. En el 57.9 % de las visitas los huevos estaban en la periferia y en el 42.1 % en el centro del nido. En sólo un caso el huevo artificial fue perdido durante la incubación pero en este caso la mayor parte de los huevos del nido fueron también perdidos por rotura o predación (23/29). La presencia de estos huevos no afectó la probabilidad de eclosión ni de abandono del nido (test de G, $G=0.038$, $P=0.84$) y tampoco influyó sobre la cantidad de huevos perdidos o eclosionados (test de "U" Mann-Whitney, $Z=0.248$ y $P=0.8$ para tamaño de puesta, $Z=0.041$ y $P=0.96$ para número de huevos perdidos y $Z=0.00$ y $P>0.99$ para número de pichones eclosionados). Estos datos parecerían indicar que la incorporación de un huevo que no es propio no tiene un costo apreciable dado que no incrementa la probabilidad de pérdida de huevos ni de abandono del nido, y por otro lado tampoco afecta a la cantidad de pichones que pueden nacer.

3.3.c Características de los huevos

En total se midieron y pesaron 1420 huevos de ñandú, correspondientes a 62 nidos. Los resultados de las mediciones de los



Fundación para la
Conservación de
las Especies
y Medio Ambiente

huevos se presentan en la Tabla I. El volumen fue calculado a partir de una recta de regresión del tipo $V = -47.18 + 0.56 \times (\text{Largo del huevo} \times \text{Ancho del huevo}^2)$ obtenido a partir de la medición directa del volumen de 30 huevos de ñandú. Las densidades de los huevos se calcularon a partir del cociente entre P/V y el área del huevo utilizando la ecuación $A = 4.835 \times \text{Peso del huevo}^{0.662}$ (Paganelli et al. 1974). Ninguna de estas características demostraron tener efecto sobre la probabilidad de eclosión.

La densidad de los huevos calculada a partir del cociente entre P/V presentaron diferencias significativas con las calculadas a partir de la fórmula de Paganelli et al. (1974) (test de t, $P=0.0001$), siendo estas últimas un 4.45% menor. Keffen & Jarvis (1984) descartaron esta ecuación para el cálculo de la densidad de los huevos del avestruz (*Struthio camelus*) por encontrar diferencias con la calculada empíricamente, por lo que se consideró el cálculo basado sobre el cociente como el más preciso. La superficie fue calculada a su vez en función del peso, dado que también se encontraron diferencia significativas entre los dos métodos aplicados. En este caso el peso representa una medida directa, mientras que el volumen es una estimación a partir de las dimensiones del huevo por lo que se descartó esta última para evitar errores de estimación.

Sólo se encontraron diferencias significativas entre los huevos puestos durante 1994 y aquellos puestos en las temporadas anteriores. Estos fueron más largos, anchos y pesados que los puestos durante 1992 y 1993 (ANOVA, $F=17.69$ y $P<0.0001$ para largo, $F=5.508$ y $P=0.0042$ para ancho y $F=6.53$ con $P=0.0015$ para el peso).

Cuando se comparó las características de los huevos en función del período de la temporada reproductiva en que fueron puestos, se encontraron diferencias significativas sólo para 1992 y 1993. En estos años se detectó un disminución del tamaño de los huevos a medida que avanzaba la temporada reproductiva encontrándose el mayor tamaño de huevo en nidos que se iniciaron a principios de noviembre. Durante 1994 en cambio la tendencia no es clara, mostrando menor variación e incluso un incremento del tamaño de los huevos hacia fines de la temporada.



Fundación para la
Conservación de
las Especies
y Medio Ambiente

FUCEMA

3.3.d Incubación

La incubación dura alrededor de 35-45 días y empezaría sólo dos o tres días después de la puesta de los primeros huevos (Bruning 1974, Guittin 1985). De esta forma el macho comienza a incubar cuando aproximadamente la mitad de los huevos se encuentra en el nido. Sin embargo se observaron machos echados en el nido con sólo 1 huevo puesto en forma reciente o con muy pocos huevos puestos en las últimas 24-48 hs. Según Bruning (1974) el macho se echaría en el nido luego de la puesta de los primeros huevos pero sin llegar a incubarlos.

La postura más frecuentemente encontrada en los machos que se encontraban incubando era similar a la descrita por Raikow (1968) como la utilizada para dormir. El cuello estaba retraído en forma de S, con la base de la cabeza apoyada sobre la parte dorsal del cuerpo. Esta posición era mantenida durante la mayor parte del día, elevando rara vez su cuello por encima de la línea del cuerpo.

El macho permaneció la mayor parte del tiempo incubando. Las interrupciones de la incubación se produjeron casi siempre entre las 10:00 y las 17:00 hs. y duraron entre 10 y 45 minutos. La frecuencia de las mismas varió entre 0 y 3 veces por día. Sobre un total de 18 períodos de observación realizados entre las 10 y las 17 hs (23 hs. de observación), sólo en 9 oportunidades el macho se levantó del nido. La frecuencia de interrupciones fue de 0.4 veces/hora y la duración promedio de las mismas fue de 27.5 ± 13.0 minutos (rango entre 10 y 45 minutos). En el 75% de los casos (n=9), el macho se levantó entre las 12:00 hs y las 15:00 hs. En todos los casos el macho regresó al nido caminando lentamente mientras se alimentaba.

Otra de las actividades que realiza el macho durante la incubación es la rotación de los huevos. Esta se efectuó varias veces al día y en cada ocasión se rotaban uno o dos huevos. En el nido observado esta rotación de huevos tiene lugar cuando el macho se levanta para cambiar de posición en el nido, lo cual hace, al menos durante las horas del mediodía, por lo menos una vez cada hora. Esta manipulación la lleva a cabo con el pico, con el cual remueve alguno de los huevos y acomoda al resto, siempre apoyado sobre sus tarsos.



Fundación para la
Conservación de
las Especies
y Medio Ambiente

Si bien se observaron varios nidos en los que durante la incubación estallaron o se rompieron accidentalmente uno o más huevos, en ninguno de los estos casos se observo el abandono del nido por parte del macho.

En alrededor del 50 % de los nidos donde se completó la incubación el macho "pateó" el nido antes de abandonarlo o dejarlo con los pichones (el material utilizado para construir el nido y los huevos aparecieron dispersos en un radio de 5-10 metros). Este comportamiento también se produjo en nidos que fueron abandonados durante la incubación.

Durante la incubación se observó una disminución del peso de los huevos de entre 15 y 18 gr. en 20 días (16.61 ± 6.11 gr.), Estos datos son levemente superiores a los reportados por Guittin (1985) de 12.26 gr. La variación de peso fue similar en huevos infértiles (15 ± 0 gr.), huevos abortados (17 ± 8.37 gr.) y huevos que eclosionaron (16.67 ± 6.02 gr.) ($F=0.075$, $P=0.93$).

3.3.e. Temperatura de incubación

En tres nidos donde el data logger fue colocado en la base del nido en posición central se encontró que la temperatura fue ligeramente inferior a la reportada por Bruning (1974) para esta especie. La temperatura promedio fue de 32.61 ± 1.49 °C en un caso, 31.47 ± 1.54 °C el segundo y 33.83 ± 2.5 °C en el tercero (en todos los casos media \pm desvío estandard). Estas temperaturas son entre 4 y 6 °C más bajas que las reportadas por Bruning (1974) en su estudio en poblaciones naturales y que las reportadas como óptimas para la cría del ñandú (Bruning 1974, Guittin 1985, Jensen et al. 1992). Dos de estos tres nidos produjeron pichones con un período de incubación de alrededor de 40 días. La temperatura en la base del nido no fue diferente a la medida en un huevo artificial (con un data logger en su interior) fijo al centro del nido. En este caso la temperatura registrada fue de 30.89 ± 1.37 °C y fue mantenida constante hasta el momento de abandonar el nido, 24-48 hs después de la eclosión de los primeros huevos. La temperatura en el centro del nidos fue levemente superior a la del borde (32.61 ± 1.49 °C vs. 27.34 ± 1.45 °C en un caso y 31.47 ± 1.54 °C vs. 29.60 ± 0.93 °C en el otro). Esta diferencia puede implicar que



Fundación para la
Conservación de
las Especies
y Medio Ambiente

FUCEMA

los huevos mantenidos en la periferia del nido pueden tener una menor probabilidad de eclosión con respecto a los del centro debido a que reciben una menor cantidad de calor. Para evaluar el efecto de la rotación de los huevos que hace el macho dentro del nido se introdujeron dos huevos artificiales que contenían cada uno un data logger. Uno de ellos fue fijado al centro del nido mientras que el otro podía rotar libremente. No se registraron diferencias en este caso entre la temperatura del huevo en el centro y el que rotó libremente (34.37 ± 2.22 °C y 34.00 ± 2.52 °C respectivamente, test de "t" para muestras pareadas $t=1.34$, $P=0.18$). En consecuencia la rotación de los huevos en el nido por parte del macho tendría la ventaja de homogeneizar el calor recibido por cada uno de los huevos incrementando la probabilidad de eclosión de estos.

En ningún caso la temperatura de los huevos superó los 40 °C durante el período de observación. Esto indica que la temperatura se mantuvo dentro del rango de los 27-40 °C, no alcanzando nunca las temperaturas consideradas letales para aves domésticas (42.2 °C).

3.3.f. Exito reproductivo

En total se encontraron durante el período 1992-1994 139 nidos de los cuales el 59 % estaban activos. Los primeros nidos de la temporada se iniciaron a principios de setiembre y los últimos a fines de diciembre. Durante el mes de Diciembre se observó la mayor actividad de nidificación y el mayor porcentaje de nidos exitosos (Figura 8). La incubación de los últimos nidos se extendió hasta fines de enero - principios de febrero del siguiente año.

La búsqueda fue exhaustiva y prácticamente la totalidad de los nidos de la zona fueron encontrados.

Durante 1992 se encontraron 42 nidos en 4.300 ha., 11 de ellos abandonados, 15 durante el período de puesta de huevos, 15 durante la incubación, y solo 1 posterior a la eclosión. El número promedio de visitas a estos nidos (excluyendo obviamente a los encontrados abandonados) fue de 5 visitas/nido durante el período de incubación. En la temporada reproductiva de 1993 se encontraron un total de 58 nidos en 4.700 ha. Treinta de estos 58 nidos fueron encontrados cuando ya habían sido abandonados, mientras que



Fundación para la
Conservación de
las Especies
y Medio Ambiente

del resto, 9 fueron encontrados durante la puesta de los primeros huevos, 17 durante la incubación y solo 2 durante la eclosión. El número promedio de visitas realizadas a estos nidos fue de 7.87 visitas/nido. En 1994 se encontraron 39 nidos en alrededor de 3000 ha. Quince de estos 39 nidos fueron encontrados abandonados, mientras que 13 fueron encontrados durante la incubación y 10 durante la puesta de huevos. Sólo un nido fue encontrado con posterioridad a la eclosión de sus huevos. El número promedio de visitas realizadas durante este año fue de 4.04 visitas/nido.

Durante 1992 sólo 29 nidos lograron completar su puesta siendo el resto predados o abandonados antes de concluir la misma. El tamaño de puesta en estos nidos fue de 28.41 ± 10.37 huevos (media \pm stdev, rango 13-56) y mostró ser significativamente diferente sólo a la encontrada para nidos completos en 1993 (Scheffé test, $P=0.009$). En ese año solo 23 nidos lograron completar su puesta dando un promedio de 20.73 ± 6.36 huevos por nido (media \pm stdev, rango 8-30). Este valor está muy por debajo del hallado en los otros 2 años y muy posiblemente esté relacionado con la época de postura. En este año la mayor parte de los machos que nidificaron lograron completar sus puestas recién en el último período de la estación reproductiva (diciembre - enero), mientras que en los meses anteriores la mayor parte de los nidos fueron abandonados durante la puesta debido principalmente a las anormalmente frecuentes lluvias registradas en la zona. Es muy posible que entonces estos últimos nidos hayan sido intentos de renidificación lo cual pudo afectar el tamaño de las puesta. En 1994, 19 nidos lograron completar su puesta teniendo un promedio de 26.89 ± 7.75 huevos por nido (rango 18-43), el cual no mostró ser significativamente diferente al de 1992 y sólo lo fue marginalmente al de 1993 (Scheffe test, $P=0.07$).

El número final de huevos, en cambio, no mostró ser significativamente diferente entre los años (ANOVA, $F=0.72$, $P=0.48$), lo cual indicaría una mayor pérdida de huevos por predación o rotura durante 1992 y 1994 .

Durante 1992 se observó una reducción del tamaño de puesta a medida que avanza la temporada reproductiva ($n=26$, ANOVA, $F=3.1$, $P=0.036$). Este efecto no fue observado durante 1993 ($n=18$,



Fundación para la
Conservación de
las Especies
y Medio Ambiente

ANOVA, $F= 1.12$, $P= 0.39$) ni 1994 ($n=19$, ANOVA, $F= 0.58$, $P= 0.64$).

Si consideramos sólo aquellos nidos que completaron su puesta (51.1% de los nidos) los resultados (nidos exitosos / nidos con puesta completa) para las 3 temporadas reproductivas fueron: 1992 16/29, 1993 14/23 y 1994 10/19. Esto indica que sólo el 56.3 % de los nidos completos y el 28.7% de los nidos totales produjeron pichones. En los 3 años el tamaño de puesta en los nidos que produjeron pichones fue similar al tamaño de puesta de los nidos abandonados (con puesta completa).

3.3.g. Pérdida de huevos y probabilidad de eclosión:

Las causas de pérdida de huevos pueden ser predación parcial o rotura accidental de huevos en el nido. En el primer caso la predación de huevos puede conducir también al abandono del nido pero esto no siempre ocurre. El carancho (*Poliborus planctus*) así como chimangos y algunos mamíferos son conocidos como predadores de huevos. La rotura de huevos se produce accidentalmente en forma ocasional en virtud del movimiento de rotación de los huevos que efectúa el macho. En estos casos el choque entre huevos puede acarrear la rotura de algunos de ellos. También la rotura puede ser producida por el macho al levantarse o al volver del nido cuando trata de acomodarse para incubarlo. Un caso especial de pérdida de huevos la constituye la infección bacteriana de los mismos que provoca su putrefacción y a la larga su estallido probablemente ante el menor golpe. El estallido de huevos ha sido considerado uno de los factores que más pueden influir en la pérdida de huevos en algunos nidos. Durante este estudio se han registrado 9 casos donde el macho ha perdido entre el 50 y el 90 % de la puesta debido a esta causa. En algunos casos el macho continuó incubando huevos en descomposición por más de 50 días. Este tipo de infección bacteriana también es común en criaderos de ratites (Jensen et al 1992) y parece estar relacionada a la humedad presente en el lugar de la incubación.

El porcentaje de huevos perdidos en los nidos encontrados varió entre el 0 % y el 91 %. En total durante la temporada reproductiva de 1992 se encontraron 903 huevos puestos en 37 nidos (aquí

se descartaron 5 nidos por desconocerse el número de huevos que componían la puesta). De estos huevos 203 (22.5%) fueron rotos o predados durante la incubación. En los 17 nidos exitosos 377 huevos (41.7%) completaron la incubación y 248 (27.5%) eclosionaron. En 1993 los 57 nidos monitoreados tenían 732 huevos, de los cuales 647 sobrevivieron hasta la eclosión o abandono del nido, mientras que el resto (85) fue roto accidentalmente o predado. De éstos 243 completaron la incubación (37.5 %) y solo 172 (26.6 %) eclosionaron. En 1994 fueron puestos un total de 647 huevos en 38 nidos de los cuales 507 sobrevivieron hasta la eclosión o el abandono del nido, mientras que 140 (21.6 %) fueron accidentalmente rotos o predados. De los 507 huevos remanentes, 186 (36.7 %) completaron la incubación pero sólo 113 (22.3 %) eclosionaron.

La fertilidad de los huevos varió entre el 80 y el 85 % y mostró ser similar para los tres años pero sólo alrededor del 80 % de los huevos fértiles eclosionaron. Aquellos huevos fértiles que no eclosionaron mostraron un desarrollo embrionario incompleto o bien una reabsorción incompleta del saco vitelino (Figura 10).

Los datos obtenidos durante estos tres años muestran que alrededor del 19 % de los huevos puestos por las hembras en los nidos son perdidos durante la incubación por predación o rotura, y de los restantes cerca del 40% completa la incubación y menos del 30% eclosiona. La probabilidad de que un huevo puesto por una hembra sea exitoso (y que por lo tanto la hembra transmita sus genes a la próxima generación) es menor a 0.25.

3.3.h. Abandono de nidos

Durante 1992, 25 nidos fueron abandonados, 12 durante el período de puesta de huevos y 13 durante el período de incubación. De los 44 nidos abandonados durante 1993, 35 fueron abandonados durante el período de puesta mientras que sólo 9 lo hicieron con la puesta completa. En 1994 un total de 28 nidos fueron abandonados, 19 antes de completar la puesta y 9 luego de finalizada (Figura 11).

El número de huevos en los nidos que completaron su puesta pero que fueron abandonados antes de concluir la incubación no



Fundación para la
Conservación de
las Especies
y Medio Ambiente

muestra diferencias significativas con aquel en nidos que produjeron pichones (test de "t", $t=1.5$, $P=0.13$).

Del reanálisis de los datos de Bruning y los obtenidos en este estudio, no se encontró efecto del tamaño de puesta en la deserción del macho aunque sí fue mayor el abandono para nidos incompletos o con un bajo número de huevos (para este estudio, el 67.1 % de los nidos abandonados eran incompletos).

Las causas principales de abandono son descritas en la Tabla II.

Los factores climáticos aparecen como una de las mayores causas de deserción. Las lluvias causan un importante perjuicio dado que provocan la acumulación de agua en los nidos e impiden la incubación de los huevos. En 1993, las fuertes lluvias producidas en noviembre, (alrededor de 300 mm. para todo el mes) explican la mayor parte de las deserciones observadas.

La predación fue otro factor importante de deserción, siendo la causa de alrededor del 30 % de los abandonos. La predación en nidos de ñandú puede ser parcial (desaparición o rotura de algunos huevos del nido). Como se mencionó anteriormente no siempre la predación parcial lleva la deserción del macho incubante. Este tipo de predación es efectuada en general por mamíferos como zorros u hurones e incluso perros domésticos así como aves como caranchos y chimangos. Otro predador importante es el peludo (*Chaetophractus villosus*) el cual excava sus cuevas debajo del nido cavando su salida por el centro del mismo. Los huevos son introducidos dentro de la cueva donde son devorados. Este tipo de predación lleva inevitablemente al abandono del nido por parte del macho dado que éste queda destruido. Similar comportamiento predatorio por parte de los peludos ha sido descrito en nidos de otras aves, como el pingüino, donde también se produce la deserción (Sosa, com. pers.).

El ganado vacuno podría tener influencia en la deserción de algunos nidos dado que éste puede molestar al macho incubante o romper huevos del nido.



Fundación para la
Conservación de
las Especies
y Medio Ambiente

En algunos nidos no se encontraron evidencias de predación u otro tipo de disturbios por lo que se desconocen las causas de abandono.

3.3.i. Eclosión de los pichones

En los nidos exitosos el número promedio de pichones que eclosionaron fue: 14.59 ± 7.738 (media \pm stdev) pichones/nido (1992), 13.23 ± 5.732 pichones/nido (1993) y 12.55 ± 6.43 pichones/nido (1994).

El número de pichones eclosionados no mostró diferencias durante la estación reproductiva en ninguno de los años (ANOVA, $F=0.22$, $P=0.8$). El peso al nacer de los pichones fue de 427.5 ± 34.03 gramos ($n=4$).

Para determinar los factores principales que afectan el número de pichones que eclosionan, se efectuó un análisis de factores clave, considerando a cada nido como una generación independiente. Los resultados muestran que el factor que más afecta la eclosión es el número de huevos fértiles que existen en los nidos, y secundariamente el número de huevos que llegan al final de la incubación (coeficientes de regresión de 0.64 y 0.41 respectivamente).

Por otra parte, el número de pichones que eclosionaron aumentó con el tamaño de puesta hasta alcanzar un máximo en nidadas de 25-30 huevos. Sin embargo, nidadas mayores de este tamaño produjeron igual o menor número de pichones. Este resultado se debió a que el porcentaje de pichones que eclosionaron disminuyó al aumentar el tamaño de puesta (Figura 12). Este fenómeno puede estar asociado a la reducción de la movilidad de los huevos cuando se incrementa el tamaño de puesta. En estos casos los huevos centrales pueden ser rotados en sus lugares pero poco desplazados de los mismo, mientras que los huevos periféricos a pesar de tener una mayor movilidad no podrían acceder a la parte central del nido. Esto implicaría que reciben una menor cantidad de calor y por lo tanto reduciría su probabilidad de eclosión.

En dos casos se registraron nacimientos asincrónicos de los



Fundación para la
Conservación de
las Especies
y Medio Ambiente

pichones lo cual condujo finalmente al abandono prematuro del macho del nido debido a que éstos atrajeron numerosos predadores (caranchos y chimangos principalmete) al nido. En este caso, a pesar de haber completado la incubación, el éxito del macho fue muy bajo dado que los pocos pichones eclosionados fueron en su mayoría predados.

El éxito de eclosión mostró ser mayor hacia el final de la temporada reproductiva contradiciendo lo hallado en trabajos anteriores (Bruning 1974) donde se sugería que los últimos nidos eran generalmente abandonados. Si bien hacia el final de este período la cantidad de nidos disminuía, la proporción de nidos que produjeron pichones se incrementaba, sugiriendo que estos últimos machos serían los que tienen mayor probabilidad de éxito.

3.4. Mortalidad

Dentro de los principales predadores de esta especie han sido mencionados el puma (*Felis concolor*) y el Yaguareté (*Leo onca*) (Muñiz 1885, Taber, datos no publicados) pero debido a la reducción que han sufrido sus poblaciones se desconoce que efecto producen en la actualidad. Datos extraídos de una encuesta realizada en la Provincia de la Pampa atribuyen a la predación por puma el impacto más importante (exceptuando la caza furtiva) sobre las poblaciones de Rhea. Sin embargo no existen datos precisos de la magnitud de la predación por puma para corroborar estas encuestas.

Durante 1993, en el área de estudio sólo se encontraron restos de 6 de animales adultos, ninguno de ellos muerto por predadores. Esta mortalidad del sólo 1.7%, parecería indicar que el control poblacional no es ejercido sobre la población adulta.

En relación a la mortalidad de pichones, los censos realizados al final de la temporada reproductiva indican una mortalidad del 72.8% de los pichones durante los primeros 2 meses de vida, asumiendo que en el área de estudio no se produjo una inmigración o emigración importante. Datos de animales en cautiverio del Zoológico de París dan una mortalidad durante los 15 primeros días de vida del 20.8% (Guittin 1985).



Fundación para la
Conservación de
las Especies
y Medio Ambiente

Estos resultados indicarían que el principal control poblacional estaría dado por la pérdida de nidos y huevos y por la mortalidad durante los primeros 2 meses de vida.

Conclusiones

Los resultados obtenidos muestran que sólo unos pocos machos de la población intentan nidificar durante la temporada reproductiva. El número estimado de machos sexualmente maduros (de 3 o más años de edad) en una de las poblaciones estudiadas (Los Ingleses y La Clementina) fue 166 y 142 en 1992 y 1993 respectivamente. En estas poblaciones el número total de nidos en esas temporadas fue 36 y 42. Si asumimos que estos nidos pertenecieron a diferentes machos (no hubo renidificación por parte de los machos que abandonaron su nido), el porcentaje de machos que iniciaron un nido en esta población durante 1992 y 1993 fue 21.7 y 29.6. Este porcentaje es sensiblemente menor si se consideran sólo aquellos machos que fueron exitosos (Figura 13).

Esta baja proporción de machos nidificantes no sería explicable por una baja oferta de hembras sexualmente maduras (de 2 o más años de edad). El número estimado de hembras adultas en esta población en 1992 y 1993 fue de 149 y 128 respectivamente. El máximo número de nidos que estuvieron activos (con puesta de huevos) simultáneamente fue 10. Si asumimos que el tamaño promedio de un harén es 7 hembras, sólo una fracción de las hembras de esta población estuvo involucrada en la puesta de huevos en un determinado momento.

Por lo tanto, el factor limitante podría ser tanto el número de machos que está en condiciones de iniciar un intento de nidificación como el número de hembras que está en condiciones de poner huevos durante la temporada reproductiva. La primera de las hipótesis podría explicarse por el alto costo energético de la incubación. Como se mencionó oportunamente, la incubación se



Fundación para la
Conservación de
las Especies
y Medio Ambiente

extiende por aproximadamente 40 días y durante este tiempo el macho prácticamente no se alimenta. Por lo tanto, sólo aquellos machos con un nivel apropiado de reservas estarían en condiciones de reproducirse.

Este resultado implica que el tamaño efectivo de la población (Soule 1987) es sensiblemente menor al tamaño real y que ello puede resultar en una mayor pérdida de variabilidad genética.

En resumen, como consecuencia del abandono de nidos, pérdida de huevos durante la incubación, fallas de eclosión y mortalidad de los pichones aproximadamente sólo un 5% de los huevos produce juveniles de 1 año de edad. Si bien el reclutamiento de juveniles de 1 año de edad sería del 10 al 15% de la población, estos juveniles provendrían de sólo unos pocos machos. Así, al igual que en algunas especies de aves que viven varios años (Wooller et al 1992), un reducido número de animales de la población contribuiría desproporcionadamente a la siguiente generación.

VER: Tablas y Gráficos

Agradecimientos

Agradecemos a los señores Rafael Escalante, Furcade, Julio Flores, Raúl Paso, Carlos Martínez Guerrero y Juan Boot, y al personal de las Estancias La Clementina, La Rosada, El Palenque y Los Yngleses por el apoyo y la colaboración prestada durante el desarrollo del trabajo. También agradecemos a Mario Beade, Myriam Mermoz, Juan C. Corley, Gustavo A. Martínez, y Silvia M. Rossi por el apoyo brindado en la recolección de los datos.

Referencias

- **Altmann J. (1974)**. Observational study of behavior.: sampling methods. Behavior 49: 227-267.
- **Archer J. (1988)**. The behavioural biology of aggression. Cambridge University Press. 257 pp.



Fundación para la
Conservación de
las Especies
y Medio Ambiente

- **Astley H.D. (1907)**. Polyandry in the Rhea. *Avicultural Magazine* 5: 267-268.

- **Barnard C. (1980)**. Flock feeding and time budgets in the house sparrow (*Passer domesticus* L.). *Animal Behaviour*. 28: 295-306.

- **Beawer P.W. (1978a)**. Ontogeny of vocalizations in the greater rhea. *Auk* 95: 382-388.

- **Beawer P.W. (1978b)**. Ontogeny of feeding and drinking in the greater rhea (*Rhea americana*). *Behavioural Processes* 3: 283-292.

- **Bertram B.C.R. (1979)**. Ostriches recognize their own eggs and discard others. *Nature* 279: 233-234.

Bertram B.C.R. (1980). Vigilance and group size in ostriches. *Animal Behaviour* 28: 278-286.

- **Bertram B.C.R. (1993)**. The ostrich communal nesting system. Princeton University Press. 197 pp.

- **Blake E.R. (1977)**. A manual of neotropical birds. Volume I. Spheniscidae (penguins) to Laridae (gulls and allies). University of Chicago Press, Chicago and London.

- **Brito P. (1949)**. Observacoes sobre o comportamento e a reproducao da Ema, *Rhea americana americana* (L) em cautiverio. *Boletim Museo Nacional do Rio do Janeiro, Zool. Ser.* 89: 1-6.

- **Brown L. & J.F. Downhower (1988)**. Analyses in behavioral ecology. Sinauer. 194 pp.

- **Bruning D.F. (1974)**. Social structure and reproductive behavior of the Greater Rhea. *Living Bird* 13: 251-294.

- **Burger J. and M. Gochfeld (1988)**. Effects of group size and sex on vigilance in ostriches (*Struthio camelus*): Antipredator strategy or mate competition?. *Ostrich* 59: 14-20.

- **Caraco T., S.Martindale & R.Pulliam (1980)**. Avian flocking in the presence of a predator. *Nature* 285: 400-401.

Cracraft J. (1974). Phylogeny and evolution of the ratite birds. *Ibis* 116: 494-521.

- **García Fernández J. (1992)**. Propuesta de inclusión de *Rhea americana* en Apendice II de CITES. Subsecretaría de Agricultura y Ganadería, Ministerio de Economía e la República Argentina. pp 1-15.



Fundación para la
Conservación de
las Especies
y Medio Ambiente

- **Guittin P. (1985)**. Les struthioniformes en parc zoologique. These de Doctorat, Université Paris VII. 412 pp.
- **Handford P.T. & M.A. Mares (1982)**. La distribución de las especies de Rheidae (Aves, Rheiformes). Neotropica 27: 47-50.
- **Howard, R. & Moore A. (1980)** A complete checklist of the birds of the world. Oxford University Press, Oxford.
- **Hudson W.H. (1920)**. Birds of La Plata. Vol 2: 230-236. London
- **Jarman P. (1987)**. Group size and activity in eastern grey kangaroos. Animal Behaviour 35:1044-1050.
- **Jenni D. (1974)**. Evolution of polyandry in birds. American Zoologist. 14: 129-144.
- **Jensen J.M., J.H. Johnson & S.T. Weiner (1992)**. Husbandry and medical management of ostriches, emus and rheas. Wildlife and Exotic Animal TeleConsultants. 129 pp.
- **Keffen R. & J.Jarvis (1984)**. Some measurements relating to ostrich eggs. Ostrich 55: 182-187.
- **Lancaster D.A. (1964a)**. Biology of the brushland Tinamou, *Nothoprocta cinerascens*. American Museum of Natural History Bulletin 127: 269-314.
- **Lancaster D.A. (1964b)**. Life history of the boucard Tinamou in British Honduras. Part II: Breeding Biology. Condor 66: 253-276.
- **Le Mire G.J. (1980)**. Physical and behavioural aspects of incubation in the Argentine gray rhea (*Rhea americana albescens*). Dissertation Abstracts international (B) 41: 851.
- **Marler P. (1956)**. Territory and individual distance in the chaffinch *Fringilla coelebs*. Ibis 98: 496-501.
Martella M.B., J.L. Navarro, R. Sahade, M. Tatian & A. Burgos (1994). Breeding system of the Greater Rhea, *Rhea americana*. J. Ornithol. 135: 123.
- **Muñiz F.J. (1885)**. El ñandú o avestruz pampeano. En: Escritos científicos de Francisco Javier Muñiz. Domingo Faustino Sarmiento (ed.). F. Lajouane, Buenos Aires.



Fundación para la
Conservación de
las Especies
y Medio Ambiente

- **Olrog C.Chr. (1968)**. Las aves sudamericanas. Instituto Miguel Lillo, Tucuman.
- **Orians G. (1969)**. On the evolution of mating systems in birds and mammals. American Naturalist. 103:589-603.
- **Oring L.W. (1982)**. Avian mating systems. In D.S. Farner, J. King, and K.C. Parkes (eds.) Avian Biology, Vol. 6 pp. 1-92. New York: Academic Press.
- **Paganelli C., A.Oliszowka & A.Ar (1974)**. The avian egg: surface area, volume, and density. Condor 76:319-325.
- **Pielou E.C. (1969)**. An introduction to mathematical ecology. Wiley, N.Y. 286 pp.
- **Raikow R.J. (1968)**. Maintenance of behavior of the common Rhea. Wilson Bulletin 80: 312-319.
- **Raikow R.J. (1969)**. Sexual and agonistic behavior of the common Rhea. Wilson Bulletin 81: 196-202.
- **Short L.L. (1975)**. The zoogeographic analysis of the South american Chaco avifauna. Bulletin of the American Museum of Natural History, 154 (3).
- **Sibley C.G. & J.E. Ahlquist (1981)**. The phylogeny and relationships of the ratite birds as indicated by DNA-DNA hybridization. In: G.G.E. Scudder and J.L. Reveal (eds.) Evolution today. Proceedings of the second International Congress of Systematics and Evolutionary Biology. Hunts. Institute for botanical documentation, Carnegie-Mellon University, Pittsburg. pp 301-335.
- **Soulé M.E. (1987)**. Viable populations for conservation. Cambridge University Press.
- **Van Heyst F.C.A. (1950)**. Rhea breeding. Avicultural Magazine 16:202-205.
- **Wetmore A. (1926)**. Observations on the birds of Argentina, Paraguay, Uruguay and Chile. Bulletin of the U.S. National Museum 133: 23-27.
- **Wooller R.D., J.S. Bradley & J.P. Croxall (1992)**. Long term population studies in seabirds. Trends in Ecology and Evolution 7: 111-114.